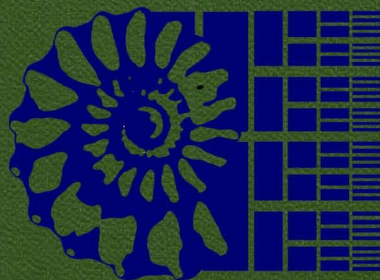


# ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ



<http://jurassic.ru/>

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
—  
МИНИСТЕРСТВО ГЕОЛОГИИ  
И ОХРАНЫ НЕДР СССР  
—  
МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО  
ОБРАЗОВАНИЯ СССР



# ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

СПРАВОЧНИК  
ДЛЯ ПАЛЕОНТОЛОГОВ И ГЕОЛОГОВ СССР

—  
В ПЯТНАДЦАТИ ТОМАХ

Главный редактор Ю. А. ОРЛОВ

Зам. главного редактора: *Б. П. Марковский, В. Е. Руженцев,  
Б. С. Соколов*

Ученые секретари: *Л. Д. Кипарисова, В. Н. Шиманский*

Члены главной редакции: *В. А. Вахрамеев, Р. Ф. Геккер,  
В. И. Громова, Л. Ш. Давиташвили, Г. Я. Крымгольц,  
Н. П. Луппов, Д. В. Обручев, Н. К. Овечкин,  
И. М. Покровская, В. Ф. Пчелинцев, Г. П. Радченко,  
Д. М. Раузер-Черноусова, Б. Б. Родендорф,  
А. К. Рождественский, Т. Г. Сарычева, Н. Н. Субботина,  
А. Л. Тахтаджан, К. К. Флеров, А. В. Фурсенко,  
А. В. Хабаков, Н. Е. Чернышева, А. Г. Эберзин*

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

*Москва*

1 9 6 3

# ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

СПРАВОЧНИК  
ДЛЯ ПАЛЕОНТОЛОГОВ И ГЕОЛОГОВ СССР

ВОДОРОСЛИ, МОХООБРАЗНЫЕ,  
ПСИЛОФИТОВЫЕ, ПЛАУНОВИДНЫЕ,  
ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ, ПАПОРОТНИКИ

Под редакцией *В. А. Вахрамеева* (ответственный редактор),  
*Г. П. Радченко* и *А. Л. Тахтаджана*

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

*Москва*

1 9 6 3

<http://jurassic.ru/>



УЧРЕЖДЕНИЯ, ПРИНИМАВШИЕ УЧАСТИЕ  
В СОСТАВЛЕНИИ ТОМА:

БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА АН СССР  
ВСЕСОЮЗНЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ (ВСЕГЕИ)  
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АН СССР  
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АН УССР  
ИНСТИТУТ ОКЕАНОЛОГИИ АН СССР  
ИНСТИТУТ ГЕОЛОГИИ И ГЕОФИЗИКИ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АН СССР  
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ ГЕОЛОГИИ АРКТИКИ (НИИГА)  
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АН СССР  
ЛЕНИНГРАДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. А. А. ЖДАНОВА  
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. В. В. КУЙБЫШЕВА

## СОДЕРЖАНИЕ ТОМОВ

- Общая часть. Простейшие. Под редакцией *Д. М. Раузер-Черноусовой* и *А. В. Фурсенко*.
- Губки, археоциаты, кишечнополостные. Приложение — черви. Под редакцией *Б. С. Соколова*.
- Моллюски — панцирные, двустворчатые, лопатоногие. Под редакцией *А. Г. Эберзина*.
- Моллюски — брюхоногие. Под редакцией *В. Ф. Пчелинцева* и *И. А. Коробкова*.
- Моллюски — головоногие. I: наутилоидеи, эндоцератоидеи, актиноцератоидеи, бактритоидеи, аммоноидеи (агониатиты, гониатиты, климении). Под редакцией *В. Е. Руженцева*.
- Моллюски — головоногие. II: аммоноидеи (цератиты, аммониты), внутреннераковинные. Приложение — кониконхии. Под редакцией *Н. П. Лупова* и *В. В. Друщица*.
- Мшанки, брахиоподы. Приложение — форониды. Под редакцией *Т. Г. Сарычевой*.
- Членистоногие — трилобитообразные и ракообразные. Под редакцией *Н. Е. Чернышевой*.
- Членистоногие — трахейные, хелицеровые. Под редакцией *Б. Б. Родендорфа*.
- Иглокожие, полухордовые. Под редакцией *Р. Ф. Геккера*.
- Бесчелюстные, рыбы. Под редакцией *Д. В. Обручева*.
- Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. Под редакцией *А. К. Рождественского* и *Л. П. Татарина*.
- Млекопитающие. Под редакцией *В. И. Громовой*.
- Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. Под редакцией *В. А. Вахрамеева*, *Г. П. Радченко* и *А. Л. Тахтаджана*.
- Голосеменные, покрытосеменные. Под редакцией *В. А. Вахрамеева*, *Г. П. Радченко* и *А. Л. Тахтаджана*.



## ОГЛАВЛЕНИЕ

Главнейшие стратиграфические подразделения, принятые в издании «Основы палеонтологии» . . . . .	13
Предисловие . . . . .	15

### ВОДОРОСЛИ

(под редакцией В. П. Маслова)

Введение (В. П. Маслов) . . . . .	19
Литература . . . . .	28
Тип Суапорхита (Schizophyceae). Синезеленые водоросли . . . . .	29
Общая часть (К. Б. Кордэ и В. П. Маслов с участием И. Н. Крылова) . . . . .	29
Систематическая часть (К. Б. Кордэ, В. П. Маслов) . . . . .	45
Класс Chroococcales. Хроококковые . . . . .	45
Порядок Chroococcales. Хроококковые . . . . .	45
Семейство Coccobactraceae . . . . .	45
Семейство Microcystidaceae . . . . .	46
Семейство Gloeocapsaceae . . . . .	46
Класс Hormogoneae. Гормогониевые. . . . .	47
Порядок Nostocales. Ностококковые . . . . .	47
Порядок Oscillatoriales. Осцилляториевые . . . . .	48
Семейство Oscillatoriaceae . . . . .	48
Порядок Stigonematales. Стигонемовые . . . . .	49
Семейство Stigonemataceae . . . . .	49
Синезеленые водоросли неопределенного систематического положения . . . . .	49
Литература . . . . .	52
Тип Bacillariophyta. Диатомовые водоросли (А. П. Жузе) . . . . .	55
Общая часть (А. П. Жузе), . . . . .	55
Систематическая часть . . . . .	91
Класс Centricae. Центрические (А. П. Жузе) . . . . .	91
Порядок Discinales. Дисковидные . . . . .	91
Семейство Coscinodiscaceae . . . . .	91
Семейство Actinodiscaceae . . . . .	99
Семейство Eupodiscaceae . . . . .	102
Порядок Soleniales. Солениевые . . . . .	105
Семейство Soleniaceae . . . . .	106
Порядок Biddulphiales. Бидульфиевые . . . . .	106
Семейство Chaetoceraceae . . . . .	106
Семейство Biddulphiaceae . . . . .	107
Порядок Mediales. Срединные . . . . .	112
Семейство Anaulaceae . . . . .	113

Семейство Rutilariaceae . . . . .	113
Семейство Raphoneiaceae . . . . .	115
Группа ископаемых спор неуставленного систематического положения . . . . .	116
Класс Pennatae. Пеннатные, или перистые ( <i>В. С. Шешукова-Порецкая</i> ) . . . . .	122
Порядок Agarhinales. Бесшовные . . . . .	122
Семейство Tabellariaceae . . . . .	122
Семейство Fragilariaceae . . . . .	125
Порядок Raphinales. Шовные . . . . .	128
Подпорядок Raphidioineae. Примитивношовные, рафидиновые . . . . .	129
Семейство Eunotiaceae . . . . .	129
Семейство Peroniaceae . . . . .	131
Подпорядок Monogaphineae. Одношовные . . . . .	131
Семейство Achnantheaceae . . . . .	131
Подпорядок Diraphineae. Двушовные . . . . .	132
Семейство Naviculaceae . . . . .	133
Подпорядок Aulonogaphineae. Каналошовные . . . . .	142
Семейство Epithemiaceae . . . . .	142
Семейство Nitzschiaceae . . . . .	143
Семейство Surirellaceae . . . . .	146
Литература . . . . .	147
Тип Chrysophyta. Золотистые водоросли . . . . .	152
Класс Chrysomonadineae. Хризмонады ( <i>В. П. Маслов</i> ) . . . . .	152
Порядок Chrysomonadales. Хризмонадовые . . . . .	152
Порядок Coccolithophorales. Кокколитовые . . . . .	152
Подпорядок Heliolitheae. Гелиолитовые . . . . .	156
Семейство Syracosphaeraceae . . . . .	156
Семейство Sphaenolithaceae . . . . .	157
Семейство Coccolithaceae . . . . .	157
Подпорядок Ortholithaeae. Ортолиты . . . . .	159
Семейство Braarudosphaeridaceae . . . . .	160
Семейство Discoasteraceae . . . . .	160
Литература . . . . .	160
Класс Silicoflagellateae. Кремневые жгутиковые водоросли, или силикофлагеллаты ( <i>З. И. Глезер</i> ) . . . . .	161
Порядок Siphonotestales. Сифонотестали . . . . .	167
Семейство Vallacertaceae . . . . .	167
Семейство Dictyochaceae . . . . .	167
Литература . . . . .	170
Тип Ruggorphyta. Пиррофитовые водоросли . . . . .	171
[Класс Peridineae (Dinoflagellateae). Перидиней, или динофлагеллаты . . . . .	171
Общая часть ( <i>Т. Ф. Возженникова</i> ) . . . . .	171
Систематическая часть ( <i>Т. Ф. Возженникова</i> ) . . . . .	179
Подкласс Dinoflagellateae. Динофлагеллаты . . . . .	179
Порядок Deflandreales. Дефландровые . . . . .	179
Семейство Deflandreaceae . . . . .	179
Семейство Wetzeliellaceae . . . . .	181
Порядок Gymnodiniales. Гимнодиниевые . . . . .	182
Семейство Gymnodiniaceae . . . . .	182
Порядок Palaeoperidinales. Палеоперидиниевые . . . . .	182
Семейство Palaeoperidiniaceae . . . . .	183
Семейство Lithoperidiniaceae . . . . .	183
Порядок Peridinales. Перидиниевые . . . . .	183
Подкласс Dinococcinae. Динококковые . . . . .	185
Порядок Dinococcales. Динококковые . . . . .	185
Семейство Dinococcaceae . . . . .	185
Литература . . . . .	185



Тип Euglenophyta. Эвгленовые водоросли (В. П. Маслов) . . . . .	187
Тип Phaeophyta. Бурые водоросли . . . . .	188
Общая часть (В. П. Маслов) . . . . .	188
Систематическая часть (А. Р. Ананьев, В. П. Маслов) . . . . .	189
Порядок Fucales. Фукусовые . . . . .	189
Семейство Fucaceae . . . . .	189
Семейство Sargassaceae . . . . .	189
Семейство Prototaxitaceae неопределенного систематического положения . . . . .	190
Порядок Laminariales. Ламинарные . . . . .	190
Л и т е р а т у р а . . . . .	192
Тип Xanthophyta (Heterocontae). Желто-зеленые или разножгутиковые водоросли . . . . .	193
Общая часть (В. П. Маслов) . . . . .	193
Систематическая часть (В. П. Маслов, С. Н. Наумова) . . . . .	195
Порядок Heterotrichales. Гетеротриховые . . . . .	195
Семейство Botryosoccosaceae . . . . .	195
Л и т е р а т у р а . . . . .	197
Тип Chlorophyta. Зеленые водоросли . . . . .	198
Общая часть (В. П. Маслов) . . . . .	198
Систематическая часть (К. Б. Кордэ, Е. Л. Кулик, В. П. Маслов, Т. А. Москаленко, С. Н. Наумова) . . . . .	199
Класс Euschlorophyceae (Isocontae). Равножгутиковые . . . . .	199
Порядок Protococcales. Протококковые . . . . .	199
Семейство Hydrodictyaceae . . . . .	200
Порядок Siphonales. Сифоновые . . . . .	201
Семейство Codiaceae . . . . .	202
Семейство Dasycladaceae (Siphoneae verticillatae) . . . . .	206
Недостаточно изученные сифонеи . . . . .	221
Мутовчатые водоросли ближе неопределенного систематического положения . . . . .	221
Л и т е р а т у р а . . . . .	222
Тип Charophyta. Лучницы, или харовые водоросли . . . . .	224
Общая часть (В. П. Маслов) . . . . .	224
Систематическая часть (В. П. Маслов) . . . . .	236
Порядок Trochiliales. Трохилисковые . . . . .	236
Порядок Charales. Харовые . . . . .	237
Семейство Clavatoraceae . . . . .	237
Семейство Palaeocharaceae . . . . .	237
Семейство Characeae . . . . .	239
Харофиты неопределенного систематического положения . . . . .	240
Л и т е р а т у р а . . . . .	241
Тип Rhodophyta. Красные, или багряные водоросли . . . . .	243
Общая часть (В. П. Маслов) . . . . .	243
Систематическая часть (В. П. Маслов при участии К. Б. Кордэ) . . . . .	252
Класс Bangioideae. Бангиевые . . . . .	252
Класс Florideae. Флоридеи . . . . .	252
Порядок Cryptonemiales. Криптонемовые . . . . .	252
Семейство Corallinaceae . . . . .	252
Порядок Gigartinales. Гигартиновые . . . . .	256
Семейство Phyllophoraceae . . . . .	256
Семейство Ungdarellaceae . . . . .	258
Багряные водоросли неопределенного систематического положения, возможно из сем. Rhodomelaceae Harvey, 1849 . . . . .	259
Л и т е р а т у р а . . . . .	259

Водоросли неопределенного систематического положения (В. П. Маслов) . . . . .	261
Семейство Microcodiaceae . . . . .	262
Л и т е р а т у р а . . . . .	265
Таблицы фотографий (I—XXII) к разделу «Водоросли» . . . . .	267

## В Ы С Ш И Е   С П О Р О В Ы Е   Р А С Т Е Н И Я

Тип Psilopsida. Псилофитовые . . . . .	315
Общая часть (А. Р. Ананьев) . . . . .	315
Систематическая часть (А. Р. Ананьев при участии М. А. Сенкевич) . . . . .	325
Класс Psilophytales. Псилофиты . . . . .	325
Семейство Rhyniaceae . . . . .	325
Семейство Zosterophyllaceae . . . . .	327
Семейство Psilophytaceae . . . . .	329
Семейство Asteroxylaceae . . . . .	330
Семейство Sciadophytaceae . . . . .	331
Семейство Pectinophytaceae . . . . .	333
Семейство Pseudosporochneaceae . . . . .	333
Псилофиты неясного систематического положения . . . . .	333
Растения неопределенного систематического положения из п. и ср. палеозоя . . . . .	334
Л и т е р а т у р а . . . . .	341
Тип Bryopsida. Мохообразные . . . . .	344
Общая часть (Л. И. Савич-Любичская и И. И. Абрамов) . . . . .	344
Систематическая часть (И. И. Абрамов, Л. И. Савич-Любичская) . . . . .	351
Класс Hepaticae. Печеночники . . . . .	352
Порядок Anthocerotales. Антоцеротовые . . . . .	360
Семейство Anthocerotaceae . . . . .	360
Порядок Marchantiales. Маршанциевые . . . . .	361
Подпорядок Sphaerocarpaceae (Sphaerocarpaceae) . . . . .	361
Подпорядок Marchantiineae . . . . .	361
Подпорядок Ricciineae . . . . .	363
Порядок Jungermanniales. Юнгерманиевые . . . . .	364
Подпорядок Anakrogynineae . . . . .	364
Семейство Dilaenaceae . . . . .	366
Подпорядок Akrogynineae . . . . .	366
Семейство Lophocoleaceae . . . . .	368
Семейство Jungermanniaceae . . . . .	368
Семейство Plagiochilaceae . . . . .	368
Семейство Scapaniaceae . . . . .	368
Семейство Radulaceae . . . . .	369
Семейство Madothecaceae . . . . .	369
Семейство Frullaniaceae . . . . .	370
Семейство Lejeuneaceae . . . . .	371
Роды неопределенного систематического положения . . . . .	373
Класс Musci. Листостебельные мхи . . . . .	374
Подкласс Sphagnobrya. Сфагновые (торфяные) мхи . . . . .	379
Семейство Sphagnaceae . . . . .	380
Подкласс Andreaeobrya. Андреевые мхи . . . . .	380
Подкласс Eubrya. Бриевые мхи . . . . .	381
Порядок Polytrichales. Политриховые . . . . .	381
Семейство Polytrichaceae . . . . .	381
Порядок Fissidentales. Фиссиденсовыe . . . . .	383
Семейство Fissidentaceae . . . . .	383
Порядок Dicranales. Дикрановые . . . . .	383



Семейство Ditrichaceae . . . . .	383
Семейство Dicranaceae . . . . .	383
Порядок Pottiales. Поттиевые . . . . .	385
Семейство Trichostomaceae . . . . .	385
Семейство Pottiaceae . . . . .	388
Порядок Grimmiales. Гриммиевые . . . . .	388
Семейство Grimmiaceae . . . . .	388
Порядок Eubryales. Эвбриевые . . . . .	389
Семейство Bryaceae . . . . .	389
Семейство Mniaceae . . . . .	390
Семейство Bartramiaceae . . . . .	391
Семейство Hypnodendraceae . . . . .	391
Порядок Isobryales. Изобриевые . . . . .	393
Семейство Orthotrichaceae . . . . .	393
Семейство Fontinalaceae . . . . .	393
Семейство Meteoriaceae . . . . .	394
Семейство Neckeraeae . . . . .	395
Семейство Thamniaceae . . . . .	396
Семейство Lembophyllaceae . . . . .	397
Семейство Echinodiaceae . . . . .	397
Порядок Hookeriales. Гукериевые . . . . .	397
Семейство Nemataceae . . . . .	397
Порядок Hypnobryales. Гипнобриевые . . . . .	398
Семейство Fabroniaceae . . . . .	398
Семейство Leskeaceae . . . . .	399
Семейство Thuidiaceae . . . . .	399
Семейство Cratoneuraceae . . . . .	401
Семейство Amblystegiaceae . . . . .	401
Семейство Brachytheciaceae . . . . .	404
Семейство Hypnaceae . . . . .	407
Семейство Rhytidiaceae . . . . .	408
Семейство Hylocomiaceae . . . . .	408
Роды неопределенного систематического положения . . . . .	409
Л и т е р а т у р а . . . . .	412
Тип Lycopsida. Плауновидные . . . . .	415
Общая часть (М. О. Борсук) . . . . .	415
Систематическая часть (М. О. Борсук, Е. О. Новик, Г. П. Радченко при участии А. Р. Анянзева, В. П. Владимирович, А. А. Любер, М. А. Сенкевич и Н. А. Шведова) . . . . .	430
Порядок Baragwanathiales. Баравганатиевые . . . . .	430
Семейство Drepanophycaceae . . . . .	430
Порядок Protolpidodendrales. Протолепидодендровые . . . . .	431
Семейство Protolpidodendraceae . . . . .	431
Порядок Lycopodiales. Плауновые . . . . .	431
Семейство Lycopodiaceae . . . . .	433
Семейство Lepidodendropsidaceae . . . . .	435
Семейство Caenodendraceae . . . . .	438
Порядок Selaginellales. Селагинелловые . . . . .	441
Семейство Miadesmiaceae . . . . .	441
Семейство Selaginellaceae . . . . .	441
Порядок Lepidodendrales. Лепидодендровые . . . . .	443
Семейство Prelepidodendraceae . . . . .	443
Семейство Lepidodendraceae . . . . .	444
Семейство Bothrodendraceae . . . . .	454
Семейство Sigillariaceae . . . . .	454
Семейство Lepidocarpaceae . . . . .	460
Семейство Pleuromeiaceae . . . . .	460

Порядок Isoetales. Полушниковые . . . . .	461
Семейство Isoetaceae . . . . .	461
Роды плауновидных неустановленного систематического положения . . . . .	463
Литература . . . . .	470
Тип Arthropsidea (Sphenopsida). Членистостебельные . . . . .	473
Общая часть (Г. П. Радченко) . . . . .	473
Систематическая часть (Г. П. Радченко, Е. О. Новик, А. Р. Ананьев при участии А. А. Любер, М. А. Сенкевич) . . . . .	494
Класс Equisetinae. Хвощевидные . . . . .	494
Порядок Hueniales. Гиениевые . . . . .	494
Семейство Hueniaceae . . . . .	494
Порядок Sphenophyllales. Клинолистниковые . . . . .	496
Семейство Sphenophyllaceae . . . . .	496
Семейство Cheirostrobaceae . . . . .	503
Семейство Tristachyaceae . . . . .	503
Порядок Pseudoborniales. Псевдоборниевые . . . . .	504
Семейство Pseudoborniaceae . . . . .	504
Порядок Asterocalamitales. Астерокаламитовые . . . . .	505
Семейство Asterocalamitaceae . . . . .	505
Семейство Sorocaulaceae . . . . .	507
Порядок Equisetales. Хвощевидные . . . . .	513
Семейство Calamitaceae . . . . .	513
Семейство Autophyllaceae . . . . .	518
Семейство Equisetaceae . . . . .	519
Членистостебельные неопределенного систематического положения . . . . .	521
Литература . . . . .	523
Тип Pteropsida. Папоротниковидные . . . . .	526
Класс Filices. Папоротники . . . . .	526
Общая часть (В. А. Вахрамеев с участием М. А. Седовой) . . . . .	526
Систематическая часть . . . . .	542
Подкласс Primofilices. Прапапоротники (Г. П. Радченко при участии А. Р. Ананьева и Е. О. Новик) . . . . .	542
Порядок Protopteridiales. Протоптеридиевые . . . . .	543
Семейство Protopteridiaceae . . . . .	544
Семейство Aneurophytaceae . . . . .	545
Семейство Rhacophytaceae . . . . .	547
Семейство Svalbardiaceae . . . . .	549
Порядок Cladoxylales. Кладоксилеевые . . . . .	551
Семейство Cladoxylaceae . . . . .	551
Порядок Zygopteridiales (Coenopteridales). Зигоптеридиевые . . . . .	552
Семейство Stauropteridiaceae . . . . .	553
Семейство Zygopteridaceae (Etapteridaceae) . . . . .	554
Порядок Archaeopteridales. Археоптеридиевые . . . . .	558
Подкласс Ophioglossidae. Ужовниковые (В. А. Вахрамеев и Э. Н. Кара-Мурза) . . . . .	560
Порядок Ophioglossales. Ужовниковые . . . . .	560
Семейство Ophioglossaceae . . . . .	560
Подкласс Noeggerathiidae. Неггератиевые (В. А. Вахрамеев) . . . . .	562
Порядок Noeggerathiales. Неггератиевые . . . . .	562
Подкласс Marattiidae. Мараттиевые (В. А. Вахрамеев, Н. Д. Василевская, В. П. Владимирович, Э. Н. Кара-Мурза, Е. О. Новик) . . . . .	563
Порядок Marattiales. Мараттиевые . . . . .	563
Семейство Marattiaceae . . . . .	563
Подкласс Leptofilices (Leptosporangiatae). Лептоспорангиатные папоротники (Н. Д. Василевская, В. А. Вахрамеев, В. П. Владимирович, П. И. Дорофеев, Э. Н. Кара-Мурза, В. Г. Лепехина, Е. О. Новик, Г. П. Радченко, М. А. Седова, Н. Н. Сребродольская, А. И. Турутанова-Кетова) . . . . .	569

Порядок Filicales. Настоящие папоротники . . . . .	569
Семейство Osmundaceae . . . . .	569
Семейство Schizaeaceae . . . . .	574
Семейство Gleicheniaceae . . . . .	579
Семейство Hymenophyllaceae . . . . .	581
Семейство Loxsomaceae . . . . .	583
Семейство Dicksoniaceae . . . . .	583
Семейство Pteridaceae . . . . .	585
Семейство Cyatheaceae . . . . .	588
Семейство Aspidiaceae . . . . .	590
Семейство Matoniaceae . . . . .	591
Семейство Dipteridaceae . . . . .	592
Семейство Polypodiaceae . . . . .	595
Порядок Marsileales. Марсилиевые . . . . .	598
Семейство Marsileaceae . . . . .	598
Порядок Salviniiales. Сальвиниевые . . . . .	599
Семейство Salviniaceae . . . . .	599
Семейство Azollaceae . . . . .	600
Палеозойские папоротники ближе не установленного систематического положения (Е. О. Новик, Г. П. Радченко) . . . . .	601
Мезозойские папоротники ближе не установленного систематического положения (В. А. Вахрамеев, Н. Д. Василевская, В. П. Владимирович, И. Н. Сребродольская, А. И. Турутанова-Кетова) . . . . .	604
Папоротникообразные ближе не установленного систематического положения (В. А. Вахрамеев, М. Ф. Нейбург, Е. О. Новик, А. И. Турутанова-Кетова) . . . . .	610
Л и т е р а т у р а . . . . .	612
Таблицы I—XXXIV к разделу «Высшие споровые растения» . . . . .	617
Алфавитный указатель систематических названий водорослей и высших споровых растений . . . . .	689



**ГЛАВНЕЙШИЕ СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ,  
ПРИНЯТЫЕ В ИЗДАНИИ «ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ»**

Схема утверждена для «Основ палеонтологии» Межведомственным стратиграфическим комитетом СССР 30 июня 1955 г.

Группы	Системы	Отделы		Ярусы и др. подразделения	
Кайнозойская	Четвертичная	Голоцен	Современный		
		Плейстоцен	Верхний		
			Средний		
			Нижний		
	Третичная	Неоген	Плиоцен	Верхний Средний Нижний	
			Миоцен	Верхний Средний Нижний	
		Палеоген	Олигоцен	Верхний Средний Нижний	
			Эоцен	Верхний Средний Нижний	
			Палеоцен	Верхний	
				Нижний	
Мезозойская	Меловая	Верхний	Датский		
			Сенон	Верхний	Маастрихтский Кампанский
				Нижний	Сантонский Коньякский
		Туронский Сеноманский			
		Альбский Аптский			
	Нижний	Неоком	Барремский Готеривский Валанжинский		
		Верхний, или мальм	Титон	Верхний волжский Нижний волжский	
			Кимериджский Оксфордский Келловейский		Лузитанский
Юрская	Средний, или доггер	Батский Байосский Ааленский			

Группы	Системы	Отделы	Ярусы (и др. подразделения)		
Мезозойская	Юрская	Нижний, или лейас	Верхний	Тоарский	
			Средний	Домерский Плинсбахский	
			Нижний	Лотарингский Синемюрский Геттангский	
	Триасовая	Верхний	Верхний	Рэтский Норийский Карнийский	
			Средний	Ладинский Анизийский	
			Нижний, или скифский	Кампильский <sup>1</sup> Сейсский	
Палеозойская	Пермская	Верхний	Татарский Казанский		
		Нижний	Кунгурский Артинский	Сакмарский	Сакмарский Ассельский
	Каменноугольная	Верхний	Оренбургский		
		Средний	Жигулевский	Гжельский Касимовский	
			Нижний	Московский Башкирский, или Каяльский	
	Девонская	Верхний	Намюрский Визейский Турнейский		
		Средний	Фаменский Франский		
		Нижний	Живетский Эйфельский		
	Силурийская	Верхний	Кобленцкий Жединский		
		Нижний	Лудловский		
	Ордовикская	Верхний	Венлокский Лландоверский		
		Средний	Ашгильский Карадокский Лландейльский		
		Нижний	Аренгский Тремадокский		
	Кембрийская	Верхний	Не выделены		
		Средний			
		Нижний	Ленский Алданский		
	Протерозойская	Верхняя подгруппа			
		Нижняя подгруппа			
	Архейская				

<sup>1</sup> В СССР вместо сейсского и кампильского ярусов, согласно решению межведомственного стратиграфического комитета, принято разделение нижнего триаса на индский и оленекский ярусы.

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий том «Основ палеонтологии» является первым из двух томов, посвященных ископаемым растениям; в него входит описание водорослей и высших споровых растений.

В работу включены описания всех родов, как вымерших, так и ныне существующих, остатки которых известны в ископаемом состоянии на территории СССР. Из родов, ископаемые остатки которых известны лишь вне пределов СССР, описаны относительно немногие, обычно наиболее интересные и важные в филогенетическом отношении, остальные только перечислены после описания родов соответствующего семейства. Исключение сделано лишь при описании мхов ввиду сравнительно небольшого числа находок ископаемых остатков их на территории нашей страны и вместе с тем желания дать в руки палеоботаникам СССР достаточно полный обзор ископаемых представителей этой группы. Данный раздел заставит наших палеоботаников более внимательно отнестись к поискам ископаемых остатков мхов. Остатки грибов, встречаемые в ископаемом состоянии, не описаны вовсе в настоящем издании, так как они встречаются очень редко и систематика их разработана очень слабо.

Предлагаемая работа, несмотря на отмеченную неполноту охвата зарубежного материала, все же, несомненно, является наиболее обширной и обстоятельной сводкой по ископаемым остаткам растений из когда-либо опубликованных в нашей стране. Впрочем, и за рубежом подобные сводки отсутствуют, если не считать работ, посвященных отдельным группам растений.

При описании родов мы стремились дать их характеристику, основанную на изучении различных частей растений (включая споры и пыльцу), найденных в ископаемом состоянии и принадлежащих данному роду. При этом особое внимание обращалось на признаки, улавливаемые на ископаемом материале. Последнее замечание особенно касается родов, как встреченных в ископаемом состоянии, так и представленных в современной флоре. Известно, что многие характерные особенности этих родов, установленные на современных растениях (например, строение спорангиев у папоротников), как правило, не сохраняются в ископаемом состоянии. Вместе с тем ботаники, изучающие современные растения, не обращают достаточного внимания на форму и характер жилкования листьев, строение спор и пыльцы, т. е. как раз на признаки, относящиеся к тем из частей растений, которые обычно сохраняются в ископаемом состоянии.

При изложении геологического и географического распространения того или иного рода отдельно указывается распространение листьев, древесины и особенно спор или пыльцы. Это делается вследствие частого несовпадения границ распространения (особенно вертикальных) того или иного рода, установленных, с одной стороны, по макроостаткам, а с другой — по спорам или пыльце.

Споры, определяемые по искусственной (морфографической) системе, не описываются, поскольку морфографическая система, разработанная С. Н. Наумовой и опубликованная ею в 1939 г., представляется уже недостаточно дробной и в некоторых отношениях устарелой (особенно в отношении пыльцы голосеменных и покрытосеменных растений); новый же, более разработанный вариант этой системы ею еще не опубликован.

В основу классификации водорослей положена система, принятая для «Определителя пресноводных водорослей СССР», выходящего под общей редакцией М. М. Голлербаха, В. М. Полянского и В. П. Савича. В основу классификации высших растений положена система, разработанная и опубликованная в 1950 г. А. Л. Тахтаджаном, одним из редакторов настоящего издания.

В составлении настоящего тома принимал участие значительный коллектив палеоботаников, насчитывающий около 30 исследователей. Наиболее значительную работу выполнили сотрудники Академии наук СССР (Ботанического, Геологического, Океанологического и Палеонтологического институтов, а также Института геологии и геофизики Сибирского отделения Академии наук СССР), Министерства геологии и охраны недр — ВСЕГЕИ (Всесоюзного научно-исследовательского геологического института) и НИИГА (Научно-исследовательского института геологии Арктики), Министерства высшей школы (Ленинградского и Томского университетов) и, наконец, Геологического института Академии наук Украинской ССР. В оглавлении тома и в подстрочных примечаниях к отдельным разделам указаны авторы описаний всех систематических единиц (вплоть до рода), а также авторы общих глав.

Редактирование тома осуществлялось В. А. Вахрамеевым (ответственный редактор), Г. П. Радченко (разделы плауновидные и членистостебельные) и А. Л. Тахтаджаном (вопросы систематики высших споровых растений). Описание спор во всех разделах отредактированы И. М. Покровской. Кроме того, во главе каждого раздела, посвященного той или иной крупной систематической единице (типу, классу), стоит один из его авторов (редактор раздела), написавший общую часть, а также отредактировавший и компоновавший составленные различными лицами описания всех систематических единиц, которые входят в данный раздел. Редакторами разделов являются: В. П. Маслов (водоросли, исключая диатомовые), А. П. Жузе (диатомовые водоросли), Л. И. Савич-Любицкая (мхи), А. Р. Ананьев (псилофиты), М. О. Борсук (плауновидные), Г. П. Радченко (членистостебельные), В. А. Вахрамеев (папоротники).

Работа над настоящим томом была в основном закончена в 1956 г. За прошедшие семь лет появились описания новых родов, а также было опубликовано много интересных данных, касающихся морфологии, систематики и исторического развития различных групп растений. Ввиду невозможности сколько-нибудь значительного расширения объема мы ограничились лишь самыми необходимыми дополнениями, а именно: в текст введены описания новых родов, установленных на отечественном материале, а список литературы дополнен важнейшими работами, вышедшими позднее 1956 г.

# ВОДОРОСЛИ



# НОВОСТИ

## ВВЕДЕНИЕ<sup>1</sup>

Под классификационной группой водорослей объединяют разнородные одноклеточные и многоклеточные низшие растения, характеризующиеся общей биологией: они содержат хлорофилл, самостоятельно вырабатывают органические вещества и живут большей частью под водой; за редким исключением эти растения нуждаются в свете для фотосинтеза. Водоросли, встречающиеся на суше, обитают в увлажненных местах: на почве, камнях и т. д. В противоположность водорослям бактерии, грибы и миксомицеты лишены хлорофилла и питаются гетеротрофно, т. е. за счет готового органического вещества.

В настоящее время известно около 20 000 видов водорослей.

Самыми примитивными, очень распространенными и непритязательными в отношении изменений температуры (от  $-18$  до  $+80^{\circ}\text{C}$ ), солености воды (от сильно соленых до пресных) и интенсивности света являются синезеленые водоросли. Некоторые исследователи считают их первыми или одними из первых обитателей земного шара<sup>2</sup>. Признаки существования синезеленых водорослей в виде строматолитов известны в очень древних осадках докембрия (гуронская система).

По экологическим признакам водоросли разделяются на населяющие дно водоема — бентос, толщу воды — планктон, сушу — наземные и почву — почвенные. Две первые группы делятся на пресноводные, солоноватоводные и морские. Систематические группы не соответствуют этим делениям, однако одноклеточные водоросли (жгутиковые и др.) обычно являются планктонными.<sup>3</sup>

Свет как решающий фактор фотосинтеза играет большую роль в жизни водорослей. Количество поступающего света определяет глубину, на которой могут жить те или иные водоросли. Поэтому водоросли обычно обитают на мелководье, за исключением планктонных форм, которые хотя и живут в верхних слоях воды (до 200 м, а иногда и на несколько большей глубине), но могут плавать и в открытом море; остатки их отлагаются на больших глубинах. Различные типы водорослей используют разные части светового спектра. Так, водоросли, окрашенные в зеленый цвет, пользуются красными и в меньшей степени синими лучами. У красных водорослей более сильный фотосинтез происходит в синей части спектра. Установлено, что водоросли могут удовлетворяться меньшим количеством света, чем высшие наземные растения.

Водоросли получают  $\text{CO}_2$  из воды, в которой углекислота может находиться в свободном или связанном состоянии в виде двууглекислых и углекислых солей. Двууглекислые соли переходят в углекислые соли и также усваиваются водорослями.

Большое значение для водорослей имеет соленость. По этому признаку их разделяют на пресноводные, солоноватоводные и морские. Почти все бурые, красные и сифоновые (из зеленых) водоросли — морские обитатели; харовые в палеозое были морскими, в мезозое они, по-видимому, стали пресноводными<sup>3</sup>. Остальные крупные группы водорослей имеют своих представителей среди как пресноводных, так и морских обитателей.

В питании водорослей играют роль азот, фосфор, железо, кальций, сера, магний, калий и органическое вещество, а для диатомовых, перидиней (из пиррофитов) и некоторых сине-

<sup>3</sup> Отдельные виды современных хар живут в солоноватоводной и соленой среде.

<sup>1</sup> Составил В. П. Маслов.

<sup>2</sup> В настоящее время на некоторых вулканических островах, где извержением было уничтожено все живое, первыми вновь поселившимися организмами оказались синезеленые водоросли.

зеленых — также и кремний. Присутствие в нужном количестве органических веществ влияет на жизнь водорослей, поэтому некоторые из них могут существовать без света. Для сохранения водорослей в ископаемом состоянии особенно важны кальций и кремний, которые дают им возможность строить твердые оболочки («скелеты» или «чехлы»).

Температура определяет границы, в которых могут жить те или иные водоросли, что влияет на их распространение в разных климатических зонах. Некоторые систематические группы водорослей имеют характерные температурные границы, свидетельствующие о той или иной климатической зоне. Так, например, ламинарии (из бурых водорослей) — жители холодных морей северного и южного полушарий, а сифоновые — теплолюбивы и распространены в тропических морях. В горячих источниках известны диатомовые (до +50°) и синезеленые водоросли (до +80°). Ряд зеленых и синезеленых водорослей может жить на снегу, размножаясь при таянии снега. Сезонные смены температуры имеют большое значение для интенсивности роста водорослей; это обуславливает иногда появление сезонных слоев при изменении осадка в связи с деятельностью водорослей (см. «Строматолиты»).

Часто у водорослей наблюдается сожительство в следующих формах: 1) эпифитизм (водоросль использует другой организм для прикрепления, не проникая внутрь его) — этот вид сожительства очень распространен; 2) эндофитизм (проникновение водоросли полностью или частично внутрь другого организма, но с самостоятельным питанием водоросли); 3) паразитизм (водоросль проникает как эндофит в другой организм, питается за его счет и обуславливает отмирание или изменение его тканей); 4) симбиоз (водоросль живет внутри другого организма, сохраняет хлорофилл и отдает симбионту органические вещества, вырабатываемые благодаря фотосинтезу). Симбиоз наблюдается у водорослей и грибов (лишайники) или у водорослей и животных. В ископаемом виде обычно наблюдается эпифитизм; присутствие симбиоза на фоссилизированных остатках трудно установить.

водорослях сказать почти ничего нельзя, так как их слоевище не минерализуется и они сохраняются в виде неясных отпечатков. Синезеленые водоросли в виде строматолитовых наростов известны из докембрия, где они образуют мощные толщи карбонатных пород. Свое породообразующее значение синезеленые водоросли сохраняют до силура, меньшую роль они играют в карбоне и выше. Находки синезеленых водорослей становятся более достоверными в более молодых осадках.

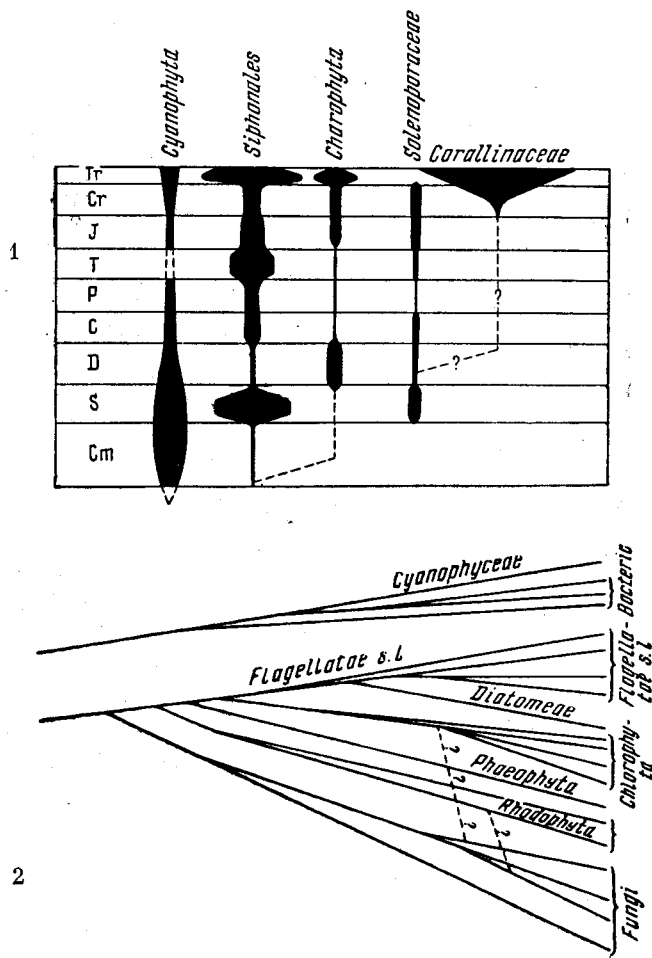


Рис. 1—2.

1 — схема развития некоторых групп известковых водорослей.  
2 — схема филогении водорослей (Tilden, 1928)

#### РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОДОРосЛЕЙ ВО ВРЕМЕНИ И ИСТОРИЯ ИХ ИССЛЕДОВАНИЯ

По остаткам, сохранившимся от прежних эпох, можно проследить, например, развитие сифоновых, харовых и багряных водорослей. Труднее выявить развитие синезеленых, так как обычно они плохо сохраняются. О бурых

Сравнительно хорошо сохраняются имеющие известковый чехол сифоновые водоросли. Они известны во всех системах, начиная с кембрия. Бурный расцвет их (по количеству и разнообразию видов) наблюдается в ордовике, триасе и в третичной системе. К концу третичного периода количество видов сифоновых водорослей уменьшается, но в современном периоде

снова увеличивается. Уменьшение числа видов, возможно, связано похолоданием и появлению ледникового периода, так как сифонеи — теплолюбивые организмы.

Харовые водоросли известны с девона, где они многочисленны. В карбоне, перми и триасе они встречаются в меньшем числе, что может быть объяснено малой изученностью водорослей из этих отложений. Начиная с юры количество видов хар увеличивается; бурного развития эти организмы достигают в третичный период, к концу которого количество видов хар уменьшается, возможно, вследствие похолодания климата в связи с приближением ледникового периода.

Развитие багряных, или красных, водорослей прослеживается по соленопорам и кораллинацевым. Соленопоры известны с ордовика. Количество видов их слабо изменяется, уменьшаясь от ордовика к перми и увеличиваясь от перми к мелу, где они вымирают. Последние соленопоры известны в датском ярусе. В противоположность соленопорам, кораллинацевые, начиная с нижнего мела, бурно развиваются, и в настоящее время они занимают важное место среди породообразующих водорослей. О распространении кораллинацевых ниже мела сведения скудны (рис. 1).

В данном очерке мы остановимся лишь на главных этапах истории изучения ископаемых водорослей, отсылая читателя к более подробным обзорам отдельных типов водорослей.

XVIII в. надо считать периодом, когда палеоальгологии еще не существовало. В то время отдельные формы ископаемых водорослей описывали и называли без ясного представления об их происхождении и без точной методики их описания. Обычно водоросли относили к животным или считали «игрой природы».

Начало XIX в. ознаменовалось работами по современным живущим водорослям. Был установлен также ряд родов ископаемых багряных и других водорослей, первоначально относившихся к животным (Агард, Ламуру, Филиппи, Ламарк, Грей, Реус, Эйхвальд, Броньяр и др.), и описаны похожие на водоросли отпечатки. Во второй половине XIX в. изучение живущих водорослей обусловило лучшую систематизацию ископаемых организмов. Одновременно было установлено существование в ископаемом виде харовых, багряных, синезеленых и зеленых водорослей, многие из которых заняли свое истинное систематическое положение (Ротплетц, Геер, Унгер, Шимпер, Пандер, Голл, Уэсерд, Сольмс-Лаубах, Никольсон и др.). В 1840 г. Эйхвальдом начато изучение отечественных ископаемых сифоней из Эстонии, которое продолжалось Штоллем в конце XIX в.

Таким образом, XIX в. нужно считать начальным этапом палеоальгологии. В то время многие из ископаемых остатков еще относили к животным, а многие проблематические отпечатки и следы ползания животных описывали как водоросли.

В XX в. были начаты ревизия и систематизация накопленного описательного материала с одновременным обильным описанием новых находок. Начало этого века ознаменовалось появлением мелких работ и монографий, посвященных ископаемым харам (А. П. Карпинский, Гровес, Бэлл, Рейд и др.), проблематичным бурым водорослям (Кидстон, Ланг и др.), синезеленым водорослям (Залесский, Реус и др.), строматолитам (П. С. Краснопеева, Уолкотт), сифоновым (Мореллэ, Реус, Рейнери и др.), красным водорослям (Лемуан и др.), кокколитами (А. Д. Архангельский).

В третьем десятилетии в изучение ископаемых водорослей включается все больше и больше исследователей. Багряные водоросли продолжает описывать Лемуан, к ней присоединяются Пфендер, Петерханс и Хоу. За рубежом и в СССР бурно дискутируется вопрос о происхождении строматолитов, появляются работы Н. Н. Яковлева, В. П. Маслова, А. Г. Вологодина, посвященные этим образованиям.

Исследование ископаемых форм в этот период обязательно связывается с ныне живущими водорослями: исследователи современных организмов стремятся представить себе ископаемые формы в свете эволюционного учения (А. А. Еленкин, Тильден и др.). Палеоальгология становится обязательным разделом палеоботаники и основывается на изучении современных живых форм, несмотря на многочисленные затруднения, вызванные исчезновением живого вещества.

В 40 и 50-е годы XX в. исследования водорослей проводятся почти во всех частях земного шара. Исследователи Индии, Японии, Африки включились в изучение ископаемых водорослей. В СССР рядом литологов и палеонтологов описаны новые формы из ранее неизвестных систематических единиц (А. Г. Ананьев, Л. М. Бирина, А. Г. Вологдин, Т. Ф. Возженникова, В. М. Демин, А. П. Жузе, М. Д. Залесский, К. Б. Кордэ, Л. М. Кречетович, А. А. Ларищев, В. Э. Ливенталь, В. П. Маслов, В. Н. Махаев, С. Н. Наумова, Р. Б. Самойлова, В. В. Степанов, И. М. Шайкин, М. С. Швецов, И. А. Шамрай и Е. П. Лазарева, Б. А. Хяхлов, И. В. Хворова и др.). Ископаемые водоросли стали широко известны литологам и геологам, благодаря работам которых были найдены многие новые виды и выявлены стратиграфически

руководящие формы. Сейчас многие представители ископаемых водорослей являются важными организмами для стратиграфов, палеогеографов и литологов.

Необходимо отметить, что в XX в. сильно изменились объекты и методика изучения. Если первоначально в качестве водорослей описывались главным образом «отпечатки», то в дальнейшем основными объектами изучения стали известковые и кремневые «скелеты» или «чехлы» водорослей. Было также доказано, что большинство «водорослевых» отпечатков является ходами животных или образованиями иного, но не растительного происхождения. В дальнейшем большая часть описаний относится к микроскопическим формам или же к описанию макроскопических организмов в шлифах под микроскопом.

### ФИЛОГЕНИЯ

Филогении водорослей касались: Пашер (Pascher, 1914, 1931), Штейнеке (Steinecke, 1931), Тильден (Tilden, 1928), Циммерман (Zimmermann, 1930), Еленкин (1941), Мейер (1952), Немец (Nemejč, 1950), Вага (1952), Топачевский (1952, 2), Шадефó (Chadefaud, 1952), Фрич (Fritsch, 1954), Полянский (1956) и др.

В схеме филогении Циммермана выделяется три основных филогенетических ствола: 1) слоевищные (Thallophyta), лишённые ядра бактерии и синезеленые водоросли, объединённые под названием Schizophyta (дробянки); 2) слоевищные с ядром (Euthallophyta), остальные водоросли и грибы; 3) Когморфита (мхи, псилофиты и семенные растения). Различие между двумя первыми группами, заключающееся в отсутствии ядра у дробянок, настолько глубокое, что Циммерман считает этот ствол особым, стоящим вне связи с остальными растениями.

Из приведенной схемы (рис. 2) видно, что от главного ствола жгутиковых отделились багряные водоросли, образовав одну из первых ветвей (после грибов). Затем выделились бурые и зеленые. Палеонтологические данные свидетельствуют о существовании в кембрии единичных находок багряных водорослей и более многочисленных находок зеленых, представленных рядом родов. О присутствии бурых водорослей в нижнем палеозое мы ничего определенного не знаем. Поэтому схему Циммермана надо считать сугубо предварительной, основанной не на палеонтологическом материале, а лишь на общих умозаключениях, вытекающих из наблюдений над развитием и жизненным циклом современных живущих водорослей. Его схему некоторые альгологи (например, Фрич) считают спекулятивной.

Схему такого же типа дала Тильден (Tilden, 1928), исходя из эволюции пигментов. Она разделила геологическое время на четыре эры по распространению следующих групп растений: 1) Mixophyceae, 2) Rhodophyceae, 3) Phaeophyceae и 4) Chlorophyceae. Последние дали наземные растения. Это предположение о существовании эр не имеет связи с реальной стратиграфией.

Об эволюции водорослей в связи с происхождением сосудистых растений писали Шадефó (Chadefaud, 1952) и Фрич (Fritsch, 1954); последний рассматривал три вопроса в развитии водорослей: 1) эволюцию анатомии от стелющихся форм к вертикальным паренхиматическим системам; 2) переход водорослей на сушу; 3) эволюцию органов размножения.

Первую стадию развития прикрепленных к субстрату водорослей можно видеть в системе стелющихся нитей, которые в дальнейшем дают вертикальную систему ответвлений. Такая анатомическая структура встречается у современных зеленых водорослей *Stigeoclonium* и *Trentepohlia*, у бурых водорослей *Ectocarpaceae* и у зародышевых форм багряных водорослей *Nemalionales* и *Cryptonemiales*.

Развитие вертикальной системы с течением времени дало паренхиматическую структуру крупных форм водорослей из ламинарий и фукусовых. Дифференциация клеток в слоевище привела к тому, что у *Sictyosiphon*, например, внутренние клетки заметно отличаются от наружных, а у *Dictyosiphon* внутренние клетки в 35 раз превышают длину наружных и напоминают толстостенные фибры с притупленными концами. У *Chorda* внутренние клетки превращаются в трубчатые гифы. Последняя водоросль может служить в качестве переходного члена к *Nereocystis* и *Macrocystis*, у которых ситовидные трубки очень похожи на трубки двудольных растений.

Все это показывает, что простые нити могут давать начало крупным слоевищам со сложной дифференциацией тканей и что некоторые бурые водоросли могли эволюционировать в сосудистые растения.

Верхушечный рост у водорослей заменяет собой интеркалярный рост и широко распространен у бурых водорослей (*Dictyosiphon*, *Sphaeculariales*, *Dictyotales*, *Fucales*). У фукусов верхушечные клетки трехгранные, как у мхов и *Pteridophyta*.

Исключая синезеленые водоросли, наибольшее количество сухопутных представителей имеют зеленые водоросли, в особенности из относящихся к порядку *Chaetophorales*. Из них *Trentepohlia* может служить примером большой



приспособляемости к наземным условиям. Но в смысле анатомического развития зеленые водоросли эволюционировали слабее, чем бурые, хотя верхушечный рост известен у *Caespitella*, *Stigeoclonium* и *Trentepohlia*.

Стелющаяся система была утрачена на ранних стадиях и заменена системой, внедряющейся в субстрат от вертикального ростка. Примером может служить наземная водоросль *Fritschella*, обладающая потенциальными возможностями к образованию примитивного наземного растения. *Cladoporella* является наземной водорослью, выработавшей кутикулу.

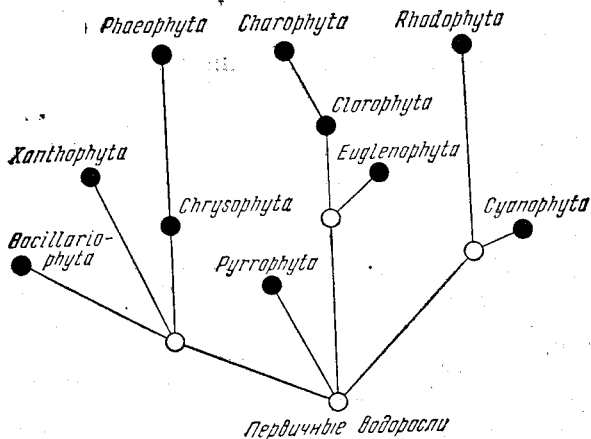


Рис. 3. Схема филогении водорослей (Полянский, 1956)

Рассмотрение жизненных циклов и органов размножения приводит Фрича к выводу о том, что древние наземные растения имели такие же жизненные циклы, как *Ulvaceae*, *Cladophorales*, *Drepanaldiopsis* и *Fritschella*.

Эти первичные наземные формы — «переселенцы» — не были похожи на *Rhynia* и *Hornea*, и у них, по-видимому, было мутовчатое расположение разветвлений. Огромное число красных водорослей с малой степенью анатомической дифференциации достигло большой морфологической сложности. Тем не менее нет никаких данных, которые указывали бы на то, что эти формы послужили предками сосудистых растений, так как у последних наблюдается отчетливая паренхиматическая организация клеток.

По последним воззрениям В. И. Полянского (1956), водоросли произошли от неизвестных нам первичных водорослей, от которых отделились четыре ветви, образовавшие: 1) общего предка Cyanophyta и Rhodophyta; 2) общего предка зеленых водорослей (Euglenophyta, Chlorophyta и Charophyta); 3) общего предка Bacillariophyta (диатомовые), Xanthophyta и

Phaeophyta; 4) тип Rughophyta (рис. 3). Ближе всего к первичным водорослям стоят синезеленые, что устанавливается по отсутствию у них жгутиковой стадии, полового процесса, отсутствию выраженного клеточного ядра, по примитивности строения и т. д., а также по нахождению их в докембрийских породах. Тип синезеленых водорослей является слепой ветвью развития. Багряные водоросли сближаются с ними отсутствием жгутиковой стадии, но иногда они сильно отличаются сложным половым процессом, чередованием поколений, наличием ясно выраженных клеточных ядер и хроматофоров и т. п. Багряные водоросли также образовали слепую ветвь развития, но по сравнению с синезелеными сильнее эволюционировали.

Большинство современных водорослей сохранило жгутиковую стадию только у репродуктивных клеток, но они произошли от разных жгутиконосцев, и поэтому некоторые водоросли сохранили преобладание жгутиковой стадии (люпидная стадия), например Chrysophyta. К ним близки диатомовые, известные с юры, и желто-зеленые (Xanthophyta), известные с ордовика. Хотя у большинства диатомовых в вегетативном состоянии монадная форма строения отсутствует, эти три типа (Chrysophyta, Bacillariophyta и Xanthophyta) сближаются по сходству строения оболочки клетки, состава пигментов, запасных питательных веществ и т. п. С золотистыми водорослями связан тип Phaeophyta (бурые водоросли), происхождение которых не совсем ясно. Тип Rughophyta стоит особняком или, может быть, является группой, отделившейся от золотистых водорослей.

Другой независимый эволюционный ряд представляют зеленые, эвгленовые и харовые водоросли. Зеленые водоросли (Chlorophyta), а именно, представители класса Siphoniaceae, известны с кембрия. Как боковая ветвь рассматривается тип Euglenophyta. Боковой ветвью зеленых можно считать и часто объединяемые с ними харовые водоросли, известные с девона.

Палеоботаник Немец (Nemejč, 1950), рассматривая растительный мир с точки зрения родства и исторического развития, выдвинул оригинальную систему низших растений. Он выделяет пять крупных групп: 1) Schizophyta (бактерии), 2) Cyanophyta (синезеленые водоросли), 3) Protophyta (доводоросли — жгутиковые), 4) Algae (водоросли) и 5) Micophyta (грибообразные). Последние три группы автор разделяет на ряд типов. Водоросли делятся на Rhodophyta, Phaeophyta, Chrysophyta и Chlorophyta. Chlorophyta включает классы Chlorophyceae, Conjugatae, Charae и Algomycetes.

Рассматривая филогенетические взаимоотношения, Немецц выводит первые три основных типа из одного неизвестного предка, а бактерии (Schizophyta) считает за прогрессирующий примитивный вид, который может быть как авто-, так и гетеротрофным. Положение бактерий особое, и оно не связано с другими растениями и животными. В группе растений почти такое же особое положение занимают цианобактерии.

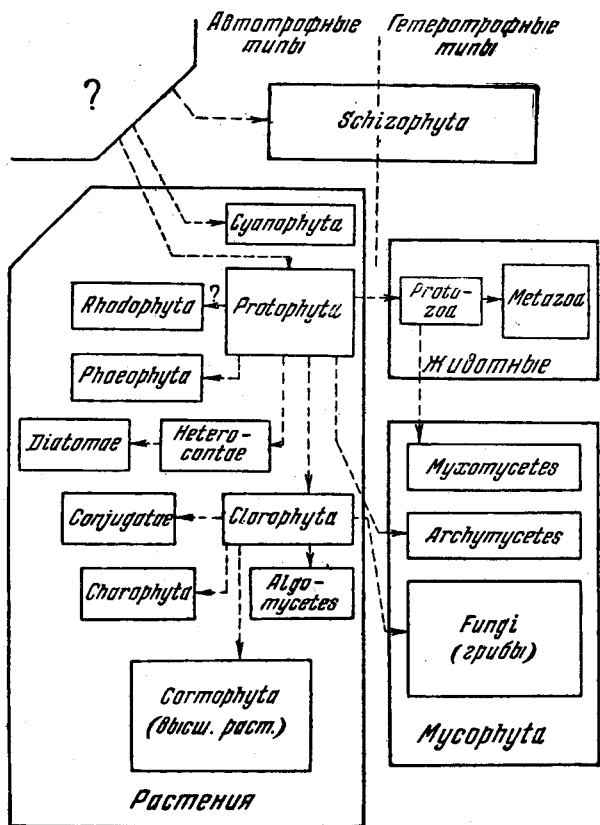


Рис. 4. Схема развития органического мира (Nemejč, 1950)

Начальной группой для остальных растений и животных, по Немеццу, является Protophyta, давшая, с одной стороны, гетеротрофные животные и микофиты, а с другой — автотрофные: багряные, бурые, диатомовые и зеленые водоросли. От зеленых водорослей развились хары, высшие растения, конъюгаты и Algomycetes.

Общая картина эволюции организмов дана в виде схемы на рис. 4.

#### ВОДОРОСЛИ, КАК ПОРОДООБРАЗОВАТЕЛИ

Распространение ископаемых водорослей на территории СССР неравномерно, так как зависит от фаций, а также от изученности соответ-

ствующих отложений. Многие обширные территории либо закрыты четвертичными осадками (например, Западно-Сибирская низменность), либо изучены слабо (север Сибири, Дальний Восток), и на них пока почти не отмечены находки водорослей. В некоторых регионах местонахождения ископаемых водорослей или редки, или часты — в зависимости главным образом от степени геологической изученности и от присутствия соответствующих фаций. На приближенной схеме (рис. 5) распространения ископаемых водорослей (без учета диатомовых и жгутиковых) можно выделить сгущения отдельных находок на юге Европейской части СССР и на юге Урала и Западной Сибири, а также обширную область распространения строматолитов докембрия, кембрия и силура между Енисеем и Алданом. Эту схему нужно рассматривать как приблизительную сводку, не учитывающую всех находок, часто отраженных лишь в местных рукописных отчетах геологических партий. За последнее время глубоким бурением на Восточно-Европейской платформе выявлены многочисленные остатки известковых водорослей в известняках палеозоя, но сводка этих материалов еще ждет своего исследователя.

Стратиграфическое значение водорослей разбирается в разделах, посвященных отдельным типам. Здесь можно сказать, что на настоящем этапе геологического изучения территории СССР наибольшее значение имеют водоросли палеозоя и третичных отложений. Водоросли мезозоя изучены слабее, и в силу фациальных особенностей осадков их меньше.

Как результат жизнедеятельности водорослей в ископаемом состоянии известны: 1) органические остатки, образующие при захоронении жидкие и твердые нефтеподобные соединения (сапропели, богхеды, горючие сланцы); 2) кремневые «скелеты», формирующие трепелы, опоки, кизельгур и т. п.; 3) карбонатные образования и «чехлы», создающие после гибели водорослей известковые и доломитовые породы.

Сапропели, или жировые отложения, образованные скоплением планктонных водорослей, хорошо известны в современных озерах. Некоторые синезеленые (*Gloeocapsomorpha*) и примитивные зеленые (*Reinschia*) водоросли, начиная с ордовика, образуют горючие сланцы (например, кукерсит). Согласно М. Д. Залескому, З. В. Ергольской и др., водоросли этого типа играют важную роль в углеобразовании.

Кремневые отложения образуются в результате жизнедеятельности диатомовых и реже — синезеленых водорослей. Меловые и третичные



от сухого вещества. Си найдена в ничтожных количествах в *Fucus*, Zn — в некоторых ламинариях (0,007%) и в фукусах (0,008%). Ti определялся спектроскопически и был встречен в бурых и багряных водорослях. Pb содержится в некоторых бурых водорослях в количестве 0,0018%. Ag, Co, Sn, Mo, V в некоторых водорослях были определены качественно. В иногда содержится до 3—5% в золе водорослей, но обычно он упускается при анализе. В золе ламинарий найдены Bi, Sb, W, Rb, Cs. Sr в количестве 0,25% встречен в *Lithothamnium*, а Ba — в некоторых кораллинациевых. F был найден в *Lithothamnium* в количестве 8—10% от золы. Ra также был обнаружен в водорослях, но его содержание во много раз меньше, чем в сухопутных растениях ( $5,6 \times 10^{-11}$ ).

Химические анализы *Lithothamnium calcareum* показали присутствие празеодима, неодима, самария и вольфрама, а спектрографически установлены Ag, As, Cu, Ge, Cl, Mn, Mo, Ni, Pb, Sb, Tu, Va, Sn.

Таким образом, положено начало геохимического исследования современных водорослей, хотя анализов планктонных водорослей почти не производилось. Ископаемые же водоросли аналогичными исследованиями почти не затронуты.

Для некоторых современных водорослей делались попытки определить скорости накопления в результате их жизнедеятельности известкового осадка. Наиболее быстрые натёки образуются в горячих источниках при помощи синезеленых водорослей. Быстрый рост обильных слоевищ наблюдался у каменных багряных водорослей в условиях тропических рифов, где каналы, проходящие через рифовую грядку глубиной 2 м, становились несудоходными и зарастали в течение десяти лет. Однако на эти цифры нужно смотреть как на относящиеся к местным исключительным условиям. Более распространены скорости от долей до 1—2 мм в год. Так, отложения харовых водорослей в Зеленом озере (США) дают общий прирост известкового осадка 0,3 мм в год.

Судя по «годовым» слоям строматолитов ордовика Восточной Сибири, можно считать, что годовой прирост карбонатных выступов равен 1—1,5 мм; однако здесь отложение карбоната связывается не только с выделением водорослей, но и с неорганическим осадкообразованием.

Таким образом, скорость образования известкового и кремневого осадка в результате жизнедеятельности водорослей сильно колеблется: от десятых долей до несколько миллиметров в год.

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ВОДОЕМЕ

Бентосные водоросли у берегов озер и морей часто распределены по более или менее ясным зонам или сообществам. Например, определенные глубины у берегов моря занимают фукусовые, ламинариевые и багряные водоросли. В океане зональность обуславливается главным образом влиянием приливов, в Средиземном море играют роль подвижность и прозрачность воды, а также характер дна.

Раньше глубины распространения водорослей связывали с их окраской. Считалось, что зеленые водоросли живут близ поверхности, бурые — в более глубокой зоне, а багряные — на самых низких уровнях. На самом же деле эта схема неверна. Существующие растительные пояса водорослей не отвечают их пигментации. Приливо-отливные явления играют большую роль в распределении фукусовых и ламинариевых водорослей. Зеленые водоросли иногда встречаются в относительно глубоких местах (до 40—75 м) и не всегда преобладают в верхних зонах. Некоторые из них (*Cladophora*) избегают очень яркого света, другие же (*Entheromorpha*, *Chaetomorpha*), наоборот, живут в самых освещенных местах. Багряные водоросли наиболее чувствительны к сильному свету. Многие из них живут в затененных местах или в местах, закрытых скалами, иногда под толстым слоем других водорослей, или на большей глубине. Некоторые же багряные (*Polydiphonia*) развиваются при полном свете и живут выше линии отлива или даже выше уровня моря, увлажняясь брызгами прибоя. *Chondrus crispus* становится темно-красным в затененных или глубоких местах и зеленым — на небольших глубинах.

## СОХРАННОСТЬ ИСКОПАЕМЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Благодаря тому, что многие водоросли отлагают тем или иным способом минеральные соли, твердые минеральные выделения сохраняются в ископаемом виде и позволяют рассмотреть наружную, а часто и внутреннюю структуру растений (Маслов, 1937, 1952, 1956; Швецов, 1948; Dangeard, 1933; Hirmer, 1927; Pia, 1926, 1937; Schimper, 1874).

Некоторые минеральные «панцири» водорослей отличаются сложной и разнообразной структурой, что позволило исследователям детально изучить отдельные группы водорослей (диатомовые, кокколитофориды). Перекристаллизация твердого «скелета» водоросли после ее гибели изменяет структуру вплоть до полного исчезновения следов анатомического строения.



Водоросли сохраняются в виде отпечатков, иногда с остатками органической пленки, чаще обугленной, выделяющейся в виде темных пятен на светлом фоне горной породы. Так как водоросль, не отлагающая минерального осадка, при гибели легко разлагается, растительные микроструктуры сохраняются редко. Поэтому при изучении приходится довольствоваться выяснением внешней формы, ветвлением и т. д., и в последнем случае отождествление отпечатка с водорослями вызывает ряд затруднений. В литературе известно несколько названий для таких «водорослей», часто относимых к другим слоевцовым растениям.

Так, под родовым названием *Thalites* Walton, 1925, известны уплощенные, почти лентовидные слоевища, повторно дихотомически ветвящиеся, сужающиеся от места ветвления и известные из рэта Челябинского бассейна и Киргизии (Сон-Куль), нижней юры Украины и средней юры Эмбы. Может быть, они относятся и к печеночникам или к корням высших растений. Похожие отпечатки известны также под названиями *Algites* Seward — из меловых отложений, *Algacites* Schlotheim — из триаса, *Abakiniella* Chachlov — из девона Минусы и т. п. Один из таких отпечатков — *Thamnocladus* White — описан ниже среди водорослей неопределенного систематического положения.

#### ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ

Пашер, а за ним Дефландр разделяют все растения на два царства: 1) голопластидных, у которых пигмент (если он присутствует) распределен по всей клетке (синезеленые водоросли и бактерии), и 2) эупластидных, у которых пигмент заключен в особых тельцах — пластидах или хроматофорах. Эупластидные растения делятся на ряд типов: *Chrysophyta*, *Pyrrophyta*, *Euglenophyta*, *Phaeophyta*, *Chlorophyta*, *Charophyta*, *Rhodophyta*, *Bryophyta*, *Pteridophyta*, *Anthophyta*, *Muxophyta*, *Phycomyophyta* и *Mycophyta*.

По Пашеру, к водорослям относятся:

- а) *Cyanophyta* (синезеленые)
- б) *Chrysophyta* (золотистые)
- в) *Pyrrophyta* (пиррофитовые)
- г) *Euglenophyta* (эвгленовые)
- д) *Phaeophyta* (бурые)
- е) *Chlorophyta* (зеленые)
- ж) *Charophyta* (харовые)
- з) *Rhodophyta* (багряные, или красные)

В дальнейшем были еще выделены *Bacillariophyta* (диатомовые) из золотистых и *Xanthophyta* (желто-зеленые) из зеленых водорослей.

В настоящем труде принята следующая последовательность в изложении материала:

- 1) *Cyanophyta* (синезеленые)
- 2) *Bacillariophyta* (диатомовые)
- 3) *Chrysophyta* (золотистые)
- 4) *Pyrrophyta* (пиррофитовые)
- 5) *Euglenophyta* (эвгленовые)
- 6) *Phaeophyta* (бурые)
- 7) *Chlorophyta* (зеленые)
- 8) *Xanthophyta* (желто-зеленые)
- 9) *Charophyta* (харовые)
- 10) *Rhodophyta* (багряные)

Под термином *Flagellata* — жгутиковые — многими, в особенности прежними авторами, понимается сборная группа организмов, в настоящей работе относимая главным образом к золотистым, пиррофитовым и эвгленовым.

Амберже определяет жгутиковые как одноклеточные бесполое организмы, снабженные одним или несколькими жгутами, с более или менее сложными клетками, бесцветными либо окрашенными желтым или бурым пигментом. Некоторые исследователи относят их к животному миру. Они помещены как в палеозоологическом справочнике Циттеля, так и в палеофитологическом справочнике Хирмера.

По Дефландру, ископаемые жгутиковые делятся на ряд групп: *Chrysomonadeae*, *Silicoflagellateae*, *Coccolithophoridae*, *Discoasterideae*, *Desmoconteae*, *Dinoflagellateae*, *Hystriospheraeideae*, *Ebriideae*.

Шадефб связывает хризомонад с диатомовыми и бурыми водорослями, а динофлагеллат выделяет в особый класс *Pyrrophyceae*.

Дискоастериды и хистрикосферы — недостаточно изученные организмы, чтобы с уверенностью относить их к жгутиковым водорослям. Остальные группы или классы нашли свое место в типах, выделенных последними работами советских альгологов. Л. И. Курсанов (1953) разделяет современные жгутиковые на *Chrysomonadinae*, *Cryptomonadinae*, *Dinoflagellateae*, *Heterochloridinae*, *Chloromonadinae*, *Eugleninae*, *Volvocinae*, *Pantostomatinae*, *Protomastiginae*, *Distomatinae*.

Нам кажется удобнее воспользоваться классификацией, принятой группой альгологов и приведенной в «Определителе пресноводных водорослей СССР», так как жгутиковые стадии обычно не являются исключительными для *Flagellata* и отмечаются у других типов водорослей, между тем различия в анатомии групп жгутиковых так велики, что эти организмы, естественно, попадают в разные типы водорослей.

Вага А. Ф. 1952. Системы органического мира. Ботан. журн., т. 37, № 5, стр. 639. Виноградов А. П. 1935. Химический элементарный состав организмов моря, ч. I. Л., Изд-во акад. наук СССР, Биохим. лабор. Акад. наук СССР, т. 3. Воронихин Н. Н. 1953. Растительный мир континентальных водоемов. Изд-во Акад. наук СССР.

Давиташвили Л. Ш. 1949. Курс палеонтологии. Изд. 2-е. Госгеолиздат, стр. 446—458.

Еленкин А. А. 1938. Синезеленые водоросли СССР, вып. 1. Изд-во Акад. наук СССР.— 1941. Эволюция синезеленых водорослей в связи с близкими к ним протистами. Рефераты работ учреждений отд. биол. наук Акад. наук СССР, т. 19.

Курсанов Л. И. и др. 1953. Определитель низших растений. Водоросли, т. 2. Сов. наука, стр. 1—310.

Маслов В. П. 1935. Карбонатные водоросли как геологический фактор. Сов. геол., № 5, стр. 475—490.— 1937. Атлас карбонатных пород, ч. 1. ОНТИ, стр. 6—12.— 1952. Карбонатные желваки органического происхождения. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. геол., т. 27 (№ 4), стр. 28—45.— 1953. Принципы номенклатуры и систематики строматолитов. Изв. Акад. наук СССР, сер. геол., № 4.— 1956. Ископаемые известковые водоросли СССР. Тр. Ин-та геол. наук Акад. наук СССР, вып. 160, стр. 1—300. Махаев В. Н. 1937. Водоросли как руководящие ископаемые. Докл. Акад. наук СССР, т. 15, № 8. Мейер К. Г. 1952. Опыт филогенетической системы зеленых водорослей. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 56, № 5, стр. 56.

Пиа Ю. 1936. Водоросли как руководящие ископаемые. Пробл. палеонтол., т. I, стр. 11—34.— 1937. Древнепалеозойские известковые водоросли как показатели климата. Тр. XVII сессии Междунар. геол. конгр., т. 6. М. Польшанский В. И. 1956. Филогенез низших растений. БСЭ, т. 45, стр. 114—115.

Топачевский А. В. 1952<sub>1</sub>. К вопросу о первичных водорослевых организмах. Ботан. журн. Акад. наук СССР, т. 9, № 1.— 1952<sub>2</sub>. Эволюция и основные этапы морфологической дифференциации тела водоросли. Науч. зап. Киевск. ун-та, т. 9, вып. 12, стр. 81—86.

Швецов М. С. 1948. Петрография осадочных пород. Изд. 2-е. Госгеолиздат.

Chadefaud M. 1952. La leçon des algues. L'année biol., sér. 3, v. 28, N 5-6, p. 9.

Danger L. 1933. Traité d'algologie. Paris.

Emberger L. 1944. Les plantes fossiles dans leur rapport avec les végétaux vivants. Paris, p. 46—93, 96—104.

Fritsch F. F. 1935. The structure and reproduction of the algae. I. Cambridge.— 1944. Present day of classification of algae. Botan. Rev., v. 10, p. 277.— 1954. Evolutionary trends among algae in relation to the origin of vascular plants. Rap. 8 Congr. Int., sec. botan., v. 23.

Hirmer M. 1927. Handbuch der Paläobotanik. Mit Beiträgen von J. Pia und W. Troll, Bd. I. Thallophyta, Bryophyta, Pteridophyta. München u. Berlin, S. 34—111.

Nemejč F. 1950. Půrozená systematika rostlin ve světle dosavadních paleontologických dokladů. Sborn. Nar. Mus. Praha, v. 6, № 3, Geol. Paleontol., N 2, p. 3—83.— 1959. Paleobotanika. Praha.

Pascher A. 1914. Ueber Flagellaten und Algen. Ber. Dtsch. Botan. Gesellsch., Bd. 32, S. 136—160.— 1931. Systematische Uebersicht ueber die mit Flagellaten in Zusammenhangstehenden Algenreihen etc. Beih. Botan. Cbl., 2 sa, Bd. 48, S. 317. Pia J. 1926<sub>1</sub>. Pflanzen als Gesteinsbildern. Berlin, S. 36—167.— 1926<sub>2</sub>. Die Gesteinsbildung durch Pflanzen. Die Bildung. Wien, S. 103.— 1937. Die wichtigsten Kalkalgen des Jungpaläozoikums und ihre geologische Bedeutung. Études stratigr. carbon, 1935. Paris, p. 765—856.

Schimper W. P. 1874. Traité de paléontologie végétale, v. 3. Paris. Svedelius N. 1929. An evaluation of structural evidences for genetic relationships in plants Algae. Proc. Int. Cong. Plant Sci., v. I, p. 457—481. Steinecke F. 1931. Die Phylogenie der Algophyten. Schrift. Königsb. Ges. Nat. Kl., Bd. 8, N 5.

Tilden J. E. 1928. Some hypotheses concerning the phylogeny of the Algae. Amer. Nat., v. 62, p. 137—155.

West G. 1916. Algae in Cambridge botanical handbook, v. 1.

Zimmermann W. 1930. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena.



# ТИП СYАНОРНУТА (SCHIZOPHYCEAE). СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

## ОБЩАЯ ЧАСТЬ

### История изучения

Синезеленые водоросли — одноклеточные (колониальные) или многоклеточные микроскопические автотрофные растения, обладающие хлорофиллом и пигментом фикоцианом. Размножение вегетативное и бесполое. Отсутствуют жгутиковая стадия развития, оформленное яйцо и хроматофоры.

Название дано по преобладающей окраске, но иногда эти организмы бывают окрашены в оливково- или желто-зеленые, розовые, фиолетовые и другие цвета. Студенистые колонии порой достигают нескольких сантиметров в диаметре. Под микроскопом могут быть смешаны с мелкими формами зеленых водорослей (*Chlorophyta*) и примитивными багрянками (*Rhodophyta*).

Клетки состоят из оболочки, внутри которой находится окрашенная хроматоплазма, окружающая бесцветную центроплазму, или центральное тело. В хроматоплазме имеются включения (цианофициновые зерна, белковые кристаллоиды, минеральные кристаллы и т. п.).

Продукты ассимиляции в виде углеводов (гликоген) откладываются в центро- и хроматоплазме. Клеточные оболочки состоят преимущественно из пектина. Характерно наружное ослизнение клеток, а внутри — частое включение газовых вакуолей. Последние, уменьшая объемный вес организма, позволяют водорослям всплывать на поверхность воды.

Ископаемые синезеленые водоросли стали изучать во второй половине XIX столетия в связи с развитием микроскопических исследований горных пород и живых организмов. Вначале известковые остатки синезеленых водорослей относили к животному миру, несмотря на то, что микроскопическое изучение живущих синезеленых водорослей началось ранее такого исследования ископаемых. Например, известковый организм *Giroanella* относили сначала к фораминиферам, потом к спикулам губок, а затем — к зеленым водорослям. Только в XX в. эти ископаемые стали принимать за остатки синезеленой водоросли, найдя в них следы поперечных перегородок (Маслов, 1935; Frémy et Dangeard, 1936). Некоторые известковые формы, как, например, *Zonotrichites* Bornemann, 1886 и *Confervites* Bornemann, 1887, сразу сравнивали с современными формами синезеленых водорослей, и их отнесли к этому типу. Другие, например, *Mitcheldeania* Nicholson, 1888, или *Sophaerocodium* Rothplets, 1891, вначале отнесенные к зеленым или синезеленым водорослям, в XX в. были подвергнуты ревизии. В дальнейшем Вуд (Wood, 1948) рассматривал эти организмы как симбиоз синезеленых водорослей с фораминиферами.

1914 год стал важным рубежом в истории изучения ископаемых синезеленых водорослей. В этом году Уолкотт (Walcott) обнаружил проблематические клетки в известковых стяжениях, называемых строматолитами, и связал эти образования с жизнедеятельностью синезеле-

<sup>1</sup> Составили К. Б. Кордэ и В. П. Маслов; раздел тафономии написан И. Н. Крыловым.

ных водорослей. Известковые остатки трубчатого характера, описанные Гарвудом (Garwood, 1914) как род *Ortonella*, первоначально были отнесены к синезеленым водорослям; в дальнейшем рядом палеонтологов (Пи́а, Фролло, Джонсон) этот род без веских оснований был отнесен к зеленым (кодиевым) водорослям. *Ortonella* часто встречалась в отложениях, развитых в Европе.

Наиболее изученной ископаемой синезеленой водорослью нужно считать род *Gloeocapsomorpha*, описанный М. Д. Залесским (1917) из горючих сланцев (куккерсит) ордовика Прибалтики. Водоросль эта настолько хорошо сохраняет свою органическую структуру, что при мацерации может быть выделена из породы, и направленные колонии ее могут быть получены в их естественном виде. Янтарно-желтое однородное органическое вещество, окружающее клетки, по-видимому, отвечает периферической слизи или слизистым оберткам. М. Д. Залесский сравнивает этот род с современным родом *Gloeocapsa*. А. А. Еленкин (1936), критически разобрав работы М. Д. Залесского, считает, что описанная последняя форма представляет ископаемый род синезеленых водорослей, который относится либо к сем. *Gloeocapsaceae*, либо к сем. *Eutophysalidaceae*. А. А. Еленкин не считает доказанной близость р. *Gloeocapsomorpha* к р. *Gloeocapsa*.

В последнее время некоторые исследователи (Traverse, 1955 и др.) подвергли новой ревизии р. *Gloeocapsomorpha*, сравнивая его с р. *Botryococcus* из желто-зеленых водорослей (Ханторфита). Причиной такого пересмотра послужила способность выделения этими водорослями, также как и *Gloeocapsomorpha*, жиров и образования горючих сланцев с нефтяными продуктами. Так как эта последняя ревизия не закончена и нет достаточных аргументов в пользу перенесения *Gloeocapsomorpha* из синезеленых водорослей в желто-зеленые, мы пока оставляем этот род в Суанорфита.

В 1919 г. Уолкотт описал из кембрия С. Америки неизвестковую форму нитчатой кустистой водоросли с сохранившимся органическим веществом под родовым названием *Morania*.

В 1923 г. Рейсом (Reis) были описаны в третичных отложениях Германии известковые туфы со следами водорослей. Известковые структуры, образованные пороодообразующими водорослями, дали ему возможность описать несколько родов. Некоторые из описанных форм Рейс отнес к зеленому водорослям (*Chlorellopsis*, *Microchorton*, *Dendractis*, *Brachydactylus*, *Cladophorites*, *Dimorphostroma*). В дальнейшем Пи́а (Pia, 1927) отнес *Brachydactylus*, *Dimorphostroma* и *Ternitrix* к синезеленым водорослям, *Chlorel-*

*lopsis* — к водорослям неопределенного систематического положения, а остальные не включил в свой справочник, считая их, по-видимому, слишком проблематичными.

В появившемся в 1927 г. справочнике Хирмера по палеоботанике (Hirmer, 1927) Пи́а описал слоевцовые растения. В разделе синезеленых водорослей он предложил искусственную классификацию, в которую входят и строматолиты.

В 1928 г. была опубликована работа японских ученых Ябе и Тояма (Yabe a. Toyama, 1928), описавших новый род *Picnoporidium*, близкий к *Ortonella*.

В 1929 г. В. П. Маслов описал из каменноугольных отложений известковые остатки синезеленых водорослей со следами сферических клеток под родовым названием *Nostocites*, сравнивая организм, образовавший известковые выделения, с современными водорослями из сем. *Nostocaceae*. А. А. Еленкин (1936), критически разобрав структуру, описанную В. П. Масловым, считал, что она может быть отнесена как к *Nostocaceae*, так и к *Апабаепасеае*, а в случае отсутствия гетероцист — к порядку *Oscillatoriales*.

Углеобразующие водоросли продолжал изучать М. Д. Залесский (1928), описавший новый род *Oscillatoria* из горючих сланцев юры Ульяновской области. По размерам очень крупных клеток этот род не может считаться близким к современному роду *Oscillatoria*, с которым сравнивает автор описания. В дальнейшем при изучении угле- и сланцеобразующих водорослей, А. А. Ларищевым были выявлены два новых рода: *Gloeocapsites* из девона и *Entophysalites* (Ларищев, 1952) из юры. Оба рода близки к *Gloeocapsomorpha* Zalesky.

Интенсивное изучение после 1930 г. литологии известняков, в особенности каменноугольного возраста, привело к подтверждению ранее известных известковых синезеленых водорослей и описанию немногочисленных новых родов. Так, Гарвуд (Garwood, 1931) описал из карбона Англии новый род *Bevocastria*, относимый к синезеленым водорослям, но который трудно сравнивать с современными.

А. Г. Вологдин (1932) описал из кембрия Сибири проблематичную известковую пузыревидную форму под родовым названием *Renalcis*. В дальнейшем К. Б. Кордэ нашла в известковых оболочках «пузырей» радиальные каналы, которые, по ее мнению, являются следами нитей синезеленой водоросли.

Исследования Пи́а девонских и пермских известковых стяжений, собранных Н. Ф. Геккером в Ленинградской области, установили присутствие ранее известных водорослей *Girvanella*

и *Zonotrachites*, участвовавших в образовании желвачков (онколитов).

Интересную сводку по средне- и верхнепалеозойским водорослям осуществил Пиа (Pia, 1937), выделивший в каждой системе остатки синезеленых водорослей (*Spongiostromata*, *Agathidia* и *Thamnidia*). В сводке использован также и наш отечественный материал. В США Джонсон (Johnson) в течение ряда лет (1933—1955 гг.) описывал разнообразные водоросли и среди них — синезеленые.

В 1937 г. вышла работа В. П. Маслова (1937, 2) по строматолитам Сибири, где затрагиваются общие вопросы строения и систематики известьотлагающих синезеленых водорослей.

Большую работу по исследованию остатков синезеленых водорослей в строматолитах провела К. Б. Кордэ (1950, 1953<sub>1,2</sub>, 1954, 1955), занявшаяся изучением особенностей строения колоний, нитей и даже клеток, иногда сохранившихся на отдельных участках строматолитовых образований. При этом ряд установленных и описанных ею родов отнесен к современным семействам синезеленых водорослей. К сожалению, плохая сохранность остатков водорослей не позволяет считать ее таксономию бесспорной.

В последние годы В. П. Масловым описаны известковые остатки синезеленых водорослей из третичных отложений Закавказья в районе г. Риони (Маслов, 1955) под родовым названием *Rivularialites* и из карбона Подмосковья — под названиями *Stipulella* и *Aphanocapsites* (Маслов, 1956<sub>1</sub>). Все эти новые роды сравниваются с современными родами, но насколько это сделано правильно покажет будущее.

Рутте (Rutte, 1953), исследовав эоценовые известняки Клейнкема в Бадене, описал синезеленые водоросли, образующие известковые шарики и корки. Часть их относится, по Рутте, к *Oscillatoriaceae* (без родового названия) и состоит из обызветленных тонких трубок, сгруппированных в дерновники. Эта форма сравнивается с р. *Lyngbya*. Там же встречен и проблематичный организм, названный *Limnocolodium*, описанный ранее Глюком (Glück) под названием *Microcodium* и отнесенный к кодиевым водорослям. Новейшие исследования показали, что этот организм, по-видимому, относится к синезеленым водорослям (Маслов, 1956<sub>2</sub>). В данной сводке *Microcodium* помещен в водоросли неопределенного систематического положения.

Синезеленые водоросли, сверлящие известковый субстрат, которые часто встречаются в осадочных породах, имеют значение для геологов и литологов как указатели фаций. На них давно обратили внимание, но в ископаемом виде пер-

воначально относили к грибам, сверлящим губкам и т. п. Следы сверлящих организмов обычно не сохраняют форм перфорировавшего организма. Г. А. Надсон (1900), проводивший наблюдения над современными синезелеными водорослями, перфорирующими обломки раковин,

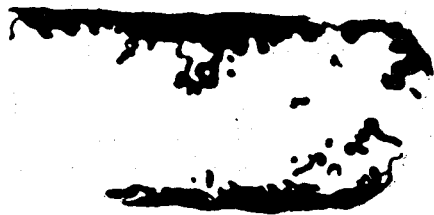


Рис. 1. Сверлящие водоросли, образующие темные полости по краям обломка моллюска, ×73; мел, Кавказ (колл. В.П. Маслова)

писал, что многие нитчатые водоросли, углубляясь в субстрат, переходят в «глеокапсоидную фазу»; они распадаются на группы клеток, при этом полость, занятая водорослью, расширяется в неправильную камеру. Способность сверлить известковое основание связывается с выделением водорослями кислот. Такой способностью обладают разные формы синезеленых и зеленых водорослей, не связанных между собой генетически. Среди современных водорослей Ерцегович (Ercegovič, 1925) описал ряд форм с юга Европы. Пиа (Pia, 1937) издал специальную сводку по сверлящим водорослям и грибам, придя к выводу о невозможности применения к их следам в известковых обломках обычной номенклатуры. Он обозначил их условным сборным термином *Palaeachlya*, без выделения родов и видов (рис. 1). Этот условный термин не определяет принадлежности сверлившего организма к синезеленым или зеленым водорослям.

Известьотлагающие водоросли долгое время являлись объектом изучения как источник образования оолитов, онколитов и строматолитов. Способность образовывать оолиты приписывалась Ротплетцем (Rothpletz, 1891) водорослям *Gleocapsa* и *Gleothecca*, клетки которых были им встречены в оолитах. Весеред (Wethered) пытался объяснить образование оолитов наматыванием нитей *Giroanella* вокруг случайного обломка. В дальнейшем это объяснение оказалось несостоятельным, так как обычные оолиты не включают организмов.

Онколиты и строматолиты имеют длительную историю изучения, сложный состав, труднодешифрируемую внутреннюю структуру и различный подход к их изучению у разных исследователей. Поэтому их рационально рассмотреть отдельно, в разделе «Тафономия»,

остановившись на них там более подробно. Онколиты и строматолиты аналогичны современным известковым водорослевым туфам, и их изучение связывается с исследованием не только явных следов водорослей, но и карбонатных структур, лишь отдаленно напоминающих полости и каналы от нитей водорослей. Так как большей частью в образовании строматолитов участвуют синезеленые водоросли, то эти известковые образования отнесены в раздел синезеленых.

В последние годы появились интересные работы по изучению современных известковых отложений в пещерах, где при полном отсутствии света живут и образуют известковые наросты синезеленые водоросли (Hoeg, 1946). Но вопрос о возможности существования синезеленых водорослей без света и их гетеротрофии пока еще недоработан.

### Морфология

Морфология синезеленых водорослей определяется формой клеток и строением нитей, наличием гетероцист (пограничных клеток), формой и структурой окружающей клетки и нити слизи, ветвлением нитей, делением клеток и размножением. Форма клеток как у одноклеточных, так и у колониальных форм бывает разнообразной: сферической (преобладает), эллипсоидальной, яйцевидной, грушевидной, сердцевидной, трапециевидной, цилиндрической, дугообразной, S-образной, веретеновидной. У нитевидных водорослей форма клеток дает все переходы от сферических клеток к цилиндрическим. Отдельные клетки и группы клеток в колониях одеты слизистыми оболочками, или обертками, иногда с ясной слоистостью. Клетки в нитях отделены друг от друга так называемыми поперечными перегородками, часто с порами, через которые проникали плазмодесмы (протоплазматические тяжи). Совокупность соединенных клеток называется т р и х о м о м, а трихом вместе со слизистым одевающим его цилиндром (влагалищем) называют н и т ь ю. Клетки в трихоме могут быть единообразными и могут увеличиваться или уменьшаться в процессе роста. Симметричные трихомы имеют одинаковую ширину (сем. Oscillatoriaceae), или утоняются (сем. Hammatoidaceae), или утолщаются (сем. Scytonemataceae) к концам. Асимметричные трихомы утоняются (сем. Rivulariaceae и Notoeothrichaceae) или утолщаются (сем. Leptobasaceae) к вершине. Героцисты, или пограничные клетки, у нитчатых форм отличаются формой, величиной, двуслойными оболочками и отмиранием содержимого. В ископаемом со-

стоянии они наблюдаются редко. Влагалища бывают однородными и слоистыми; рост их происходит путем наложения новых слоев. Форма влагалищ цилиндрическая, с параллельной или косой слоистостью, или воронкообразная (в последнем случае возникает ряд следующих друг за другом воронок). Ветвление нитей бывает истинное, когда трихом и влагалище ответвляют новую нить, и ложное, когда трихом разрывается внутри влагалища, а оба разорванных конца (или один из них) погибают и дают начало ложным ветвлениям.

Редко встречается V-образное ветвление, возникающее в результате бокового разрастания нити и образования бокового выступа в виде латинской буквы V или русской буквы У. Похожее, но в основе ложное, петлевидное ветвление встречается в сем. Scytonemataceae с петлевидными выступами из удвоенного трихома.

Размножение синезеленых водорослей осуществляется делением клеток, что влечет за собой увеличение колонии путем образования различных типов спор, гормогоний (распадение трихома на части, каждая из которых дает новую колонию) и т. п. В ископаемом виде все эти формы размножения обычно не сохраняются. Встречаемые иногда раздувы пустот от трихомов в некоторых случаях могут трактоваться как гормогонии.

Колонии синезеленых водорослей могут быть разной формы: округлой, лепешкообразной, бесформенной, растекающейся по субстрату, или дерновинной из несливающих нитей, окруженных каждая своей слизистой оболочкой. Кустики могут в свою очередь полностью быть погружены в слизь или же каждая их нить ослизнена.

Колонии донных синезеленых водорослей расселяются по дну. Нарастая на камнях и различных донных субстратах, они придают им бородавчатый вид, если эти колонии имеют форму лепешечек, или покрывают все тонкой, различной плотности (разной у разных видов) бесформенной водорослевой пленкой толщиной в несколько миллиметров, окрашивающей субстрат в соответствующий цвет и делающей его скользким.

В ископаемом виде клетки и трихомы обычно не сохраняются, в особенности при обызвествлении слизистых оболочек. Но некоторые углеродобразующие водоросли или остатки водорослей в глинистых породах сохраняют форму клеток и слизистые оболочки. Так, например, ископаемая водоросль *Gloeocapsomorpha Zalesky*, отнесенная М. Д. Залесским к синезеленым водорослям, сохраняет не только форму клеток, но и слоистость слизистой обертки, превращенной



в резиноподобное вещество. У известьотлагающих синезеленых водорослей слизь вокруг клеток водоросли частично или нацело обызвестляется, окремневаает, или оруденеваает. При такой минерализации сами клетки обычно исчезают, а вместо них остаются пустоты, заполненные карбонатом или кремнеземом. По форме пустот и каналов исследователь в той или иной мере может восстановить форму нити или отдельных клеток колонии водоросли.

Слоевиде синезеленых водорослей состоит либо из скопления разрозненных клеток, либо из отдельных нитей или скоплений нитей в виде пучков, клубков и т. д. Для определения синезеленых водорослей важное систематическое значение имеют форма клеток, изменение их величины и характера, способ ветвления нитей, наличие гетероцист, органов размножения и т. д. Эти вопросы в отношении современных форм детально рассмотрены в ряде учебников и монографий, из которых наиболее полна монография А. А. Еленкина (1936), а наиболее удобны для работы определители (Голлербах, Косинская, Полянский, 1953; Косинская, 1948). Поэтому, казалось бы, остается только воспользоваться готовой терминологией и систематикой и применить их к ископаемым формам. К сожалению, это возможно только в тех редких случаях, когда при отложении извести вся поверхность клетки фоссилируется хотя бы с некоторым приближением или когда клетка и окружающие оболочки сохраняются в ископаемом виде. У синезеленых водорослей отложение извести происходит снаружи живущей клетки в виде отдельных кристаллов или в виде более или менее плотной массы, в которую включены нити и клетки водоросли. При этом способность отложения извести у разных форм синезеленых водорослей различная: одни отлагают вокруг своих нитей определенной толщины известковый чехол (возможно, ограниченный толщиной слизистой оболочки трихома), другие накапливают сгустки карбоната между нитями и т. п. И в том и в другом случае полости в известковом футляре, занятые водорослью при ее жизни, после фоссилизации остаются в виде пустот, обычно заполненных светлым «вторичным» (т. е. диагенетическим) карбонатом. Известковый же футляр водоросли в силу своей первичной мелкозернистости под микроскопом выглядит темной малопрозрачной массой, которую называют «пелитоморфным» или «афанитовым» карбонатом (обычно кальцитом).

При выделении водорослю из известкового чехла вокруг нитей определенной толщины получают известковые «трубки» или четки из клеток. Внешний и внутренний диаметры известковой трубки обычно служат важным си-

стематическим признаком, так же как и величина и форма клеток нити при их фоссилизации. Перегородки, разделяющие клетки, называются поперечными перегородками.

Если известковые отложения представляют собой скопления пелитоморфного карбоната в виде сгустков между нитями водоросли, то при фоссилизации трубки не сохраняются, а остаются лишь просветы в виде «каналов», обычно занятые светлым карбонатом в тех местах, где ранее жила водоросль. Каналы иногда местами сужаются, образуя пережимы. В этих случаях говорят, что «каналы заблокированы». Диаметр этих каналов и характер их ветвления являются систематическим признаком для определения форм синезеленых водорослей.

Малое количество признаков в фоссилизированных остатках синезеленых водорослей редко позволяет отождествлять их с ныне живущими формами. Поэтому на систематику и морфологию ископаемых синезеленых водорослей надо смотреть как на очень приближенную и условную, отличающуюся от систематики современных форм большей расплывчатостью и неопределенностью. В качестве примера можно привести некоторые формы известковых чехлов, напоминающих раковинки фораминифер, или формы, которые одними исследователями относятся к синезеленым, а другими — к зеленым водорослям.

В случаях, когда мы имеем дело с синезелеными водорослями, сверлящими известковые раковины и обломки пород, мы видим лишь просветы, пустоты или каналы от находившихся в них ранее водорослей. При этом пустоты обычно заполнены темным «афанитовым» карбонатом в отличие от описанных выше известьотлагающих водорослей. Это происходит, по-видимому, вследствие заполнения отверстий, просверленных водорослями, илистым материалом осадка.

### Методика изучения

Исследование карбонатных, кремневых и органических остатков ископаемых синезеленых водорослей требует применения микроскопа. В первых двух случаях изучаются обыкновенные прозрачные шлифы, изготовленные из карбонатной или кремневой породы, содержащей остатки водорослей. В случае сохранения органической массы ее выделяют из породы при помощи мацерации. Обычно сохранившаяся органическая масса бывает превращена в резиноподобное вещество, выдерживающее протравливание крепкими кислотами и щелочами и разбухающее от влаги, при котором водоросль принимает свой естественный облик. Приготов-

ление препаратов в канадском бальзаме требует обработки их спиртом для обезвоживания.

Изучение петрографических шлифов более затруднительно, так как сечение через изогнутую нить не дает такой четкой картины, как в случае с выделенной из породы водорослью. Но малые размеры и многочисленность клеток или нитей обычно позволяют дешифровать ископаемые остатки, особенно в сечениях, продольных по отношению к нитям. Косые сечения могут исказить представление об изучаемых объектах.

В наиболее часто встречающихся карбонатных желваках нити водорослей или концентрически обволакивают центральное ядро, или растут радиально. Поэтому наиболее благоприятным сечением будет то, которое пройдет через центр желвака или близ него. Тангенциальные или поперечные к нитям сечения позволяют судить только о диаметре пустоты, оставшейся от клетки, и о толщине минерального чехла.

Описание микроскопических объектов сопровождается измерениями внутренних пустот и известковых или кремневых чехлов, а также выяснением вторичных изменений этих чехлов. По форме внутренней пустоты исследователь стремится воссоздать форму клеток и трихома. Если поперечные перегородки сохранились, то форма клеток может быть описана, и тогда сравнение с современными формами представляет меньшие трудности, чем в случае наличия канала на месте бывшего трихома.

Принято считать, что стелющиеся формы и формы со стоячими нитями относятся к разным водорослям. Этот признак, как увидим ниже, служил Пиа для разделения условной группы *Porostromata* на две подгруппы: *Agathidia* и *Thamnidia*.

### Принципы систематики

Ископаемые синезеленые водоросли по способу сохранности делятся на три большие группы: 1) водоросли, сверлящие или перфорирующие обломки раковин других организмов; 2) известьотлагающие водоросли; 3) неизвестковые. Первая группа при современных знаниях не может быть расчленена, для вторых и третьих существует условная классификация Пиа, которая требует пересмотра.

До сих пор не проводилось исследований, специально посвященных систематике ископаемых форм сверлящих водорослей. Причину этого нужно видеть в неопределенности признаков пустот и невозможности на современных формах определить водоросль при помощи высверленного канала. Но в дальнейшем для геологических целей может иметь значение классификация

высверленных каналов. Обычно сверлящие водоросли называются *Palaeachlya*. Необходимо считать этот термин сборным для ряда ископаемых синезеленых водорослей. Родовые и видовые названия известьотлагающих синезеленых водорослей также могут оказаться сборными по высказанным выше причинам, связанным с фосцилизацией.

Первую и единственную классификацию ископаемых синезеленых водорослей дал Пиа в справочнике Хирмера (Hirmer, 1927). Отдавая себе полный отчет в том, что эта классификация является искусственной, он стремился приблизить ее к классификации современных водорослей. Пиа выделил ряд семейств: сем. *Chroococcaceae* с родами *Gloioconia* Renault и *Subtetrappedia* Renault; сем. *Protophyceae*<sup>1</sup> с родами *Gloeocapsomorpha* Zalesky, *Cladiscothallus* Renault; сем. *Oscillatoriaceae* с родами *Spirulina* Turpin, *Marpolia* Walcott и *Archaeothris* Kidston et Lang; сем. *Rivulariaceae* с родом *Ternithrix* Reis; сем. *Spongiostromata* с группами *Stromatolithi* и *Oncolithi*, в которых перечисляется ряд названий «родов» строматолитов и онколитов; «сем.» *Porostromata* с группами *Agathidia* (роды *Girvanella* Nicholson et Etheridge и *Sphaerocodium* Rothpletz) и *Thamnidia* (роды *Epiphyton* Bornemann, *Hedstromia* Rothpletz, *Mitcheladeania* Wethered, *Ortonella* Garwood, *Zonotrichites* Bornemann, *Dimorphostroma* Reis, *Brachydactylus* Reis). Два последних семейства являются сугубо искусственными, не связанными с системой современных водорослей.

При этом Пиа сделал оговорку, что *Spongiostromata* являются формами роста и что их роды не могут считаться обычными таксономическими единицами. «Сем.» *Porostromata* также искусственно разделено на стелющиеся формы — *Agathidia* и торчащие пучковидные формы — *Thamnidia*.

Из изучения современных синезеленых водорослей мы знаем, что стелющиеся и торчащие формы роста не являются признаками крупных таксономических единиц. Поэтому данные подсемейства надо рассматривать как временные группы форм, которые не могут быть помещены в естественную классификацию водорослей. Сем. *Spongiostromata* (строматолиты и онколиты) должно быть исключено из классификации водорослей как группа образований сложного генезиса.

При определении таксономической единицы ископаемой водоросли приходится идти обратным путем: не определять вначале крупное систематическое подразделение и затем более мелкое, а руководствоваться сравнением иско-

<sup>1</sup> По-видимому, относятся к *Xanthophyta*.



гаемого вида с современной формой водоросли для отнесения в крупный раздел, в котором находится современный вид или род. Так поступало большинство палеоботаников, например М. Д. Залесский, сравнивавший *Gloeocapsomorpha* с современной *Gloeocapsa*. Но такое сравнение не всегда может быть сделано с достаточной точностью. Даже М. Д. Залесский, имевший материал отличной сохранности, не обеспечивал в данном примере абсолютной точности, и отнесение изучаемых ископаемых остатков к той или иной таксономической единице системы современных синезеленых водорослей условно. Это необходимо иметь в виду при всяких попытках определения положения ископаемого остатка синезеленых водорослей. В качестве примера можно привести р. *Girvanella*, который характеризуется известковыми извитыми гладкими (внутри и снаружи) трубками одного диаметра на всем протяжении. Возникновение всех трубок нужно объяснять отложением извести во влагище с последующим исчезновением и хома при фоссиллизации. Такие цилиндрические трихомы известны у нескольких порядков (кл. *Chamaesiphoneae* — *Siphononematales*, кл. *Chroococcaceae* — *Tubiellales*, кл. *Hormogoneae* — *Diplonematales*, *Nostocales*, *Oscillatoriales*). Очень редко встречаемые поперечные перегородки у *Girvanella* дали возможность Фреми и Данжару сравнить юрскую форму этой водоросли с *Symploca* из порядка *Oscillatoriales* и назвать ее *Symploca jurassica* Frémy et Dangeard (1936).<sup>1</sup> Это определение было поддержано Е. К. Косинской (1948). Но дает ли такое определение право на отнесение всего рода *Girvanella* к роду *Symploca*? Отсутствие перегородок в других гирванеллах является, возможно, результатом вторичного исчезновения; наличие их иногда устанавливается в более древних породах (карбон, кембрий). Но еще ни один исследователь ископаемых водорослей не отважился поставить знак равенства между *Girvanella* и *Symploca*.

Для приведенного примера использована форма с четким морфологическим признаком известкового «футляра», в большинстве же случаев мы с трудом можем уловить морфологические черты исчезнувшего трихома. Поэтому отнесение многих ископаемых форм к определенным группам системы современных синезеленых водорослей является спорным и зачастую личным мнением того или иного исследователя. Отнесение той или иной ископаемой водоросли к определенной группе современных водорослей часто подвергается ревизии и дискуссии альгологов. В настоящее время такую ревизию пре-

терпевает водоросль *Gloeocapsomorpha* Zalesky, которую некоторые исследователи сравнивают с водорослью *Botriococcus* из типа *Xanthophyta*. Между тем лучшей сохранности, чем у глеокапсоморфы, трудно ожидать. Таким образом, некоторые формы, относимые к тому или иному разделу синезеленых водорослей, спорны в смысле отнесения их к типам *Cyanophyta* или *Chlorophyta*.

Мы должны считать, что находимся в начальной стадии изучения ископаемых синезеленых водорослей.

Для общей ориентировки может служить известная классификация синезеленых водорослей, предложенная А. А. Еленкиным (1936). Но воспользоваться ею для классификации всех ископаемых форм невозможно из-за отсутствия достаточных признаков у последних. Сравнение их с современными формами обычно приводит только к предположительной аналогии, но не к тождеству даже крупных групп.

В систематической части некоторые более или менее ясные формы размещены по естественным группам системы современных синезеленых водорослей. Но такое размещение надо считать условным. Более спорные формы помещены в разряд синезеленых водорослей неопределенного систематического положения, но приведено мнение К. Б. Кордэ (1958), поместившей эти формы в соответствующие систематические подразделения классификации А. А. Еленкина.

К. Б. Кордэ выделяет у синезеленых водорослей несколько типов сохранности, которые, по ее мнению, соответствуют определенным систематическим группировкам в ранге семейства и, может быть, отчасти родов, поскольку это зависит от морфологии клеток, нитей и колоний водоросли. Таким образом, уяснение типа сохранности ископаемых синезеленых водорослей помогает их систематизации и сравнению с современными формами.

Как считает К. Б. Кордэ, совершенно различным образом сохраняются нити и клетки водорослей, представляющих собой колонии, погруженные в общую слизь, и водорослей, у которых каждая нить покрыта самостоятельным слизистым влагищем. Таким образом, характер обызвествления водорослей будет определяться наличием или отсутствием слизистых обызвествляющихся влагищ и их толщиной.

В одних случаях, когда карбонат, по-видимому, отлагался в слизистых влагищах водорослевых нитей, имеющих некоторую толщину, как это наблюдается у *Scytonema drilosiphon* (Elenkin) или *Schizotrix calcicola* (Ag.) Rom., окаменелость образована известковыми трубочками соответствующей толщины и формы, такими, как у *Girvanella*.

<sup>1</sup> См. табл. IV, фиг. 1, 2.

При более плотном соприкосновении извести с нитями водорослей, связанном с незначительной толщиной слизистого футляра или отложением  $\text{CaCO}_3$ , непосредственно на поверхности клеточных оболочек, не окруженных общей слизистой массой, образовывались точные слепки давно живших водорослей в виде известковых нитей, внутри которых иногда наблюдаются и клетки водорослей или цепочки клеток.

Иногда в наслоениях строматолитов встречаются не нити, а пустотки — каналцы заполненные кальцитом. В настоящее время их рассценивают как местонахождение водорослевых нитей. Этот тип сохранности рассматривается как фоссиллизация водорослевых нитей, окруженных обильной слизью или объединенных между собой плотно сближенными слизистыми влагаллищами. В таком случае фоссиллизация слизи благодаря внеклеточному отложению карбоната после сгнивания водорослей приводит к образованию карбонатной корки, пронизанной каналцами. Размеры, форма и расположение их связаны с видовыми признаками водорослей.

При рыхлом размещении нитей в слизи должны образовываться наслоения строматолита с характерным губчатым строением.

Иногда каналцы, соответствуя характеру роста водоросли, расположены в наслоениях радиально, т. е. так же, как у современной водоросли *Rivularia heamatites*.

Углекислый кальций, откладывающийся кустистыми формами или нитями водорослей, собранными в пучки, аналогичными современной водоросли *Zonotrichia heeriana* Naeg., в результате процесса перекристаллизации выявляется в виде конусовидных скоплений карбоната, соответствующих по своей форме уширяющемуся кверху кусту и придающих слоям строматолитов радиальнолучистое строение. Следы нитей кустиков водорослей, образовавших эти отложения, иногда сохраняются, подчеркивая местонахождение кустика и происхождение наслоения.

## Экология

Современные синезеленые водоросли чрезвычайно широко распространены на Земле и произрастают в совершенно различных условиях.

Основная масса их, представленная бентонными и планктонными формами, обитает в пресных водоемах, но они встречаются и в водах различной солености и разного минерального состава. По наблюдениям Н. Н. Воронихина (1953), озера различного минерального состава и разной концентрации отличаются друг от друга составом флоры. При этом чем сильнее концентрация солей, тем беднее видовой состав

водорослей, но тем большее развитие могут приобретать один или несколько видов.

Синезеленые водоросли широко развиваются на влажных почвах, прибрежных скалах и рифах, увлажняющихся только брызгами прибоя и часто обсыхающих. Они часто являются пионерами растительности на местности, засыпанной пеплом после извержений, или в местах, где происходит интенсивный принос глинистого материала, покрывающего значительные площади, например на берегах устьев рек, подверженных действию приливов. На прибрежных песках водоросли образуют пленочки из связанных ими песчинок, подготавливая этим условия существования мхов и других образователей почв. Чем влажнее почва, тем больше в ней обитает водорослей, создающих незаметные переходы от наземной флоры к водной. Многие наземные виды встречаются в пресных водах, с флорой которых они связаны генетически.

В пустынях и полупустынях виды *Nostoc* образуют налеты, высыхающие в более жаркие периоды и вновь развивающиеся после дождей. Большие скопления синезеленых водорослей иногда окрашивают значительные заснеженные пространства.

Распределение синезеленых водорослей, так же как и представителей других типов, в значительной мере зависит от сочетания таких экологических факторов, как свет, соленость, температура, характер грунта, движение воды.

В водоемах синезеленые водоросли обычно расположены на незначительных глубинах, и с глубиной количество их уменьшается.

В литоральной части бассейна с наиболее изменчивыми условиями существования, где водоросли подсыхают во время отлива или же подвергаются в зимние месяцы не только действию волн, но и сильному охлаждению, им помогает выжить выработанный за длительный период их существования широкий диапазон физиологической реакции. Этому также способствуют сохранившиеся у них слизистые массы, окружающие клетки и нити. Слизь, по-видимому, рассеивает и умеряет губительное действие световых лучей, которые на таких незначительных глубинах не встречают препятствий для своего проникновения.

При рассмотрении влияния на жизнь водорослей различных экологических факторов приходится иметь в виду не только влияние каждого из них в отдельности, но и различные их комбинации, обуславливающие развитие тех или иных сообществ, приспособляющихся к данным условиям существования.

Так, подвижность воды тесно связана с характером дна и загрязненностью водоема мельчайшими минеральными частицами.

Синезеленые водоросли, будучи микроорганизмами, в своем развитии чрезвычайно сильно зависят от наличия механического осадка в виде песка и глины, который может при более интенсивном привносе засыпать и прекращать развитие водорослей. Однако отношение разных видов к засыпающему их осадку различно. Наиболее устойчивы нитчатые формы *Phormidium*, *Symploca*, *Schizothrix*, которые способны за несколько дней пронизать слой осадка толщиной в несколько миллиметров. Наоборот, представители *Scytonemataceae* отличаются очень медленным ростом и, образуя пленку лишь на протяжении многих месяцев, плохо переносят загрязненность воды. В наилучшем положении находятся одноклеточные формы, которые способны заселять только поверхность образовавшегося осадка.

Виды *Rivularia* и *Phormidium* предпочитают зоны подвижной воды и течений и поэтому развиваются в зоне прибоя или быстротекущих реках. *Phormidium*, развиваясь на валунах со стороны течения, может образовывать колонии диаметром 0,3 м и более. В подвижных водах водорослевые нарастания плотно прилегают к субстрату. Обычно они состоят из густо расположенных прямостоячих или кустоподобных нитей. Верхняя поверхность их в значительной степени ослизнена, что умеряет трение воды о колонию. Эти формы размножаются не только отдельными клетками, но и частями таллома.

Синезеленые водоросли очень устойчивы при высыхании водоемов в неблагоприятные сезоны года. Но отмечено, что при попадании вновь в воду разные виды с различной быстротой восстанавливают свой рост. Так, например, *Schizothrix* очень быстро образует нити, а *Scytonema* долгое время не начинает своего развития (Black, 1933).

Чрезвычайно интересна биология видов, обитающих в горячих источниках, где вегетация водорослей не прекращается круглый год.

При исследовании флоры водорослей горячих источников не подтвердилось мнение некоторых исследователей о том, что она является реликтовой и дает представление о древнейшей растительности земного шара. Так, А. А. Еленкин (1936), сравнивая флору термофильных источников разных стран, пришел к выводу, что она в каждом источнике состоит из некоторых космополитных видов, живущих повсюду при высоких температурах, и из местных холодноводных видов, приспособляющихся к специфическим условиям существования. Поэтому он не считает возможным рассматривать современную термофильную растительность как реликтовую.

Самыми характерными представителями термофильных сообществ являются синезеленые

водоросли, выдерживающие температуры до 85°, и диатомовые, встречающиеся в водах с температурой до 50°; реже попадаются зеленые водоросли.

Так как воды многих горячих источников сильно минерализованы, то жизнедеятельность водорослей сопровождается отложением известковых туфов. Впервые в 1862 г. на это явление обратил внимание Кон (Cohn). Он описал процесс отложения извести водорослями в горячих источниках Карловых Вар и отметил, что известковые корки образуются только там, где на гранитной облицовке источника при температуре 44° развиваются синезеленые водоросли. При более высокой температуре Кон не наблюдал ни водорослей, ни отложений извести. Автор указывает на огромную геологическую роль водорослей в образовании пород. Уид (Weed) описывает отложения кремнистого травертина в озерах горячих источников Йеллоустонского Национального парка в США. Появляющиеся здесь в результате жизнедеятельности водорослей колонкоподобные образования, внешне похожие на строматолиты типа *Conophyton*, могут помочь объяснить происхождение последних (Кордэ, 1953<sub>2</sub>).

Известковые отложения синезеленых водорослей отмечены во многих современных пресных и соленых водоемах.

Для образования извести необходимо незначительное содержание углекислого кальция в воде и наличие тех видов водорослей, которые способны его извлекать. Ибо замечено, что не все виды даже одного и того же рода, находясь в одном водоеме, откладывают известь.

Чаще всего карбонат кальция, отложенный синезелеными водорослями, имеет форму корочек, достигающих толщины в несколько миллиметров. Эти корочки обволакивают подводные предметы, так как для их образования необходим твердый субстрат, на котором они помещаются своей широкой плоскостью.

В связи с теплолюбивостью водорослей их рост к зиме замедляется, так же как и отложение карбоната или кремнезема, а весной из оставшихся живых клеток и нитей вновь развивается водорослевая колония, и процесс начинается сначала, заканчиваясь образованием нового известкового годовичного наслонения.

Различие в интенсивности роста водорослей, уменьшающегося к осени, отражается на морфологии годовичного известкового слоя (карбонатной пленочки). В течение весеннего и летнего сезонов, когда водоросли усиленно развиваются и их сплетения мешают равномерному отложению карбоната в колонии, образуется известковый слой с пористым строением. Обычно он насыщен органическим веществом, так как



содержит остатки водорослей и является, собственно, самой фоссилизированной водорослевой колонией.

Над этим, как правило, наиболее мощным слоем находится слой однородного плотного карбоната, кристаллы которого в несколько раз крупнее, чем в предыдущем слое, и чаще почти не окрашены. В некоторых случаях скопление однородных зерен карбоната образует очень тонкую, еле заметную плотную пленочку, разграничивающую пористые слои. От чего зависит толщина бесструктурного слоя, сказать трудно, но, может быть, это обусловлено некоторым растворением  $\text{CaCO}_3$  в зимние месяцы, когда содержание  $\text{CO}_2$  в воде повышается.

Образование таких слоев обычно связывают с замедлением роста водорослей, которое может произойти не только вследствие наступления холодов, но и в том случае, если известковые корки остаются длительное время без воды, например при понижении ее уровня в водоеме в результате наступления засушливого сезона. Оба эти слоя составляют годичное наслоение водорослевой известковой корки или желвака, а количество пар таких слоев указывает на продолжительность жизни данного вида водорослей.

Толщина годичных наслоений современных водорослевых корок, образованных разными водорослями, неодинакова, так как зависит, очевидно, от размера водорослевой колонии и количества отложенного карбоната. Так, например, в желваках из рек Пенсильвании (С. Америка) она достигает 3—6 мм. Обычно более толстый известковый слой образуют нитчатые водоросли, а слой одноклеточных форм через несколько лет представляет собой только тоненькую пленочку.

Развитие известковых водорослей, а следовательно, и образование корочки могут происходить и несколько выше уровня воды, так как известь очень пориста, и вода, продвигаясь по капиллярам к надводным частям, обеспечивает развивающиеся здесь водоросли необходимой влагой. Способность корок впитывать большое количество влаги дает возможность заключенным в них растениям безболезненно переживать периоды отливов и засухи.

В водоемах со сравнительно спокойным течением воды известковые водоросли образуют желваки, которые описываются обычно под названием «водных бисквитов». Это лепешкообразные или округлые известковые тела, свободные со всех сторон. Они образованы концентрическими наслоениями карбоната кальция и в типичных случаях нарастают радиально во все стороны. У некоторых из них отчетливо видно внутреннее ядро, вокруг которого происходило

обрастание водорослей. Ядром могут служить галечки, кусочки дерева или породы, устилавшие ложе реки.

Условия обитания известковых водорослей обуславливаются химическим составом вод, светом и главным образом движением воды. Обычно корковые отложения карбоната наблюдаются в быстро текущих водах, в то время как желваки образуются в более спокойных. Максимальное развитие известковых водорослей приурочивается к прибрежной зоне, где вода хорошо прогревается и достаточно освещается, что стимулирует пышный рост водорослей. Временами развитие их бывает настолько интенсивным, что желваки, образуемые в результате их жизнедеятельности, совместно с известковым песком составляют существенную часть береговых отмелей длиной во много километров. Такие отмели были отмечены Ротплетцем в 1891 г. и Пиа в 1928 г. Обычно обилие желваков и их размеры с увеличением глубины быстро уменьшаются.

### Тафономия

Некоторые синезеленые водоросли своей жизнедеятельностью вызывают выпадение карбонатов и кремнезема из водных растворов, захороняя себя в минеральном осадке. Такое карбонатоосаждение бывает различным: 1) выпадение отдельных кристалликов извести; 2) заполнение промежутков между клетками или нитями колонии водоросли выделившимися тонкозернистыми карбонатными зернами; 3) образование известковой корочки-футляра в слизи, окружающей клетки или нити. Способность выделения извести присуща отдельным видам водорослей, относящихся к разным родам, генетически не связанным между собой. Образование известковых наростов и корок называется туфообразованием. В ископаемом состоянии известковые наросты называются строматолитами и онколитами.

Собственно строматолитами называют известковые или доломитовые, обычно сложнослоистые, образования, прикрепленные к субстрату и возвышающиеся над окружающим осадком в виде твердых бугров или наростов. Близкие по строению слоистые карбонатные образования, которые перекатывались течением и волнами и обрастали водорослевыми слоями со всех сторон, называются онколитами.

Природа этих образований долгое время была неясной, и нередко строматолиты описывали как структуры карбонатных пород — «скорлуповатые», «фунтиковые», «структуры часовых стекол» и т. д. Строматолиты встречаются

в осадочных породах, начиная с глубокого протерозоя до современных. Наибольший интерес вызывали и вызывают, естественно, строматолиты из докембрийских толщ, где почти не встречено никаких других органических остатков, а строматолиты встречаются в изобилии и отличаются большим разнообразием.

Строматолиты изучались и изучаются многими исследователями в разных странах. Особенно большой вклад в выяснение природы и стратиграфического значения этих образований был внесен работами Уолкотта (Walcott) и Фентонов (С. L. а. М. А. Fenton, 1936—1943) в США, Н. Меншикова (Menchikoff, 1945, 1946, 1948) и Лелюбра (Lelubre) во Франции, Каэна (Caen, 1946) и других геологов в Бельгии, Маусона (Mawson, 1925, 1929<sub>1,2</sub>, 1930) в Австралии, Маслова (1936<sub>2</sub>—1949, 1950, 1956<sub>2</sub>), Краснопеевой (1933, 1936, 1937, 1940, 1945, 1946) и Вологодина (1948, 1951, 1955) в СССР. В последние два десятилетия в изучение строматолитов активно включился ряд новых исследователей различных стран: Резак (Rezак) в США, Робертсон (Robertson, 1960) в Австралии и большая группа советских геологов: Кордэ, Королюк (1956, 1960), Крылов, (1952<sub>1,2</sub>, 1960<sub>1,2</sub>, 1961), Нужнов, Семихатов, Раабен (1960), Бутин (1960) и др.

В кратком обзоре трудно дать полное освещение всех проблем, связанных с изучением строматолитов, поэтому ограничимся только краткой характеристикой этих вопросов. Желющие глубже ознакомиться с проблемами изучения строматолитов могут обратиться к работам перечисленных исследователей. Достаточно полная сводка литературы (по состоянию на 1957 г.) приведена в монографии В. П. Маслова, с систематизацией по странам, по возрастам и типам строматолитов (Маслов, 1960).

Остановимся на образовании строматолитов. В результате жизнедеятельности водорослей из воды выделяется известь. Она образует отдельные кристаллы кальцита или доломита, либо заполняет зернами карбоната промежутки между нитями, либо, наконец, создает известковые корочки (футляры) вокруг водорослевых клеток или нитей.

Водоросли, создавая своими переплетающимися нитями подобие войлока, могут удерживать терригенный и карбонатный осадок, выпадающий на дно бассейна. В результате образуется рыхлая прослойка известкового туфа.

После отмирания водорослей туф уплотняется в процессе диагенеза, превращаясь в плотную карбонатную корочку. Многократное повторение этого процесса в течение многих лет приводит к образованию довольно крупных биогермов.

Соотношение осадков органогенного и механического происхождения в строматолитах не всегда ясно. Блэк (Black, 1933), изучавший современные строматолиты Багамской банки, был склонен считать, что вообще весь карбонатный осадок, слагающий строматолитовые корки, имеет неорганическое происхождение, а водорослевые колонии только служили ловушками для этого осадка. Этой же точки зрения придерживается и Гинзбург (Ginsburg), исследователь современных строматолитов Флориды. Однако работы русских альгологов и в первую очередь Н. Н. Воронихина (1932, 1953), показывают, что водоросли играют большую роль, активно осаждавая карбонат из воды.

Строматолиты распространены на площади неравномерно. Обычно они связаны с мелководными участками бассейнов с ненормальной соленостью (опреснение или повышенная соленость воды). Может быть, именно это обстоятельство объясняет практически полное отсутствие остатков какой-либо фауны в строматолитовых породах.

В создании современных строматолитов обычно принимают участие не единичные виды, а комплексы различных видов водорослей, нередко относящихся к разным родам, что позволяет рассматривать строматолиты как постройки типа рифов. На этом основании некоторые исследователи (А. Г. Вологдин и К. Б. Кордэ) считают, что форма строматолита является совершенно случайной и вызывается только условиями, в которых росли строматолиты (освещенность, течения и пр.). Однако изучение современных строматолитов Багамских островов в 1933 г. Блэком (Black) и строматолитов Большого Соленого озера в 1938 г. Ирдли (Eardley) показало, что строматолитовые постройки той или иной формы образуются определенными комплексами водорослей-строматолитообразователей. Влияние фациальных условий, очевидно, имело большое значение, но проявлялось не прямо, а косвенно: в определенных условиях жили определенные комплексы-симбиозы водорослей, форма их колоний определялась их родовым и видовым составом и находила отражение в форме строматолитовых корок и строматолитовых построек.

На этом основании базируются и все попытки использования строматолитов для стратиграфии: эволюция водорослей-строматолитообразователей, а также эволюция условий осадкообразования приводили к созданию не повторявшихся во времени форм строматолитов.

Тем не менее до самого последнего времени некоторыми исследователями высказываются сомнения относительно органической природы если не всех, то очень многих строматолитов.

Их сравнивают со структурами перекристаллизации, с образованиями типа колец Лизеганга и т. д.

В обоснование органической природы строматолитов приводятся следующие доводы, сформулированные главным образом Фентонами и В. П. Масловым:

1) слои строматолита при сопоставлении с синхронными слоями осадка, оказываются толще; такая локализация ускоренного осадконакопления может быть объяснена только участием в нем организмов;

2) многие строматолиты обнаруживают поразительное однообразие в величине, форме, а иногда и в структуре слоев на огромной площади, часто при различных условиях осадконакопления (Fenton a. Fenton, 1937; Маслов, 1960; Крылов, 1960<sub>1</sub>), что говорит об их органогенном происхождении;

3) вместе с тем строматолиты проявляют мелкие изменения, прямо зависящие от места обитания (Маслов, 1960), и более существенные — в зависимости от стратиграфического положения (Королук, 1960; Крылов, 1960<sub>2</sub>), что типично для многих групп известывыделяющих организмов: кораллов, каменных багрянок и др.;

4) строматолиты образуют типичные биогермы и биостромы, что характерно для многих организмов;

5) установлено, что на скорость роста строматолитов большое влияние оказывали условия осадконакопления в бассейне — скорость отложения осадка и т. п. (Махлаев, 1958; Маслов, 1960); в этом отношении строматолиты проявляют большое сходство с карбонатными водорослевыми образованиями;

6) многие строматолиты очень похожи по форме и структуре на современные озерные «гальки» и «бисквиты», образованные синезелеными водорослями.

Все сказанное создает предпосылки для использования строматолитов в целях стратиграфии. Но чтобы пользоваться строматолитами как возрастными указателями, необходимо установить признаки, изменяющиеся во времени, и выделить руководящие формы. Это очень трудная задача, решение которой целиком зависит от методики исследования и описания строматолитов. Разумеется, необходимо создание единой классификации строматолитов, что позволило бы однозначно понимать и сравнивать выделенные разными авторами формы.

На первых стадиях исследования строматолиты описывались либо как организмы неопределенного систематического положения (*Cryptozoon* Hall), либо относились к кишечноплостным (*Gymnosolen* Steinmann и др.). После находки Уолкоттом (Walcott, 1914) в стромато-

литах остатков водорослевых структур, строматолиты стали описывать как роды и виды водорослей. Выделялись эти роды и виды по разным, нередко случайным признакам и не сравнивались между собой, что давало широкую свободу при определениях. Если за основу брали наличие концентрической структуры на поперечных срезах, то строматолит относили к *Cryptozoon* (Mawson, 1925); если обращали внимание на ветвление столбиков, то их относили к *Gymnosolen* (Яковлев, 1934); но в обоих случаях они полностью отвечали диагнозу *Collenia*, так как были образованы выпуклыми куполообразными слоями.

Первую единую систематическую строматолитов предложил в 30-х годах В. П. Маслов (1937<sub>1,2</sub>, 1938, 1939). В основу ее была положена форма строматолитовых слоев (рис. 2—15). В. П. Маслов выделил «род» *Collenia* с куполообразно изогнутыми слоями и «род» *Conophyton*, объединяющий строматолиты с конусовидными слоями. Позже Маслов (1950, 1956, 1960) добавил к этим «родам» (морфологическим типам) ряд новых: *Crustella* — караваеобразные строматолиты со слоями сложного состава, *Glebulella* — колонковидные постройки с неясной слоистостью и сгустковой структурой и др. (табл. I, фиг. 1—4; табл. II, фиг. 1—2).

В. П. Маслов считает, что, поскольку строматолиты не являются видами или родами водорослей, а представляют собой образования сложного происхождения, к ним неприменимы ни бинарная номенклатура, ни правила приоритета. Название формы, по его мнению, должно состоять из нескольких латинских слов, характеризующих различные признаки строматолита, например: *Collenia flabelliformis rectostylostromica globulosa*<sup>1</sup>.

В работах П. С. Краснопеевой (1946 и др.) при классификации строматолитов докембрия и кембрия Сибири основное внимание уделяется минералогическим и текстурным особенностям строматолитовой породы. Выделявшиеся автором «роды» строматолитов — *Saralinskia*, *Kabyrsina* и др. — различаются по минералогическому составу и форме зерен, наличию жезд, кристаллических стяжений карбоната, количеству глинистого и углистого материала и т. д. П. С. Краснопеева считает, что все эти признаки являются первичными и отражают особенности видового состава водорослевых колоний-строматолитообразователей.

В последние годы появилось несколько новых классификаций строматолитов, авторы которых значительное внимание уделяют морфо-

<sup>1</sup> Колления веерообразная прямостержневая сгустковая.



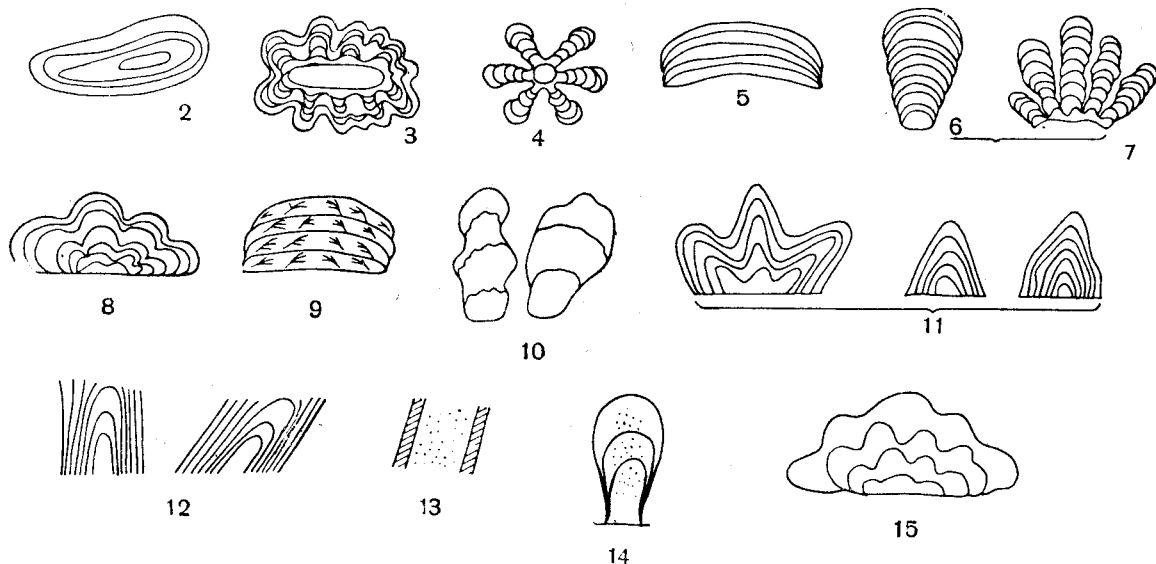


Рис. 2—15. Морфологические типы строматолитов — схемы разрезов (Маслов, 1960):

2 — *Osagia*. 3 — *Ottonosia*. 4 — *Eniseiella*. 5—8 — *Collenia*: 5 — полая форма, 6, 7 — столбчатая форма, 8 — веерообразная форма, 9 — *Crustella*. 10 — *Glebulella*. 11 — *Conocollenia*. 12 — *Conophyton*. 13 — *Tubistromia*. 14 — *Saccus*. 15 — *Macronubecularites*

логии строматолитовых построек, выделяя наиболее крупные подразделения по характеру строения строматолитовых биогермов. Резак (Rezак, 1954, 1957), изучавший докембрийские и палеозойские строматолиты США, по форме колоний выделяет четыре «рода» строматолитов: 1) *Cryptozoon*, образованные выпуклыми слоями, растущими от точки на субстрате; 2) *Collenia*, образованные выпуклыми слоями, растущими от поверхности на субстрате; 3) *Conophyton*, образованные коническими слоями; 4) *Newlandia*, образованные вогнутыми слоями.

В 1960 г. Резак вместе с Логаном и Гинзбургом (Logan, Rezak a. Ginsburg, 1960) предложил отказаться от попыток биологического подхода к классификации строматолитов и классифицировать их по форме биогермов, причем было предложено выделить три наиболее крупные группы построек: горизонтально соединенные полусферические постройки и не прикрепленные к субстрату образования типа онколитов.

И. К. Королюк (1960), изучавшая докембрийские и нижнепалеозойские строматолиты Прибайкалья и Присяня, предлагает выделять типы строматолитов по характеру строения биогермов: 1) пластовые — слои проходят не прерываясь через весь биогерм; 2) желваковые — слои образуют обособленные постройки; 3) столбчатые — слои образуют обособленные столбики. Дальнейшее разделение столбчатых строматолитов проводится по характеру боковой поверхности столбиков и форме слоев с учетом общей формы строматолитовых построек.

И. Н. Крылов (1961<sub>1,2</sub>) выделяет типы строматолитов, близкие к типам, выделенным И. К. Королюком: пластовые, столбчато-пластовые и столбчатые. Дальнейшее разделение столбчатых строматолитов на группы проводится по комплексу признаков, характеризующих морфологию столбиков, с учетом общей формы столбиков, характера их ветвления и боковой поверхности.

Все перечисленные исследователи, за исключением В. П. Маслова, считают не только возможным, но и необходимым применение к строматолитам бинарной номенклатуры и строгого соблюдения всех правил приоритета, несмотря на то, что систематика строматолитов является не биологической, а формальной.

Описание строматолитов обычно сопровождается детальной характеристикой структуры породы.

Иногда в строматолитах встречаются микроскопические образования, имеющие большое сходство с водорослевыми клеточными структурами; в этом случае их описывают отдельно как остатки водорослей. Для строматолитовых слоев дается характеристика их структуры: зернистая, сгустково-слоистая, губчатая, стержневая, и пр.

Следует отметить, что нередко строматолитовая порода несет отчетливые следы вторичной перекристаллизации, эпигенетического растворения (Копелиович и Крылов, 1960) и других наложенных процессов. Выяснение первичной строматолитовой структуры в ряде случаев представляет сложную задачу, аналогичную

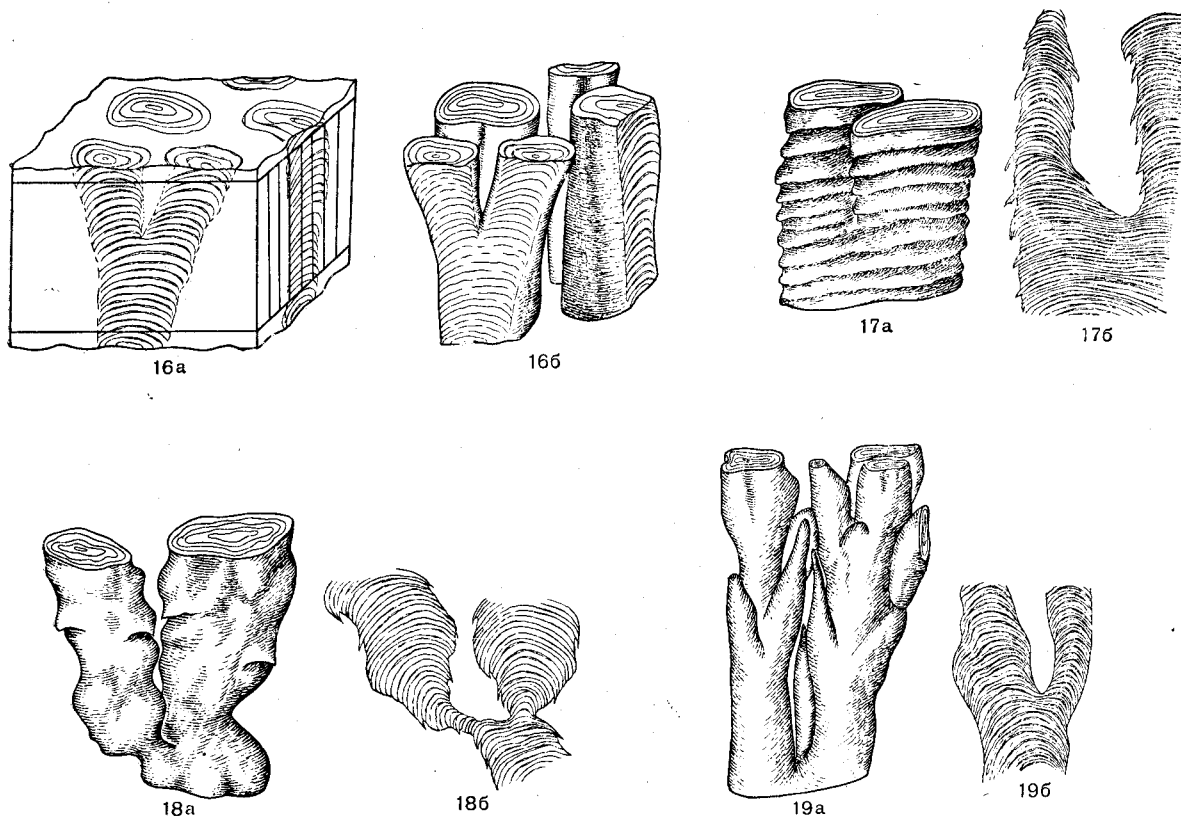


Рис. 16—19.

Рис. 16. Восстановление формы строматолитовых построек с помощью «графического препарирования»: 16а — распиленный на пластинки образец, 16б — строматолитовые столбики внутри этого образца (Крылов). 17. *Kussiella kusiensis* (Maslov) Krylov: 17а — форма столбиков, 17б — продольное сечение; нижний рифей (Крылов, 1961). 18. *Baicalia baicalica* (Maslov) Krylov: 18а — форма столбиков, 18б — продольное сечение; средний рифей (Крылов, 1961). 19. *Gymnosolen ramsayi* Steinmann: 19а — форма столбиков, 19б — продольное сечение; верхний рифей (Крылов, 1961)

установлению первичного состава и структуры метаморфической породы.

Известны образования, очень близкие к строматолитам, но созданные не кальцитом и доломитом, а кремнем, сидеритом или окислами железа. Изучены они очень слабо. В ряде случаев можно определенно говорить, что такие образования возникли в результате метасоматического замещения первичного известняка или доломита в процессе эпигенеза или регионального и контактового метаморфизма строматолитовых пород.

Значение строматолитов для определения возраста вмещающих пород до сих пор все еще не установлено. Такое положение объясняется как слабой изученностью строматолитов, так и недостаточной изученностью стратиграфии толщ, заключающих строматолиты. И все же мы можем говорить о некоторых определенных фактах, подтверждающих возможность использо-

вания строматолитов для целей стратиграфии. Известно, что некоторые строматолиты характерны только для докембрия (*Newlandia* Walcott), другие не встречаются в толщах моложе среднего палеозоя (*Conophyton* Maslov). Кроме того, работами советских исследователей в последние годы выявлен ряд признаков строматолитов, направленно изменяющихся в докембрии и н. палеозое. И. К. Королюк (1956, 1960) установила изменение характера боковой поверхности у столбчатых строматолитов. В нижних горизонтах докембрия слои свисают с краев столбика, вследствие чего столбики имеют на продольных срезах «рваные», бахромчатые края. В верхних горизонтах докембрия и в н. палеозое появляются столбчатые строматолиты со слоями, плотно облегающими боковую поверхность столбиков. Иногда в краевых частях слои сливаются, образуя «стенку» (по терминологии Королюк). И. Н. Крылов (1960<sub>2</sub>), изу-

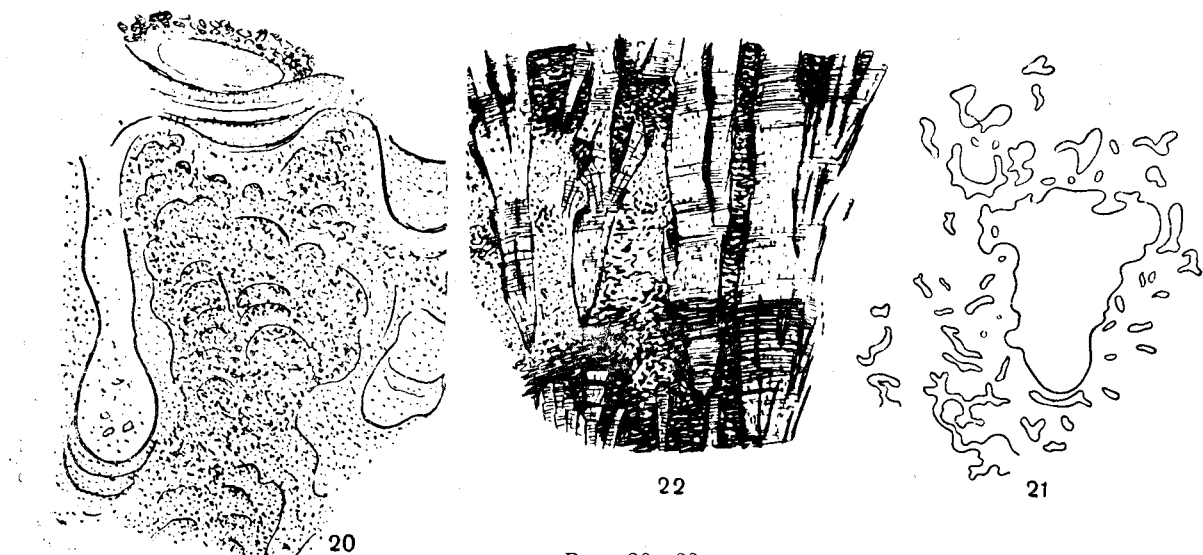


Рис. 20—22.

20 — «сгустковая» структура в строматолите типа *Glebutella*,  $\times 4,3$ ; ордовик, Ангара. 21 — «губчатая» структура в строматолите,  $\times 5$ ; силур, р. Нюя. 22 — «стержневая» структура в строматолите,  $\times 7$ ; между «стержнями» находится кластический осадок; ордовик, верховья р. Ангары (колл. В. П. Маслова)

чавший строматолиты рифейских отложений Урала, отмечает изменения во времени столбчатых строматолитов, проходившие по трем направлениям: 1) общее усложнение формы строматолитовых столбиков, выражающееся прежде всего в усложнении характера ветвления столбиков; 2) изменение характера боковой поверхности столбиков — от столбиков со свисающими слоями в н. рифее до столбиков с гладкой боковой поверхностью в верхних горизонтах докембрия; 3) усложнение слоистости строматолитов. Эти выводы были подтверждены при изучении рифейских строматолитов Учуро-Майского района (Нужнов, 1960) и западной окраины Сибирской платформы (Семихатов, 1960), что позволило провести сопоставление разрезов докембрийских отложений этих регионов.

Выявление указанных признаков привело к созданию новых методов изучения строматолитов. Для выяснения формы строматолитовой постройки недостаточно изучения единичных срезов и шлифов, как это делалось до сих пор. И. Н. Крылов (1959<sub>2</sub>) предложил методику «графического препарирования» строматолитов: образец разрезается на тонкие пластинки, поверхности распилов зарисовываются, и в виде объемной блок-диаграммы восстанавливается точная форма столбика внутри вмещающей породы (рис. 16—19). Изучение боковой поверхности столбиков, характера слоистости и микроструктур требует изготовления и изучения большого количества крупных палеонтологиче-

ских шлифов и шлифовок. Кроме того, необходимо тщательное изучение строения строматолитовых биогермов в полевых условиях.

Изучение строматолитов находится сейчас на той начальной стадии, когда намечаются первые пути решения основных возникших вопросов.

При описании строматолитов и онколитов исследователи встречались с микроскопическими структурами, которые в некоторых случаях могут относиться к продуктам жизнедеятельности водорослей (по всей вероятности, синезеленых). Главнейшие из них: «зернистая», «сгустковая», слагающаяся из сгустков пелитоморфного карбоната разной густоты и различной насыщенности (рис. 20); «губчатая», состоящая из сближенных плотных сгустков и щелей между ними, иногда принимаемых за каналы от водорослей и т. п. (рис. 21); «стержневая» — из веерообразно расположенных кристаллов карбоната (рис. 22); «сетчатая» — из переплетающихся пленок и нитей пелитоморфного карбоната, и ряд других, более второстепенных структур.

### Историческое развитие

Вопросом происхождения синезеленых водорослей занимался ряд исследователей из среды как альгологов (Еленкин, 1936), так и палеоботаников (Криштофович, 1933; Сьюрд, 1936). Всеми признаются древность и примитивность синезеленых водорослей, которые не-

которыми учеными считаются одними из первых поселенцев Земли. Отличим синезеленых водорослей от остальных растений, по мнению А. А. Еленкина (1936, стр. 550), «является сочетание двух признаков: 1) присутствие (наряду с хлорофиллом) синего водорастворимого пигмента — фикоциана...; 2) отсутствие оформленного ядра... Только одновременное сочетание обоих вышеуказанных признаков является более или менее надежным отличием *Suaephysae* от других организмов». Но так как оба эти признака (фикоциан и ядро клетки) в ископаемом виде не сохраняются, мы лишены полной уверенности в отождествлении ископаемых форм с синезелеными водорослями. Между тем ряд находок в докембрийских породах дает возможность ожидать существования в очень древнее время предположительных синезеленых водорослей. Микроскопические «клетки» или «нити», неоднократно описываемые в докембрийских (гуронских) и кембрийских породах, могут, конечно, оспариваться (так как эти «клетки» или «нити» нацело минерализованы), но карбонатные строматолитовые желваки, встречающиеся в кембрии и протерозое, были, несомненно, образованы жизнедеятельностью главным образом синезеленых водорослей.

Основную массу наиболее древней флоры синезеленых водорослей составляли одноклеточные организмы, плохо сохраняющиеся в ископаемом состоянии; видимо, поэтому большинство водорослевых известняков протерозоя и кембрия не содержит одноклеточных организмов. Однако по имеющимся находкам мы можем составить о них некоторое представление.

В кембрийских известняках найдены морфологически различные колонии. Это были, по мнению К. Б. Кордэ, бесформенные слизистые массы, содержащие разбросанные в этой слизи многочисленные округлые клетки, местами собранные в кучки; иногда это виды, имеющие определенную форму колонии, подобные *Palaeomicrocystis* Korde, внутри которой были расположены одиночные клетки.

В силуре значительного развития достигают сложные колонии, сходные с современной *Gloeocapsa*.

Многоклеточные нитчатые формы особенно разнообразны в кембрии. Уже упоминались нитчатые формы, образующие войлокоподобные нарастания. В низах кембрия встречаются и кустистые формы. Появляются нитчатые, стелющиеся по субстрату формы и образующие округлые клубки из ветвящихся и простых нитей, обызвестленные футляры которых обозначаются названием *Girvanella*. Последняя со-

храняет одинаковый по структуре известковый чехол до мела, после чего она исчезает.

В кембрии встречены остатки кустиков *Actinophycus* Korde и *Paleoleptophycus* Korde. Значительное развитие и разнообразие видов отмечено у *Renalcis* Vologdin, колонии которых имеют от простой пузыревидной до сложнолопастной формы.

Из силурийских видов выделяются образующие нитчатые колонии *Rothpletzella* Wood. В девоне встречаются *Coactilum* Maslov и *Zonotrachites* Bornemann. Каменноугольные отложения изобилуют различными видами *Ortonella* Garwood, *Bevocastria* Garwood, *Garwoodia* Wood и др.

В перми широко распространен *Tubiphytes* Maslov, вероятно, относящийся к синезеленым водорослям. В триасе также описан *Zonotrachites* Bornemann. Из более молодых форм можно назвать юрскую *Pycnoporidium* Yabe и миоценовые *Dimorphostroma* Reis и *Dendractis* Reis.

Начиная с третичного времени представители ривулярий встречаются в пресноводных отложениях.

Автотрофия и большая приспособляемость синезеленых водорослей к различным внешним условиям, сохраненная ими до настоящего времени, не только позволили и позволяют им селиться в разных водоемах и на необитаемых почвах и поверхностях Земли, но и, по-видимому, сохранять мало эволюционировавшую примитивную структуру клетки и нити. Мы не можем сказать, что древние синезеленые водоросли были более примитивны, чем современные, так как последние тоже построены очень просто.

Родственными связями и попытками филогении (в связи с систематикой синезеленых водорослей) занимался ряд альгологов. Вопрос этот сложен и далеко не доработан. Положение синезеленых водорослей обособляет их от других растений. По строению протопласта синезеленые водоросли близки к бактериям, но отличаются наличием хлорофилла и фикоциана. Последний сближает их с багрянками, у которых фикоэритрин близок к модификациям фикоциана. Но родственные связи синезеленых водорослей с багрянками не доказаны, так как примитивные багряные водоросли отличаются если не морфологией, то присутствием ядра в клетке (Еленкин, 1936).

#### Геологическое значение

Ископаемые синезеленые водоросли пока играют очень малую роль в стратиграфии. Водоросли *Paleomicrocystis* и *Renalcis* известны из н. кембрия, *Bevocastria* и *Ortonella* — главным



образом из карбона, *Coactilum* — преимущественно девонская, но встречается и в карбоне. *Girvanella* имеет широкое распространение (от кембрия до юры), а ее виды также распространены в одной или в нескольких системах. Остальные известковые формы встречаются слишком редко, чтобы им стоило придавать большое стратиграфическое значение. Зато как породообразователи синезеленые водоросли играли роль во всех периодах, вплоть до современных осадков.

Синезеленые водоросли и в настоящее время часто принимают участие в карбонатоосаждении в виде мелких корочек, подушек, обволакивающих слоев. Микроструктура таких известковых образований чаще всего не обнаруживает ясных следов водорослей. Так же обстоит дело со сверлящими водорослями *Paleachlya*, перфорирующими обломки раковин. В совре-

менных условиях сверлящие водоросли живут на мелях, в литоральных условиях и на увлажненных пляжах. Таким образом, в ископаемых известняках следы сверления являются одним из указателей на очень мелководные условия. Вообще же, как это явствует из экологии современных синезеленых водорослей, цианофици служат указателями очень мелкого водоема (0—10 м), но не определяют ни солености, ни температуры воды. Синезеленые водоросли в целом являются эвригалинными организмами, но некоторые роды обитают в более или менее постоянных условиях. Известны среднепалеозойские синезеленые водоросли *Girvanella*, *Bevocastria*, *Ortonella*, *Coactilum*, *Rothpletzella* и др., жившие исключительно в нормальных морских условиях совместно с нормальной морской фауной (кораллы, иглокожие, трилобиты и др.).

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ<sup>1</sup>

### КЛАСС СHROOCCАСЕАЕ. ХРООКОККОВЫЕ<sup>2</sup>

Хроококковые — водоросли одноклеточные и колониальные. Колонии образуются благодаря выделению слизи, реже — из плотно сомкнутых клеток. Расположение клеток в колониях бес-

порядочное или более или менее правильное, очень редко нитевидное. Клетки без дифференцировки на основание или вершину, или реже они дифференцированы у плавающих колоний.

### ПОРЯДОК СHROOCCАLЕС. ХРООКОККОВЫЕ

Оболочки часто толстые и слизистые, нередко слоистые, колонии свободные, шаровидные, эллипсоидные, таблицеобразные и кубовидные или бесформенные. Клетки шаровидные, эллипсоидные, палочковидные или веретеновидные, прямые или реже различно изогнутые и редко — плоскосжатые, квадратные или треугольные.

концами, прямые или различно изогнутые, одноклеточные или соединенные плохо заметной слизью в небольшие колонии. В колониях клетки расположены разбросанно, или линейно, или пучками.

#### СЕМЕЙСТВО СОССОВАСТРЕАСЕАЕ ELENKIN, 1933

#### Род, связываемый с семейством *Soccosbactraceae*

Клетки одиночные или соединенные по несколько вместе в небольшие колонии. Клетки шаровидные, эллипсоидные или цилиндрические, иногда веретенообразные с заостренными

*Stipulella* Maslov, 1956. Тип рода — *S. fascicularis* Maslov, 1956; н. карбон, Подмосковский бассейн. Клетки цилиндрические, узкие, длинные, прямые (редко слабо изогнутые), с концов тупые, собранные пучками по несколько клеток вместе. Иногда встречаются изолированные клетки. Промежутки между клетками обычно обзвествляются в виде пелитоморфного карбоната. Колонии округлые или слабо угловатые. Толщина клеток у типа рода 5—7 μ, длина 50 μ. У клеток тонкие известковые оболочки толщиной 3—5 μ, но концы клеток оболочек не имеют. Деление клеток поперечное, в одном длинном футляре встречается несколько клеток. Расположение пучков клеток неправильное, под разными углами (табл. III,

<sup>1</sup> Составили: К. Б. Кордэ (*Actinophycus*, *Dictyophycus*, *Garwoodia*, *Globuloella*, *Hapalosiphon*, *Ortonella*, *Paleoleptophycus*, *Poecilophycus*, *Palaeomicrocystis*, *Pycnoporidium*, *Renalcis*, *Rothpletzella*, *Spongiophycus*, *Stereophycus*, *Ternithrix*, *Thaumatophycus*); В. П. Маслов (*Aphanocapsites*, *Bevocastria*, *Coactilum*, *Girvanella*, *Izhella*, *Nostocites*, *Nodularites*, *Rivularialithus*, *Stipulella*, *Zonotrichites*); С. Н. Наумова (*Gloeocapsomorpha* и *Oscillatorites*).

<sup>2</sup> Сокращенные диагнозы классов, порядков и семейств по М. М. Голлербаху.



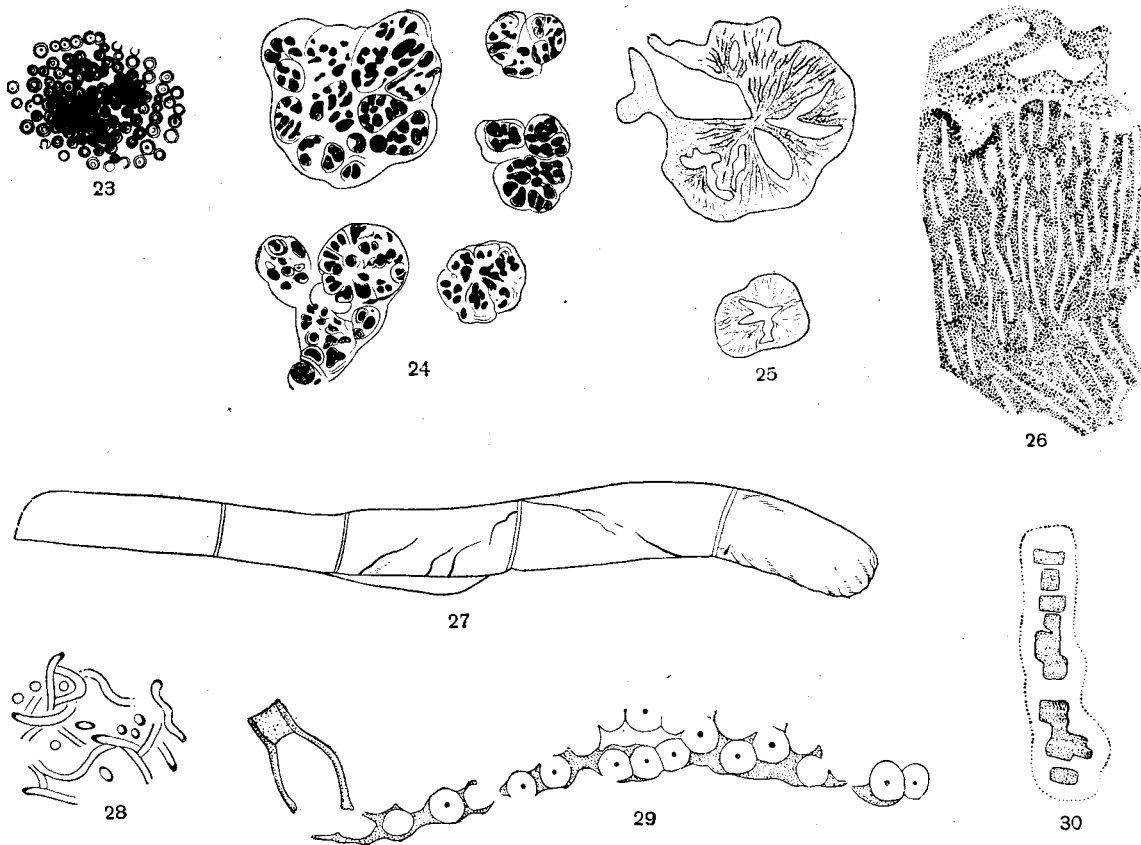


Рис. 23—30.

23 — *Aphanocapsites granulatus* Maslov,  $\times 50$ ; н. карбон, Подмосковье (колл. В. П. Маслова). 24 — *Gloeocapsomorpha prisca* Zalesky; горизонтальный шлиф,  $\times 600$ ; кукерские сланцы ордовика, Прибалтика (Залесский, 1928). 25 — *Izhella nubiformis* Antropov,  $\times 40$ ; девон, Удмуртия (Антропов, 1955). 26 — *Rivularialithus herbidus* Maslov,  $\times 100$ ; миоцен, р. Риони, З. Грузия (Маслов, 1955). 27 — *Oscillatorites bertrandi* Zalesky,  $\times 500$ ; нижневолжские сланцы (Залесский, 1928). 28 — *Girvanella ducii* Wether,  $\times 30$ ; карбон, Донбасс (Маслов, 1929). 29 — *Nostocites vesiculosa* Maslov,  $\times 100$ ; карбон, Донбасс (Маслов, 1929). 30 — *Nodularites cylindricus* Maslov  $\times 880$ ; мел, Абхазия (Маслов, 1956)

фиг. 1,2). Один вид. Н. карбон (окский подъярус) юго-западной части Подмосковного бассейна.

#### СЕМЕЙСТВО MICROCYSTIDACEAE ELENKIN, 1933

Клетки шаровидные или эллипсоидные до палочковидно-цилиндрических, расположенные без порядка в слизистых колониях разнообразных очертаний — от бесформенных до шаровидных и эллипсоидных. Деление клеток в одном или трех направлениях, но впоследствии клетки смещаются очень редко, образуя линейные ряды.

#### Род, связываемый с семейством *Microcystidaceae*

*Aphanocapsites* Maslov, 1956. Тип рода — *A. granulatus* Maslov, 1956; н. карбон, Подмосковный бассейн. Обызвествленные шаро-

видные или дисковидные колонии. Клетки сферические, их известковые оболочки толстые, сливающиеся в центре колонии в общую массу. Расположение клеток в колонии беспорядочное, иногда в виде коротких нечетких цепочек по ее краю. Диаметр клеток у типа рода (внутренний просвет) от 15 до 30  $\mu$ , диаметр колоний 0,5 мм. Один вид (рис. 23; табл. III, фиг. 9). Н. карбон (окский подъярус) ю.-з. части Подмосковного бассейна.

Вне СССР: *Oncobyrsella* Johnson, 1937.

#### СЕМЕЙСТВО GLOEOCAPSACEAE ELENKIN, 1933

Клетки обычно соединены в колонии, реже одиночные, шаровидные или эллипсоидные. Колонии очень мелкие (до 0,5 мм), слизистые, большей частью ясно оформленные, более или менее шаровидные, вторично расплывшиеся, колонии состоят из последовательно включенных

друг в друга слизистых пузырей, из которых самые внутренние и наименьшие окружают непосредственно клетки. Слизистые пузыри тонкие или вздутые, нередко концентрически слоистые. Рост колоний объемный, иногда кубический.

#### Род, связываемый с семейством Gloeocapsaceae

*Gloeocapsomorpha* Z a l e s s k y<sup>1</sup>, 1917 (*Entophysalites* Laristschev, 1952; *Gloeocapsites* Laristschev, 1948). Тип рода — *Gloeocapsomorpha prisca* Zalessky, 1952; кукерские горючие сланцы ордовика, Эстонская ССР и Ленинградская обл. Колониальная водоросль состоит из группы

округлых или овальных клеточек, окруженных слизью или системой ослизневшихся оболочек. В проходящем свете в вертикальном шлифе водоросль имеет вид буроватых комочков, сложенных из групп шарообразно-яйцевидных или бобовидных телец, погруженных в массу янтарно-желтого гомогенного вещества. На горизонтальном шлифе при сильном увеличении вокруг каждого тельца или групп из двух-трех телец обнаруживаются такие же системы слизистых оболочек. Размер колоний у типа рода от 10 до 80  $\mu$ , размер отдельных клеток — около 5  $\mu$ . Несколько видов (рис. 24). Ордовик — юра. Ордовик Прибалтики, юра Красноярского края.

## КЛАСС NOSTOGONIAE. ГОРМОГОНИЕВЫЕ

Водоросли нитевидные (многоклеточные). Нити свободные, очень редко сростаются с боков. Клетки тесно соединены друг с другом и образуют так называемые трихомы. Гетероцисты

имеются или отсутствуют. Размножение главным образом гормогониями, реже — спорами и гомоцистами.

### ПОРЯДОК NOSTOCALES. НОСТОКОККОВЫЕ

Трихомы всегда однорядные, с гетероцистами, неветвящиеся или ложно разветвленные, с хорошо оформленными или расплывающимися влагаллищами, обычно по одному, реже по несколько трихомов в каждом влагаллице. Ширина трихомов одинакова на всем их протяжении или симметрично расширяется или сужается к концам; иногда трихомы асимметричные, расширяющиеся или сужающиеся к вершине.

Нити толщиной 2—4  $\mu$ , сложены темным тонкозернистым карбонатом; промежутки между ними более светлые или более темные. Пучки нитей направлены острыми основаниями к центру желвака; они соединяются и сливаются своими расширенными вершинами близ поверхности желвака, оставляя светлые промежутки — «щели» между отдельными пучками (рис. 25). Один вид. Девон Удмуртской АССР.

#### Роды, связываемые с порядком Nostocales

*Zonotrichites* В о г н е м а н н, 1886 (*Visheraia* Korde, 1958). Тип рода — *Zonotrichites lissaviensis* Vogneemann, 1886; триас, Верхняя Силезия. Известковые лепешковидные желвачки или почковидные подушки с концентрическими зонами нарастания. Светлые на темном фоне каналы от слабо изогнутых нитей расходятся радиально пучками, разветвляясь под острыми углами. Два вида (табл. III, фиг. 4 и 5). Силур — триас. Силур Урала, девон Ленинградской обл.; рэт Верхн. Силезии.

*Izhella* А н т р о в, 1955. Тип рода — *I. nubiformis* Antropov, 1955; в девон, Удмуртская АССР. Округлые клубкообразные известковые желвачки, образованные конусовидными пучками ветвящихся обызвествленных нитей.

<sup>1</sup> Этот род, вероятно, принадлежит желто-зеленым водорослям (Xanthophyta) согласно последним взглядам Траверса, Эйзенака и др.

*Rivularialithus* M a s l o v, 1955. Тип рода — *R. herbidas* Maslov, 1955; чокрак (миоцен), р. Риони (З. Грузия). Известковые желвачки или наросты-подушечки, образованные щеткой вертикально стоящих нитей водоросли. Трихомы (светлые просветы на фоне пелитоморфного кальцита) почти одного диаметра (около 4—5  $\mu$ ) со слабым сужением при ответвлении вниз и слабым увеличением диаметра вверх. Нити расположены почти параллельно друг другу, слабо изгибаются. Иногда наблюдается зональность роста в виде поверхности, прерывающей на время рост нитей (рис. 26; табл. III, фиг. 8). Один вид. Миоцен Грузии.

*Ternithrix* R e i s, 1928. Тип рода — *T. compressa* Reis, 1923; миоцен, Германия. Дерновинки из известковых оболочек трубчатого вида. Одна оболочка включает несколько нитей с ложным ветвлением. Нити тесно прижаты друг к другу, имеют самостоятельные оболочки, которые, прижимаясь друг к другу боковыми частями, образуют сплюснутые, в поперечном сечении

однородные сростки. Поперечное сечение отдельных обызвествленных нитей у типа рода 63,5  $\mu$ . Длина нитей достигает 1,6 мм, толщина стенок — около 3,5  $\mu$ . Начало нитей заостренное, конец их тонкий и как бы косо срезанный.

Стенки известковых оболочек продольнослоисты. Один вид (табл. III, фиг. 6 и 7). Третичные Крыма (мыс Голубинка); миоцен Германии.

Вне СССР: *Morania* Walcott, 1919.

## ПОРЯДОК OSCILLATORIALES. ОСЦИЛЛАТОРИЕВЫЕ

Трихомы всегда без гетероцист и в большинстве случаев без спор, однорядные, с влагалищем или без него, неветвящиеся или образующие ложные, реже — настоящие ветвления по одному или помногу в каждом влагалище, одинаковой ширины на всем протяжении или симметрично утончающиеся, или, наоборот, симметрично расширяющиеся к обоим концам, либо асимметричные, сужающиеся от основания к вершине и обычно заканчивающиеся здесь волоском.

### СЕМЕЙСТВО OSCILLATORIAEAE<sup>1</sup> DUMORTIER ET KIRCHNER, 1898

Нити неветвящиеся, прямые или разнообразно изогнутые. Влагалища отсутствуют или присутствуют, тонкие или более толстые, крепкие или мягкие, иногда расплывающиеся. Каждое влагалище содержит один трихом. Трихомы на всем протяжении одинаковой ширины и только к самым концам нередко сужающиеся или (реже) расширенные. Конечные клетки часто по форме отличаются от других клеток трихома, а иногда образуют особые колпачки (калиптры).

#### Род, связываемый с семейством *Oscillatoriaceae*

*Oscillatorites* Z a l e s s k y, 1928. Тип рода — *O. bertrandi* Zalessky, 1928; юра, Каширское угольное месторождение (Ульяновская обл.). Изогнутые нити цилиндрической формы, шириной 200  $\mu$ . Длина клеток в 2 раза больше ширины, конечные клетки закругленные. Оболочки тонкие. Один вид (рис. 27). Нижний волжский ярус (горючие сланцы) Ульяновской обл.

#### Роды, связываемые с порядком *Oscillatoriales*

(Условная группа *Porostromata*)

*Girvanella* Nicholson et Etheridge, 1878. Тип рода — *G. ducii* Wethered, 1890;

карбон, Англия. Известковые, сильно или слабо извивающиеся и скрученные, обычно свободные трубки, округлые в сечении, одинакового диаметра по всей длине и с одинаковой толщиной стенки, с редким ветвлением. Внутренний диаметр колеблется у разных видов от 4 до 30  $\mu$ , изредка встречаются поперечные перегородки цилиндрических клеток. Образует клубки, дерновники, обволакивает предметы и растет свободно. Органы размножения и гетероцисты неизвестны. Много видов (рис. 28; табл. IV, фиг. 3). Н. кембрий — мел. Н. кембрий В. Сибири, ордовик Казахстана, Прибалтики, силур Подкаменной Тунгуски, девон Кузбасса, Ленинградской обл., Приуралья, Тувы, Ю. Урала, карбон Донбасса, пермь Ю. Урала; н. кембрий с.-в. Китая, Австралии, кембрий Китая, Мексики, Австралии, С. Америки, Японии, Франции, ордовик и готланд Китая, С. Кореи, с.-в. Китая, Норвегии, США, силур Англии, Австралии, девон С. Африки, М. Азии, Бельгии, Франции, н. карбон Англии, карбон Франции, Германии, Китая, США, пермь Англии, Китая, Карнийских Альп, С. Америки, юра Англии, Мадагаскара, Франции, Чехословакии, мел Японии.

*Nostocites* M a s l o v, 1929. Тип рода — *N. vesiculosa* Maslov, 1929; карбон, Донбасс. Изгибающиеся и скручивающиеся одиночные нити с тонкими обызвествленными влагалищами. Трихомы сложены редко сохраняющимися сферическими клетками, расположенными цепочкой. Гетероцист не найдено. Два вида (рис. 29). Ордовик — карбон. Ордовик Ангары, карбон Донбасса.

*Nodularites* M a s l o v, 1956. Тип рода — *N. cylindricus* Maslov, 1956; мел, Абхазия. Изолированные, почти прямые нити, состоящие из цилиндрических или дисковидных клеток, окруженных слизистой (?) оболочкой. Клетки у типа рода шириной 4—6  $\mu$ , длиной 3—6  $\mu$ . Гетероцисты и органы размножения неизвестны. Один вид (рис. 30). Сенон р. Кодор Сухумского р-на.

<sup>1</sup> Сокращенный диагноз по В. И. Полянскому.

## ПОРЯДОК STIGONEMATALES. СТИГОНЕМОВЫЕ<sup>1</sup>

Ветвление настоящее, неправильно-боковое, правильно- или ложнодихотомическое; иногда настоящее ветвление сопровождается ложным. Нити с однорядными или многорядными трихомами, очень редко одиночные, обычно соединенные в дерновинки неопределенного облика или (реже) образующие полушаровидные или правильно-шаровидные колонии. Нити большей частью свободные, реже срастающиеся или склеивающиеся боковыми сторонами, образующими пластинку или прямостоячие пучки. Нити различно изогнуты, реже — прямые, часто — стелющиеся, с приподнимающимся или прямостоячим ветвлением, причем нередко основная нить несколько отличается от боковых ветвей, которые иногда расширяются или сужаются к вершинам. Всегда присутствуют гетероцисты и гормогонии.

### СЕМЕЙСТВО STIGONEMATACEAE KIRCHNER, 1898

Слоевые из различно изогнутых свободных (очень редко сливающихся), неправильно ветвящихся одно-, дву- или многорядных нитей, иногда обнаруживающих в облике нитей и форме клеток ясный диморфизм между главной, обычно ползучей нитью и большей частью прямостоячими разветвлениями. Как правило, ветвление настоящее, но иногда одновременно с ним наблюдается и ложное ветвление.

*Hapalosiphon* Nägeli, 1927. Тип рода — *H. braunii* Nägeli, 1927; современный. Слоевые из свободных изогнутых, переплетающихся, односторонне или реже всесторонне ветвящихся нитей. Главные нити иногда из нескольких рядов клеток, боковые нити всегда однорядные, с толщиной, равной толщине главной нити. Влагалища узкие. Клетки квадратные, шаро-

видные, эллипсоидальные или цилиндрические, с длиной больше или меньше ширины (табл. III, фиг. 3). Один ископаемый вид. Эоцен С. Америки. Современные — распространение повсеместное.

### Роды, связываемые с порядком Stigonematales

(Условная группа Porostromata)

*Bevocastria* Garwood, 1931. Тип рода — *B. conglobata* Garwood, 1931; н. карбон, Англия. Колонии и симбиотические поселения кустистых нитчатых переплетающихся и ветвящихся водорослей с периодически меняющимся диаметром нити. Входят в состав известковых желваков разной формы и представлены в шлифе на темном фоне в виде светлых ветвящихся каналов с периодической и неравномерной блокировкой (сжатиями). В поперечном сечении каналы округлы, а при тесном расположении многоугольны и напоминают пчелиные соты. Диаметр каналов — до 40 м. Два вида (рис. 31 и 32; табл. IV, фиг. 4). Н. карбон Кузбасса и Англии.

*Coactilum* Maslov, 1956 (part. *Sphaerocodium* Rothpletz, 1889). Тип рода — *Sphaerocodium straeleni* Lecompte, 1936; франский ярус, Арденны (Франция). Войлокоподобные известковые корки, желвачки, образованные стелющимися нитями из клеток различных формы и величины. Преобладают бочонкообразные клетки разных диаметров в одной, иногда ветвящейся нити. На концах нитей встречаются раздутые клетки, возможно, отвечающие гормогониям (?). Два вида (рис. 33а — г; табл. IV, фиг. 5). Девон Подмосковья, Кузбасса и Франции.

## СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ НЕОПРЕДЕЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

*Actinophycus* Korde, 1954. Тип рода — *A. obrutchevi* Korde, 1954; ордовик, низовья р. Ангары. Нити неветвящиеся, прямые или слегка изгибающиеся, расходящиеся радиально в стороны, образуют расширяющиеся радиально кустики (окруженные слизью?), которые расположены или поодиночке, или дерновинными скоплениями. Развитие сезонное. Участвуют в образовании строматолитов в виде карбонатных корок со слоями из конусовидных образований с радиальнолучистым строением

(табл. IV, фиг. 6). Один вид. Ордовик Ангары. К. Б. Кордэ этот род относит к сем. Rivulariaceae, подсем. Sphaeroidea.

*Dictyophycus* Korde, 1954. Тип рода — *D. pseudotubulatus* Korde, 1954; ордовик, низовья р. Ангары. Колонии из спутанных неветвящихся нитей с тонкими влагалищами, интенсивно приподнимающиеся над субстратом, образующие колонкоподобную пленку. Участвует в образовании пальчатоподобных, псевдотрубчатых, ветвящихся строматолитов со слоями, глубоко облегающими предыдущие слои, сильно выгибающимися вверх и плотно

<sup>1</sup> Сокращенный диагноз по Е. К. Косинской.



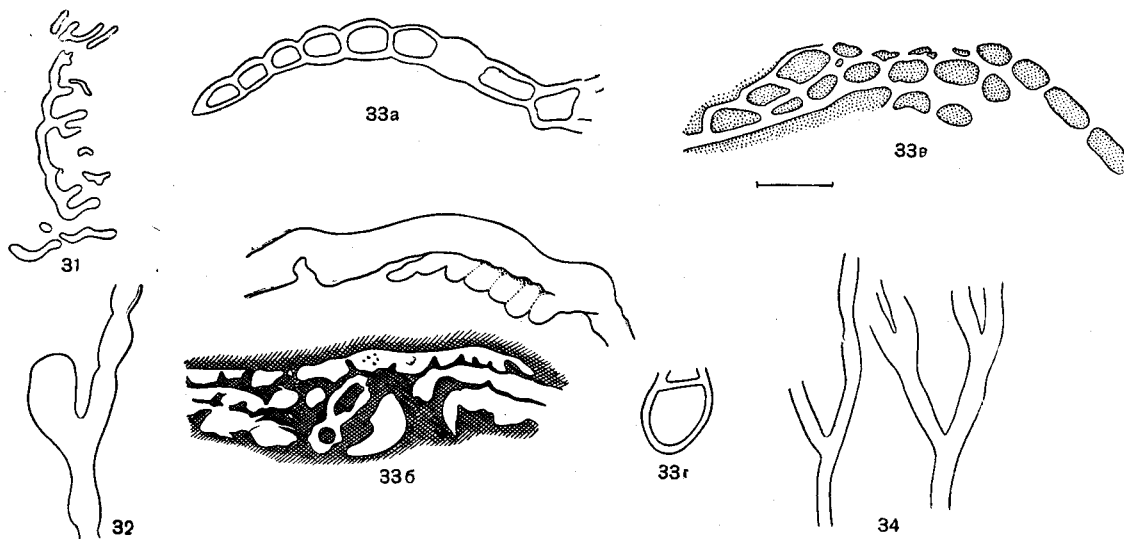


Рис. 31—34.

31 — *Bevoacstria* sp.: пустоты от нити,  $\times 40$ ; карбон, Каратау (Казахстан) (Маслов, 1956). 32 — отдельный участок нити *Bevoacstria conglobata* с раздувом — возможным органом размножения; девон, Кузбасс. 33 — *Coactitium straeleni* (Lecompte): нити разной сохранности: 33а и 33б — с ответвленными полостями,  $\times 70$ ; 33в — с темными полостями,  $\times 70$ ; 33г — вздутое окончание нити,  $\times 70$  (Маслов, 1956). 34 — *Ortonella*: схематическое изображение характера ветвления<sup>1</sup>.

прилегающими к бокам колонки (табл. IV, фиг. 7). Один вид. В кембрий В. Сибири.

К. Б. Кордэ относит этот род к сем. Scytonemataceae.

*Garwoodia* Wood, 1941. Тип рода — *Mitcheldeania gregaria* Nicholson, 1888; н. карбон, Ю. Шотландия. Колония из радиально расходящихся, плотно прилегающих друг к другу параллельных нитей, угловатых в сечении, с частым ветвлением. Ветвление происходит под прямым углом, причем нити сразу становятся параллельными (табл. V, фиг. 1). Несколько видов. Карбон. Н. карбон Ю. Шотландии, ср. карбон Англии.

*Globuloella* Korde, 1958. Тип рода — *G. botomensis* Korde, 1958; н. кембрий, р. Ботомы (Якутия). Колонии слизистые, шаровидные или несколько неправильной формы, состоящие из нитей, отходящих радиально от центра и ветвящихся с разной интенсивностью, погруженных при жизни в слизь колонии и иногда выдающихся за ее края (табл. I, фиг. 5). Два вида. Н. кембрий Якутии.

К. Б. Кордэ относит этот род к сем. Microcystidaceae.

*Ortonella* Garwood, 1914 (*Botomella* Korde, 1958)<sup>1</sup>. Тип рода — *Ortonella furcata* Gar-

<sup>1</sup> Многие авторы относят этот род к зеленом (кодиевым) водорослям.

wood, 1914; н. карбон, Англия. Колонии полусферические или почкообразные, состоящие из радиально расположенных нитей, дихотомически ветвящихся под разными углами. Нити имеют постоянный диаметр по всей длине и известковую оболочку разной плотности. Если все промежутки между нитями заполнены карбонатом, получаются светлые ветвящиеся каналы, если же обызвествление между нитями слабое, заметны темные стенки, образующие ветвящиеся трубки (рис. 34; табл. V, фиг. 2 и 3). Несколько видов. Кембрий — юра. Н. кембрий Якутии и В. Саян, н. карбон Русской платформы, Кузбасса, силур Англии, н. карбон Англии, Бельгии, Франции, США, пермь США (Техас), юра Марокко.

*Palaeomicrocystis* Korde, 1955 (*Uranovia* Korde, 1958). Тип рода — *Palaeomicrocystis cambrica* Korde, 1955; н. кембрий, р. Лена. Колонии шаровидные, дисковидные, эллипсоидальные (слизистые?). Клетки округлые, разбросаны в беспорядке по всей колонии или находятся в ее центре (табл. V, фиг. 4). Два вида. Н. кембрий Сибири.

К. Б. Кордэ связывает этот род с сем. Microcystidaceae.

*Palaeoleptophycus* (Korde), 1954. Тип рода — *Leptophycus varsonofievae* Korde, 1954; ордовик, низовья р. Ангары. Колонии кустистые из расходящихся радиально от центра пря-



мых (ослизненных?) нитей. Ширина «кустиков» больше высоты. Развитие сезонное. Образуют одиночные или дерновидные нарастания в строматолите (табл. V, фиг. 5, 6). Один вид. Ордовик р. Ангары.

К. Б. Кордэ относит этот род к сем. Rivulariaceae.

*Poecilophycus* Korde, 1934. Тип рода — *P. multiformis* Korde, 1954; ордовик, низовья р. Ангары. Колонии из ветвящихся нитей, торчащие радиально от облекаемого донного предмета. Развитие сезонное. Образует онколиты с колонковидными выростами. Ветвящиеся каналцы (?) придают онколиту лучистое строение (табл. VI, фиг. 1). Один вид. Ордовик низовий р. Ангары. Микроскопически этот род сходен с *Palaeoleptophycus*.

К. Б. Кордэ относит его к сем. Rivulariaceae.

*Pycnoporidium* Yabe et Toyama, 1928. Тип рода — *P. lobatum* Yabe et Toyama, 1928; в. юра, Япония. Колония дерновинная, обволакивающая субстрат, при разрастании образующая округлые лопастьевидные, сильно сближенные выросты из тонких, расходящихся радиально от основания к поверхности нитей. Нити слегка изгибающиеся, округлые или несколько угловатые в поперечнике, с толщиной, несколько варьирующей по всей их длине, часто через неправильные интервалы соединяющиеся боковыми стенками; ветвятся дихотомически или полидихотомически на более или менее равной высоте, образуя слабо прослеживающуюся концентрическую структуру. Органы размножения не обнаружены (табл. VI, фиг. 2). Один вид. Юра — мел. В. юра Японии, Испании, мел Чехословакии.

*Rothpletzella* Wood, 1948. Тип рода — *R. gotlandica* (Rothpletz), 1890; силур, В. Альпы. Колония нитчатая, обрастающая посторонние тела либо представлена плотно спутанными в клубок нитями. Нити учащенно дихотомически ветвящиеся, близко прилегающие друг к другу, расположены пучками, быстро разрастающимися в ширину, и в продольном сечении имеют вид вееров. Перед ветвлением нити быстро увеличиваются в толщину. Поперечное сечение сильно сближенных нитей в месте их усиленного ветвления имеет псевдочетковидное строение. Сохраняются в виде ветвящихся трубок без поперечных перегородок (табл. VI, фиг. 3). Два вида. Силур Прибалтики, Англии, о-ва Готланд.

*Renalcis* Vologdin, 1932. Тип рода — *R. granosus* Vologdin, 1932; ср. кембрий, Алтай.

Колонии пузыревидные, пустотелые, образованы радиально расположенными прямыми или разветвляющимися нитями, промежутки между которыми обызвествлены. Строение нитей не выяснено. Форма известковых пузырей варьирует от неправильной пузыревидно-лопастной до сферической (табл. VI, фиг. 4). Несколько видов. Кембрий. Н. кембрий Кузнецкого Алатау, н. и ср. кембрий В. Сибири, ср. кембрий Ю. Урала, З. Монголии.

К. Б. Кордэ на основании внешнего сходства колоний относит эту форму к сем. Rivulariaceae.

*Spongophycus* Korde, 1954. Тип рода — *S. angaricus* Korde, 1954; ордовик, низовья р. Ангары. Колонии, расплывающиеся по субстрату (слизистые?), с рыхло расположенными нитями. Строение их не выяснено. Образуют известковые корки в строматолите с сильно облекающими субстрат слоями, которые пронизаны множеством различно ориентированных каналцев, придающих корке губчатое строение (табл. VI, фиг. 5). Один вид. Ордовик Ангары.

К. Б. Кордэ относит этот род к сем. Nostocaceae.

*Stereophycus* Korde, 1954. Тип рода — *S. borissiaki* Korde, 1954; ордовик, низовья р. Ангары. Нити из округлых клеток неравного размера, погруженные в слизь расплывающихся влагалищ (?), с обильными газовыми (?) полостями внутри слизи и под нею. Образует колонкоподобные «ветвящиеся» строматолиты с прослоями светлого карбоната внутри и под темными волнисто изогнутыми слоями (табл. VI, фиг. 6—7). Один вид. Ордовик Ангары.

К. Б. Кордэ относит этот род к сем. Oscillatoriaceae.

*Thaumatophycus* Korde, 1954. Тип рода — *T. furcatus* Korde, 1954; ордовик, низовья р. Ангары. Колонии дерновинные из прямостоячих, несколько переплетающихся вильчатых ветвящихся нитей с циклическим развитием. Трихомы однорядные; влагалища развиты слабо. Образуют колонкоподобные строматолиты, сливающиеся при сближении (табл. VI, фиг. 8). Один вид. Ордовик Ангары.

К. Б. Кордэ относит этот род к сем. Scytonemataceae.

Вне СССР: *Dimorphostroma* Reis, 1923; *Cayaxia* Forollo, 1938; *Hedstromia* Rothpletz, 1913; (два последних рода, возможно, относятся к зеленым водорослям); *Palaeorivularia* Korde, 1958; *Crinalium* Crow, 1927; *Morania* Walcott, 1919; *Oncobyrseella* Johnson, 1937.

Антропов И. А. 1955. Синезеленые водоросли девона центральных районов Востока Русской платформы. Уч. зап. Казанск. гос. ун-та, т. 115, кн. 8, стр. 41—50.

Бирин Л. М. 1948. Новые виды известковых водорослей. Сов. геол. № 28, стр. 154—155. Бутин Р. В. 1961. Органические остатки в протерозойских отложениях Южной Карелии. Тр. Карельск. фил.-ла Акад. наук СССР, вып. 26, стр. 152—157.

Виттенбург П. В. и Яковлева Н. И. 1922. К вопросу о возрасте пород о-ва Кильдина на Западном Мурмане. Изв. Рос. Акад. наук, стр. 359. Вологдин А. Г. 1932. Археоциаты Сибири, вып. 1. Геологиздат, стр. 13.—1932. Археоциаты Сибири, вып. 2. Геологиздат, стр. 1.—1940. Археоциаты и водоросли кембрийских известняков Монголии и Тувы. Тр. Монг. ком., № 34, стр. 1—269.—1941. О новых известковых водорослях из Малого Хингана. Докл. Акад. наук СССР, т. 31, № 1, стр. 139—142.—1944. О древних известковых водорослях Тимана. Докл. Акад. наук СССР, т. 45, № 5, стр. 220.—1948. Известковые водоросли зоны так называемых каратауских брекчий. Изв. Акад. наук СССР, сер. биол., № 1, стр. 83—90.—1951. О конофитонах протерозоя и кембрия Сибирской платформы. Докл. Акад. наук СССР, т. 102, № 3, стр. 609.—1955. Разгадка происхождения строматолитов. Природа, № 9, стр. 39—47.—1960. О некоторых результатах изучения синийских водорослей и методике исследования. Acta Palaeontol. Sin., v. 8, N 1, p. 1—26. Вологдин А. Б., Чернышев Б. Б., Кипарисова А. Д. 1937. Палеонтология Советской Арктики. Изв. Аркт. ин-та, вып. 91, стр. 255. Воронихин Н. Н. 1932. К познанию флоры и растительности континентальных водоемов. Ботан. журн., т. 17, № 3.—1953. Растительный мир континентальных водоемов. Изд-во Акад. наук СССР, стр. 411.

Голлербах М. М., Косинская Е. К. и Полянский В. И. 1953. Синезеленые водоросли. В кн.: Определитель пресноводных водорослей СССР, вып. 2. Сов. наука.

Дингельштедт. 1935. К вопросу о происхождении скорлуповатых доломитов и о возрасте немых толщ Южного Урала. Зап. Всерос. мин. об-ва, ч. 64, вып. 2.

Еленкин А. А. 1936. Синезеленые водоросли СССР, вып. 1. Изд-во Акад. наук СССР.

Залесский М. Д. 1917. О морском сапропелите силурийского возраста, образованном синезеленой водорослью. Изв. Акад. наук, № 1, стр. 3—18.—1928. Первые микроскопические исследования нижне-волжского горячего сланца. Изв. Сапроп. ком., вып. 4, стр. 1—28.

Копелиович А. В., Крылов И. Н. 1960. О структурах растворения в строматолитах. Докл. Акад. наук СССР, т. 135, № 3, стр. 686—689. Кордэ К. Б. 1950. Микроскопическая структура наслоенной строматолитов и типы сохранности Суапорхусеае. Докл. Акад. наук СССР, т. 71, № 6, стр. 1109—1112.—1953. Наставление по сбору и изучению ископаемых водорослей. Изд-во Акад. наук СССР, стр. 7—9.—1953. Образование и систематическое положение конических и цилиндрических корок типа *Conophyton*. Докл. Акад. наук СССР, т. 89, № 6, стр. 1091—1094.—1954. Кембрийские водоросли из окрестностей с. Богучаны на р. Ангаре. В кн.: Вопросы геологии Азии, т. 1. Изд-во Акад. наук СССР, стр. 531—555.—1955. Водоросли из кембрийских отложений рек Лены, Ботомы и Амги. Тр. Палеонтол. ин-та Акад. наук СССР, т. 56, стр.

79—91.—1958. К систематике ископаемых Суапорхусеае. В сб.: Материалы к основам палеонтологии, вып. 2. М., стр. 99—111. Королук И. К. 1956. Некоторые строматолиты кембрия Иркутского амфитеатра. Тр. Ин-та нефти АН СССР, т. 7.—1960. Строматолиты нижнего кембрия и протерозоя Иркутского амфитеатра. Тр. Ин-та геологии и разработки горючих ископаемых АН СССР, т. 1, стр. 112—161. Косинская Е. К. 1948. Определитель морских синезеленых водорослей. Изд-во Акад. наук СССР. Краснопеева П. С. 1933. Об альгонской флоре в Саралинском районе Западной Сибири. Мат. по геол. Зап.-Сиб. края, № 4, стр. 19—25.—1936. Древнейшие водоросли Большепитского р-на Енисейской тайги. Мат. по геол. Зап.-Сиб. края, № 35, стр. 115—119.—1937. Водоросли и археоциаты древнейших толщ Потехинского планшетта Хакассии. Мат. по геол. Красноярск. края, вып. 3, стр. 51.—1940. Альгонская флора и фауна Саралинского р-на, Кузнецкого Алатау. Мат. по геол. Красноозерск. края, вып. 8, стр. 1—32.—1945. Палеонтологические данные для сопоставления некоторых свит докембрия Кузнецкого Алатау. В кн.: Вопросы геологии Сибири, т. 1. Изд-во Акад. наук СССР, стр. 35—58.—1946. Некоторые строматолиты протерозоя Кабырзинского р-на Горной Шории. Тр. Горногеол. ин-та Зап.-Сиб. фил.-ла Акад. наук СССР, вып. 2, стр. 83—107. Криштофович А. Н. 1933. Курс палеоботаники. Гос. науч.-техн. геол.-развед. изд-во, стр. 40—43.—1941. Палеоботаника. Изд. 3-е. Геологиздат, стр. 41. Крылов И. Н. 1959. О строматолитах уральского рифея. Докл. Акад. наук СССР, т. 126, № 6, стр. 1312—1315.—1959. Рифейские строматолиты о-ва Кильдина. Докл. Акад. наук СССР, т. 127, № 4, стр. 888—891.—1960. О значении строматолитов *Collenia buriata* Maslow для стратиграфии позднекембрийских отложений окраин Русской платформы. Междунар. геол. конгр., XXI сессия, докл. советск. геологов, проблема 8, стр. 132—139.—1960. О развитии столбчатых ветвящихся строматолитов в рифее Южного Урала. Докл. Акад. наук СССР, т. 132, № 4, стр. 895—898.—1961. О принципах систематики рифейских строматолитов. Бюлл. Моск. об-ва, испыт. природы, отд. геол., т. 36, вып. 6, стр. 118.

Ларищев А. А. 1952. О новой ископаемой водоросли юрского возраста. Ботан. мат., отд. спор. раст., Ботан. ин-т Акад. наук СССР, т. 8, стр. 478.

Маслов В. П. 1929. Микроскопические водоросли каменноугольных известняков Донецкого бассейна. Изв. Геол. ком., т. 48, № 10, стр. 1519—1537.—1935. Некоторые палеозойские карбонатные водоросли Южного Урала. Тр. Всес. науч.-исслед. ин-та мин. сырья, вып. 72, стр. 3—6.—1936. О водорослевом горизонте в юре Дальневосточного края. Вестн. Дальневост. фил.-ла Акад. наук СССР, № 21.—1936. О строматолитовых постройках Южного Урала. Тр. Геол. ин-та Акад. наук СССР, т. 5, стр. 21.—1937. Атлас карбонатных пород. Главн. ред. геол.-развед. и геодез. лит-ры, стр. 6—9.—1937. Нижнепалеозойские породообразующие водоросли Восточной Сибири. Проблемы палеонтологии, т. 2—3, стр. 249—314.—1938. О природе строматолита *Conophyton*. Проблемы палеонтологии, т. 4, стр. 325.—1939. Род *Collenia* и др. статьи. Проблемы палеонтологии, т. 5, стр. 217—395.—1945. К вопросу о значении строматолитов как указателей геологического возраста вмещающих формаций. В кн.: Вопросы геологии Сибири, т. 1. Изд-во Акад. наук СССР, стр. 59—63.—1949. Водоросль *Girvanella*, ее экология и стратиграфическое значение. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, т. 24, вып. 2, стр.

- 89—110.—1949<sub>2</sub>. Происхождение кембрийских известняков Тувы. Изв. Акад. наук СССР, сер. геол., № 2, стр. 93—104.—1950. Систематическое положение и отличие строматолитов и онколитов от ископаемых известковых водорослей. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. геол., т. 25, № 4, стр. 66—76.—1955. О новых формах третичных водорослей. Докл. Акад. наук СССР, т. 103, № 1, стр. 145—150.—1956<sub>1</sub>. О новом ископаемом семействе багряных и двух новых родах синезеленых водорослей карбона. Докл. Акад. наук СССР, т. 107, № 1, стр. 151—154.—1956<sub>2</sub>. Принципы номенклатуры и систематики строматолитов. Изв. Акад. наук СССР, сер. геол., № 4.—1956<sub>3</sub>. Ископаемые известковые водоросли СССР. Тр. Ин-та геол. наук Акад. наук СССР, вып. 160.—1959. Строматолиты и фауны. Докл. Акад. наук СССР, т. 125, № 5, стр. 1085—1088.—1960. Строматолиты. Тр. Геол. ин-та Акад. наук СССР, вып. 41, стр. 187. Маслов В. П., Щукина Е. Н. 1950. Строматолитовые известняки с Алтая четвертичного возраста. Докл. Акад. наук СССР, т. 70, № 4, стр. 793—795. Махаев В. Н. 1937. Водоросли как руководящие ископаемые. Докл. Акад. наук СССР, т. 15, № 8, стр. 475—478.—1940. Материалы к познанию ископаемых водорослей СССР. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. геол., т. 18, № 5—6, стр. 68—70. Махлаев В. Г. 1958. Строматолиты как показатели подводных перерывов в накоплении осадков. Научн. докл. Высш. школы, геол.-геогр. науки, № 3.
- Надсон Г. А. 1900. Сверлящие водоросли и значение их в природе. Ботан. зап., т. 18.—1932. Материалы к изучению сверлящих водорослей (на франц. яз.). Изв. Акад. наук СССР, № 7, стр. 6. Нужнов С. В. 1960. Строматолиты позднего докембрия и кембрия Учуро-Майского района. Докл. Акад. наук СССР, т. 132, № 6.
- Пиан Ю. 1932. Водорослевые желваки русского девона. Изв. Акад. наук СССР, отд. матем. и естеств. наук, № 9, стр. 1345—1360.
- Раабен М. Е. 1960. О стратиграфическом положении слоев с *Gymnosolen*. Междунар. геол. конгр., XXI сессия, докл. советск. геологов, проблема 8, стр. 125—131. Рябинин В. Н. 1935. О находке в мстинских известняках нижнего карбона микроскопических водорослей типа *Spondiostromideae* Güt. Изв. Ленингр. геол.-развед. треста, № 1/6.
- Семихатов М. А. 1960. О вертикальном распределении строматолитов в рифее Туруханского района. Докл. Акад. наук СССР, т. 135, № 6, стр. 1480—1483. Сьюорд А. Ч. 1936. Века и растения. ОНТИ, стр. 79—81.
- Фентон К. Л. и Фентон М. А. 1940. Древние водоросли как показатели окружающей среды и руководящие ископаемые. В кн.: Тр. XVII сессии. Междунар. геол. конгр., т. 6. ОНТИ, стр. 171—173.
- Хёг О. А. 1932. О некоторых последнедевонских строматолитах. В кн.: Тр. Междунар. конф. по изуч. четвертичного периода Европы, т. I. ОНТИ, стр. 13.
- Чурakov А. Н. 1945. Значение водорослей для определения возраста древних свит. Изв. Акад. наук СССР, сер. геол., № 3, стр. 135—149.
- Яковлев Н. Н. 1934. О находке мурманского рода *Gymnosolen* в нижнем кембрии Восточной Сибири. Докл. Акад. наук СССР, стр. 589.
- Bigot A. I. 1929. Les recifs en coupole du Cambrien de Carteret etc. Bull. Mens. Soc. Linn. Norm., sér. 8, v. 2, p. 68. Blach M. 1933. The algae sediments of Andros island, Bahamas. Phil. Trans. Roy. Soc. London, v. 222, p. 165. Bornemann J. 1886. Geologische Algenstudien. Jb. Preuss. Geol. Landesanst., Bd. 7, S. 116—134. Bradley W. H. 1923. Algae reefs and oolites of the Green River formation. U. S. Geol. Surv., prof. pap., N 154.—1931. Origin and microfossils of the oil shale of the Green River formation of Colorado and Utah. U. S. Geol. Surv., prof. pap., N 168, p. 58.
- Cahen L. et les autres. 1946. Aperçu sur la question des algues des séries calcaires anciennes du Congo Belge. Bull. Soc. Belg. Géol., t. 55, fs. 1, p. 154. Clouard P. E. 1942. Notes on stromatolites. Amer. J. Sci., v. 240, N 5, p. 363—379.
- Dangeard L. 1935. Les pisolithes à Girvanelles dans le Jurassique de Normandie. Bull. Soc. Géol. France, sér. 5, p. 263.—1948. Contribution à l'étude des genres Girvanella et Sphaerocodium. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, v. 24. Dorn P. 1953. Die Stromatolithen des unteren Buntsandsteins in nordlichen Harzvorland. N. J. Min., Geol. u. Paläontol., Abh. 97.
- Eardley A. J. 1938. Sediments of Great Salt Lake. Bull. Amer. Assoc. Petr. Geol., v. 22, p. 1353—1359. Ercegovič A. 1925. La végétation des lithophytes sur les calcaires et les dolomites en Croatie. Acta Botan. Inst. Botan. Univ. Zagreb v. 1, p. 64—113.
- Fenton C. L. a. M. A. 1936. Walcotts «Precambrian algonkian algal flora» and associated animals. Bull. Geol. Soc. Amer., v. 47, N 4, p. 609—620.—1937. Belt series of the North: stratigraphy, sedimentation, paleontology. Bull. Geol. Soc. Amer., v. 48, N 12, p. 1873—1969.—1938. Primitive algae as environment indicators. Pan-Amer. Geol., v. 70, N 1, p. 1—6.—1939. Precambrian and paleozoic algae. Bull. Geol. Soc. Amer., v. 50, N 1, p. 89—126. Fenton M. A. 1943. Precambrian and early paleozoic algae. Amer. Midland. Nat., 30, N 1, p. 83—111. Frémy P. et Dangeard L. 1936. Sur la position systématique des Girvanelles. Bull. Soc. Linn. Norm., sér. 8, v. 8, p. 101. Froilo M. M. 1938. Sur un nouveau genre de Codiaceae du Jurassique supérieur des Carpates Orientales. Bull. Soc. Géol. de France, v. 8.
- Garwood E. J. 1912. The lower carboniferous succession in the North-West of England. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 68, p. 449.—1914. Some new rock-building organisms from the lower carboniferous beds of Westmorland. Geol. Mag., v. 1, p. 265.—1931. The Tuedian beds in Northern Cumberland. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 87, p. 97—156. Ginsburg R. N. 1955. Recent stromatolitic sediments from South Florida (abstr.). J. Paleontol., v. 29, p. 725. Grouff F. F. a. Broderick T. M. 1919. Organic structure in the Biwabik iron-bearing formation of the Huronian in Minnesota. Amer. J. Sci., v. 48, p. 199—205. Gürich G. 1907. Spongiostromidae — eine neue Familie krustenbildender Organismen aus dem Kohlenkalk von Belgien. Jb. Min., Geol. u. Paleontol., Bd. 1, p. 131.
- Hall I. 1884. Cryptozoon prolyferum. Ann. Rep. New York Mus., v. 36, pt. 6. Hirmer M. 1927. Handbuch der Palaeobotanik, Bd. 1. München-Berlin, S. 34—41. Höeg O. A. 1934. Studies of Stromatolites. Skrift. Kgl. Norsk. Vidensk. Selsk., Bd. 6, N 3.—1946. Cyanophyceae and Bacteria in calcareous sediments in the interior of limestone caves in Nord Rana, Norway. Nytt. Mag. Nat., Bd. 185, S. 99. Holte Dahl O. 1919. Cryptozoon-like structures. Amer. Sci., ser. 4, v. 47, p. 85—107. Howe M. A. 1932. The geologic importance of the lime-secreting algae. U. S. Geol. Surv., prof. pap., N 170-E, p. 57—64.
- Jamotte A. 1944. Notes complémentaires sur la stratigraphie de la série des mines et sur *Collenia* sp. Com. spec. Katanga, Elisabethville, Mars, 1943, p. 22. Johnson J. H. 1937. Algae and algal limestone from the oligocene of South Park, Colorado. Bull. Geol.



Soc. Amer., v. 48, N 9, p. 1227—1236.— 1938. *Nubecularia* and *Gzrvanella* from the Pennsylvanian near la Luz, New Mexico. Bull. Geol. Soc. Amer., v. 49, N 12, p. 1889.— 1940. Lime-secreting algae and algal limestones from the Pennsylvanian of Central Colorado. Bull. Geol. Soc. Amer., v. 51, N 4, p. 571—596.— 1945. Calcareous algae of the Upper Leadville limestone near Glenwood Springs, Colorado. Bull. Geol. Soc. Amer., v. 56, p. 829—848.— 1946. Late paleozoic algal of North America. Amer. Midland Nat., v. 36, N 2.— 1946. Lime-secreting algae from the pennsylvanian and permian of Kansas. Bull. Geol. Soc. Amer., v. 57, p. 1087—1119.— 1950. A permian algal-foraminiferal consortium from West Texas. J. Paleontol., v. 24, N 1, p. 61—62.— 1951. Permian calcareous algae from the Apache Mountains, Texas. J. Paleontol., v. 25, N 1, p. 21—23.

Kaisin F. 1925<sub>1</sub>. Les roches Dinantiennes de Belgique. 13-e Sess. Congr. Géol. Intern. Belgique. Liège, p. 1237.— 1925<sub>1</sub>. Les brèches dinantiennes de Belgique. Ibid., p. 1271.— 1927. Contribution à l'étude des caractères lithologiques et du mode de formation des roches calcaires de Belgique. Mém. Acad. Roy. Belgique, Cl. d. Sci., sér. 2, v. 8. Kalkovsky E. 1908. Oolith und Stromatolith in norddeutschen Buntsandstein. Dtsch. Geol. Ges. Ztschr., Bd. 60, S. 112. Kao C. S., Hsung V. H., Kao P. 1934. Preliminary notes on sinian stratigraphy of North China. Bull. Geol. Soc. China, v. 13, N 12, p. 763. Kräusel R. 1956. Ein Stromatolith von Kalkplateau in Süd-Afrika. Senckenbergiana, Bd. 37, S. 25.

Lemaître D. 1930. Observations sur les algues et les foraminifères des calcaires devoniens. Ann. Soc. Geol. du Nord, v. 55, p. 42. Lewis H. P. 1942. On *Girvanella* in the «Shumardia Limestones» of Lewis, Quebec. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 2, v. 9, p. 49—55. Lindenbein H. A. 1921. Les Protophyceae (*Gloecapsomorpha prisca* Zalessky) et flore marine du Silurien inférieur de la Baltique. Genève. Logan B., Rezak R., Ginsburg R. 1960. Classification and environmental significance of stromatolites. Bull. Geol. Soc. Amer., v. 71, N 12, pt. 2, p. 1918—1919.

Mawson D. 1925. Evidence and indication of algae contribution in the cambrian and pre-cambrian limestones of South Australia. Trans. Roy. Soc. South Australia, v. 49, p. 186—190.— 1929<sub>1</sub>. Fossil algae from a pre-cambrian and early cambrian horizon in the Macdonnel ranges, Central Australia. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 85, p. CXXXVI (Annivers. adress).— 1929<sub>2</sub>. Some Australian algae limestones in process of formation. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 85, p. 613—623. Mawson D., Madigan C. 1930. The pre-ordovician rocks of the Macdonnel ranges (Central Australia). Quart. J. Geol. Soc. London, v. 86, p. 425. Menchikoff N. 1945. A propos des stromatolithes sud marocains. C. R. Soc. Géol. Franç., p. 208.— 1946.

Les formations à stromatolithes dans le Sahara occidental. Bull. Soc. géol. franç., v. 16, fasc. 7—9, p. 451.— 1948. A propos des «Conophytens» du Congo Belge. C. R. Soc. géol. franç., N 9-10, p. 179—180.

Nicholson H. A. 1888. On certain anamalous organisms wich are concerned in the formation of the paleozoic limestones. Geol. Mag., ser. 3, v. 5, p. 15.

Pia J. 1927. Thallophyta. In: Hirmer «Handbuch der Palaeobotanik». Wien, S. 34—41.— 1937. Die Kalklösen den Thallophyton. Arch. Hydrobiologie, Bd. 31, S. 264—328.

Reis O. M. 1923. Kalkalgen und Seesinterkalke aus dem rheinpfälzischen Tertiär. Geogn. Jb., Bd. 36, S. 103. Rezak R. 1954. Stromatolite classification in the Belt series. Sci. New York, v. 119, N 3097, p. 659.— 1957. Stromatolites of the Belt series in Glacier National Park and vicinity, Montana. U. S. Geol. Surv., prof. pap., N 294-D, p. 127—151. Riedel A. 1953. Remarques sur la systématique et la valeur stratigraphique des quelques stromatolithes du Moyen Congo. Bull. Soc. géol. franç., sér. 6, v. 3, fasc. 7-8, p. 667. Robertson W. A. 1960. Stromatolithes from Paradise Greek area, North-Western Queensland. Commonwealth of Australia, rep. 47. Rothpletz A. 1891. Fossile Kalkalgen. Ztschr. Dtsch. Geol. Gesellsch., Bd. 13, H. 2.— 1911. Über *Sphaerocodium zimmermanni* nov. sp., eine Kalkalge aus dem Oberdevonian Schlesiens. Jb. d. Preuss. Geol. Landesanst., Bd. 32, H. 2, S. 112. Rutte E. 1953. Die Algenkalke aus dem Miozän von Engelswies. N. Jb. Min., Geol. u. Palaeontol., Abh. 98, N 2, S. 149.

Schindewolf O. H. 1956. Über präkambrische Fossilien. Geotektosches Symposium. Stuttgart. Steinmann G. 1911. Über *Gymnosolen ramsayi* eine Cölenterate von der Halbinsel Kanin. Fennia, Bd. 31, N 4, S. 18—23.

Traverse A. 1955. Occurence of the oil forming alga *Botryococcus* in lignites etc. Micropalaeontol., v. 1, p. 343—350.

Walcott C. D. 1914. Pre-cambrian algonkian algae flora. Smiths Micel. Coll., v. 44, p. 1.— 1919. Middle cambrian algae. Smiths Micel. Coll., v. 67, N 5, p. 217—261. Wethered E. 1893. On the microscopic structure of the Wenlock limestone. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 49, p. 236. Wood A. 1948. «*Sphaerocodium*» — a misinterpreted fossil from the Wenlock limestone. Proc. Geol. Assoc. London, v. 59.

Yabe H. a. Toyama S. 1928. On some rock-forming algae from the younger mesozoic of Japan. Sci. Rep. Tohoku. Imp. Univ., ser. 2, v. 12, N 1, p. 141. Young R. B. a. Mendelson E. 1949. Domed algal growths in the dolomite series of South Africa. Trans. a. Proc. Geol. Soc. South Africa, v. 51, p. 53—62.

# ТИП BACILLARIOPHYTA. ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ<sup>1</sup>

## ОБЩАЯ ЧАСТЬ<sup>2</sup>

### История изучения

Изучение диатомовых водорослей началось в конце XVIII в. В наиболее ранних работах (Dillwin, 1809) они указываются в числе других водорослей для различных, преимущественно континентальных, водоемов Европы. В последующий период (до 30-х годов XIX в.) в свет выходят специальные работы по диатомовым водорослям. Из них наиболее значительными являются исследования шведского ботаника К. Агарда (Agardh, 1817, 1824, 1830—1832) и Грея (Gray, 1821) в Англии, Бори (Boyu, 1822—1823) и Турпина (Turpin, 1828) во Франции. О диатомовых водорослях России в тот период еще ничего не было известно. Фактические материалы, накопленные за эти годы, потребовали обобщений и систематизации, и в этом отношении первая попытка принадлежит Агарду в его известной работе 1830—1832 гг. В этом труде Агард дает описание многих родов диатомовых, например, *Melosira*, *Cymbella*, *Gomphonema*, *Isthmia* и др., и пытается классифицировать диатомовые в основном по ряду биологических признаков, хотя с учетом морфологии клетки.

С 30-х годов начинается деятельность Эренберга (Ehrenberg), пионера в изучении ископаемых диатомовых и многих других микроорганизмов. Ему принадлежат первые сообщения о диатомовых России на основании материалов, собранных в Сибири за время путешествия вместе с Гумбольдтом (Ehrenberg, 1830). Эренберг описал более 30 родов и огромное количество видов диатомовых (Ehrenberg, 1843,

1844, 1845). В его известной «Микрогеологии» (1854) подводится итог многочисленным в то время данным по диатомовым из различных геологических слоев. Эренберг сделал также попытку классифицировать современные диатомовые в основном по принципу образования колоний.

Одновременно с Эренбергом развивается деятельность Кютцинга (Kützing, 1834, 1844, 1849) и Бребиссона (Brebisson, 1857; Brebisson a. Gobeu, 1838) по изучению флоры европейских континентальных водоемов.

Почти до начала XX в. главное внимание исследователей было обращено на выяснение флористического состава диатомовых водорослей. Этот период, отмеченный накоплением большого фактического материала, был вполне естественным, как и в истории развития любой другой биологической отрасли знаний. Интересно, что диатомовыми занимались не только ботаники и зоологи, но и многие любители, привлеченные сложной, разнообразной и красивой структурой кремневой оболочки. Диатомовые начинают использовать в качестве test-препаратов в микроскопической оптике. Заслугой диатомистов является описание многих древних видов, преимущественно из состава флоры третичного возраста.

К середине XIX в. относятся первые специальные исследования флоры водорослей России. Среди альгологов того времени заслуженной известностью пользуются Э. Эйхвальд, И. Г. Борцов, Л. С. Ценковский, Д. Вейссе, Л. В. Рейнгард и некоторые другие<sup>3</sup>. Их исследования

<sup>1</sup> Составила А. П. Жузе.

<sup>2</sup> А. П. Жузе.

<sup>3</sup> См. Н. М. Гайдуков. 1901. Литературные источники к русской флоре водорослей (по 1900 г. включительно).



касаются водорослевой флоры наших водоемов, в том числе диатомовых. Э. Эйхвальд (1844—1852) указывает в общей сложности до 100 видов из окрестностей Ленинграда, Новгорода, Риги, Выборга и соленых Славянских озер. Примерно в тех же районах работал и Вейссе, проводивший исследования также в Старой Руссе и на Ладожском озере (Вейссе, 1860, 1862, 1865; Weisse, 1863). Работы И. Г. Борщова (1870, 1873, 1877) посвящены выяснению состава водорослей в южных областях России (Киевской, Черниговской, Полтавской) и, кроме того, водорослям Аральского моря, среди которых им указывается очень много диатомовых. Борщов анализирует аральскую флору и делает интересные предположения о ее родственных связях. Из многих работ Л. В. Рейнгарда (1892, 1909—1910) наибольший интерес для нас представляют материалы по водорослям Белого и Черного морей, значительная часть которых относится к диатомовым. Интерес работ Ценковского (1881) заключается в проведенных им исследованиях флоры водорослей Соловецких островов, среди которых на долю диатомовых приходится 68 видов (определения были сделаны Л. В. Рейнгардом).

За рубежом тот же период характеризуется появлением многочисленных сводок как по современным, так и по ископаемым диатомовым. Эти сводки не потеряли значения и до настоящего времени. Значительное участие в изучении диатомовых принимали любители. К их числу относятся, например, Гревилье (Greville, 1859, 1866), давший очень хорошие (по тому времени) изображения многих вымерших форм. До сих пор представляют интерес исследования Грунова (Grunow, 1884), нередко работавшего совместно с Клеве (Cleve), Шмидтом (Schmidt) и рядом других диатомистов. Грунову принадлежит первое по времени исследование флоры Каспийского моря (Grunow, 1878), а также многочисленные описания палеогеновых диатомовых Поволжья (нижнесызранская флора), вошедшие в атласы Ван Хёрка (Van Heurck, 1880—1885) и Шмидта (Schmidt, 1874—1885).

Параллельно с Груновым и нередко совместно с ним проходила научная деятельность шведского ботаника Клеве, участника экспедиции на э/с «Вега», давшего многочисленные ценные работы по диатомовым наших арктических морей (Cleve a. Grunow, 1880). Перу Клеве принадлежит также сводка по навикулоидным диатомовым (Cleve, 1894—1895). До настоящего времени все работы Грунова и Клеве служат необходимым справочным материалом при изучении морских диатомовых. Большая заслуга Грунова заключалась также в его участии в со-

ставлении атласа диатомовых, редактором и основным автором которого был Шмидт, объединивший многих известных специалистов (Janisch, Grunow, Weissflog и ряд других). Издание атласа Шмидта после очень длительного перерыва было возобновлено Хустедтом, под редакцией которого он выходит с 1937 г. до настоящего времени.

В пропаганде дальнейших исследований диатомовых из древних осадочных отложений сыграл полезную роль издаваемый Темпере и Бруном специальный журнал «Diatomist» (1890—1896), в который, в частности, вошли изображения большинства видов из диатомитов олигоценового возраста Нов. Зеландии, по данным Грове и Штурта (Grove a. Sturt, 1887).

В последние годы прошлого столетия появились монографии по отдельным родам диатомовых, в частности работы Раттрэя (Ratray, 1888, 1889, 1890) по *Coscinodiscus*, *Auliscus* и *Actinocyclus*, Ван Хёрка (Van Heurck, 1899), Перагалло (Peragallo, 1897) и многих других. Классическим исследованием Ван Хёрка является работа по диатомовым Бельгии (1880—1885), ценность которой заключается в основном в атласе рисунков, широко используемом специалистами. Кроме того, вышел в свет критический список всех известных видов диатомовых, как современных, так и ископаемых, с полным перечнем литературы за предшествующий период, составленный Де Тони (De Toni, 1891—1894). Этот огромный труд и в наше время используется в качестве наиболее полного справочника. Многие годы спустя Миллс (Mills, 1933—1935) продолжил сводку диатомовых и довел ее до 1935 г. К сожалению, в этой сводке почти полностью игнорируется русская литература, что значительно снижает ценность этого справочника.

Нельзя не отметить большую роль, которую сыграли в изучении флоры диатомовых водорослей диатомотеки, т. е. коллекции специальных препаратов. Известно несколько коллекций, насчитывающих до 1000 препаратов и освещающих диатомовую флору различной экологии. Диатомотеки оказались чрезвычайно полезными, в частности, Ван Хёрку и Хустедту при монографическом описании флоры диатомовых. Известно несколько коллекций препаратов, выпускавшихся с 20-х годов прошлого столетия до 1915 г. (Van Heurck, Rabenhorst, Cleve-Möller, Tempere a. Peragallo).

Диатомотека, состоящая из 200 препаратов, в основном по ископаемым диатомовым России, была выпущена в 1951 г. в Москве<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Подбор материалов и научная обработка всей коллекции проведены А. П. Жузе.

После первых единичных работ середины прошлого столетия литература, касающаяся древней флоры диатомовых России, обогатилась ценными исследованиями<sup>1</sup>. Наиболее интересной работой по ископаемым диатомовым является исследование Витта (Witt, 1886), который продолжил после Вейсса изучение палеогеновой флоры. Витт описал свыше 30 видов из диатомитов Ульяновской, Пензенской и Куйбышевской областей. Все его материалы вошли в атлас Шмидта и, таким образом, стали известны широкому кругу специалистов за рубежом. Кроме того, Витт выработал специальную методику для очищения панцирей от различных органических и минеральных загрязнений. Витт много способствовал привлечению внимания специалистов к ископаемой диатомовой флоре России, в частности, многие виды, найденные в России, вошли в монографию Панточека (Pantochek, 1903—1905), посвященную в основном ископаемым диатомовым Венгрии. Панточеку принадлежит также первое исследование диатомовых из миоценовых отложений юга России (Pantochek, 1902), которое впоследствии было продолжено Миссуной (1913), Гапоновым (1914, 1915) и Савченко (1911<sub>1,2</sub>).

По существу до конца XIX в.—первого десятилетия XX в. наука о диатомовых не выходила из рамок чисто систематических интересов. В итоге этого длительного периода были получены исчерпывающие представления о составе диатомовых современных водоемов. В значительной степени были изучены также и ископаемые диатомовые, однако без точных данных об их возрасте. В настоящее время развивается новое направление в изучении диатомовых, которое знаменует собой интерес к жизни водоема в целом, т. е. к среде обитания со всеми ее экологическими и физико-географическими особенностями. Это новое направление, связанное с изучением гидробиологии водоемов, потребовало прежде всего изучения экологии диатомовых и характера их распределения в зависимости от условий мест обитания. И если первый период изучения диатомовых водорослей в большой мере характеризовался чисто любительскими интересами исследователей, то второй определяется прежде всего требованиями гидробиологической науки. В эти годы заметно возрастает интерес к экологии и биологии диатомовых, т. е. к тем вопросам, которые, по существу, оставались вне поля зрения предшествующих исследователей. В этом

<sup>1</sup> См. Еленкин А. А. и Оль, 1929. Библиография альгологических трудов в пределах СССР с 1900 по 1925 г. включительно.

отношении большую ценность представляют работы Хустедта (Hustedt, 1927—1937, 1930, 1937, 1939), обобщившего и критически пересмотревшего огромный материал по диатомовым водорослям Германии, Австрии, Швеции и других стран Европы. Его работы охватывают весь комплекс вопросов, связанных с флористическим составом, экологией и географическим распространением диатомовых в европейских водоемах; но наибольшую ценность представляют его исследования по морфологии диатомовых водорослей, послужившие основанием для выделения крупных систематических единиц, семейств и некоторых родов. Хустедту принадлежат также многочисленные описания флоры диатомовых Африки и Азии.

Экологическая литература, касающаяся диатомовых водорослей, весьма многочисленна. Частично она приведена в работе А. И. Прошкиной-Лавренко (1953<sub>1</sub>), где автор приводит списки диатомовых, обитающих в водах различной солености. Специальные труды по экологии диатомовых принадлежат Кольбе (Kolbe, 1927, 1932), автору широко известной системы галобов. Исследования в области экологии диатомовых принадлежат также Краске (Kraske, 1927, 1929, 1948) и Хольноки (Cholnoky, 1954), давшим ценные материалы по распределению диатомовых в эвтрофных водоемах различных географических широт.

Из русских ученых вопросами экологии диатомовых водорослей (в связи с условиями местообитания) уделяли внимание С. М. Вислоух (1921, 1923—1924), К. И. Мейер (1930) и В. С. Порецкий (1927; Порецкий и Анисимова, 1933). Выяснению многих экологических особенностей в распределении диатомовых способствовало широкое гидробиологическое изучение морских водоемов. Наиболее важными вопросами, стоящими перед исследователями биологии моря, являются вопросы его продуктивности, тесно связанные с развитием диатомовых. Помимо этого, велика роль диатомовых как показательных организмов для выяснения гидрологического режима водоема. В этом направлении русская наука о диатомовых водорослях имеет ряд ценных исследований: И. А. Киселева (1937<sub>1,2</sub>, 1947) по Балтийскому, Каспийскому, северным и дальневосточным морям, П. И. Усачева (1927, 1947, 1949) по Азовскому, Черному, Каспийскому и ряду северных морей, Г. И. Семиной (1955<sub>1,2</sub>) по Берингову морю, А. И. Прошкиной-Лавренко (1955<sub>1,2</sub>) по диатомовому планктону Черного моря, И. И. Николаева (1950, 1951) по Балтийскому морю.

Из зарубежных работ того же направления следует указать на многочисленные очень ценные исследования Грана (Gran, 1897, 1900,

1904, 1905), касающиеся диатомовых арктических морей и Северного моря, а также Грана и Ангста (Gran a. Angst, 1931), Грана и Браграда (Gran a. Braagud, 1935) и Грана и Ендо (Gran a. Iendo, 1914) по диатомовым различным морских водоемов. В основном морских и меньше пресноводных диатомовых С. Америки касается и монография Буае (Boyer, 1926—1927), которая содержит много ценных сведений по географическому распространению видов, а также указаний на тип рода и его местонахождение. Большую научную ценность представляет исследование Капп (Capp, 1943) по диатомовому планктону западных берегов С. Америки, в особенности благодаря оригинальным зарисовкам видов. В самые последние годы появилась сводка Клеве-Эйлер (Cleve-Euler, 1951—1955), посвященная современным и ископаемым диатомовым Швеции и Финляндии.

Начавшееся с начала текущего столетия изучение экологии диатомовых, главным образом в связи с требованиями гидробиологии, продолжается плодотворно и в наши дни. Параллельно развиваются другие направления, вызванные к жизни требованиями народного хозяйства. Одним из важных направлений являются исследования диатомовых для использования их в качестве руководящих ископаемых при изучении стратиграфии и определении возраста различных осадочных пород. Нужно сказать, что и раньше делались попытки использовать диатомеи для определения геологического возраста отложений, но в большинстве случаев это не имело практического значения. Чаще всего результаты подобных исследований не выходили из рамок чисто систематического порядка, т. е. указывались списки форм, найденных в тех или иных древних отложениях, но отсутствовали определенные представления о составе флоры диатомовых в различные геологические эпохи. Правильному и критическому использованию диатомовых в геологической практике препятствовали очень слабо развитые представления об историческом развитии водорослей. В этом отношении показательна сводка Темпере и Перагалло (Temperge a. Peragallo, 1915), в которой помещены все известные местонахождения ископаемых диатомовых с указанием их возраста согласно представлениям того времени. Большая часть определений возраста диатомовых ошибочна, особенно в отношении находок диатомовых в мезозойских отложениях.

Накопленный за предыдущие годы большой материал по ископаемым диатомовым долгое время не использовался для нужд геологии. Примерно с 20-х годов нашего века и в особенности в 30-е годы утверждаются правильные

взгляды на ценность диатомовых как палеонтологических объектов. Этому способствовало удачное применение диатомового метода при изучении четвертичной истории Балтийского моря, в осадках которого наблюдалось очень наглядное чередование комплексов диатомовых различного экологического состава.

Естественно поэтому, что первые работы, где диатомовые широко использовались при изучении геологической истории водоемов, принадлежали советским ученым, шведским, финским и отчасти немецким. В Советском Союзе история развития диатомового метода в геологии и утверждение значения этого метода связаны с научной деятельностью В. С. Порецкого (1893—1942 годы). Свои знания из области систематики и экологии диатомовых Порецкий применил для стратиграфического изучения отложений четвертичного возраста и широко использовал их при восстановлении палеогеографии и палеоэкологии четвертичных бассейнов. Удачному развитию диатомового метода в первые годы его применения при изучении геологической истории водоемов способствовало тесное сотрудничество с К. К. Марковым, исследователем четвертичной истории Балтийского моря, а также Ладожского и Онежского озер (Марков и Порецкий, 1933, 1935, 1936; Марков, Порецкий и Шляпина, 1934).

В дальнейшем, по мере углубления знаний по ископаемым диатомовым Советского Союза, В. С. Порецкий и его ученики перенесли свое внимание на более древние отложения, при изучении которых диатомовый анализ также нашел признание и широкое применение. В 1949—1950 гг. впервые в СССР появилась монографическая сводка по современным и ископаемым диатомовым, значительно облегчившая развитие метода диатомового анализа и внедрение его в геологическую практику («Диатомовый анализ», 1949—1950). В этой монографии сделана попытка объединить современных и ископаемых диатомовых, известных на территории СССР, в единую флористическую систему. Еще при жизни В. С. Порецкого в Ленинграде были созданы в геологических учреждениях специальные лаборатории по изучению ископаемых диатомовых (в Центральном научно-исследовательском геолого-разведочном институте, в Нефтяном институте, позднее при Гидропроекте, в 5-м Геологическом управлении и в Северо-Западном геологическом тресте). Теперь метод диатомового анализа получил широкое применение, о чем говорят специальные лаборатории, открывшиеся в геологических учреждениях многих городов Советского Союза (Тюмень, Новосибирск, Иркутск, Свердловск и т. д.). В публикуемой в настоящее время серии «Определи-



телей пресноводных водорослей СССР» один из первых выпусков посвящен современным диатомовым водорослям («Определитель...», 1951).

Изучение диатомовых в отложениях различного геологического возраста за рубежом связано с именами Ханна, Шульца, Краске, Форти, Клеве-Эйлер и многих других. Американскому палеонтологу Ханна принадлежит описание флоры мелового и миоценового возраста из диатомовой свиты Калифорнии (Hanna, 1927, 1934; Hanna a. Gran, 1926); очень ценные работы Шульца (Schulz, 1926, 1927, 1935) касаются эоценовой флоры С. Германии, четвертичной и верхнемеловой флоры Гданьской бухты. Взгляды Шульца отвечают современным представлениям о возможности использования диатомовых в геологической и палеонтологической практике. Именно Шульцу и Ханну принадлежат первые достоверные данные о меловой флоре диатомовых, а первому из этих авторов — изложение взглядов на ход исторического развития этих водорослей. Шульц и Форти (Forti u. Schulz, 1932) частично описали флору альбского яруса Германии, причем эта работа до сего времени остается почти единственным материалом для познания нижнемеловой флоры диатомовых. Перу Краске (Kraske, 1932, 1933) принадлежит описание верхнеплиоценовой флоры Средней Германии, Клеве-Эйлера (Cleve-Euler, 1932, 1934, 1941, 1951—1955) — эоценовой флоры и флоры четвертичного возраста Швеции.

В самые последние годы в связи с проведением обширных океанологических работ метод диатомового анализа при изучении донных отложений современных морей и океанов успешно применяется как в Советском Союзе, так и в ряде стран Европы и в Америке. В этих исследованиях метод анализа диатомовых используется вместе с другими методами изучения при палеогеографических реконструкциях и определении возраста и стратиграфии донных отложений. Большие возможности в этом направлении представляет изучение наиболее длинных колонок, взятых со дна океана, охватывающих весьма значительные отрезки времени, соответствующие отдаленным этапам геологической истории бассейна. В Советском Союзе подобные работы проводятся в Институте океанологии АН СССР (Жузе, 1954<sub>1,2</sub>, 1961<sub>1,2</sub>, 1962; Жузе и Сечкина, 1955). Изложение результатов диатомового анализа длинных колонок, взятых в Средиземном море, в Атлантическом и Тихом океанах, можно найти в работах Ломана (Lohman, 1942), Кольбе (Kolbe, 1954<sub>1,2</sub>, 1955<sub>1,2</sub>), Уайзмана и Хенди (Wiesman a. Hende, 1953). В большинстве они представляют большой интерес в отношении развития и теорети-

ческого обоснования метода диатомового анализа современных морских осадков<sup>1</sup>.

В пресных водоемах общий альгологический анализ (включая и диатомовый) донных отложений также весьма перспективен, о чем можно судить по работам В. С. Шешуковой (1951), Н. В. Кордэ (1949) и Н. В. Анисимовой (1951).

В заключение исторического обзора исследования диатомовых водорослей следует особенно подчеркнуть тот факт, что успешному развитию науки о диатомовых водорослях за последний период способствовало признание их весьма важной роли в жизни как современных водоемов, так и водоемов прошлых геологических эпох. Отсюда и проистекает усиленный интерес к данной группе водорослей.

### Общая характеристика и морфология

Диатомовые водоросли представляют высокоорганизованный и самостоятельный тип водорослей, не обнаруживающий каких-либо явных переходов к другим типам.

Диатомовые — микроскопические одноклеточные организмы, одиночные или колониальные. Среди них есть формы свободноживущие планктонные, донные и прикрепленные к субстрату. Клетка диатомовой водоросли состоит из протопласта и пектиновой оболочки; снаружи она окружена кремнеземным панцирем, состоящим из двух половинок, или створок, и дополнительных образований в виде вставочных ободков, обеспечивающих рост клетки. Стенки панциря пронизаны бесчисленными порами, которые способствуют беспрепятственному обмену веществ с окружающей средой. Внутреннее содержимое клетки диатомовых, снаружи окруженное панцирем и органической пектиновой оболочкой, включает протоплазму, одно ядро и хроматофоры, окрашенные в бурый цвет, так как содержащийся в пигменте хлорофилл маскируется бурными пигментами. Своей окраской и кремнеземным панцирем диатомовые резко отличаются от всех других низших водорослей и легко распознаются.

Диатомовые представляют в современных морских пресных и солоноватых водоемах наиболее богатую группу водорослей, в которой насчитывается до 12 000 видов<sup>2</sup>. Они встречаются повсеместно и известны даже в таких биотопах, как почвы, мхи, поверхность скал, снега и льда. Размножаются диатомовые

<sup>1</sup> Kolbe R. W. Proschkina-Lavrenko A. I., 1960, Die diatomologische Literatur in der Sowjetunion in den Jahren 1918—1957. — Stockholm Contr. Geol., 4, s. 1—43. Stockholm.

<sup>2</sup> Данные Тальмана (Thalman, 1955), утверждающего, что среди диатомовых известно до 600 родов и 20 000 видов, недоуверены.



делением, во время которого обе половинки панциря раздвигаются и каждая из вновь образовавшихся дочерних клеток получает одну створку материнскую, а другую створку панциря наращивает заново. Так как панцирь диатомовых водорослей состоит из двух створок, свободно вдвинутых одна в другую, то одна из створок всегда несколько меньше другой. Поэтому вновь возникшие дочерние клетки будут разных размеров: получившая большую материнскую створку сохраняет материнские размеры панциря, получившая меньшую створку будет меньше, поскольку гипотеза материнской клетки становится эпитекой у дочерней. Деление клеток неизбежно приводит к уменьшению ее размеров, однако это уменьшение доходит до определенной критической точки, а далее деление прекращается и происходит восстановление первоначальных размеров клетки путем образования аукоспор. Последние известны только у диатомовых водорослей, по-видимому, как специальное приспособление для восстановления первоначальных размеров клетки, поскольку пектиновая оболочка, окружающая аукоспору, позволяет ей расти и давать начало новому, более крупному поколению. Ранее предполагалось, что у *Centricae* аукоспора возникает из одной клетки в процессе редуцированного полового процесса или автогамии (Персидский, 1932), но в последние годы Стошем (Stosch, 1950, 1954) доказано наличие у центрических диатомовых полового оогамного процесса, поиски которого велись уже около пятидесяти лет. Стош наблюдал оогамный половой процесс у нескольких центрических морских планктонных диатомовых — *Biddulphia mobiliensis*, *B. rhombus*, *B. granulata*, *Streptotheca*, *Lithodesmium* и у пресноводной *Melosira varians* и доказал, что только оплодотворенные яйца (зиготы) прорастают в аукоспоры. В культурах материнских клеток *Biddulphia mobiliensis* можно было различить оогонии и микроспорангии. Примитивный половой процесс наблюдается у представителей порядка *Aгарhinales* (бесшовных), у которых образование аукоспоры происходит из одной клетки, где предварительно идет редукционное деление ядра. У остальных *Pennatae* половой процесс протекает в виде конъюгации двух клеток, нередко внешне неразличимых, но различных физиологически (изогамия). У многих диатомовых известны покоящиеся стадии в виде спор, возникающих бесполом путем. Покоящиеся споры широко известны у морских неритических и у некоторых пресноводных планктонных видов; они хорошо сохраняются в ископаемом состоянии благодаря толстой кремневой оболочке.

Биологическое значение диатомовых в жизни

водоемов определяется их исключительной ролью в питании мелких водных беспозвоночных и рыб, и богатство водоемов рыбой, в конечном счете, зависит от развития в них диатомовых водорослей. Высокая чувствительность диатомовых к условиям обитания позволяет их использовать как индикаторы солёности, тропичности, сапробности и температурного режима в современных водоемах. Это их свойство имеет огромное значение в определении палеоэкологических условий водоемов. Диатомовые широко используются при стратиграфическом исследовании отложений древних бассейнов и при определении возраста пород. Последнее возможно в отношении пород мезозойского, третичного и четвертичного возраста, потому что начиная с мелового периода диатомовые получили широкое распространение, а в более древних мезозойских породах они встречаются весьма скудно.

Клетка диатомовых состоит из протоплазмы, ядра и хроматофоров, и, таким образом, клеточное содержимое их сходно с протопластом других водорослей. Протопласт диатомовых окружен сплошной пектиновой оболочкой, поверх которой находится кремнеземный панцирь. Протоплазма постепенно выстилает внутреннюю поверхность пектиновой оболочки клетки, являющейся, по-видимому, органическим слоем панциря, плотно облегающим его изнутри. Пектиновая оболочка различима только при соответствующей окраске в период плазмолиза клетки; удается видеть, что она выстилает внутреннюю поверхность обеих створок и их поясковые ободки. У представителей класса *Pennatae* протоплазма скапливается на полюсах створок и в середине клетки, где образует протоплазматический мостик, в котором лежит ядро. У класса *Centricae*, помимо постенного слоя, иногда наблюдается скопление протоплазмы в центре клетки, где находится ядро, но чаще вся середина клетки занята вакуолью клеточного сока, а протоплазма оттесняется к периферии клетки, где под одной из створок в протоплазме помещается ядро.

Хроматофоры отличаются большим разнообразием в отношении формы и количества. У центрических диатомовых хроматофоры зерновидные или в форме дисков. Сходный тип хроматофор имеется у некоторых видов *Pennatae* (у нитсший, плеурозигм и др.). У бентических, в особенности у донных и прикрепленных форм (пиннулярия, навикуля, цимбелла), хроматофоры — крупные пластины.

Хроматофоры окрашены в бурый цвет и содержат пигменты — хлорофилл, каротин и ксантофилл. Зеленеют диатомовые лишь после отмирания, когда растворяются маскирующие

хлорофилл бурые пигменты. Продуктом фотосинтеза диатомовых является масло, которое накапливается в клетке в виде мелких капель; кроме того, известны волютин<sup>1</sup> и лейкозин.

Систематика диатомовых основана на морфологии и структуре кремнеземного панциря. Поэтому ниже обращено главное внимание на описание панциря и отдельных его частей.

Панцирь (theca — тека) состоит из гидрата окиси кремния ( $\text{SiO}_2 + n\text{H}_2\text{O}$ ), близкого к опалу, и, большей частью, лишен органического вещества. Удельный вес его — 2,07, показатель преломления — 1,43.

Панцирь диатомовых по своему строению сходен с коробкой, т. е. состоит из двух половинок, которые при жизни клетки вдвинуты краями одна в другую. Наружная, большая половина, соответствующая крышке, называется эпитекой; внутренняя, меньшая половина панциря называется гипотекой и соответствует коробке (рис. 1, 1). Таким образом, эпитека надвинута на гипотеку, как крышка на коробку. Эпитека и гипотека могут быть плоскими или в большей или меньшей мере выпуклыми; в том и другом случае края их согнуты под прямым или тупым углом и образуют загиб створки (mantel) (рис. 1, 2—4). У дисковидных форм загиб короткий, у цилиндрических или боченковидных форм — высокий. Каждая створка имеет свой поясковый ободок (рис. 1, 5), который тесно примыкает к краю загиба створки, но не сростается с ним. Поясковый ободок эпитеки надвинут на поясковый ободок гипотеки и плотно охватывает его. При рассмотрении панциря сбоку поясковые ободки заметны в виде двухконтурной полосы, которая, собственно, и носит название пояска. У некоторых диатомовых из класса Centricae поясковые ободки образуются только перед делением клетки, например у родов *Melosira*, *Endictya*, *Podosira* и др.

Между створкой и поясковым ободком в панцире часто образуются вставочные ободки, дополняющие кремнеземные образования различных форм и числа. В случае, если в панцире отсутствуют поясковые ободки, вставочные ободки образуются между краями обеих створок. По сути дела, вставочные ободки являются вторичными поясковыми ободками. Обычно в панцире образуется много вставочных ободков, которые способствуют росту клетки и увеличению ее объема. У диатомовых, у которых известны вставочные ободки, образование аукоспор наблюдается редко. Каждый новый вставочный ободок возникает у края загиба

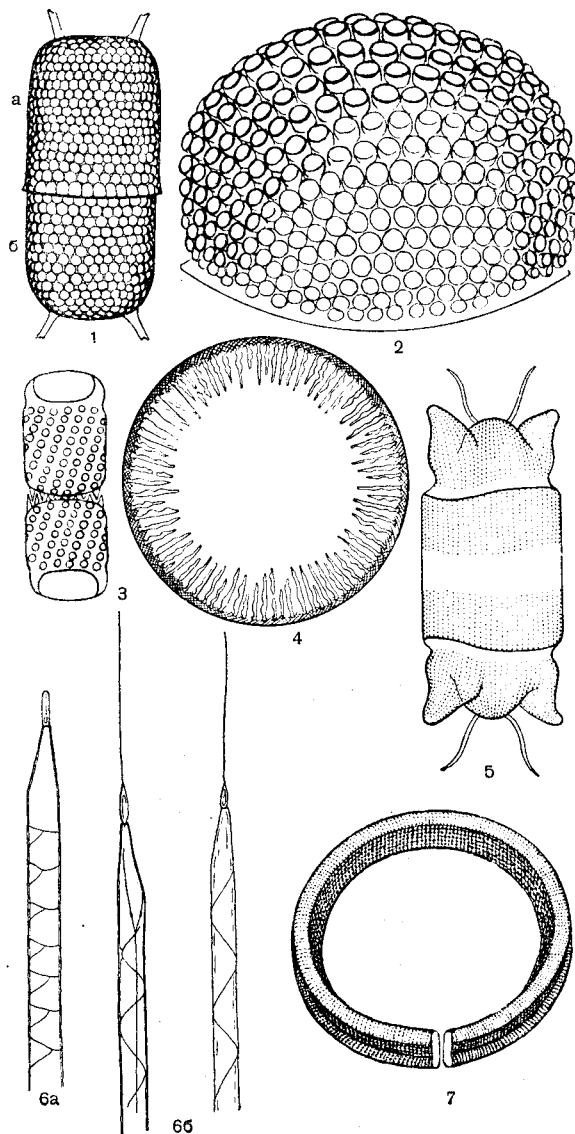


Рис. 1. Форма панциря и створок:

1 — панцирь *Stephanophyxis turris* Ralfs; 1a — эпитека, 1б — гипотека. 2 — загиб створки *Coscinodiscus moelleri* A. S. 3 — загиб створки *Melosira italica* Kutz f. *miocenica* Jousé. 4 — дисковидная створка *Melosira scabrosa* Oestr. 5 — широкий поясок у *Biddulphia aurita* Breb. et Goday. 6 — вставочные ободки: 6a — *Rhizosolenia hebetata* f. *hiemalis* Gran., 6б — *Rhizosolenia hebetata* f. *semispina* Gran. 7 — вставочный ободок *Coscinodiscus symbolophorus* Grun.

створки, раздвигая ранее образовавшиеся ободки и поясковый ободок. Вставочные ободки имеются в панцире многих как центрических, так и пениатных диатомовых (*Thalassiosira*, *Coscinodiscus*, *Bacterosira*, *Lauderia*, *Rhizosolenia*, *Tetracyclus*, *Tabellaria*, *Grammatophora*, *Rhabdonema*, *Mastogloia*, *Epithemia*, *Denticula* и др.). Их форма различна: от простой кольцевидной

<sup>1</sup> Волютин является, по-видимому, комплексом белка с дрожжевой нуклеиновой кислотой. Впервые открыт у *Spirillum volutans* и у других бактерий, известен также у дрожжей и синезеленых водорослей.

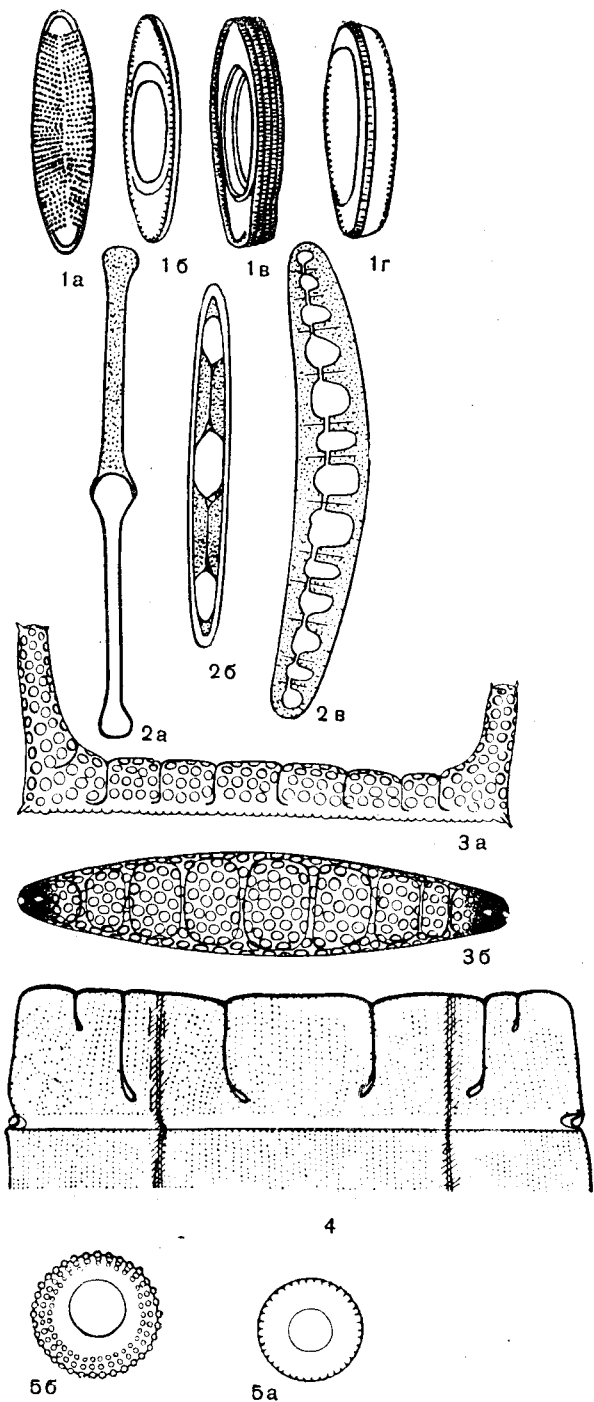


Рис. 2. Форма вставочных ободков, септ, псевдосепт и диафрагмы:

1а—1г — створки, вставочные ободки с септами *Rhabdonema adriaticum* Ktz. 2 — форма септ: 2а — *Tabellaria fenestrata* Ktz., 2б — *Rhabdonema adriaticum* Ktz., 2в — *Epithemia argus* v. *longicornis* Grun. 3 — псевдосепты у *Hemiaulus polycystinorum* Grun.: 3а — вид сбоку, 3б — вид со стороны створки. 4 — псевдосепты у *Terpsinoe americana* Ralfs. 5 а, б — диафрагма у *Melosira praeslandica* Jousé

до воротничкововидной, полукольцевидной и чешуевидной, состоящей из отдельных члеников (рис. 1, 6). У представителей кл. Pennatae вместе со вставочными ободками нередко возникают образования, которые называются септами. Они представляют собой неполные перегородки, перпендикулярные центральной оси панциря, образующиеся или вдоль всей внутренней поверхности вставочного ободка или только на одном из его полюсов, и внедряются в полость клетки. Число септ в панцире соответствует числу вставочных ободков. Септы не бывают сплошными, они имеют одно или несколько отверстий. Разнообразная форма септ и их положение на вставочном ободке служат хорошим диагностическим признаком для многих родов диатомовых из класса Pennatae (рис. 2, 1—2). От септ следует отличать псевдосепты, представляющие собой утолщения на внутренней поверхности панциря, спускающиеся в полость клетки наподобие короткой перегородки или ребра. Иногда свободный конец псевдосепт изгибается в сторону полюсов створки или, наоборот, к ее центру (*Hemiaulus*) (рис. 2, 3—4). У немногих центрических (преимущественно у древних *Melosira*) и пеннатных диатомовых загиб створки заворачивается в полость клетки и образует так называемую диафрагму (рис. 2, 5). В отличие от вставочного ободка, диафрагма является образованием створки.

В ископаемом материале, где обычно нарушается соединение отдельных элементов панциря, створки, поясковые ободки, вставочные ободки и септы встречаются отдельно. В редких случаях панцирь сохраняется цельным — при условии очень плотного соединения отдельных его частей (обычно у *Triceratium*, *Trinacria*, *Melosira*). То же происходит и с современным материалом при его кипячении в кислотах. Поэтому при планктонологических исследованиях прожигание в кислотах производить нельзя.

Панцирь диатомовых выглядит различно, в зависимости от той стороны, которой он повернут к наблюдателю. Говорят, что панцирь виден «со створки», когда он обращен к наблюдателю своей фронтальной стороной, или виден «с пояска», когда он обращен к наблюдателю своей боковой поверхностью (рис. 3). Определение очень многих видов класса Centricae и всех Pennatae производится при положении панциря со створки, так как на ней находится основная структура; но если панцирь цилиндрической формы, он всегда располагается к наблюдателю поясковой поверхностью. С пояска видна общая форма панциря, его поясковые и вставочные ободки и их структура, и эти признаки для подобных форм являются основными.

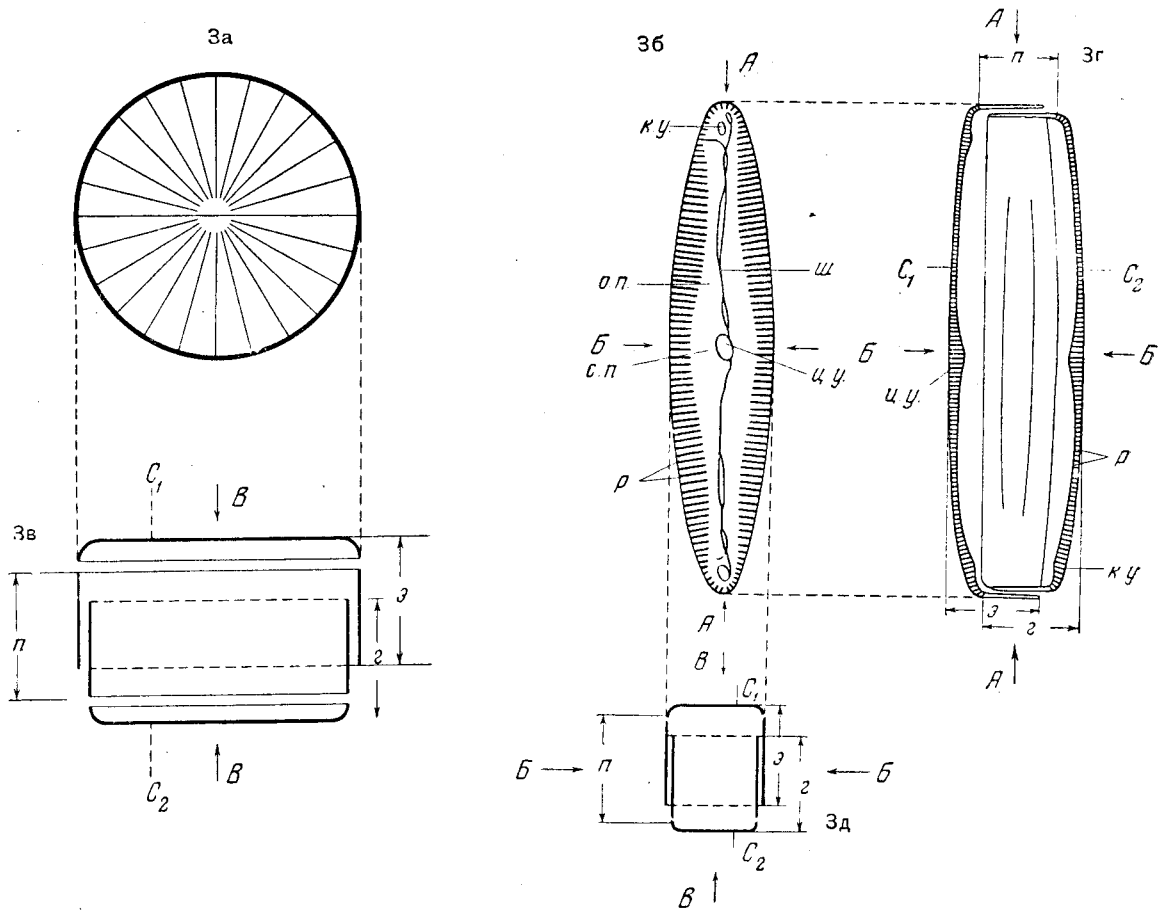


Рис. 3. Схематическое изображение панциря центрического типа (*p. Coscinodiscus*) и пеннатного (*p. Pinnularia*):

3а — вид со створки *Coscinodiscus*. 3б — вид со створки *Pinnularia*. 3в — вид с пояска *Coscinodiscus*. 3г — вид с пояска *Pinnularia*. 3д — поперечное сечение панциря *Pinnularia*: А — А — продольная ось панциря, Б — Б — поперечная, В — В — центральная (первальварная), С<sub>1</sub> — створка эпитеки, С<sub>2</sub> — створка гипотеки, п — поясковый ободок, э — поясковый ободок эпитеки, г — поясковый ободок гипотеки, р — ребра, ц. у. — центральный узелок, ш — шов, к. у. — конечный узелок, о. п. — осевое поле, с. п. — среднее поле (Опред. пресн. водор. СССР, вып. IV, 1951)

У представителей класса Centricae две оси и две плоскости симметрии: плоскость, делящая створку на две симметричные половины и проходящая в любом направлении через центр створки, и вторая плоскость — створковая, перпендикулярная к первой. Осей симметрии также только две: одна ось — диаметр створки, другая — центральная. У представителей класса Pennatae может быть до трех осей и до трех плоскостей симметрии. Но имеются формы, у которых можно провести только две плоскости, соответственно двум осям симметрии. Различают: продольную, или апикальную, ось; поперечную, или трансапикальную, ось; центральную, или первальварную ось, которая проходит через центр обеих створок и перпендикулярна плоскости створки. Соответственно осям симметрии в панцире

диатомовых различают: продольную (апикальную) плоскость, идущую вдоль створки; поперечную (трансапикальную), перпендикулярную продольной и идущую поперек створки; створковую (вальварную), параллельную плоскости створки и перпендикулярную двум предыдущим (рис. 4). Длина продольной оси панциря определяет длину створки, длина поперечной оси — ее ширину, а длина центральной оси — высоту панциря в целом, т. е. всю поясковую зону клетки. Панцирь, у которого длина центральной оси сильно превышает поперечную ось или диаметр, например у *Rhizosolenia*, *Leptocylindrus*, *Dactyliosolen*, *Pyxilla*, *Gladius* и др., всегда ложится в препарате поясковой стороной. В тех клетках, у которых ширина створки превышает высоту клетки, последняя ложится к наблюдателю створкой.



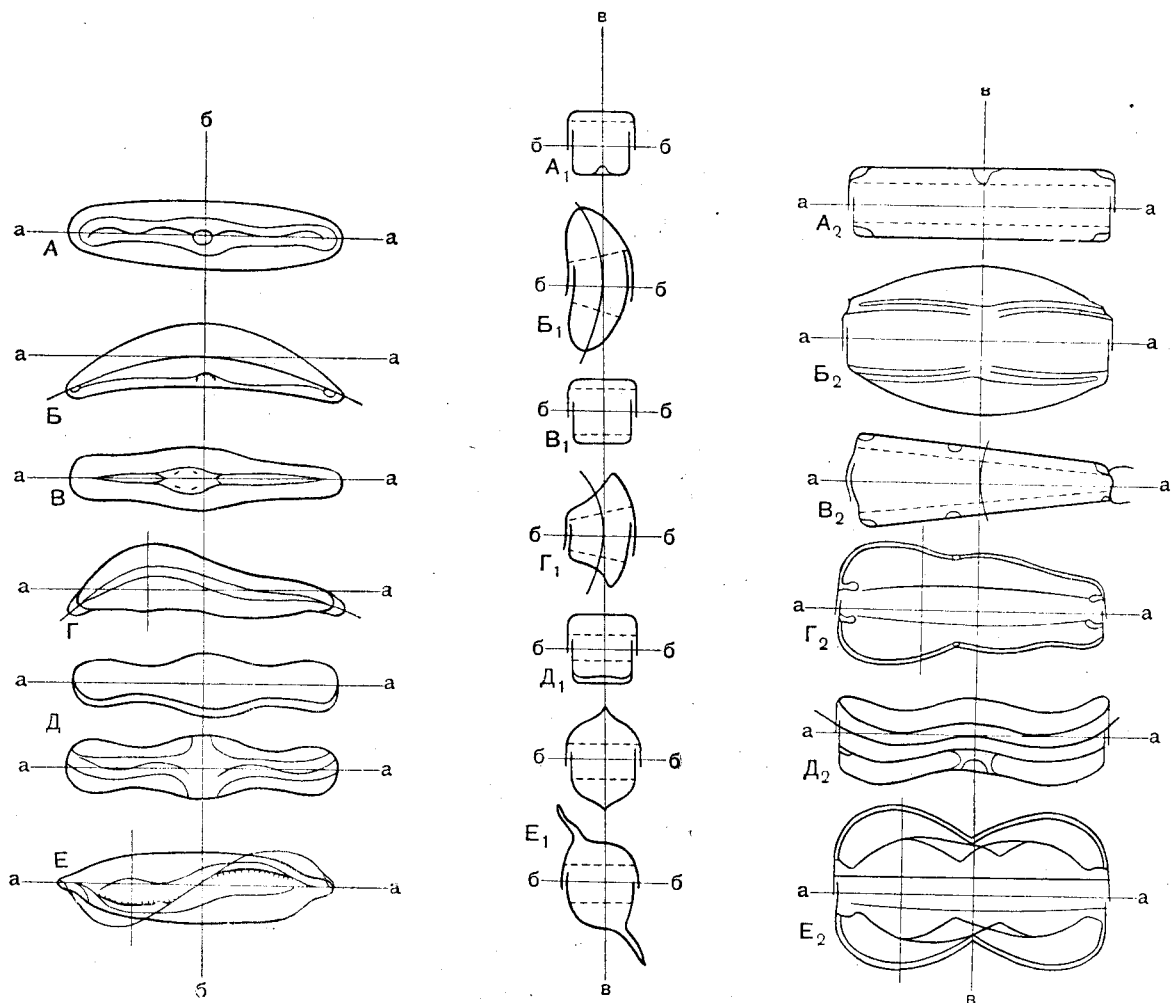


Рис. 4. Взаимоотношение осей симметрии у основных типов панцирей из класса Pennatae (схема): левый вертикальный ряд — вид панцирей со створки, правый — вид панцирей с пояска, средний — вид панцирей в поперечном сечении: А, А<sub>1</sub>, А<sub>2</sub> — *Navicula*, Б, Б<sub>1</sub>, Б<sub>2</sub> — *Amphora*, В, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub> — *Gomphonema*, Г, Г<sub>1</sub>, Г<sub>2</sub> — *Rhopalodia*, Д, Д<sub>1</sub>, Д<sub>2</sub> — *Achnanthes*, Е, Е<sub>1</sub>, Е<sub>2</sub> — *Amphiprora*; а-а — продольная ось, б-б — поперечная, в-в — вертикальная (центральная) (Опред. пресн. водор., вып. IV, 1951)

Формы створок очень разнообразны. Имеются створки круглые, эллиптические, треугольные и многоугольные с радиальной структурой (актиноморфный тип) — у видов класса Septicidae и створки продолговатые с бисимметричной (перистой) структурой — у класса Pennatae (зигоморфный тип). Створки бывают изопольные и гетеропольные, т. е. с одинаковыми и разными концами (рис. 5). Гетеропольные створки встречаются сравнительно редко — у *Gomphonema*, *Surirella*, *Licmophora*, *Sceptroneis*, *Grunowiella*. Столь же разнообразны концы створок — закругленные или тонко оттянутые, клиновидные или клювовидные и т. д. (рис. 5).

Наиболее сложным морфологическим элементом панциря является его структура, т. е. тон-

кий рисунок из пор, штрихов и ареол, которые пронизывают его стенку. Характер структуры панциря диатомовых служит наиболее точным диагностическим признаком для определения вида, так как многие диатомовые, имея панцирь одинаковой формы, отличаются лишь по структуре. Обычно структуру панциря изучают пользуясь иммерсионным объективом микроскопа при увеличении в 700—1000 раз с заключением препарата в твердые среды, где показатель преломления более высокий, чем показатель преломления кремнеземного панциря<sup>1</sup>. В прак-

<sup>1</sup> «Диатомовый анализ», т. I, 1949; «Определитель», 1951; Жузе, 1953.

тике последних лет для исследования тончайших структурных деталей с успехом используется электронный микроскоп. Специальные исследования структуры диатомовых в электронном микроскопе проводили Окуно (Okuno, 1954<sup>1,2</sup>, 1955), Кольбе (Kolbe, 1948, 1954<sub>3</sub>), Хенди и др. (Hendey, Cushing a. Kipley, 1954), Десикачари (Desikachary, 1954; Desikachary a. Aleen, 1955) и Хельмке и Кригер (Helmcke u.

и хорошо видны. Штрихи иногда бывают линеальными (у *Navicula*), так как кажутся состоящими из отдельных коротких поперечных штришков; однако в электронном микроскопе видно, что каждый штришок в свою очередь состоит из мелких, густо расположенных пор. На створке многих диатомовых бывают заметны более крупные поры, которые называются слизевыми порами и поровыми каналами. Первые обычно помещаются в центре створки у центрических форм и на концах створки — у пеннатных и служат для выделения слизи или слизистых тяжей, связывающих клетки в колонии, либо для прикрепления клеток к субстрату. Поровые каналы представляют собой трубочки (рис. 7, 1а, б), пронизывающие толстые кремнеземные стенки панциря; имеются у *Actinoptychus*, *Ethmodiscus* и некоторых других и, вероятно, также служат для выделения слизи.

Помимо пор, которые являются простыми отверстиями, различают ареолы (loculi), представляющие собой пяти-шестиугольные пустые камеры в стенке панциря. Обычно ареолы построены таким образом, что боковые стенки их гладкие, непористые, а внутренняя стенка, обращенная в полость клетки, и наружная — пористые. В простейшем случае наружная стенка ареол является подобием сита с крошечными многочисленными порами, а внутренняя стенка имеет одно большое отверстие (рис. 7, 2). У других диатомовых ареолы не имеют внутренней стенки и свободно открываются в полость клетки. Ареолы имеются преимущественно у центрических диатомовых, тогда как у пеннатных форм чаще наблюдается структура в виде штрихов и ребер. Ребро представляет утолщение кремнеземной оболочки в виде складки на внешней или внутренней поверхности панциря; обычно ребра также пронизаны многочисленными мельчайшими порами.

К элементам структуры диатомовых относятся также различные выросты створки: «глазки» — плоские, круглые гладкие выпуклины, «рога» — высокие выросты на полюсах створки, грушевидные и сосковидные выросты у *Aulacodiscus*, *Eupodiscus*, так называемые «ножки» у *Kittonia* — длинные трубковидные выросты с расширением на свободном конце и т. д. Многие представители класса *Centricae* снабжены шипами и щетинками, иногда достигающими значительной длины (рис. 8, 1—6).

Расположение основных структурных элементов панциря диатомовых — пор, ареол, штрихов, ребер и т. п. — подчинено определенной закономерности и характерно для различных родов и видов. Условно принято исчислять количество структурных элементов в линейной

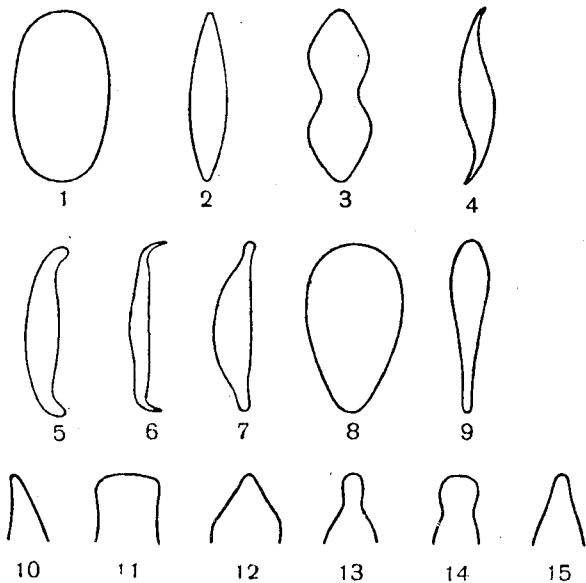


Рис. 5. Форма и концы створок (схема).

Изопольные створки: 1 — эллиптические, 2 — ланцетные, 3 — гитаровидные, 4 — S-образные, 5 — полулунные, 6 — скобовидные, 7 — ланцетовидные. Гетеропольные створки: 8 — яйцевидные, 9 — булабовидные. Концы створок: 10 — острый, 11 — тупой, 12 — клиновидный, 13 — клювовидный, 14 — головчатый, 15 — оттянутый (Опред. пресн. водор., вып. IV, 1951)

Krieger, 1953—1954). Последним авторам принадлежит также фототека электронных микрографий структуры 1500 видов диатомовых, где наиболее мелкие элементы структуры даны при увеличении в 60 и 100 тыс. раз.

У диатомовых поры расположены в определенном порядке (рис. 6, 1—8): у центрических створок — обычно в радиальных, спиральных или тангенциальных, редко в параллельных рядах; иногда поры разбросаны на створке в беспорядке; у представителей класса *Pennatae* поры и другие структурные элементы размещены на створке симметрично по обеим сторонам ее продольной оси. Если поры стоят очень близко одна к другой, то они образуют штрихи, которые кажутся гладкими, если образующие их поры размещены густо и не различимы в отдельности, и пунктирными, когда поры стоят отдельно одна от другой

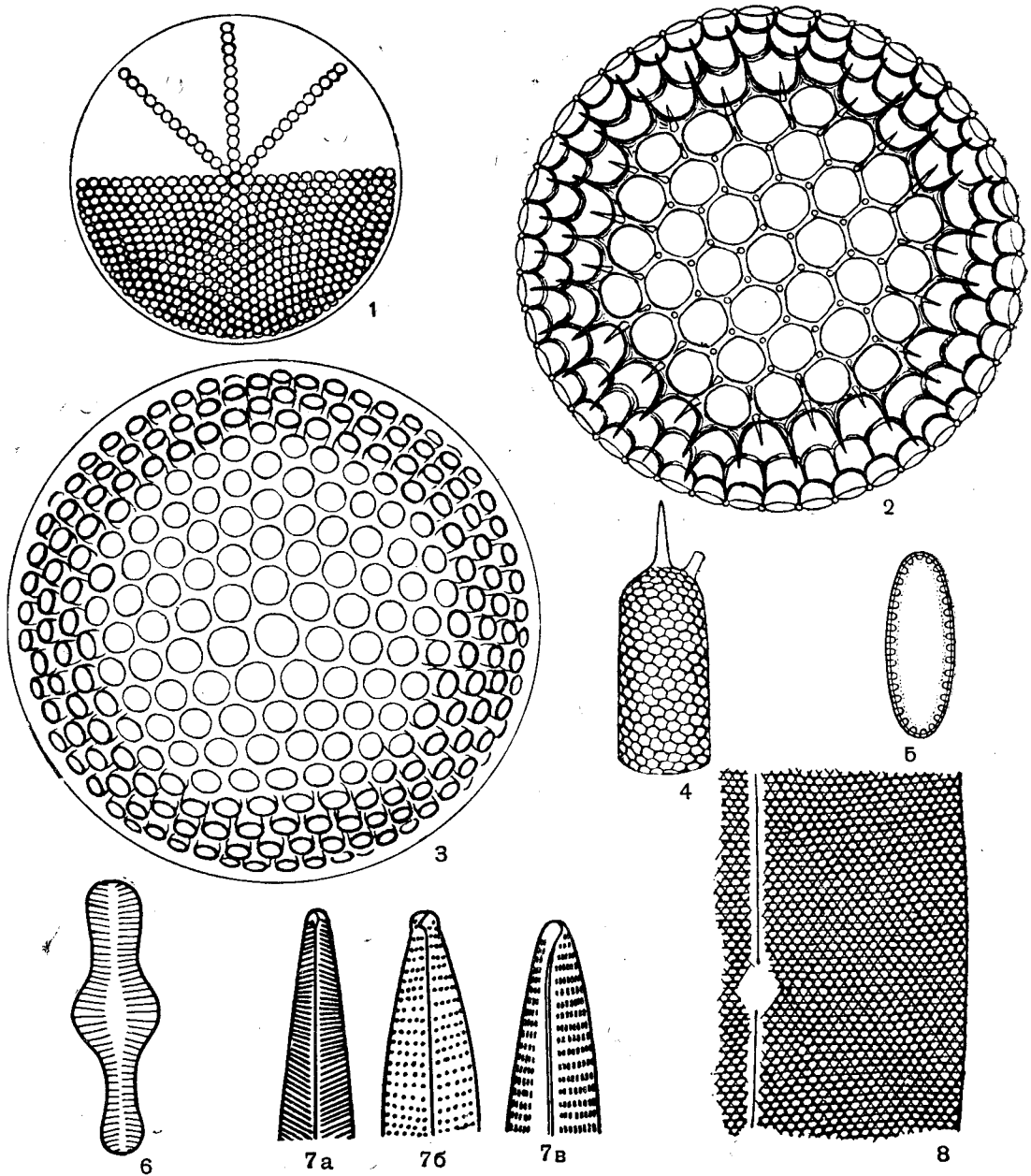


Рис. 6. Распределение элементов структуры у некоторых центрических и пеннатных форм:

1 — *Coscinodiscus cretaceae* Jousé. 2 — *Stephanopyxis grunowii* Gr. et St. 3 — *Coscinodiscus moelleri* A. S. 4 — *Stephanopyxis turris* var. *cylindrus* Grun. 5 — *Fragilaria* (?) *elliptica* Jousé. 6 — *Tabellaria fenestrata* Ktz. 7 а—в — у видов рода *Navicula*. 8 — у *Pleurosigma* sp.

мере — в 10  $\mu$ . У многих представителей класса Centricae в середине створки есть гладкое бесструктурное, круглой формы поле — так называемое центральное поле. У представителей класса Pennatae гладкое поле расположено по продольной оси створки и называется осевым полем (рис. 9, 1—4). На середине створки осевое поле обычно расширяется до круглого,

ланцетного, поперечного и т. д. и называется средним полем.

Вдоль осевого поля у большинства родов класса Pennatae находится шов (Raphé). Шов отсутствует только у самых примитивных и наиболее древних представителей класса Pennatae, относящихся к порядку Araphinales (бесшовных). Наиболее примитивная зачаточная форма шва—

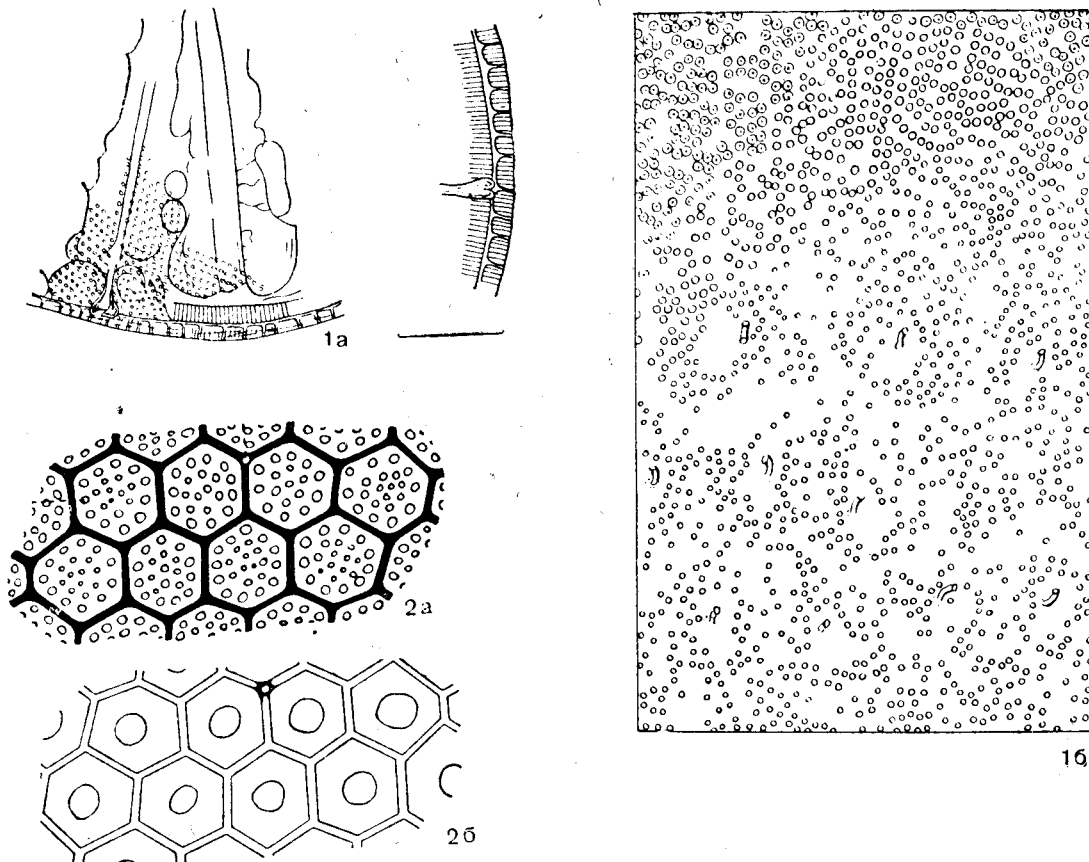


Рис. 7. Строение поровых каналов и ареол:

1a — поровые каналы у *Actinopterychus splendens* (Shad.) Ralfs (Cupp, 1943); 1b — у *Ethmodiscus rex* Wall,  $\times 30$  (Wieseman a. Hende, 1953). 2a — пористая наружная стенка ареол; 2b — отверстие на внутренней стенке ареол у *Coscinodiscus centralis* var. *pacifica* Gran. a. Angst. (Cupp, 1943)

короткая щель, расположенная вблизи одного или обоих концов створки (рис. 10, 1, 2). Дальнейшую ступень в развитии шва представляет собой вполне развитый шов на одной из створок панциря (рис. 10, 3), а позднее — на обеих его створках.

Шов представляет собой узкую и глубокую щель, пронизывающую стенку створки (рис. 10, 4). У *Navicula* он состоит из двух ветвей, соединенных в середине створки в центральный узелок (рис. 10, 5—7). На полюсах створки образуются конечные узелки. Шов бывает изогнутым, состоящим из двух ветвей, одна из которых открыта в полость клетки, а другая — наружу. В центральном узелке наружная щель шва, погружаясь вглубь в виде вертикального канала, соединяется с внутренней щелью. Вертикальные каналы видны под микроскопом в виде двух точек — центральных пор. Наиболее сложное строение шва известно у *Ephemiaeae*, *Nitzschiaeae* и *Surirellaeae*, у которых имеется

канал-шов. Последний представляет собой канал в толще стенки створки, расположенный вдоль створки или вдоль ее края. Канал-шов сообщается с наружной средой тонкой щелью, гомологичной наружной щели щелевидного шва, а с полостью клетки — крупными порами или каналами, гомологичными внутренней щели щелевидного шва (рис. 10, 8—10).

Посредством шва осуществляется движение клетки диатомовых, механизм которого недостаточно выяснен. Шов также выполняет функцию обмена веществ, так как обеспечивает лучшее общение клетки с внешней средой. Наблюдения Л. М. Зауера (1950) показали, что виды *Eunotia*, имеющие зачаточный шов, способны к движению, хотя Хустедт ранее отрицал всякое движение видов с зачаточным швом. Движение диатомовых медленное, с заметными толчками и остановками, поступательное и возвратное. У *Surirellaeae* наблюдается вращательное движение, у *Bacillaria paradoxa* — скользящее.



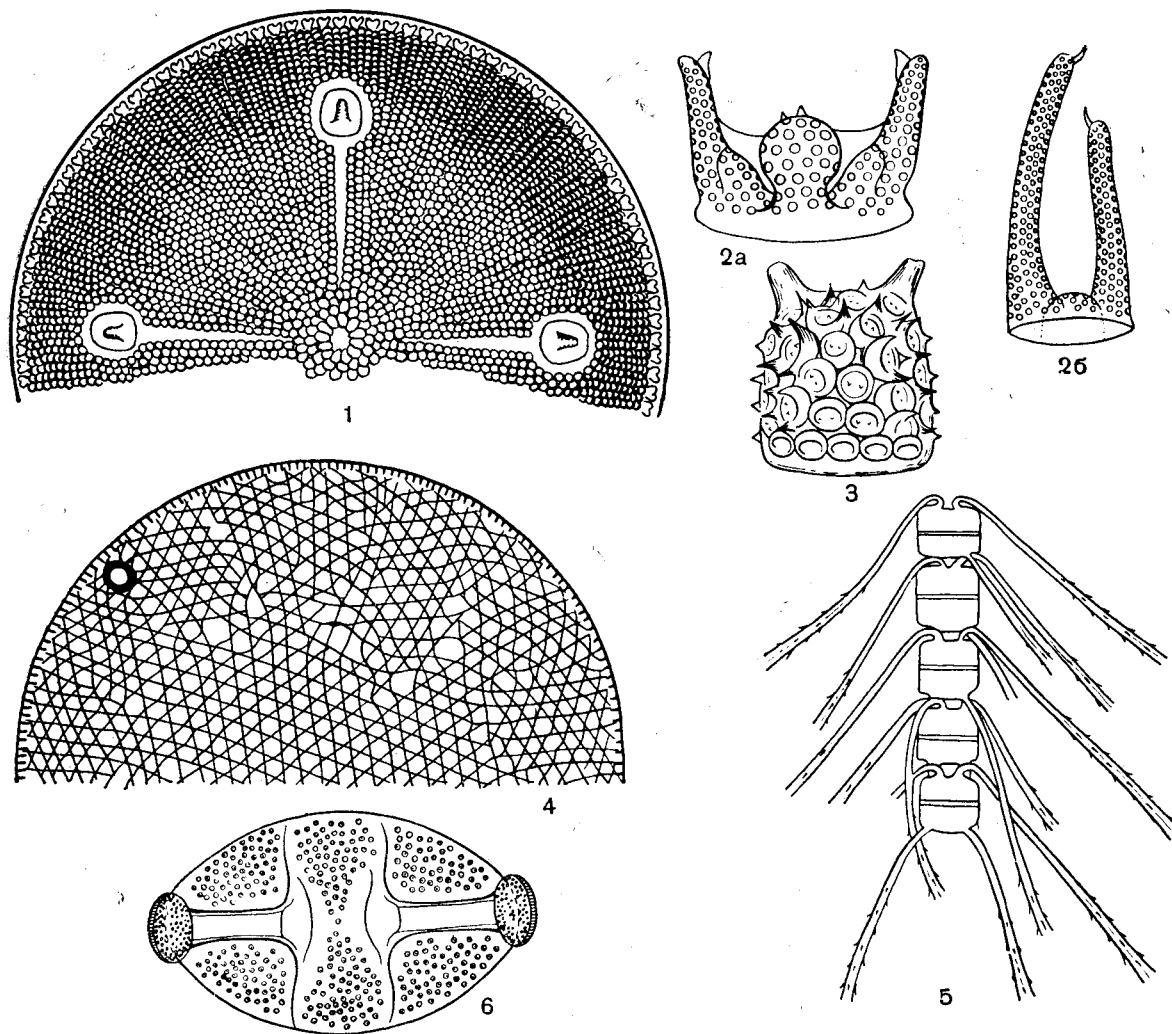


Рис. 8. Различные структурные образования у центрических форм:

1 — выросты у *Aulacodiscus crux* Ehr. 2a — рога, или выросты у *Hemiaulus sibericus* Grun.; 2б — то же у *Hemiaulus arcticus* Grun. f. *crenulatus* Jousé. 3 — шипы у *Stephanopyxis spinosa* Jousé. 4 — «глазок» у *Eupodiscus* (Roperia) *tesselatus* Roper. 5 — щетинки у *Chaetoceros concavicornis* Maug. (Cupp, 1943). 6 — «ножки» у *Kittonia granulata* Chen

Многие диатомовые водоросли способны образовывать колонии, которые возникают в процессе последовательного деления одной клетки. Колонии образуются у видов, лишенных способности к движению, и очень редко у видов, которые могут двигаться. Таким образом, образование колоний весьма характерно для центрических форм, а также для пеннатных форм, не имеющих шва, с зачаточным швом или со швом на одной из створок. У диатомовых из порядка *Dicarhipeae* колонии образуются в редких случаях, и при этом клетки, входящие в состав колонии, большей частью не теряют способности к движению. Соединение клеток в колонии и прикрепление их к субстрату происхо-

дит при помощи слизи, выделяемой клетками. Нередко сцепление клеток в колонии осуществляется посредством зубчиков, щетинок, пластинок и других выростов. Клетки соединяются створками в плотные цепочки или в рыхлые, если соединение осуществляется при помощи выростов на концах створки или слизистых тяжей (у *Hemiaulus*, *Triceratium*, *Kittonia* и др.).

Основные формы колоний лентовидные, нитевидные, цепочковидные, звездчатые и зигзаговидные (рис. 11, 1—5). Колонии свободно плавают или прикреплены к субстрату слизью, выделяемой на базальном конце клетки. В ископаемом состоянии колонии клеток сохраняются

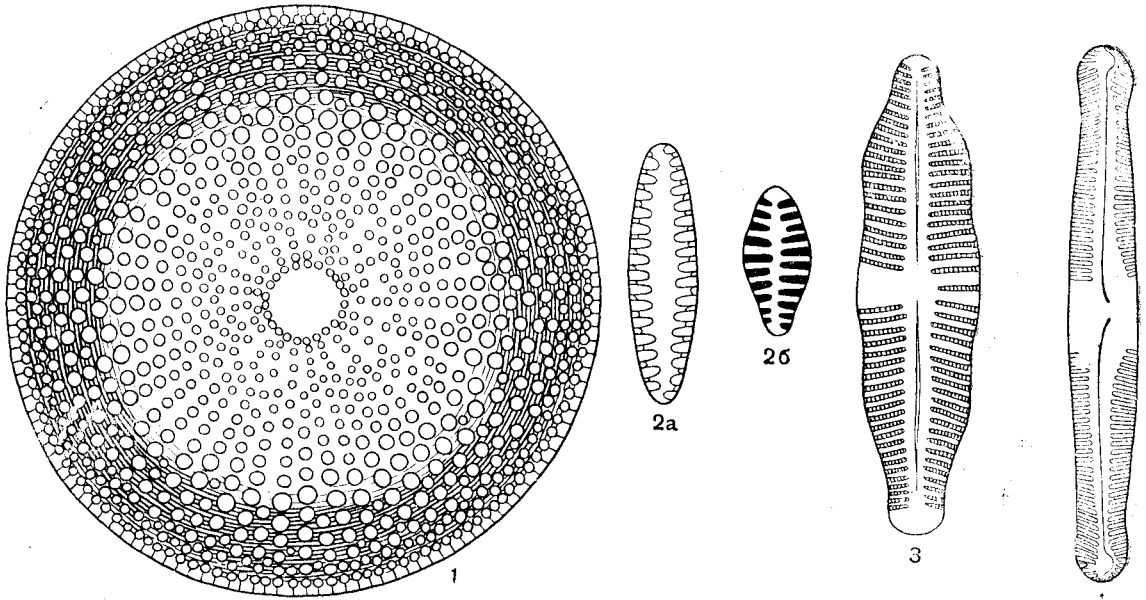


Рис. 9. Форма центрального, осевого и среднего полей:

1 — центральное поле у *Coscinodiscus gigas* Ehrenberg (f. fossilis). 2 а,б — осевое поле у *Opephora martyi* Herib. 3 — среднее поле (односторонний stauros) у *Gomphonema angustata* Raph. (Foged, 1955). 4 — среднее поле (двусторонний stauros) у *Pinnularia schweickerdtii* Cholnoky (Cholnoky, 1952)

только в случае прочного соединения их зубчиками или шипами (у *Melosira*, *Hemiaulus* и *Trinacria*).

### Принципы систематики

Классификация диатомовых водорослей базируется на форме и особенностях структуры их кремневых панцирей. Построенные на основании этих признаков филогенетические системы диатомовых позволяют охватывать все многообразие современных и ископаемых диатомовых и классифицировать их на крупные и мелкие систематические единицы. Системы классификации, основанные на этом принципе, являются единственными, в которые могут быть включены и ископаемые диатомовые. Но были и другие попытки научной классификации диатомовых, где за основу брались различные биологические признаки, форма, число и положение хроматофоров, тип колоний, свободный или прикрепленный образ жизни и т. п.

Агард (Agardth, 1830—1832), первый признавший необходимость научной классификации диатомовых, использовал в своей системе биологические признаки. Он пытался разделить диатомовых по принципу присутствия или отсутствия у них колоний, хотя в дальнейших подразделениях учитывал и форму клеток. Система Эренберга (Ehrenberg, 1830) не была шагом вперед по сравнению с системой, предло-

женной Агардом; он также использовал в своей классификации характер соединения клеток в колонии и ввел дополнительно две группы, различающиеся свободным и прикрепленным образом жизни. Само собой понятно, что системы Агарда и Эренберга объединяли в одну группу самые разнородные и генетически не связанные между собой диатомовые. Последующая система В. Смита (W. Smith, 1853—1856) также основана на биологических признаках. Им выделена большая группа форм, образующих слизистые колонии; при дополнительных группировках Смит исходил из наличия ряда других признаков: присутствие пояска, характер прикрепления клеток к субстрату и т. п.

Более поздними и более совершенными являются системы, основанные на признаках строения хроматофоров. Из них интересны классификации Пфитцера (Pfitzner, 1871) и Пти (Petit, 1877), использовавших в качестве основного принципа для классификации диатомовых строение хроматофоров. Пфитцер делил все диатомовые на две большие группы: 1) с зернистыми и 2) с пластинчатыми хроматофорами; при этом он считал, что форма, число и положение хроматофоров в клетке постоянны для рода. Автор учитывал также строение панциря, но только при выделении мелких систематических единиц. Пти также придавал большое систематическое значение форме, числу и особенно положению в клетке хроматофоров

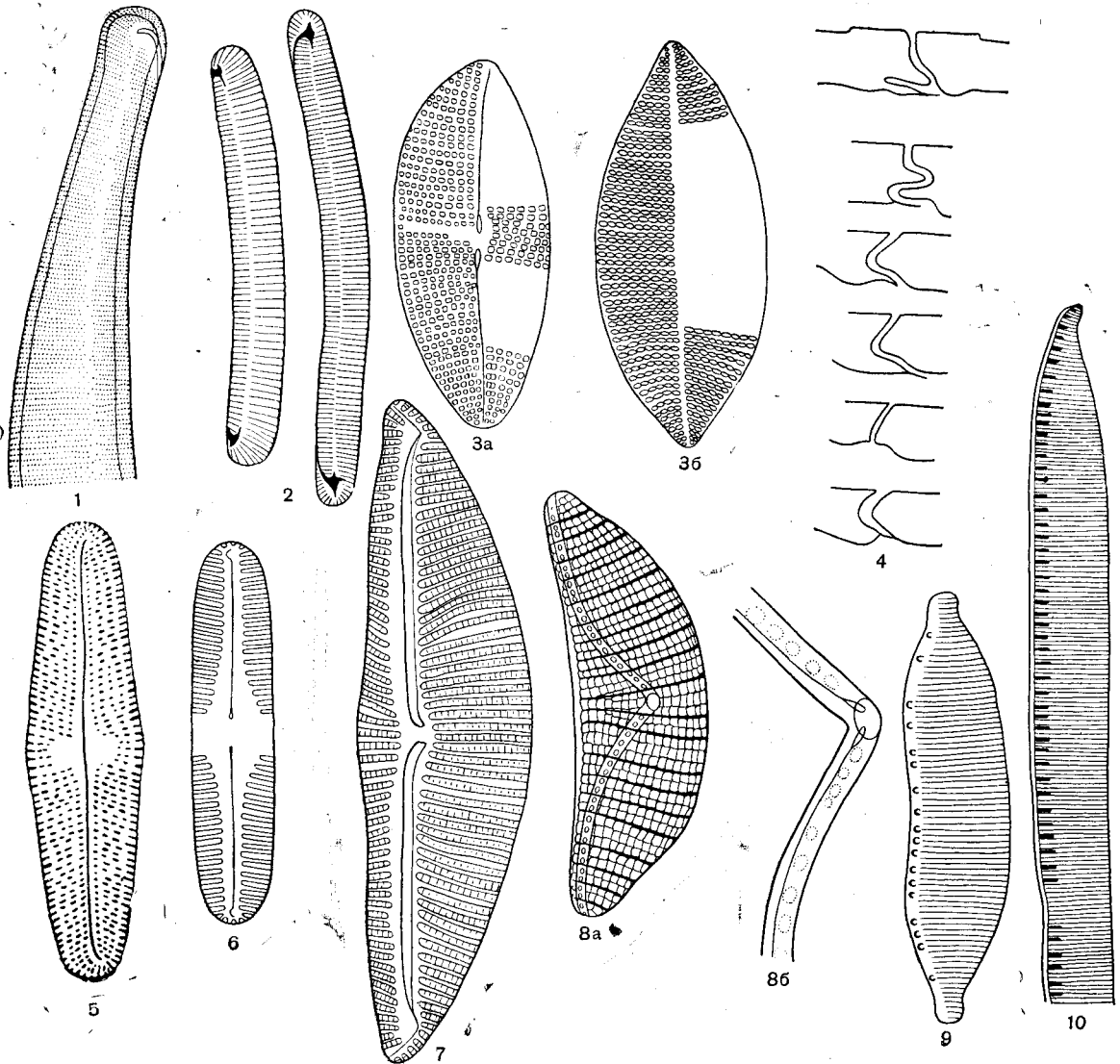


Рис. 10. Форма шва у представителей порядков Raphidioineae, Monographeae, Diraphineae и Aulonographeae:

1 — зачаточный шов у *Eunotia clevei* Grun. 2 — то же у *Eunotia fallax* var. *gracillima* Krass. 3 a, 6 — односторонний шов у *Achnantes brevipes* var. *neogenica* Milovanova (Милованова, 1955). 4 — различные формы поперечного сечения щелевидного шва. 5 — форма щелевидного шва у *Navicula mutica* Ktz. 6 — то же у *Pinnularia intermedia* Lagerst. 7 — то же у *Cymbella vaneyei* Cholnoky (Cholnoky, 1954). 8a — форма каналовидного шва у *Epithemia turgida* (Ehr.) Ktz.; 8b — канал-шов в увеличенном виде. 9 — каналовидный шов у *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. 10 — у *Nitzschia linearis* W. Sm. (Опред. пресн. водор. СССР, вып. IV, 1951)

и полагал, что именно внутреннее строение прежде всего определяет родственные отношения между отдельными группами диатомовых.

Обширный труд посвящен изучению хроматофоров у диатомовых — с точки зрения их значения для систематики — К. С. Мережковский (1900—1902, 1903); однако эти работы Мережковского, подобно многим предыдущим трудам его, имеют ряд существенных недостатков, которые ставят под сомнение научную ценность

его фактических материалов<sup>1</sup>. Практического значения классификация Мережковского не имела. Принятые им две основные группы диатомовых — *Mobiles* и *Immobiles* (в зависимости от способности клетки к активному движению) — не отражают филогенетических связей между отдельными членами этих групп и в настоящее

<sup>1</sup> Подробный анализ и критику работ Мережковского дает Декенбах (1903).

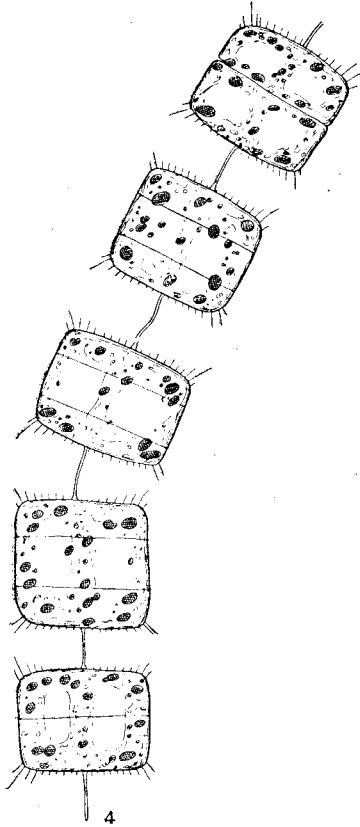
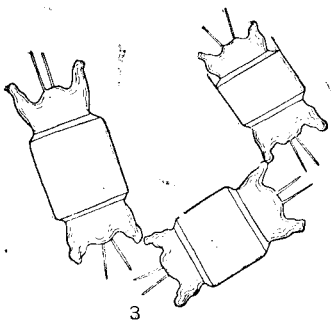
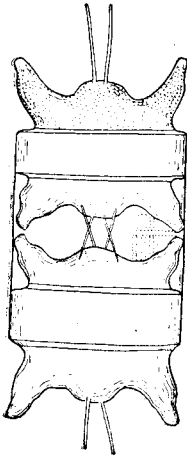
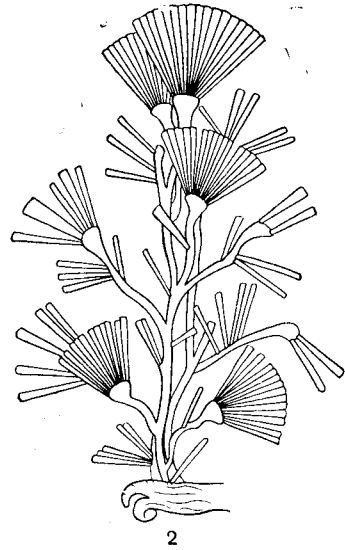
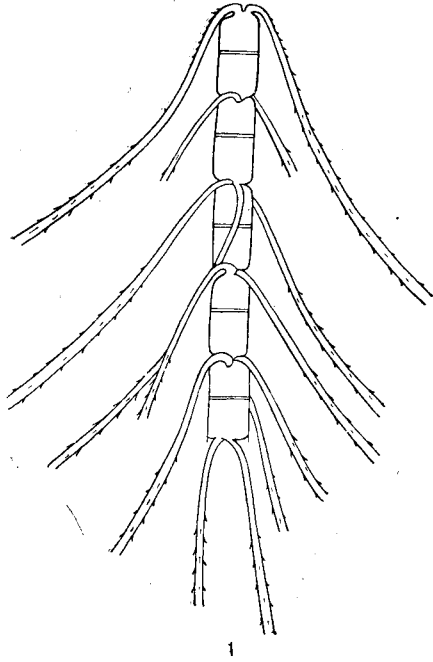


Рис. 11. Формы колоний:

1 — *Chaetoceros concavicornis* Mang. (Cupp, 1943). 2 — *Licmophora flabellata* Ag. (Опред. пресн. водор. вып. 4, 1951). 3 — *Biddulphia aurita* Breb. et Godey (Cupp, 1943). 4 — *Thalassiosira gravida* Cl. 5 — *Stephanopyxis nipponica* Gran. and. Iendo (Cupp, 1943)



время не используются в систематике диатомовых. Строению же хроматофоров как систематическому и филогенетическому признаку придается значение и последующие исследователи (Мейер, 1952).

Если мы обратимся к истории развития представлений о панцире как наиболее верном, естественном и удобном принципе для классификации диатомовых, то одним из первых, кто правильно понял его значение, был Кютцинг (Kützing, 1844). Однако ввиду несовершенства оптики того времени Кютцинг не смог выделить в своей системе группы диатомовых, имеющие сходные черты строения, несмотря на правильность выбранного им принципа. В основном системе Кютцинга следует Рабенгорст (Rabenhorst, 1864—1868). В эти же годы Грунов (Grunow, 1860), один из лучших знатоков диатомовых второй половины XIX в., предложил разделить их на две группы, объединяющие формы с радиальной и формы с билатеральной структурой панциря. Предложение Грунова было принято за основу в дальнейших научных классификациях диатомовых. Так, Х. Смит (H. Smith, 1872) разделил все диатомовые на три большие группы: 1) Raphideae, панцирь которых имеет шов; 2) Anagraphideae, у которых шов отсутствует; 3) Pseudographideae с ложным швом, т. е. с осевым полем по продольной оси створки. Если первые две группы объединяют родственные формы, сходные по строению панциря, то третья группа — сборная, составленная из диатомовых, далеко отстоящих друг от друга. В группе Pseudographideae Х. Смита, с одной стороны, находятся примитивные *Fragilaria* и с другой — высокоорганизованные *Nitzschia* и *Surirella* с каналовидным швом. Несмотря на это, система Х. Смита была значительным шагом вперед по сравнению с предыдущими. В основном именно этой системы в своих многочисленных работах придерживался Ван Хёрк (Van Heurck, 1880—1885, 1899).

Принимая во внимание системы Грунова, Х. Смита и отчасти Пфитцера, Шютт (Schütt, 1896) устанавливает два крупных порядка: Centricae и Pennatae, различающихся радиальным и билатеральным расположением структурных элементов на панцире. При выделении более мелких таксономических единиц Шютт использовал и другие морфологические признаки панциря: форму створки, различные ее выросты, строение шва и т. п. Все основные крупные систематические подразделения были установлены Шюттом, включая семейства и подсемейства. Система Шютта, частично дополненная и упорядоченная последующими систематиками диатомовых, в настоящее время является общепринятой. Наиболее ценные дополнения и уточ-

нения в морфологии отдельных групп изложены в монографических работах Хустедта (Hustedt, 1927—1937, 1930), крупнейшего морфолога и систематика диатомовых нашего времени.

В первой монографической сводке по диатомовым Советского Союза («Диатомовый анализ», 1949—1950) была принята система классификации Шютта с дополнениями и исправлениями Хустедта. В этом издании впервые в систему были включены ископаемые роды и виды диатомовых, известные преимущественно на территории Советского Союза. Включение в систему ископаемых видов потребовало от составителей некоторых изменений. Был установлен новый порядок Mediales, объединивший большую группу родов, в основном вымерших, стоящих между типичными Centricae и Pennatae. Для включения большой группы родов, описанных по спорам диатомовых, было создано новое подсемейство Liradiscoideae Jousé. Значительные изменения произошли также в порядке расстановки родов. В более позднем русском издании («Определитель...», 1951), посвященном современным диатомовым континентальных водоемов, в систему внесено новое изменение в отношении подпорядка Digraphineae: из него в особый подпорядок выделены Aulopographineae (каналовидные) — диатомовые с каналовидным швом (*Epithemia*, *Nitzschia*, *Surirella* и др.). Каналовидные диатомовые впервые были выделены в особую группу Острупом (Oestrup, 1910) при классификации диатомовых Дании. Аналогичную систему для пеннатных диатомовых предложил и А. В. Топачевский (1950). В недавно законченной пятитомной монографии по диатомовым Швеции и Финляндии Клеве-Эйлер (Cleve-Euler, 1951—1955) придерживается взглядов Острупа.

В настоящем издании за основу принята система Шютта — Хустедта с теми дополнениями и изменениями, которые имеются в «Диатомовом анализе» и в «Определителе пресноводных водорослей СССР». Однако нами введены и некоторые новые дополнения, которые потребовались в связи с невозможностью установить систематическое положение многих ископаемых диатомовых, описанных по спорам. Эти виды выделены в особую группу неустановленного систематического положения. Поместить их в общую систему, разработанную по панцирям вегетативных клеток, не представляется возможным. Таким образом, эта группа имеет в системе лишь условное таксономическое значение и положение. В классе Centricae оставлены подразделения на порядки и семейства, а в классе Pennatae сохранены разделения и на подпорядки, что значительно облегчает работу по определению.

Тип Bacillariophyta — диатомовые водоросли

I. Класс Centricae — центрические

1. Порядок Discinales

- 1) Сем. Coscinodiscaceae
- 2) Сем. Actinodiscaceae
- 3) Сем. Eupodiscaceae

2. Порядок Soleniales

- 1) Сем. Soleniaceae

3. Порядок Biddulphiales

- 1) Сем. Chaetoceraceae
- 2) Сем. Biddulphiaceae

4. Порядок Mediales

- 1) Сем. Anaulaceae
- 2) Сем. Rutilariaceae
- 3) Сем. Raphoneiaceae

5. Группа ископаемых спор неустановленного систематического положения

II. Класс Pennatae — пеннатные, перистые

1. Порядок Agaphinales — бесшовные

- 1) Сем. Tabellariaceae
- 2) Сем. Fragilariaceae

2. Порядок Raphinales — шовные

Подпорядок Raphidioineae — примитивношовные, рафидиевые

- 1) Сем. Eunotiaceae
- 2) Сем. Peroniaceae

Подпорядок Monographineae — одношовные

- 1) Сем. Achnantheae

Подпорядок Diraphineae — двушовные

- 1) Сем. Naviculaceae

Подпорядок Aulopographeae — каналшовные

- 1) Сем. Epithemiaceae
- 2) Сем. Nitzschiaceae
- 3) Сем. Surirellaceae

### Филогения

Происхождение диатомовых и их родственные отношения с другими группами водорослей точно не установлены. Наиболее вероятным представляется их родство с золотистыми водорослями (тип Chrysophyta) и разножгутиковыми или желто-зелеными (тип Xanthophyta или Heterosontae). Среди золотистых водорослей преобладают одноклеточные, снабженные на переднем конце одним (у наиболее примитивных из них) или двумя длинными жгутами, позволяющими им активно двигаться. С диатомовыми их объединяет присутствие дополнительных к хлорофиллу бурых и желтых пигментов, наличие пектиновой оболочки и нередкое окремнение клеточной оболочки. Наиболее важным признаком родственных связей считается имеющаяся у многих центрических диатомовых в период размножения жгутиковая

стадия в виде очень мелких, снабженных жгутиком микроспор (зооспор). С разножгутиковыми водорослями у диатомовых те же общие признаки, что и с золотистыми. Кроме того, у некоторых разножгутиковых клеточная оболочка состоит из двух половинок подобно двустворчатому панцирю диатомовых и, подобно ему, нередко окремненная.

На важное филогенетическое значение жгутиковой стадии водорослей указал Пашер (Pascher, 1921, 1931); ему же принадлежат и вышеназванные представления о родственных связях между отдельными группами. В настоящее время эта точка зрения получила широкое признание, и ее разделяет большинство альгологов (Голлербах и Полянский, 1951). В частности, по мнению Фрича (Fritsch, 1935—1945), родственные связи диатомовых и хризомонад подтверждаются многими общими чертами физиологии этих организмов. А. В. Топачевский (1950, 1953) критикует взгляды Пашера и его последователей и считает первичным амебодный, а не жгутиковый тип, исходя из представлений о гетеротрофном питании, существовавшем на ранних ступенях филогенетического развития организмов. Согласно амебодной теории автор считает, что диатомовые не проходили жгутиковой стадии развития. Тех же взглядов придерживался А. А. Захваткин (1949), который рассматривает амебодный тип как первичный недифференцированный, а жгутиковый он считает вторичным, более сложным и дифференцированным, возникшим на основе амебодного.

В настоящее время диатомовые водоросли образуют высокоспециализированную группу растительных организмов, и, несмотря на точки соприкосновения с хризомонадами и разножгутиковыми водорослями, они стоят в системе обособленно и рассматриваются как особый класс водорослей (по классификации Фрича, 1935—1945 — Bacillariophyceae) или как тип водорослей — Bacillariophyta (Karsten, 1928; «Диатомовый анализ...», 1949—1950; «Определитель...», 1951). Представление о генетических связях внутри типа Bacillariophyceae устанавливается при изучении ископаемых диатомовых и их родственных связей с современными и построено на морфологических признаках панциря и его структуры — наиболее точных генетических признаках диатомовых. В имеющихся системах, охватывающих только современные формы, все диатомовые делятся на две группы (секции) или два порядка — Centricales и Pennales, очень четко различающиеся по морфологическим особенностям панциря. Но при включении в систему древних диатомовых (меловых и третичных) очевидной оказалась несостоятельность деления на два общепринятых

раздела, и как указано выше, пришлось образовать особый раздел *Mediales*, промежуточный между *Centrales* и *Pennales*. В принятой в настоящем издании системе порядок *Mediales* входит в кл. *Centricae*. Образование нового систематического раздела для включения туда многих ископаемых диатомовых, однако, далеко не полностью разрешает вопрос обо всех известных формах, так как многие из них не укладываются целиком ни в одну из трех основных групп (*Centrales*, *Mediales*, *Pennales*), так как они имеют различные черты строения, по которым могут быть отнесены к разным группам (виды родов *Raphoneis*, *Rutilaria*, *Eunotogramma* и т. п.). То же следует сказать и о трудностях включения многих ископаемых видов в установленные для современных диатомовых семейства и роды. Ввиду неполноты знаний об историческом развитии диатомовых составить в настоящее время полную филогенетическую систему затруднительно, — иногда приходится вводить условные систематические разделы, как это и сделано в настоящем издании, где дана группа спор, объединяющая очень многие древние диатомовые, известные в ископаемом состоянии только в виде покоящихся спор.

«Насколько можно судить по онтогенетическому развитию, показавшему, что нет резких отличий в цикле развития *Centrales* и *Pennales*, а также по палеонтологическому материалу, развитие диатомовых шло по одной основной линии: *Centrales*—*Mediales* — *Pennales*» («Диатомовый анализ», т. II, стр. 9).

Центрические диатомовые появились раньше всех других. Среди диатомовых, населявших моря мезозойского времени, преобладают *Stephanopyxis*, *Triceratium*, *Hemiaulus*, *Trinacria* и *Gladius*, роды с цилиндрическим, эллипсоидальным и призматическим панцирем. Большинство их образует колонии, крепко соединенные шипами или выпуклинами на концах створки. Очень многие мезозойские диатомовые сохранились в виде спор (*Poretzkia*, *Goniothecium*, *Pterotheca*, *Pseudopyxilla*, *Pyrgodiscus*), что не позволяет полностью составить представление о систематическом составе меловой флоры.

Среди наиболее древних диатомовых известно почти все разнообразие структуры, присущее современным центрическим формам; обычными ее элементами являются простые поры и более сложные ареолы. В случаях, когда эти элементы структуры на панцире отсутствуют, можно предполагать, что мы имеем дело со спорами диатомовых. Строение панциря наиболее древних центрических диатомовых в общем не отличается каким-либо примитивным строением по сравнению со строением панциря современных центрических форм.

Систематические особенности древней флоры — абсолютное господство центрических форм при отсутствии форм *Mediales* и *Pennales*. Наиболее примитивными диатомовыми следует считать, по-видимому, *Stephanopyxis* и *Gladius* с цилиндрическим и эллипсоидным панцирем (рис. 12, 1, 2а, 2б), что впоследствии повторилось в появлении в начале исторического развития пресноводных диатомовых (в конце палеогена или в начале неогена) цилиндрических (рис. 12, 3а — 3г) *Melosira*, которые, подобно морским *Stephanopyxis*, образуют колонии, где клетки соединены крепкими шипами. Панцири многих миоценовых видов рода *Melosira* показывают исключительное сходство со *Stephanopyxis*, вплоть до структуры из крупных ареол. Для меловой флоры не менее характерны формы с призматическим панцирем и треугольной створкой, как у *Triceratium* и *Trinacria*, и родственных им *Hemiaulus*, с эллиптической створкой (рис. 12, 4а — 6б). Разнообразие видов *Gladius*, *Stephanopyxis*, *Triceratium* и *Hemiaulus* и составляет основное видовое богатство мезозойских диатомовых. Интересно отметить, что среди пресноводных диатомовых на начальном этапе их развития тоже появлялись формы с призматическим панцирем и треугольной створкой, о чем можно судить по колониальным формам, близким *Melosira* из верхнемиоценовых (?) озерных отложений в Баргузинской и Байкальской впадинах (рис. 12, 7).

Значительно меньшую роль в составе флоры меловых морей играют формы с дисковидным и шаровидным панцирем и радиальным расположением структуры, наиболее типичным выражением которых являются виды рода *Coscinodiscus*. Несомненно, что из тех немногих *Coscinodiscus*, которые указываются для меловой флоры, часть принадлежит спорам неизвестных диатомовых, включенных в этот род ошибочно, лишь по внешнему сходству панциря.

Дальнейшее эволюционное развитие диатомовых выразилось в появлении форм с удлинением, быть может, линейным панцирем, носящих черты, сходные с центрическими диатомовыми, но уже с билатеральным расположением структуры и часто гетеропольных. Первые диатомовые с более или менее линейными створками и биполярным панцирем, как, например, *Sceptroneis*, *Raphoneis*, *Grunowiella*, *Trachysphenia*, носят смешанные черты центрического и бисимметрического строения (рис. 13, 1—5); они являются родоначальниками появившихся позднее бесшовных пеннатных диатомовых. От этих примитивных линейных форм в дальнейшем произошли *Fragilaria*, *Synedra*, *Opephora* и другие роды порядка *Araphinales* с «осевым полем»

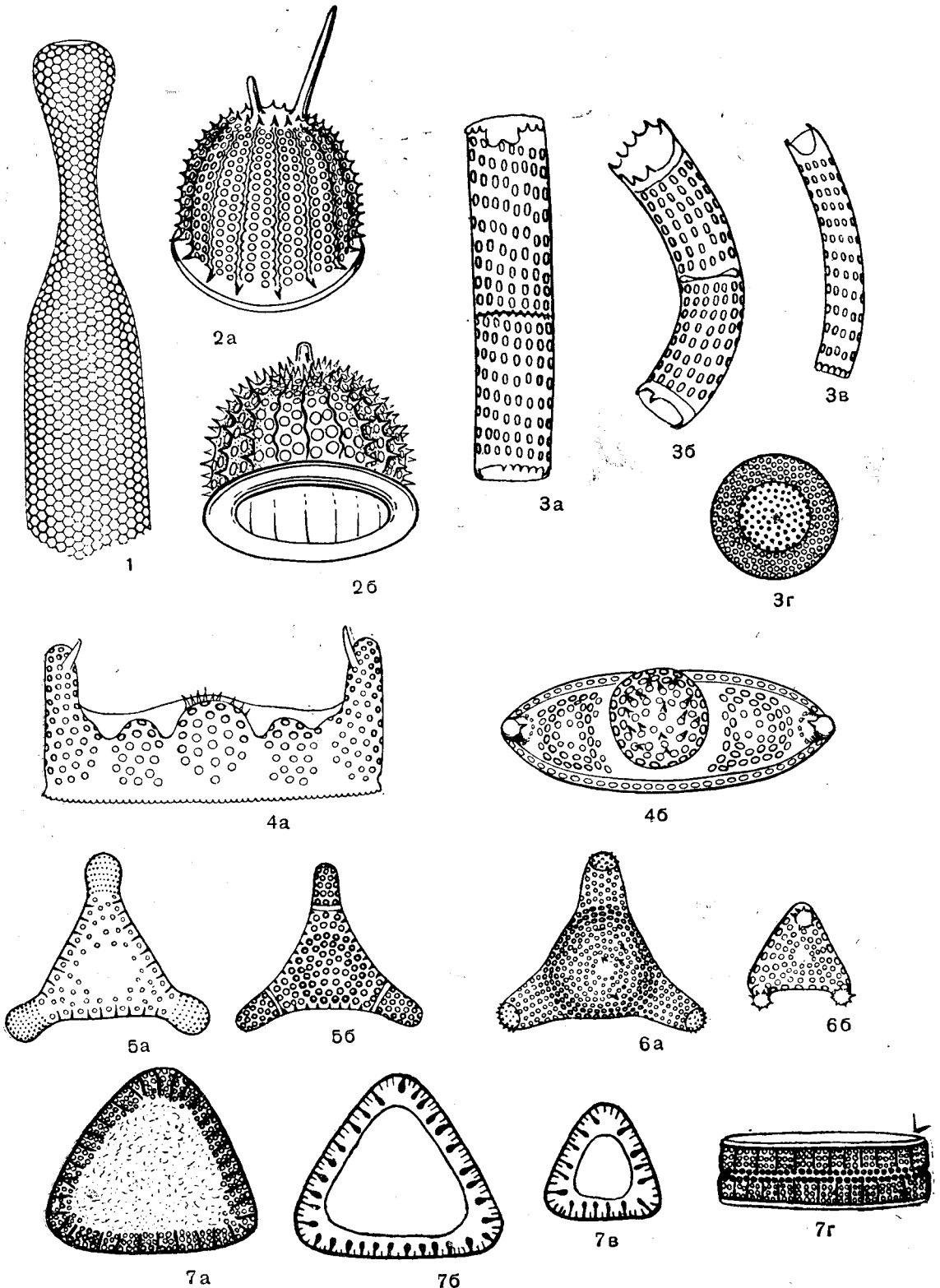


Рис. 12. Наиболее древние формы панциря класса Centricae:

1 — *Gladius speciosus* Schulz; альб — сантон. 2a, 2б — *Stephanopyxis schulzii* Stein.; сенон. 3a — 3г — *Melosira praebaicalensis* Jousé; в. миоцен. 4a, 4б — *Hemiaulus echinulatus* Jousé; сенон. 5a, 5б — *Triceratium schulzii* Jousé; сенон. 6a, 6б — *Trinacria indefinitus* Jousé; сенон. 7a — 7г — *Melosira antiqua* Moiss.; миоцен



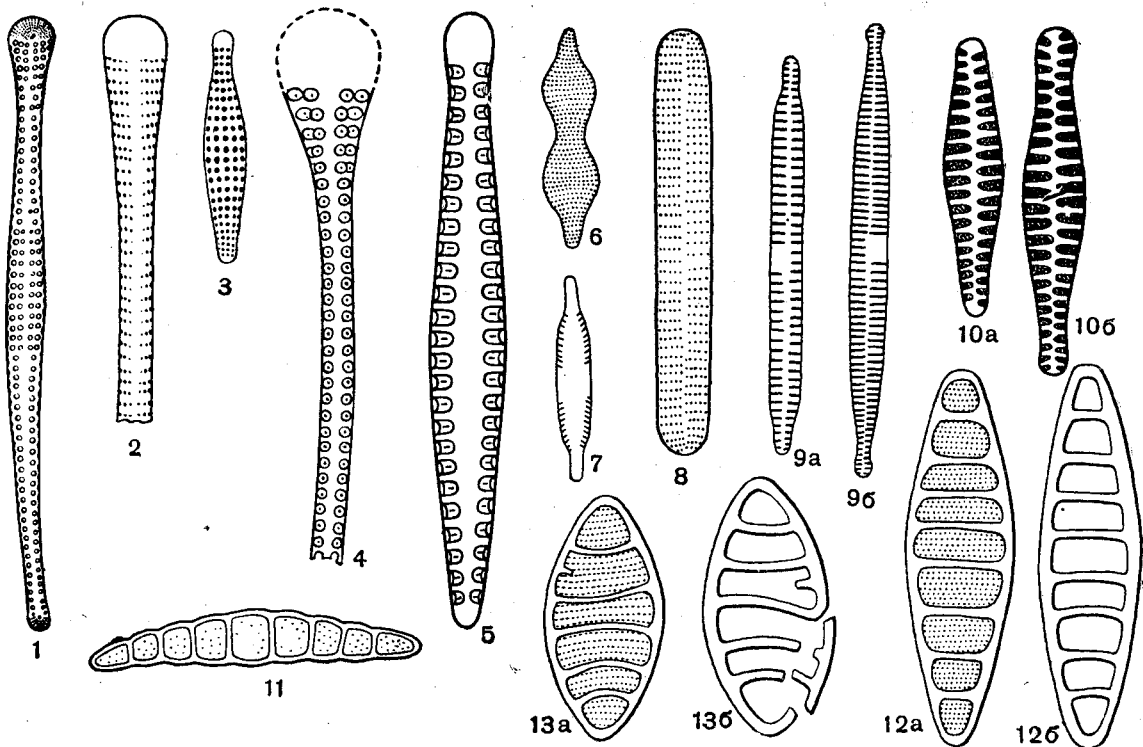


Рис. 13. Наиболее древние формы панциря порядка Mediales и кл. Pennatae:

1 — *Sceptroneis caducea* Ehr.; палеоцен. 2 — *Sceptroneis wittii* Jousé; палеоцен. 3 — *Sceptroneis grunowii* Aniss; палеоцен. 4 — *Grunowiella palaeocenica* Jousé; палеоцен. 5 — *Grunowiella gemmata* V. H.; эоцен. 6 — *Fragilaria* (?) *miocenica* Jousé; миоцен. 7 — *Fragilaria praechankensis* Jousé; миоцен. 8 — *Fragilaria maotica* Milovanova; миоцен. 9a, 9б — *Synedra vaucheriae* Ktz.; плиоцен. 10a, 10б — *Opephora martyi* var. *amphioxys* Poretzky; в. плиоцен. 11 — *Eunotogramma variabile* Weisse; палеоцен. 12a, 12б — *Tetracyclus polygibbum* (Pant.) Jousé; в. миоцен. 13a, 13б — *Tetracyclus jimboi* (Pant.) Jousé; в. миоцен

вдоль продольной оси створки (рис. 13, 6—8). Можно предполагать, что близкими потомками морских *Eunotogramma* были *Tetracyclus*, одни из наиболее древних пресноводных диатомовых, а от *Raphoneis* и близких им *Sceptroneis* произошли *Fragilaria*, *Synedra* и *Opephora* (рис. 13, 9—13). Прямыми потомками морских *Grunowiella* являются пресноводные *Meridion* и *Opephora*. Такие параллели можно проводить и дальше, но вряд ли в этом есть необходимость.

Палеонтологический материал показывает, таким образом, что диатомовые без шва предшествовали формам со швом, а не наоборот, как это иногда предполагается и утверждается. Первые появившиеся линейные формы без осевого поля (большинство порядка Mediales), вероятно, вели планктонный образ жизни. Только в конце палеогена развиваются диатомовые с настоящим осевым полем, на котором впоследствии и отчасти одновременно образуются швы. Присутствие шва в панцире диатомовых необходимо рассматривать как прогрессивный шаг их эволюции. Последовательность воз-

никновения отдельных крупных разделов среди класса Pennatae довольно естественно можно проследить по усложнению в строении шва. Если первые Mediales появились в палеоцене, то уже первые морские диатомовые порядка Agaphinales (бесшовные) известны с олигоцена, а в миоцене они являются наиболее типичным элементом флоры пресных водоемов (*Tetracyclus*, *Tabellaria*, *Diatoma*, *Fragilaria*). Почти одновременно идет развитие в континентальных пресных водах диатомовых с зачаточным швом на обеих створках, в особенности богатого видами рода *Eunotia*, руководящих форм во флоре миоценового возраста (Жузе, 1952; Черемисинова, 1955). Первые единичные диатомовые с истинным щелевидным швом, но только на одной стороне панциря, известны в олигоценовых отложениях (р. *Cocconeis*). Однако расцвет их происходит значительно позднее, в морях и пресных водах миоценовых и плиоценовых бассейнов, и до сих пор эта группа диатомовых не показывает каких-либо следов угасания, богато развиваясь в литоральной и сублиторальной

зонах пресноводных и морских водоемов. Диатомовые из порядка *Diraphineae* (двушовные), вероятно, появились в конце палеогена, но их массовое развитие характеризует верхнетретичное время. Здесь, по существу, заканчивается в основном процесс формирования всех родов диатомовых, известных в современных флорах. Почти параллельно шло развитие в неогене всех групп из порядка *Diraphineae*, в том числе наиболее высокоспециализированных каналешных диатомовых (*Aulonographineae*), предком которых, вероятно, можно считать виды, напоминающие по форме панциря *Epithemia* (но не имеющие шва) из миоценовых озерных отложений на западном берегу оз. Ханка (*Praeepithemia*). Историческое развитие диатомовых водорослей и время появления основных крупных групп иллюстрируются двумя диаграммами (рис. 14, 1—2).

Характерные черты морфологии панциря древних пресноводных диатомовых — крайне нечетко выраженные границы между отдельными родами и присущая им тенденция к общей асимметрии створки. Нередко один и тот же вид одинаково справедливо может быть помещен и в р. *Navicula* и в р. *Cymbella* или в роды *Pinnularia* и *Gomphonema* (рис. 15—17). Наиболее типичным выражением морфологических особенностей диатомовых миоценового возраста является *Gomphocymbella* (рис. 18), совмещающая черты строения *Gomphonema* и *Cymbella* с асимметрией по продольной и поперечной осям. Все эти черты свидетельствуют о начальном периоде формирования диатомовых класса двушовных.

Остается невыясненным очень интересный факт совместного нахождения в отложениях древних континентальных водоемов (преимущественно в миоцен — плиоцен) вместе с пресноводными организмами таких форм, черты строения которых указывают на их морское происхождение. С этим сталкивались многие исследователи при изучении древней континентальной флоры диатомовых: В. С. Поречкий (1953<sub>1,2</sub>) — плиоценовой флоры Грузии, А. А. Журавлева (1936) — плиоценовой флоры Тункинской впадины, Ж. И. Попова, А. П. Жузе, В. Н. Векшина — диатомовых озерных отложений Тункинской, Баргузинской и Витимской впадин. Эта черта, как известно, сохранилась и в современной флоре оз. Байкал (Мейер, 1930).

Случайный занос исключается, во всех указанных случаях «морской» элемент встречается в массовом количестве экземпляров, но всегда в числе одного-двух видов. Не может ли данный факт служить указанием на пути формирования континентальной флоры диатомовых и на ее тесные связи с морской флорой?

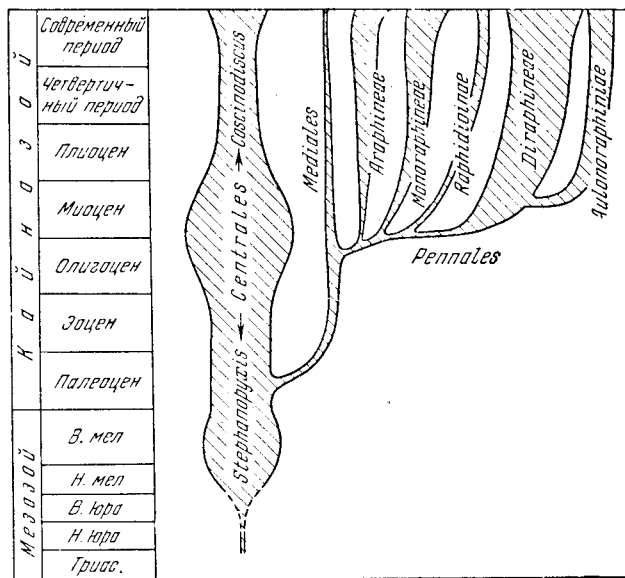
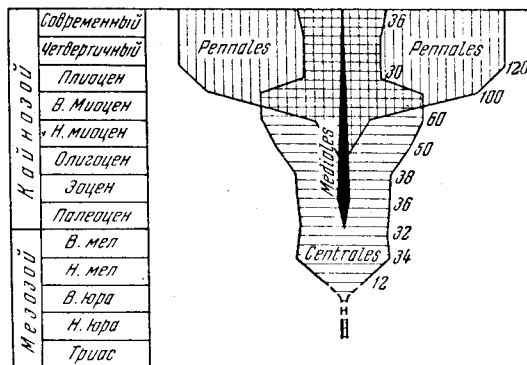


Рис. 14. Историческое развитие диатомовых:

- 1 — диаграмма, показывающая время появления и относительное участие родов порядков Centrales, Mediales и Pennales.
- 2 — диаграмма, показывающая филогенетическое развитие диатомовых водорослей с учетом классов и подпорядков

Четвертичный период не ознаменовался появлением каких-либо крупных систематических групп диатомовых (Жузе, 1952<sub>2</sub>). В то время появились многие мелкие таксономические единицы категорий видов, разновидностей и форм и произошла заметная дифференциация в зависимости от условий местообитания, значительно менее выраженная в неогеновое время. Между четвертичной и современной флорой диатомовых нет существенных систематических отличий, что приходится констатировать при сравнении диатомовых из однотипных водоемов одной и той же географической области.

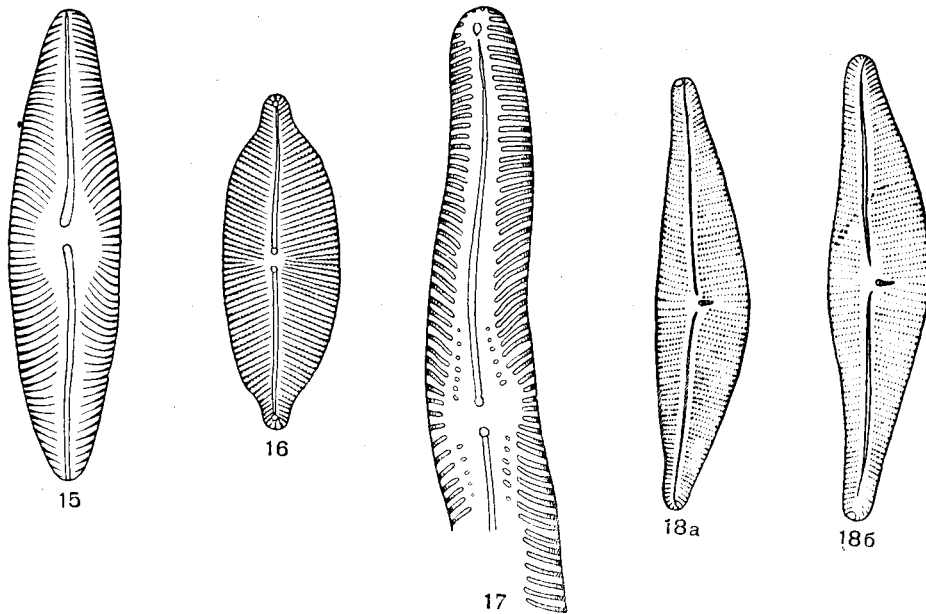


Рис. 15—18. Черты асимметрии панциря:

15 — *Navicula bituminosa* Pant. var. *chankensis* Jousé. 16 — *Navicula jimboi* var. *cymbelloides* Jousé. 17 — *Pinnularia punctata* Jousé. 18a, 186 — *Gomphocymbella gracilis* Hust.

### Распространение в отложениях различного геологического возраста

Многочисленные указания на то, что в палеозое существовали диатомовые, не подтвердились на фактическом материале. Было много и просто ошибок, когда третичные и даже современные виды, попавшие в палеозойские породы в процессе переотложения или заноса водами, причисляли к истинным палеозойским диатомовым (Castracane, 1874; Запов, 1930; Попов и Лучицкий, 1938; Яковлев, 1939). В пользу сравнительно позднего появления диатомовых говорят такие факты, как очень скудные находки их в юрских отложениях и сравнительно редкие находки в породах нижнемелового возраста.

Диатомовые водоросли достоверно известны с начала мезозоя. Первые находки наиболее древних представителей диатомовых были сделаны Ротплетцем (Rothpletz, 1896) в порых губок нижнеюрского возраста в районе Вюртенберга (Германия). Ротплетц обнаружил всего два вида р. *Puxidicula*, которые позднее на основании цилиндрической формы створок стали относить к р. *Stephanopyxis*.

В верхнеюрских отложениях на западной и восточной окраинах Западно-Сибирской низменности В. Н. Векшина (1961) нашла диатомовые очень плохой сохранности. Удалось опрелелить только два вида (*Compositus evgenii*

и *Stephanopyxis parentes*), причем один из них принадлежит новому роду *Compositus* Vekshina, весьма близкому р. *Pyrgodiscus* Witt, известному в нижнемеловых и палеоценовых отложениях С. Германии и Советского Союза.

Верхнеюрская флора диатомей, известная из отложений Подмосковского бассейна, отличается плохой сохранностью. Можно предположить, что в ее составе обильны *Stephanopyxis* и представители каких-то неизвестных родов, панцири которых пересекаются поперечными перегородками. В туроне Вестфалии (Müller, 1912) обнаружены неопределимые центрические диатомеи. Диатомовые альбского яруса Поволжья сохранились исключительно плохо.

Так же как и в юрское, в нижне- и верхнемеловое время существуют представители только кл. Centricae. Верхнемеловые отложения, богатые диатомовыми, широко распространены в Приполярном Урале, на С. Урале и отдельные находки известны в З. Сибири, С. Казахстане и на о-ве Кунашир (Курильские о-ва) (рис. 19). В настоящее время границу верхнемелового моря по распространению флоры диатомовых можно проводить на севере — до Северного Ледовитого океана, а на юге — до Тургайского пролива. В некоторых пунктах, например в Ивдельском и Серовском районах Свердловской обл. и в бассейне р. Малой Оби, меловые диатомовые являются пороодообразующими (диа-

томиты). За пределами Советского Союза известны еще только две находки флоры верхнемелового возраста: на берегу Балтийского моря в спонголитах Гданьской бухты (в порах губок) (Schulz, 1935) и в Калифорнии в отложениях свиты Морено, по западному склону долины Сан-Хоакина (Hanna, 1927, 1934; Long, Fuge a. Smith, 1946). Флористический состав гданьской верхнемеловой флоры очень близок к меловой флоре территории СССР, и можно предполагать, что они относятся к одному возрасту. Флора свиты Морено, наоборот, резко отличается по своему составу и, по-видимому, относится к более поздним отложениям верхнемелового возраста.

Нижнесенонская флора диатомовых из отложений на восточном склоне Урала характеризуется массовым развитием *Stephanopyxis schulzii* Steinecke, панцири которого составляют 75% от общего числа створок других видов, и присутствием *Triceratium schulzii* Jousé, *Trinacria anissimovii* Jousé, *Hemiaulus polycystinum* var. *brevicornis* Jousé, *H. asimmetricus* Jousé, которые составляют до 20% (Жузе, 1949, 1951<sub>1</sub>, 1955<sub>2</sub>; Кротов, 1956). В бассейне рек С. Сосьвы и Сыни (притока М. Оби) известны диатомовые с руководящими видами р. *Gladius* (до 50%). Пока нет полной определенности в отношении возраста этой флоры. Возможно, что в данном случае изменения в составе флоры вызваны фациальными различиями: более глубоководной — океанической, представленной *Gladius*, и мелководной — неритической — со *Stephanopyxis*, *Triceratium* и *Hemiaulus*. Возможно и другое толкование: флора *Gladius* — более древняя, может быть, сантонского возраста<sup>1</sup>. Несомненно руководящее значение флоры *Gladius* для всего мелового периода (Жузе, 1955<sub>2</sub>). К концу мелового периода эти своеобразные диатомовые полностью вымерли. Для меловой флоры характерно незначительное присутствие представителей таких родов, как *Melosira*, *Coscinodiscus*, *Actinoptychus*, получивших большое количественное развитие с палеогена.

Палеогеновая флора диатомовых широко известна на территории Советского Союза. В Европейской части Союза диатомиты палеогенового возраста (с палеоценовой, эоценовой и нижнеолигоценовой флорой) распространены в Поволжье — в Волгоградской, Куйбышевской, Ульяновской и Пензенской областях, на Украине, в Курской области и на Южном Мангышлаке. Широко распространены диатомо-

<sup>1</sup> По последним данным К. Г. Шибковой, отложения с флорой *Gladius* занимают более высокое стратиграфическое положение на С. Урале, чем отложения с флорой *Stephanopyxis schulzii* Steinecke.

вые палеогенового возраста по всему восточному склону Урала, в З. Сибири и Казахстане. Флора палеогена отличается однообразием видового состава для самых удаленных друг от друга районов, что служит ее наиболее характерной особенностью, исчезающей к верхнетретичному времени. В палеогене сохраняются в общих чертах присущая флоре верхнего мела ведущая роль *Stephanopyxis*, *Hemiaulus*, *Triceratium*, *Trinacria* при одновременном развитии *Melosira*, *Coscinodiscus*, *Aulacodiscus*, *Actinoptychus*, *Grunowiella* и появление *Pyxilla*, *Kittonia*, *Clavicula*, *Auliscus*, *Monopsis*, *Glyphodiscus*, *Craspedodiscus*, *Lepidodiscus* и многих других родов класса Centricae (Weisse, 1854; Witt, 1886; Жузе, 1951<sub>2</sub>, 1955<sub>1</sub>).

Исключительные возможности для изучения диатомовых палеогенового возраста представляют диатомиты восточного склона Урала, в которых можно проследить непрерывное развитие морской диатомовой флоры с начала палеоцена до нижнего олигоцена (рис. 19). К концу палеогена в основных чертах сформировалась богатая центрическая флора диатомовых, населявшая древние морские водоемы. В начале неогена в составе центрических диатомовых отмечается дальнейшее развитие, но некоторые палеогеновые роды к тому времени заканчивали свое развитие. Неогеновая флора диатомовых на территории Советского Союза изучена еще недостаточно. Она резко отличается от флоры палеогена. Наиболее характерная черта неогеновой флоры — массовое присутствие представителей кл. Pennatae (Гапонов, 1914, 1915; Миссуна, 1913; Савченко, 1911<sub>1,2</sub>; Милованова, 1955; «Диатомовый анализ», т. I, стр. 145—153; Pentočsek, 1902).

Пресноводная флора диатомовых неогенового возраста известна в Грузинской и Армянской ССР, часто встречается в В. Сибири и на Дальнем Востоке, особенно в Приморском крае, характеризуясь разнообразием видов *Melosira*, *Cyclotella*, *Stephanodiscus*, *Tetracyclus*, *Eunotia* и др. Морскими диатомовыми неогенового возраста богаты осадки древних Черного и Каспийского морей. Повсюду наблюдается необыкновенное разнообразие флористического состава диатомовых в зависимости от глубины, размеров, солёности и температурных условий морей в неогене.

За сравнительно короткий в геологическом отношении период эволюция диатомовых шла очень быстро. К концу неогена сформировалась в основных чертах пресноводная флора диатомовых, которая в четвертичное время обогащается многими новыми видами. С другой стороны, к началу четвертичного периода, по-видимому, намечается вымирание некоторых



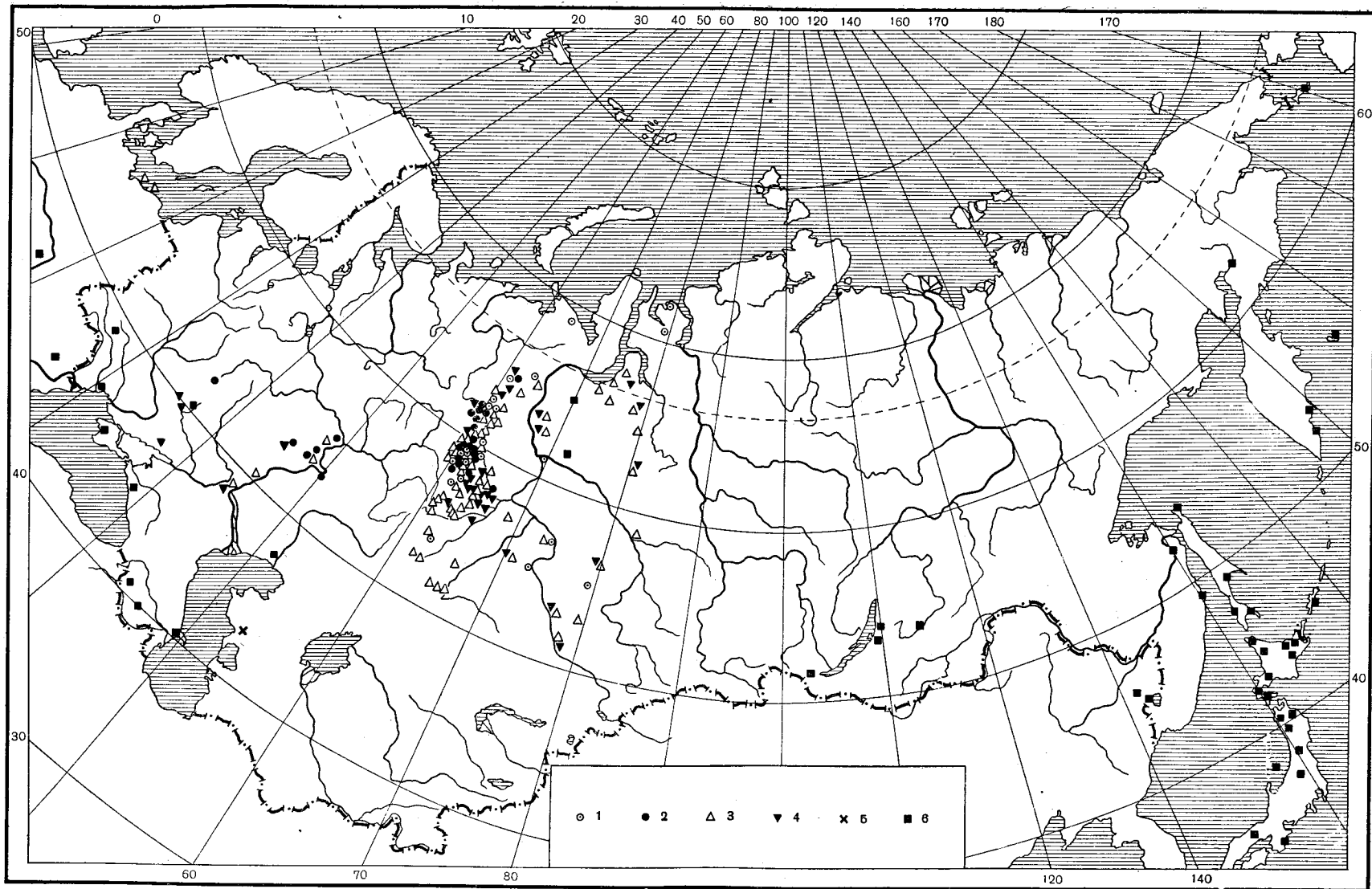


Рис. 19.

Местонахождение флоры диатомовых мелового, палеогенового и неогенового возраста: 1 — верхнемеловая флора диатомовых, 2 — палеоценовая, 3 — эоценовая, 4 — миоценовая, 5 — верхнемиоценовая, 6 — неогеновая флора, морская и пресноводная

пеннатных диатомовых — таких, как *Gomphocymbella*, *Denticula*, *Tetracyclus*, и происходит необыкновенно пышный расцвет морских *Chaetoceros* и *Rhizosolenia*, составляющих и в настоящее время в морях наиболее богатые планктонные роды.

Среди диатомовых водорослей отдельные роды характеризуются длительным геологическим существованием и дожили до наших дней (*Stephanopyxis*, *Melosira*, *Coscinodiscus*, *Triceratium*, *Hemiaulus*, *Biddulphia*), другие существовали сравнительно короткое время и затем исчезли (*Gladius*, *Poretzka*, *Trinacria*, *Kittonia*, *Cosmiodiscus*, *Enthogonia* и др.). Максимум развития одних родов приурочен к меловому времени, после которого они постепенно угасали и находились в регрессе в течение всего третичного периода; в четвертичных морях эти роды уже не существовали. Другие появились в числе одного-двух видов в мелу и достигли массового развития только в четвертичное время. Древние роды не оставались неизменными в ходе своего развития, но переживали длительные или короткие эпохи расцвета, которые сменялись упадком и регрессом. Для каждого крупного отрезка времени эти роды характеризовались различными комплексами видов, неизвестными в составе флоры других эпох. Наблюдается, что чем длительнее было время существования рода, тем в его составе больше видов, и наоборот, роды с коротким вертикальным распространением обычно включают малое число видов. Очень наглядными примерами могут служить такие богатые ныне роды, как *Coscinodiscus* и *Melosira*, начавшие свое существование с мела, и бедные роды *Pyxilla* или *Gladius*, характеризовавшие короткие отрезки геологического времени. К сожалению, нельзя с этой точки зрения рассмотреть многие роды из группы «спор», большая часть которых характеризуется бедностью видов и коротким существованием.

### Тафономия

Вопрос о взаимоотношениях диатомовых в биоценозах и танатоценозах можно рассмотреть на примере современных морских форм. При сравнении списков диатомовых в планктоне и затем в осадках можно убедиться в значительном флористическом обеднении флоры осадков. Наибольшее расхождение наблюдается при сравнении списков видов в планктоне и в осадках *Chaetoceros* и *Rhizosolenia*, доминирующих во всех современных морях и океанах. Виды указанных родов снабжены тонким кремнеземным панцирем, обычно растворяющимся в толще воды до окончательного погружения на дно

водоема. И только грубоокремненные панцири спор *Chaetoceros* и *Rhizosolenia* не растворяются и встречаются в осадках. В морских отложениях четвертичного и третичного возраста остатки хетоцеросов и ризосолений сравнительно редки и, во всяком случае, не соответствуют той огромной роли, какую они играли и играют в планктоне.

По степени сохранности в морских современных осадках можно выделить несколько групп диатомовых.

I. Виды, панцири которых сохраняются в осадках не только мелководных, но и глубоководных районов моря. К ним относятся все виды р. *Coscinodiscus*, большая часть *Thalassiosira*, *Stephanopyxis*, *Melosira*, *Actinopterychus*, *Actinocyclus*, *Asteromphalus*, *Asterolampra*, *Biddulphia*, *Porosira*, *Coscosira*, *Thalassionema*, *Thalassiothrix*, *Denticula*, *Fragilariopsis* и большинство *Fragilaria* и *Nitzschia*. Сюда относятся также все перетические диатомовые Pennatae и некоторые бентические формы из кл. Centricae с толстым, хорошо окремненным панцирем: *Stephanodiscus*, *Cyclotella*, *Triceratium*, *Hemiaulus*, *Trinacria*, *Kittonia* и др.

II. Виды, у которых вегетативные клетки обычно при погружении на дно растворяются и только при исключительно благоприятных условиях сохраняются их тонкокремневые панцири. Лучшая сохранность таких видов наблюдается на мелководье, в тихих бухтах и особенно при низком значении рН. К этой группе из числа берингоморских и охотоморских диатомовых относятся *Detonula*, *Ditylum*, *Lauderia*, *Bacterosira*, *Corethron*, некоторые *Thalassiosira*, *Bacteriastrum*, *Dactyliosolen*.

III. Виды, сохраняющиеся в осадках частично, иногда только створками или конечными отростками створок, как, в частности, большинство океанических *Rhizosolenia* (*Rh. hebetata* f. *hiemalis*, *Rh. alata*, *Rh. styliiformis*, *Rh. calcaravis*, *Rh. stolterfothii*, *Rh. bergonii*). В осадках лишь в очень редких случаях, и то только в поверхностных, сохраняется весь панцирь целиком вместе со вставочными ободками.

IV. Виды, которые сохраняются обычно в стадии покоящихся спор: *Thalassiosira gravis* Cl., *Bacterosira fragilis* Gran, *Melosira arctica* Dickie, *Rhizosolenia setigera* Bright и многие неритические виды *Chaetoceros*: *Ch. furcellatus* Bail., *Ch. subsecundus*, *Ch. debilis* Cl., *Ch. mitra* Cl., *Ch. holsaticus* Schütt., *Ch. curvisetus* Cl., *Ch. affinis*, *Ch. lauderi* и др.

При одинаковых условиях обитания у диатомовых с толстым кремневым панцирем имеется, как правило, больше шансов достигнуть дна в нерастворенном состоянии и быть захороненными в осадках. Но из этого положения есть

все же некоторые исключения, когда в осадках, даже глубоководных (до 8 и 9 тыс. м) встречаются тонкие панцири, например, у *Thalassiosira hyalina* Gran, *Th. kryophila* Jörg., *Porosira glacialis* Jörg. (Жузе и Сечкина, 1955). Поэтому можно предположить, что в процессе сохранения панциря играют роль не только его толщина, но и его микрохимический состав (Горюнова, 1958; Lewin, 1961).

Чем больше глубина бассейна, тем меньше шансов найти тонкопанцирные диатомовые в осадках; основными условиями хорошей сохранности диатомовых остаются толщина панциря и его микрохимическая структура. У наиболее прочных *Coscinodiscus* панцирь состоит из кремнеорганических соединений.

Исследование показывает, что океанические диатомовые в массе гораздо лучше сохраняются в осадках (относятся к I группе по степени сохранности), чем планктонные неритические; среди последних много тонкопанцирных видов, обычно около половины их состава растворяется. Растворение панциря в основном происходит в поверхностной толще воды (100—300 м), и этот процесс протекает значительно слабее в осадках со слабощелочной или нейтральной реакцией грунтового раствора (рН). В высокощелочных осадках панцири диатомовых подвергаются значительному растворению, при этом большое значение имеет фактор времени.

Резюмируя, можно сказать следующее.

1. Флористический состав диатомовых в осадках заметно отличается от состава в деятельном слое моря, т. е. диатомей в биоценозах и танатоценозах полностью нельзя отождествлять.

2. Расхождение обязано растворению многих видов, что происходит под влиянием различных причин.

3. Относительно небольшое число тонкопанцирных видов сохраняется в осадках в виде своих спор; реже те же виды встречаются в форме панцирей.

4. Процесс растворения кремнеземного панциря наиболее активно идет в поверхностной толще воды (100—300 м) после отмирания клетки; слабее он выражен в донных осадках; в последнем случае играет роль рН грунтовых растворов (иловых вод); многие тонкопанцирные виды полностью растворяются в кишечниках зооорганизмов.

5. Помимо растворения, панцири подвергаются разнообразным механическим повреждениям; в частности, значительное дробление крупных панцирей вызывается при поедании их мелкими ракообразными, для которых они составляют основную пищу.

В процессе фоссилизации кремнезем панциря, обычно постепенно теряя воду, превращается в халцедон и кварц, чем достигается его большая прочность. Иногда кремнезем замещается пиритом или марказитом, и панцири диатомовых окрашиваются в черный цвет. Известны случаи, когда полость панциря заполняется кальцитом, образуя его слепок, а кремнезем растворяется. Ядра диатомовых часто встречаются среди переотложенных форм и большей частью неопределимы; они сохраняют лишь приближенную форму панциря. Значительному изменению подвержены панцири диатомовых в сцементированных опоках; их изучение возможно только по шлифам, так как при выделении из породы они разрушаются.

Особенности распределения диатомовых в поверхностном слое осадков в зависимости от распределения этих водорослей в планктоне (отчасти и в бентосе) водоема, изучавшиеся нами на примере Охотского и Берингова морей, привели к следующему выводу.

Поразительное распределение диатомовых в поверхностном слое осадков обоих водоемов в основных чертах отражает их современные биоценозы. Там, где проводилось сопоставление, обнаружено соответствие между составом диатомовых, населяющих поверхностные слои воды и отложившихся на дне, за исключением тех форм, которые растворяются в воде и не захороняются. Удалось установить (Жузе, 1957), что отмершие диатомовые распределяются на площади дна не хаотически, но их состав в осадках отдельных крупных районов моря близко отражает закономерности прижизненного распределения видов и комплексов видов. На площади Охотского и Берингова морей различаются три зоны осадков, в зависимости от заключенных в них остатков диатомовых. Осадки зоны шельфа содержат 70—90% диатомовых неритического состава; осадки материкового склона в пределах изобаты 300—700 м включают диатомовые смешанного состава: около 50% неритические и 50% океанические; наконец, в осадках центральных и глубоководных районов, удаленных от берегов моря, доминируют (70—80%) диатомовые океанические (Жузе, 1957; Жузе и Семина, 1955). Доминирующие формы планктона изредка преобладают также в осадках. Тесная зависимость между видовым составом диатомовых в планктоне и в осадках заметно нарушается только в промежуточной зоне материкового склона, где происходит смешение, с одной стороны, форм неритических, а с другой — океанических, для которых область материкового склона служит естественным местообитанием. Неритические диатомовые могут попадать в осадки промежуточ-



ной зоны, так как в период максимального развития могут распространяться за пределы шельфа в сторону открытого моря. Не исключается и механический снос за время погружения панциря на дно водоема, особенно в условиях течений, идущих от берега в сторону открытого моря.

Таким образом, каждая крупная область моря или озера в отношении диатомовых проектируется на соответствующую площадь дна. Численно доминирующие виды в планктоне (из числа тех, которые встречаются в осадках) редко сохраняют свое превосходство и в осадках, однако еще более часты случаи, когда в осадках происходит избирательное и массовое накопление створок тех диатомовых, которые отличаются лучшей сохранностью.

Руководящее значение в составе ископаемых диатомовых имеют обычно численно доминирующие виды, характеризующие основной состав флоры планктона и бентоса; на них основывается стратиграфическое расчленение современных и древних отложений. При диатомовом анализе не следует, однако, отбрасывать виды численно бедные, которые в отдельных случаях могут отражать местные экологические условия (влияние теплого и холодного течений, опреснения и т. д.). Бентосные диатомовые, подвижные донные и различные прикрепленные формы в массе сохраняются у берегов. Вынос их в удаленные от берега осадки очень незначителен, и степень встречаемости обычно выражается оценками «редко» или «единично». Исследования характера распределения современных диатомовых в поверхностных осадках Охотского и Берингова морей показывают, что примесь бентосных диатомовых в осадках глубже 150—200 м изобат незначительна и обычно не превышает 1—2% от числа всех видов. Эпифитные диатомеи могут попадать случайно в осадки центральных районов моря вместе с высшими водораслями, которые в период штормов выносятся далеко от берега.

В некоторых районах моря наблюдается значительное обеднение осадков диатомовыми по сравнению с их численностью в планктоне. В прибрежных областях это расхождение, как правило, более значительно, чем в открытых районах моря. Большое значение в этом явлении имеет растворение в толще воды тонкопанцирных планктонных диатомовых, которых больше среди прибрежных неритических видов и меньше среди океанических, населяющих открытые районы океана. Разбавление содержания диатомовых в осадках происходит за счет терригенного материала, который вносится реками и поступает от размыва берегов, а также под влиянием других агентов, наиболее сильно

проявляющихся в прибрежных районах. Чем больше поступление терригенного материала, тем большее расхождение в данном районе будет наблюдаться между численностью диатомовых в планктоне и их встречаемостью в осадках. Терригенное разбавление — самый мощный фактор, снижающий концентрацию диатомовых в осадках. С другой стороны, распределение панцирей диатомовых по дну водоема подчиняется закону механической дифференциации осадка, согласно которому диатомовые вносятся в осадки с размерами частиц, сходными со средним размером створок диатомей. Подавляющая часть цельных панцирей и створок диатомовых концентрируется в мелкоалевритовой фракции осадков (0,05—0,01 мм), меньшая часть (крупные формы 100  $\mu$  в диаметре) — в крупноалевритовой фракции (0,1—0,05 мм) и только наиболее легкие и мелкие формы и диатомовый детрит — в пелитовой фракции. На этом основана методика приготовления препаратов для изучения диатомовых преимущественно из мелкоалевритовой фракции осадков с последующим разделением ее в тяжелой кадмиевой жидкости уд. веса 2,3.

#### Географическое распределение и экология

Диатомовые развиты повсеместно. Они населяют океаны, моря, озера, пруды, болота, реки, ручьи и разнообразные источники. Практически любое водное местообитание служит жизненной средой для диатомовых водорослей. Но обитают они и вне водной среды, однако при условии постоянного или спорадического увлажнения. Постоянными сухопутными местообитаниями диатомовых являются почвы, верховые болота, моховые подушки, поверхность скал и камней (нередко высоко в горах), а также снег и лед. Диатомовые, населяющие указанные биотопы, т. е. живущие вне нормальных условий, почти целиком относятся к обычным водным формам, из них многие космополиты, и каких-либо специальных сухопутных видов среди них не существует. Из вневодных группировок наиболее богаты ценозы почвенных диатомовых, так как почвы представляют благоприятную среду в отношении более или менее постоянного и достаточного увлажнения. Почвенные (эдафические) сообщества диатомовых включают исключительно донные подвижные формы *Hantzschia*, *Navicula*, *Pinnularia* и *Nitzschia*. В моховых подушках и верховых болотах развиты бентические виды *Melosira*, *Eunotia*, *Anomoeneis* и *Tetracyclus*. Развитие диатомовых на снегу нередко проявляется в виде его окраски в бурый цвет. Известны случаи, когда эти водоросли развиваются на снегу высоко в горах и на



склонах ниже снеговой линии. Ледовые формы, произрастающие в массе на нижней и боковой поверхностях арктических и антарктических льдов, относятся к настоящим морским донным (прикрепленным) формам. Все диатомовые, известные во вневодных местообитаниях, способны переносить длительные периоды усыхания и резкие температурные колебания; это самые нетребовательные группировки видов среди диатомовых. Лишь сравнительно немногие из них образуют покоящиеся споры в период длительного усыхания. Жизнь некоторых диатомовых в горячих озерах и источниках является примером их способности переносить высокие температуры (до 50° С и выше). Термофильных видов немного, и среди них имеются обычные космополитные формы наших пресных вод. Низкие и отрицательные температуры, а также временное промерзание не относятся к категории неблагоприятных жизненных условий для многих диатомовых водорослей. Их холодолюбивая природа достаточно хорошо известна; характерно богатое развитие диатомовых в высоких широтах обоих полушарий, где лимитирующим фактором является не температура, а в первую очередь слабая освещенность, препятствующая фотосинтезу.

Среди диатомовых, населяющих морские воды, космополитизм сравнительно редкое явление в противовес диатомеям континентальных водоемов, для которых космополитизм обычен.

Многие морские виды строго зональны в своем распространении, ареал других может быть более широк, охватывая две смежные географические области (виды арктобореальные). Среди антарктических диатомей большая часть видов имеет циркумполярное распространение. Массовое развитие вида приурочено к той географической зоне, где данный вид находится в оптимальных климатических условиях. В других случаях вид, одинаково скудно развитый в двух смежных зонах, вообще не дает никогда массовой численности. Однако большей частью именно комплекс доминирующих видов характеризует определенные климатические условия. О палеогеографических и палеоэкологических условиях древних водоемов обычно судят по комплексу доминирующих видов диатомовых.

Остановимся на морских и пресноводных видах и родах диатомовых, приуроченных в своем распространении к определенным географическим зонам. Для пресноводных континентальных водоемов северных областей характерны такие роды, как *Actinella*, *Amphicampa*, *Tabellaria*, *Tetracyclus*, *Frustulia*, *Anomooneis*, *Pinnularia*, *Stenopterobia*, причем первые два рода и последний являются эндемиками северных ши-

рот. Для умеренных климатических условий характерны *Melosira*, *Cyclotella*, *Stephanodiscus*, *Synedra*, *Fragilaria*, *Navicula*, *Nitzschia*. Некоторые виды *Cymbella* и *Gomphonema* встречаются исключительно в северных районах, другие — в умеренных широтах. Есть роды, неизвестные за пределами тропической зоны, как *Desmogonium*, *Hydosira* и *Peronia*. Ограниченные ареалы присущи реликтовым пресноводным видам, сохранившимся в некоторых древних водоемах (Байкал, Косогол, озера Кольского полуострова, оз. Эльгытхын на Анадырском плоскогорье, крупные африканские озера и т. п.), что до некоторой степени связано с присущими этим водоемами крайними экологическими условиями.

Несмотря на повсеместное широкое распространение диатомовых, отмечается, что не все климатические зоны одинаково благоприятны для их развития. Особенно велика роль диатомовых в бореальной области, где они достигают качественного и количественного господства над всеми другими водорослями. В некоторые сезоны года они достигают абсолютного господства, составляя 98—99% в фитопланктоне морских и континентальных водоемов, и чем южнее водоем, тем меньше роль диатомовых в его населении. Наиболее обеднены диатомовыми тропические зоны. В экваториальной зоне диатомовых значительно больше, так как здесь поверхностные воды обогащены питательными солями по сравнению с тропическими водами. Обогащение происходит за счет выноса глубинных вод на поверхность (зона дивергенции). Исключительное богатство диатомовых в водоемах бореальной области приводит к образованию донных отложений типа диатомовых илов. То обстоятельство, что самое большое развитие диатомовых приурочено к водоемам бореальной области, обусловлено в первую очередь наличием в них высоких концентраций минеральных питательных веществ. Именно в этом и заключается основная причина, благоприятствующая исключительно богатому развитию диатомовых на севере Тихого океана (Жузе, 1962). Воды южных океанов (южные части Тихого, Атлантического и Индийского океанов) не менее богаты диатомовыми, чем бореальные воды Северного полушария. В 1 м<sup>3</sup> прибрежных вод Индийского сектора Антарктики насчитывается в весенний вегетационный период сотни миллионов до миллиарда клеток диатомовых (Козлова, 1961). Помимо очень важной роли в жизни диатомовых кремнезема, из которого они строят свой панцирь, и таких основных питательных солей, как фосфаты и нитраты, для их жизнедеятельности столь же необходимы соли железа (Успенский, 1925; Гусева, 1952; Кобленц-

Мишке, 1954). По мнению К. А. Гусевой, температура поверхностных вод имеет косвенное значение как фактор, изменяющий активность всех химических элементов; в частности, при снижении температуры и рН повышается активность железа.

Значительную роль в формировании флористического состава диатомовых и в их расселении играют и другие экологические факторы среды. Влияние местных экологических и физико-химических условий в широком смысле может затушевывать и до некоторой степени стирать в составе флоры черты, обязанные определенному географическому положению водоема. Это наиболее справедливо в отношении флоры континентальных водоемов, где наблюдается большое разнообразие степени минерализации, морфологии и топологических особенностей и где разнообразие биотопов порождает флоры диатомей определенного состава и в значительной мере определяет внутризональное распределение диатомовых. Различия флористического состава будут, таким образом, столь же разнообразны, сколь разнообразна типология водоемов, и вопрос о том, где кончается связь между составом флоры, характерным для данного возраста, и где проявляется чисто местные условия обитания, наиболее остро возникает при исследовании и корреляции молодых отложений. Нередко два соседних озера, типологически неоднородные, населены диатомовыми различного видового состава.

В суровых климатических условиях севера, где типичны слабо минерализованные олиготрофные водоемы, развивается характерная олигогалобная флора диатомовых; и там же, но в гумусированных водоемах дистрофного типа типичен иной состав флоры. Эфемерные мелкие водоемочки северных широт, легко прогреваемые в летний период и богатые питательными веществами, населены диатомовой флорой эвтрофного типа, напоминающей флору умеренных широт. Совершенно иначе обстоит дело с диатомовыми, населяющими моря и океаны, с присутствием этим водоемам более постоянными экологическими условиями жизни. В их составе, в отличие от флоры континентальных водоемов, отчетливо выступают черты, характерные для флоры определенной географической зоны. Среди морских диатомовых хорошо известны группировки видов, свойственные арктическим, антарктическим, севернорусским, южнобореальным, тропическим климатическим зонам. Даже при обязательном учете сезонных изменений видовой состав флоры четко отражает географическое положение водоема.

Помимо тех общих соображений, которые были высказаны по вопросу о географическом

расселении диатомовых водорослей, и в связи с ними, следует остановиться также на особенностях распределения диатомовых внутри водоема. Основные группировки среди диатомовых образуют планктонные и бентосные (в широком смысле) виды.

В морях и океанах к первым принадлежит основная масса диатомовых, ко вторым, т. е. бентосным видам, — меньшая часть, живущая в литоральной и сублиторальной зонах. Планктонные виды находятся в толще воды во взвешенном состоянии, населяя ее поверхностные слои. Морские планктонные диатомовые принадлежат в большинстве к центрическим формам, несравненно меньше планктонных видов среди пеллиальных форм. Сравнительно большее число планктонных видов известно лишь среди наиболее примитивных представителей кл. *Pennatae* — среди бесшовных диатомовых, образующих лентовидные колонии, подобно многим планктонным центрическим формам; меньше их среди *Navicula* и *Nitzschia*. Характерные планктонные виды, в особенности морские, имеют на панцире дополнительные кремневые образования в виде различного рода отростков и щетинок, специальные приспособления для планктонного образа жизни.

Известно, что среди планктонных морских форм существуют виды, населяющие мелководные прибрежные районы моря, и виды, живущие вдали от берегов, большей частью над большими глубинами. Первые называются неритическими, вторые — океаническими. Область развития неритических диатомовых обычно совпадает с шельфовой зоной моря (примерно до 200 м глубины). Но в период максимального развития фитопланктона область эта может заметно увеличиваться и заходить за шельф в районы с большими глубинами. Поэтому весной область развития неритических диатомовых занимает максимальные площади, к осени она прижимается к берегу, а зимой — по окончании вегетации — совсем исчезает.

В морях, где имеется ледяной покров, область развития неритического диатомового планктона может сдвигаться в сторону открытого моря и оказываться расположенной над большими глубинами, что постоянно наблюдается в антарктических районах. Неритические виды диатомовых (во всяком случае многие из них) отличаются способностью образовывать покоящиеся споры, которые у океанических диатомовых неизвестны; таким образом, присутствие в исследуемых отложениях большого числа спор — прямое указание на осадконакопление в неритической области. Споры могут заноситься и в глубоководные центральные районы бассейна, но здесь их будет несравненно

меньше. В систематическом отношении неритические и океанические планктонные диатомовые отличаются только по видовому составу, так как почти любой род может включать те и другие виды (за исключением некоторых монотипных родов).

В отношении многих вымерших родов не всегда удается точно установить, к какой группе планктонных организмов они принадлежали. Возможно, что многие роды, так же как и в настоящее время, включали и неритические, и океанические виды. В отдельных случаях для решения данного вопроса удается пользоваться рядом косвенных, главным образом морфологических, признаков, а также сопоставлением с родственными и современными видами.

Если же мы обратимся к бентическим диатомовым, то и среди них можно выделить несколько характерных группировок. Прежде всего бентические диатомовые естественно разделяются на подвижные и прикрепленные формы. И в морфологическом строении бентических диатомовых, так же как планктонных, отражены особенности условий обитания. Их панцирь четко дифференцирован в зависимости от образа жизни. Типичные донные формы, способные к активному движению, имеют шов на обеих створках панциря. Прикрепленные диатомовые в большинстве своем принадлежат к группе бесшовных и одношовных, т. е. со швом только на одной створке. Среди неподвижных диатомовых, даже в большей степени, чем среди подвижных, наблюдается чрезвычайная пестрота систематического состава. Эпифитная флора пресных вод характеризуется *Cocconeis*, *Epithemia*, *Rhopalodia*, а морских — *Cocconeis*, *Grammatophora*, *Rhabdonema*, *Licmophora*, *Synedra*, *Isthmia*, *Triceratium*.

Группировки донных подвижных форм, населяющие литораль пресных и сублитораль морских водоемов, богаты *Diploneis*, *Navicula*, *Pinnularia*, *Stauroneis*, *Caloneis*, *Neidium*, *Amphora*, *Cymbella*, *Surirella* и *Campylodiscus*. К ним относятся некоторые центрические диатомовые, как некоторые *Melosira* (*M. sulcata*, *M. scabrosa*, *M. arenaria*, *M. sol*), и, вероятно, также некоторые *Cyclotella* и *Stephanodiscus*.

В пределах каждого водоема все эти крупные различия систематического состава современных диатомовых служат важным критерием при анализе флоры ископаемых бассейнов. Во многих случаях уже родовой состав флоры позволяет решить, в какой области водоема принадлежат исследуемые отложения — к прибрежной или к открытой.

Флористический состав ископаемых диатомовых свидетельствует о многих других палеогеографических особенностях древнего водоема.

Наиболее ценны те указания, которые говорят о фациальных условиях осадконакопления, к чему в значительной степени в последние годы сводится диатомовый анализ отложений современных и древних водоемов.

Не менее важны закономерности распределения диатомовых в водоемах различной солености. Общепринято делить диатомовые на три основные группы: морские, солоноватоводные и пресноводные. Более дробные классификации устанавливают распределение диатомовых уже внутри каждого крупного биотопа, в зависимости от местных условий солености. В общей форме можно принять, что в морях господствующее положение занимают центрические диатомеи, в пресноводных и солоноватоводных континентальных водоемах — представители пеннатных диатомей. Это, несомненно, сложилось исторически.

Первые диатомовые возникли в море и были планктонными организмами, и только впоследствии, в связи с переходом к жизни в пресных и солоноватых континентальных водоемах, образовалась группа бентических форм. Поэтому среди *Centricae* больше морских родов, а среди *Pennatae* больше пресноводных, и чем древнее флора, тем это ярче выражено.

Исключительно морскими являются такие роды, как *Podosira*, *Pseudopodosira*, *Hyalodiscus*, *Stephanopyxis*, по сути дела, все *Coscinodiscus*, *Craspedodiscus*, *Actinoptychus*, *Actinocyclus*, *Biddulphia*, *Rhizosolenia* и *Chaetoceros* (за исключением одного-двух солоноводных и пресноводных видов), *Triceratium*, *Hemiaulus*, *Trinacria*, *Dimogramma*, *Licmophora*, *Cymatosira*, *Rhabdonema* и многие другие. Присутствие их в составе ископаемой флоры не вызывает сомнения в морском генезисе осадков. Исключительно пресноводными являются роды *Ceratoneis*, *Meridion*, *Tetracyclus*, *Tabellaria*, *Eunotia*, *Frustulia*, *Neidium*, *Stenopterobia* и за редким исключением роды *Pinnularia*, *Stephanodiscus*, *Gomphonema* и *Cymbella*. Кроме того, существуют многочисленные роды с преимущественным распространением или только в морских, или только в пресноводных водах. Известны среди диатомовых также роды, и в особенности виды, способные жить в узких пределах солености. Такие стеногалинные диатомовые известны среди всех основных систематических групп. В составе морской флоры к ним принадлежат, океанические роды диатомовых: *Asteromphalus*, *Ethmodiscus*, *Hemidiscus*, *Corethron*, *Bacteriastrum*, *Planktoniella*. Среди пресноводных стеногалинными родами являются *Actinella*, *Eunotia*, *Tetracyclus*, населяющие преимущественно слабоминерализованные водоемы. В противоположность стеногалинным формам, известно много диатомовых, способ-



ных переносить резкие колебания солености и успешно к ним приспособляться; это так называемые эвригалинные диатомовые. Местом их преимущественного распространения являются воды, подвергающиеся периодическим изменениям солености (приустьевые районы моря, эстуарии, лагуны, озера, периодические находящиеся в связи с морем). Среди пресноводных диатомовых эвригалинных форм больше, чем среди морских.

Солоноватоводные формы населяют водоемы, занимающие промежуточное положение между истинно морскими и пресноводными. Среди них отмечается исключительное разнообразие состава, соответствующее различной концентрации и составу солей. Характерно, что флора диатомовых опресненных участков моря по своему составу значительно отличается от флоры соленых внутриконтинентальных водоемов. Группа замкнутых материковых озер или отшнуровавшихся заливов моря нередко имеет повышенную соленость (свыше 40‰) и флора таких пересоленных водоемов отличается исключительной флористической бедностью, состоя из десятков видов, но развивающихся обычно в массе. Примером диатомовых, приспособившихся к подобным крайним солевым концентрациям, может служить флора Сиваша, Кара-Богазы, озер Эльтон и Баскунчак и т. п. (*Navicula longirostris*, *Nitzschia epithemioides*, разновидности *Amphora coffeaeformis*). Различными исследователями делались попытки установить классификацию диатомовых в зависимости от солености местообитания по системе галобов, предложенной для современных диатомовых в 1927 г. Кольбе и затем вновь переработанной им в 1932 г. (Kolbe, 1927, 1932). В системе галобов Кольбе учитывается потребность того или иного вида в NaCl. В настоящее время эта система наиболее употребительна. В ней Кольбе выделил четыре основные группы: 1) полигалобы — виды, обитающие в водах с соленостью выше 40‰; 2) эвгалобы — виды, обитающие в морях и океанах с соленостью 30—35‰; 3) мезогалобы — виды соленых водоемов, а также опресненных участков морей и океанов при солености воды от 5 до 20‰; 4) олигогалобы — виды, населяющие пресные водоемы или воды с очень слабой соленостью (от нуля до 5‰). Среди олигогалобных пресноводных диатомовых Кольбе выделил три группы: галофилы, индифференты и галофобы.

Галофилы — диатомовые, населяющие пресные воды, но способные жить в условиях некоторой солености, которая может даже стимулировать их развитие. Индифференты — диатомовые, обычные в пресных водах, а также способные переносить некоторую соленость, которая,

однако, не повышает их развитие, но обычно тормозит его. Галофобы — диатомовые слабо минерализованных пресных вод, для которых губительно малейшее присутствие солей NaCl. К этой категории относятся стеногалинные пресноводные виды диатомовых.

По мнению Хустедта (Hustedt, 1953), система Кольбе может быть принята в настоящее время с некоторыми дополнениями: прежде всего необходимо учитывать не только соленость в смысле содержания NaCl, но и весь химизм водоема в целом. Хустедт предложил разделять пресноводные диатомовые на три группы: для первой необходима некоторая соленость, для второй в ней нет никакой необходимости и для третьей губительна малейшая соленость. Эти группы близки к группам пресноводных диатомовых по шкале Кольбе.

В системе солености Кольбе не отражены особенности диатомовых пресных водоемов, отличающихся, помимо присутствия или отсутствия солей NaCl, другими очень важными экологическими свойствами. Это те химические и морфологические особенности стоячих пресных водоемов, на которых основана их типология. Имеется в виду различие состава видов диатомовых в водоемах дистрофного, олиготрофного и эвтрофного типов. Наибольшее значение имеют рН, количество растворенного кислорода и органические вещества. Указанные элементы существенным образом влияют на формирование флоры диатомовых. Флора кислых водоемов, слабо минерализованных и бедных солями кальция, представлена *Tabellaria*, *Eunotia*, *Frustulia*, многими видами *Anomoeoneis*, отчасти *Cymbella*. В них нет *Nitzschia*, *Surirella*, очень слабо развиты *Navicula*, *Epithemia* и *Rhopalodia*. Существует весьма характерная болотная флора диатомей, в наиболее типичном виде известная в высоких широтах. Такую флору характеризуют преимущественное развитие донных форм и очень скудное — планктонных.

Флора олиготрофных озер, большей частью с нейтральной или слабокислой активной реакцией воды, носит другие черты: обычно в ней насчитывается меньше видов по сравнению с флорой дистрофных и в особенности эвтрофных водоемов. Высокая прозрачность позволяет развиваться богатому донному группировкам, иногда спускающимся до глубины 50—70 м. В планктоне часто развиваются только один или два вида. Диатомовые, живущие в реках, имеют ряд характерных видов. Среди них различают виды, живущие в планктоне русла реки или на мелководьях у берега. Отличается состав диатомей в тихих речных заводях и старицах. При диатомовом анализе аллювиальных отложений



речные фации можно различать по составу видов (Жузе, 1961<sub>3</sub>).

Выяснению флористического состава диатомовых в водоемах эвтрофного типа посвящено огромное количество работ. Диатомовые эвтрофных водоемов отличаются исключительным многообразием, систематические списки в них обычно насчитывают свыше 200 видов и развитие их нередко вызывает цветение воды, в отличие от водоемов дистрофного и олиготрофного типов. В эвтрофных водоемах поселяются виды, для которых благоприятны высокая концентрация питательных веществ, присутствие солей кальция, значительный прогрев в период вегетации и относительно слабая аэрация. В планктоне эвтрофных озер наших широт обычны виды *Melosira* (*M. ambigua*, *M. italica*, *M. granulata*, *M. islandica* ssp. *helvetica*, *Cyclotella comta*, *Stephanodiscus astraea*) и многочисленные *Fragilaria* и *Synedra*. В донном населении и прибрежных обрастаниях изобилуют *Navicula*, *Gomphonema*, *Cymbella*, *Epithemia*, *Rhopalodia* и *Nitzschia*.

#### Биологическое значение

В современную эпоху для многих областей Мирового океана характерно обилие диатомовых водорослей. К наиболее богатым районам принадлежит северная часть Тихого океана, включая сюда дальневосточные моря и антарктические воды. Диатомовые господствуют там в составе фитопланктона и служат основным источником питания животного мира. В период наибольшего развития, обычно в весенний сезон, диатомовых насчитывается в 1 м<sup>3</sup> много миллионов, а иногда и миллиардов клеток. Нередко они вызывают характерное «цветение» воды и окрашивают в бурый цвет нижнюю поверхность морских льдов. В бореальных водах биомасса диатомовых достигает десятков граммов в 1 м<sup>3</sup> в прибрежных районах и снижается до десятков миллиграммов в районах открытого океана. По данным Семиной (1955<sub>1,2</sub>), в Беринговом море численность всех неритических диатомовых весной достигала 7 млрд. клеток в 1 м<sup>3</sup>, а океанических видов осенью — 7 млн. клеток. Эти цифры наглядно показывают, насколько значительна роль диатомовых как основных продуктов органического вещества в жизни водоемов.

Обычно «цветение» воды, вызываемое вспышкой в развитии диатомовых, захватывает слой воды мощностью до 25 м. В северных морях «цветение» воды — постоянное явление, например в Гренландском, Баренцевом, Белом, Балтийском, Чукотском, Беринговом и Охотском. Не менее характерно «цветение» пресных водое-

мов, которое нередко вызывается массовым появлением одного или двух видов диатомовых.

Биологическое значение диатомовых определяется также их способностью наравне с другими водорослями способствовать естественной очистке воды от различных органических загрязнений. Среди диатомовых имеется много видов, которые могут служить индикаторами степени загрязненности воды (Прошкина-Лавренко, 1953).

#### Роль в осадкообразовании

Диатомовым принадлежит весьма важная роль в процессе осадконакопления. Как в современных, так и в древних отложениях панцири диатомовых нередко составляют основную органическую часть. В условиях хорошей сохранности и непрерывного поступления их панцирей из поверхностных вод диатомовые накапливаются на дне в огромных количествах. В современный период накопление диатомовых илов приурочено к районам преимущественного распространения диатомовых водорослей — на севере Тихого океана и в антарктических районах. Образование диатомовых илов происходит и в пресных водоемах. Мощные диатомовые илы накапливались в течение всего третичного периода, что свидетельствует о богатом развитии диатомовых в третичных морях. Известны диатомиты, диатомовые глины и некоторые разновидности диатомовых сапропелей, образовавшихся и в четвертичном периоде. Роль диатомовых в процессе образования илов в морях мелового периода также, по-видимому, была весьма значительной. Диатомиты верхнемелового возраста известны на восточном склоне С. Урала, в Тургайском проливе, в З. Сибири, Польше и Калифорнии (свита Морено).

Название «диатомит» присваивается породе лишь в том случае, если она на 50—80% состоит из панцирей диатомовых. Диатомит — очень легкая, белоснежная или светло-серая порода, рыхлая или плотная, содержащая до 50—80% аморфной кремнекислоты. Очень незаметные переходы наблюдаются между диатомитом и опокой, в которой легко обнаруживаются диатомовые. Если из диатомитов легко извлекаются отдельные образующие его створки и панцири, то из опок это не удастся сделать, и микроскопическое их строение изучается по шлифам. С другой стороны, известны кремнистые породы, в которых панцири диатомовых не обнаружены, — это так называемые трепелы, по внешнему виду и по своей легкости чрезвычайно сходные с диатомитами. Генезис трепелов с достоверностью не установлен. По всей вероятности, трепелы тоже органического происхождения,

но какие кремневые организмы принимали участие в их образовании, неизвестно.

В отложениях современных морских и пресных водоемов можно найти все разновидности диатомовых илов. Отложения типа диатомовых илов образуются в настоящее время во многих пресных озерах олиготрофного типа, как, например, в озерах Байкал, Телецкое, Севан, Эльгытхын, многих озерах Эстонской и Латвийской ССР (Вотинцев, 1955; Страхов и др., 1954).

Диатомовые сапропели, характерные для большинства озер восточного склона Ср. и Ю. Урала, а также Казахстана, отличаются значительно меньшим содержанием  $\text{SiO}_2$  (20—30%) и высоким содержанием органики. Н. В. Кордэ (1954) предложена классификация всех сапропелей, разновидностью которых является и диатомовый сапропель.

Морские отложения, богатые диатомовыми, принято называть диатомовыми илами. Этот термин впервые был предложен Дж. Мерреем в 1891 г. для обозначения глинистых осадков с панцирями диатомовых в качестве биогенной части. Диатомовые илы, характеризующиеся содержанием аутигенного кремнезема в количестве от 30 до 55%, называются кремнистыми диатомовыми илами (Безруков, 1955; Лисицин, 1955). Слабокремнистыми или слабодиатомовыми илами называются такие илы, где аморфного кремнезема меньше 30% (обычно около 20%). В морях и океанах отложения типа диатомового ила занимают площадь около 40 млн. км<sup>2</sup>, в основном в северной части Тихого океана (включая моря Охотское и Берингово), а также у берегов Антарктиды, между 50 и 60° ю. ш. Накопление диатомовых осадков происходит в прямой связи с очень высоким развитием диатомовых водорослей в этих областях. Такая зависимость, несомненно, существовала в водоемах мезозойского, третичного и четвертичного возраста, в отложениях которых эти водоросли часто имеют породообразующее значение. На территории Советского Союза мощные залежи палеогеновых диатомитов находятся в Ср. Поволжье, на Украине, в Курской и Воронежской областях, на восточном склоне Урала, в З. Сибири и в С. Казахстане.

Диатомиты Ср. Поволжья достигают большой мощности (до 55 м), разрабатываются в открытых карьерах и имеют большое хозяйственное значение. Столь же значительную практическую ценность представляют мощные палеогеновые диатомиты у Камышлова Свердловской обл. Неогеновые диатомиты широко известны в южных и юго-западных районах СССР и на Дальнем Востоке, причем на Дальнем Востоке, помимо морских, большое распространение имеют диатомиты озерного генезиса.

Пресноводные диатомиты плиоценового возраста известны в Грузинской и Армянской ССР (Кисагиби, Арзни, Ленинанкан, западный берег оз. Севан).

Что касается диатомитов четвертичного возраста, то их мощность значительно уступает мощности третичных диатомитов и, кроме того, в них больше примеси минеральных частиц, что и ограничивает возможность их практического использования. Однако район распространения четвертичных диатомитов очень велик, особенно у нас в Советском Союзе, где они достаточно хорошо изучены. Четвертичные диатомиты имеются на Кольском полуострове (ст. Лапландия, оз. Имандра), в Ленинградской обл. (Кингисепп), в Эстонской, Латвийской, Армянской и Грузинской ССР. Выходы четвертичных диатомитов обнаружены также в Швеции и Финляндии.

Диатомиты известны во многих странах Европы, Азии, Америки, в С. Африке, Нов. Зеландии и на о-ве Барбадос. Наиболее известные залежи морских диатомитов встречены на о-ве Морс в Дании (свита Молер нижнеэоценового возраста) и в Калифорнии — мощные (до 500 м) нефтеносные диатомовые породы миоценового возраста. В штате Орегон (США) большой известностью пользуются озерные диатомиты миоценового возраста, сходные по составу породообразующих видов с озерными диатомитами Советского Приморья. В Европе миоценовые диатомиты известны в Венгрии, Чехословакии, Италии, Германии и Греции. Диатомитовые породы неогенового возраста имеют широкое распространение и большую мощность в Японии, на островах Хоккайдо и Хонсю. Географическое распространение и указание на возраст диатомитов можно найти у Тальяферро (Taliaferro, 1933), который справедливо подчеркивает существующую зависимость между периодами интенсивного накопления диатомовых илов и максимумом вулканизма. Тот же взгляд высказывают Е. В. Рожкова и Ю. Горецкий (1945) в работе, посвященной диатомитам и трепелам Советского Союза.

Промышленное использование диатомитов очень разнообразно, однако далеко не в такой степени, как того заслуживает это ценное, дешевое и повсеместно распространенное сырье. До некоторой степени они используются в строительной, химической, пищевой и медицинской практике. В одних случаях наиболее годными оказываются морские диатомиты, в других — пресноводные. Технология использования диатомитов вытекает из физических и химических свойств породы, большой пористости и связанных с этим адсорбционных способностей, очень низкого удельного веса и состава из чистого аморфного кремнезема.

## Значение диатомовых как руководящих ископаемых

Диатомовые водоросли накапливаются одновременно с терригенной частью осадка и таким образом могут служить своего рода летописью происходивших событий. Обилие их в планктоне морских и континентальных водоемов позволяет использовать их в стратиграфических и палеогеографических целях, причем в ряде случаев предпочтительно перед другими ископаемыми. Непосредственно связанные с обменом в водной среде, диатомовые тонко реагируют на малейшие изменения в ней. Населяя в основном поверхностные слои (0—100 м), они распределяются в соответствии с климатической зональностью, и их видовой состав в значительной мере определяется температурными условиями водных масс. Такая же зависимость должна была существовать и в предшествующие геологические эпохи. В этом заключается возможность использовать диатомовые водоросли для выяснения условий осадконакопления. Наконец, диатомовые водоросли указывают непосредственно на возраст донных осадков и могут служить в этом отношении руководящими ископаемыми. Наиболее резкие различия существуют между меловыми, палеогеновыми, неогеновыми и четвертичными флорами. Значительно труднее проводятся границы внутри этих крупных геологических разделов.

Практически отложения мелового возраста являются наиболее древними породами, стратиграфия и возраст которых пригодны для изучения методом диатомового анализа. Поиски диатомовых в более древних породах представляют большей частью чисто научный интерес, но практического значения для стратиграфии они пока не имеют. Наиболее плодотворно применение диатомового метода при изучении осадочных пород третичного и четвертичного возраста. Очень часто диатомовые в этих породах оказываются единственными ископаемыми, на которые приходится опираться при стратиграфическом расчленении отложений; в этом отношении показательны морские третичные отложения восточного склона Урала, в геологическом изучении которых большую роль сыграли остатки диатомовых водорослей, а также диатомовые породы Поволжья, Украины и юга Советского Союза.

При биостратиграфических исследованиях следует основываться на комплексах видов, а корреляцию разновозрастных горизонтов проводить на основании сходных или близких

комплексов диатомовых с учетом богатства развития видов комплекса. Руководящий комплекс видов в том или ином стратиграфическом горизонте одновременно является количественно доминирующим, так как численно преобладающие виды в осадках характеризуют их возраст и экологические условия местообитания. Но учитывая, что в одном и том же крупном водоеме, особенно в морях и океанах, состав диатомей в прибрежных водах и в открытых районах различен, мы вправе ожидать, что разновозрастные отложения могут содержать разнородные комплексы видов.

Таким образом, диатомовый анализ является одним из конкретных методов для восстановления палеогеографических условий древних водоемов. Успешному развитию этого метода способствовали широкие исследования отложений древних четвертичных бассейнов на территории СССР. Органический мир четвертичного периода, в том числе диатомовых водорослей, наиболее близок современному. Диатомовые четвертичного времени в большинстве своем сохранились до настоящего времени, так что в одной и той же географической области можно ожидать в составе флоры диатомовых однотипных водоемов большого сходства. Характер отклонений в составе четвертичной флоры от современной дает ключ к пониманию многих особенностей древнего водоема.

Наконец, хотелось бы обратить внимание исследователей на нередкие случаи нахождения диатомей в осадках во вторичном залегании. В этих случаях требуется особая осторожность в интерпретации результатов диатомового анализа. Насколько широко совершается переотложение диатомовых из более древних пород в более молодые показывают исследования современных осадков дальневосточных морей Тихого океана и Антарктики, в которых наблюдается совместное захоронение диатомовых четвертичного и третичного возраста. Поэтому при анализе диатомовых в породах любого возраста и генезиса необходимо иметь в виду случаи переотложения и возможности смешения разновозрастных элементов диатомовой флоры.

Достоверность выводов, полученных путем изучения изменений флоры ископаемых диатомовых, необходимо корректировать, привлекая другие методы исследования, в особенности палеонтологические и литологические. И только комплексное исследование является единственным правильным и избавляющим от ошибок путем для палеогеографических и палеоэкологических построений.



## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### КЛАСС CENTRICAЕ. ЦЕНТРИЧЕСКИЕ<sup>1</sup>

Клетки одиночные или образуют колонии. Панцирь дисковидный, эллипсоидальный, шаровидный, цилиндрический или призматический. Нередки вставочные ободки в форме колец, воротничков, чешуек, которые иногда значительно увеличивают высоту панциря. На вставочных ободках нередко развиваются септы. Поясковые ободки — в виде ленты различной высоты; реже поясковые ободки отсутствуют. Створки большей частью круглые или эллиптические, иногда эллиптически-ланцетные, треугольные или четырех-пятиугольные. Диск створки плоский, выпуклый, вогнутый и может быть радиально-, концентрично- или тангенциальновогнутым. Загиб створки низкий (у дисковидных форм) или высокий (у цилиндрических форм). По краю створки — шипы, которые иногда служат для соединения клеток в колонии; кроме того, клетки соединяются слизистыми тяжами,

выходящими через слизистые поры панциря. Структура панциря разнообразная. Основными элементами структуры являются ареолы (камеры) и поры, реже — ребра, штрихи и складки; у некоторых форм, кроме того, на створке имеются разнообразные выросты, «рога» и «глазки», щетинки и т. п. Споры, как правило, не ареолированные, иногда без всякой видимой структуры, но снабжены мелкими шипиками и разными выростами; не образуют поясковых ободков.

Многие ископаемые роды центрических диатомовых описаны по спорам, так как панцири вегетативных клеток не сохранились.

Наиболее древняя группа диатомовых. Достоверно известна с н. юры. В СССР найдены представители 73 родов кл. Centricae, которые насчитывают до 2000 видов, большинство из них — морские планктонные.

### ПОРЯДОК DISCINALES. ДИСКОВИДНЫЕ

Клетки соединены в цепочки, реже они одиночны. Панцирь дисковидный, эллипсоидальный или цилиндрический, с круглыми или эллиптическими створками; загиб створки от низкого до высокого. Бывают вставочные ободки. Ареолы образуют на створке радиальные, тангенциальные, а иногда параллельные ряды, и нередко радиальные ряды ареол собраны в пучки. Иногда структура расположена беспорядочно, на створке имеются, кроме того, разнообразные выросты в форме круглых «глазков» или сосочков. По краю створки часто существуют шипы. Покоящиеся споры шарообразные.

Включает три семейства. Большинство из видов морские, многие — ископаемые.

#### СЕМЕЙСТВО COSCINODISCACEAE DE TONI, 1890

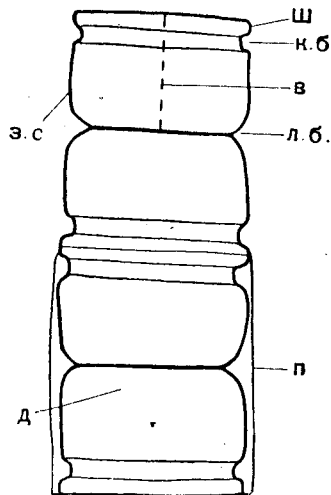
Панцирь чаще дисковидный или цилиндрический. Створки круглые, от плоских до сильно-выпуклых, с загибом различной высоты. Среди ископаемых известны как споры, так и панцири, одиночные и соединенные в цепочки. Створки с ареолированной или пористой структурой, у спор структура в виде шипиков, бугорков и щетинок, реже структура из ареол. Включает 19 родов, в основном морских, из них пять вымерших. Известно с мезозоя.

*Melosira* Agardh, 1824 (*Paralia* Heiberg, 1863). Тип рода — *Fragilaria nummuloides* Lyngbye, 1819; современный. Панцирь большей

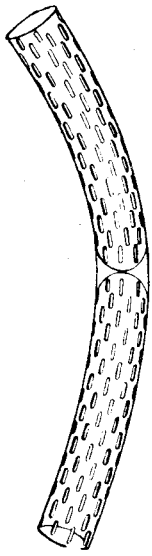
частью цилиндрический, эллипсоидальный, шаровидный, реже дисковидный. Створки круглые, обычно сильновыпуклые, с более или менее высоким загибом. У цилиндрических форм диск створки хорошо выражен, у шаровидных, по существу, отсутствует. Вдоль края створок проходит кольцевая борозда — сулькус (в поперечном сечении U-образная или V-образная), которая ограничивает край створки (шейку). Шейка в большинстве случаев гиалиновая. От борозды внутрь створки, преимущественно у древних видов, отходит диафрагма, или кольцевая септа (рис. 20). По краю диска створки расположено кольцо шипов, которыми соседние клетки плотно соединяются друг с другом, образуя длинные цепочки. Структура створки ареолированная, пористая, иногда с ребрами или штрихами. Ареолы расположены в беспорядке или рядами: радиальными, тангенциальными или спиральными. Панцирь спор шаровидный или бочонковидный, с очень выпуклыми створками. Известно до 50 современных и ископаемых видов (рис. 21—23; табл. VII, фиг. 1—6). С в. мела. Достигает порообразующего значения в диатомитах палеогенового (морские виды) и неогенового (пресноводные виды) возраста. Морские виды: н. сенон восточного склона Северного и Приполярного Урала, Тургайского пролива, палеоген Поволжья, Украины, восточного склона Урала и З. Сибири, миоцен Апшеронского п-ва, сармат, мэотис и акчагыл юга СССР, миоцен и плиоцен

<sup>1</sup> Составила А. П. Жузе.

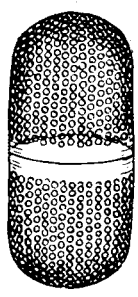




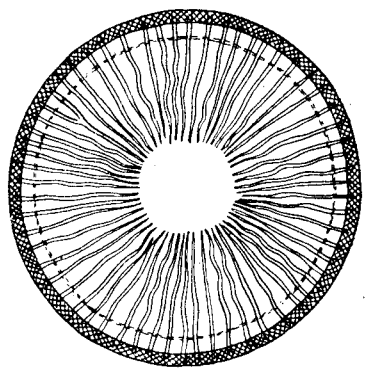
20



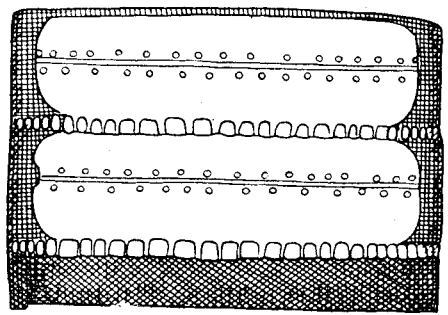
21



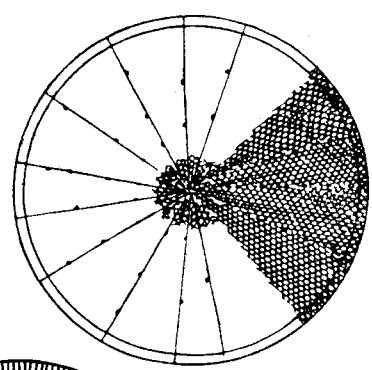
22



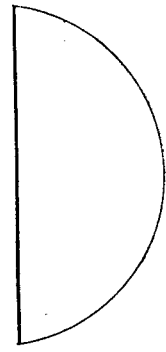
23a



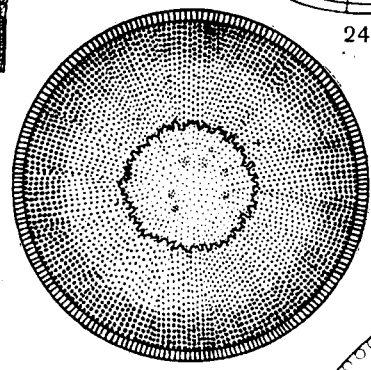
23b



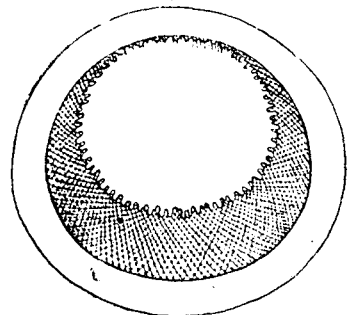
24a



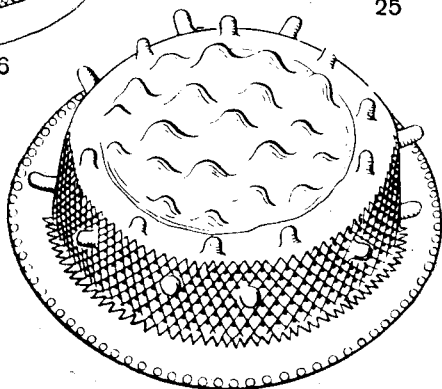
24b



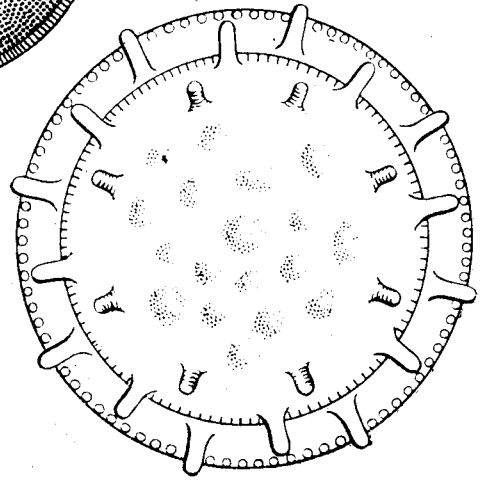
25



26



27a



27b

Сахалина, Курильских островов и Камчатки, четвертичные—повсеместно; пресноводные виды с миоцена (олигоцен<sup>2</sup>): миоцен и плиоцен восточного склона Урала, З. Сибири, В. Сибири (Баргузинская и Тункинская впадины), Приморья, нижнего течения Амура, плиоцен Армении и Грузии, четвертичные — повсеместно, в литориновых отложениях Латвийской ССР, сенон Гданьской бухты, н. эоцен Дании, С. Германии, в. эоцен Ю. Швеции, миоцен С. Богемии, Венгрии, США (штат Орегон). Современное распространение — повсеместно в морских, пресноводных и солоноватоводных водоемах.

*Podosira Ehrenberg*, 1840. Тип рода — *P. nummuloides* Ehrenberg, 1839; современный. Панцирь линзовидный или эллипсоидальный. Створки круглые и сильновыпуклые в виде полушара. В центре створки — группа беспорядочно расположенных пор, в редких случаях образование типа пупка (umbelicus). Остальная поверхность створки покрыта нежными мелкими порами, образующими радиальные ряды, собранные в пучки. В пучках всегда каждый соседний ряд параллелен среднему ряду. Кроме того, на створке разбросаны мелкие шипики (рис. 24; табл. VII фиг. 7). Объем рода в данном издании уменьшен за счет исключения многих древних вымерших видов с дисковидным панцирем, переведенных в р. *Pseudopodosira*. Известно до 15 морских современных и ископаемых видов. С в. мела, преимущественно в четвертичных. Сармат Молдавии, межледниковые и послеледниковые отложения с.-з. части СССР (Ленинградская, Архангельская области), межледниковые Кольского полуострова и Охотского моря; в. мел Гданьской бухты, н. олигоцен Нов. Зеландии, миоцен Венгрии и Калифорнии. Современное распространение — повсеместно в литорали и сублиторали морей.

*Hyalodiscus Ehrenberg*, 1845. Тип рода — *H. laevis* Ehrenberg, 1845; современный. Панцирь линзовидный или эллипсоидальный, большей частью с очень выпуклыми створками. Центральная часть створки или пупок резко ограниченная, бесструктурная или мелкопористая. Поверхность пупка иногда бугорчатая или шероховатая. В ископаемом состоянии не-

редко встречаются изолированные пупки в форме толстых дисков. Периферическая часть створки мелкоареолированная или пористая. Ареолы или поры в радиальных рядах, образующих пучки, или ареолы, расположены в виде двух взаимно перекрещивающихся систем линий. Поверхность створки усеяна мелкими шипиками (рис. 25, 26). Известно около 15 современных и ископаемых морских видов. С в. мела, расцвет в четвертичное время. Н. сенон Приполярного и восточного склона С. Урала, палеоцен Поволжья и Свердловской обл., олигоцен Украины, Курской и Волгоградской областей, З. Сибири, н. сармат Украины, миоцен-плиоцен Сахалина, акчагыл З. Казахстана, межледниковые и литориновые отложения с.-з. районов Европейской части СССР, Охотского моря; н. олигоцен Нов. Зеландии, миоцен Венгрии, ср. миоцен Калифорнии, межледниковые отложения Голландии. Современное распространение — повсеместно в обрастаниях литоральной и сублиторальной зон морей.

*Pseudopodosira Jousé*, 1949. Тип рода — *Ps. pileiformis* Jousé, 1949; олигоцен, Украина. Панцирь дисковидный или почти сферический. Створки круглые с равномерно выпуклой средней частью и плоской краевой зоной, шириной около  $\frac{1}{4}$  диаметра створки. У некоторых форм выпуклая средняя часть створки имеет дополнительную выпуклость. Выпуклая средняя часть бугорчатая, с тонкой штриховкой по периферии, иногда с короткими толстыми шипами, реже без видимой структуры. Широкая краевая зона бесструктурна, реже с краевыми мелкими шипиками (рис. 27, 28). Известно около десяти морских видов. В. мел — олигоцен. Н. сенон Приполярного и С. Урала, палеоцен Свердловской обл., восточного склона Урала, З. Сибири и Тургайского пролива, эоцен и н. олигоцен Курской, Воронежской и Харьковской областей; эоцен Ю. Швеции (Шёнеу), н. олигоцен Оамау (Нов. Зеландия).

*Skeletonema Greville*, 1865 (*Trochosira* Kitton, 1871). Тип рода — *Sc. barbadense* Greville, 1865; миоцен, о-в Барбадос. Панцирь линзовидный или эллипсоидальный. Размер маленький — от 3,5 до 15  $\mu$  в диаметре. Створки

Рис. 20—27.

20 — схема панциря *Melosira*: д — диск, з.с — загиб створки, к.б — кольцевая борозда (сулькус), ш — шейка, л.б — ложная борозда (псевдосулькус), в — высота, п — пояска (Hustedt, 1930). 21 — *Melosira praebaicalensis* Jousé,  $\times 900$ ; миоцен, Приморский край (колл. А. П. Жузе). 22 — спора *Melosira islandica* O. Müller.,  $\times 1000$ ; соврем., оз. Ханка (Жузе, 1952). 23 — *Melosira sol.* Ktz.: 23а — вид со створки,  $\times 900$ ; плиоцен, Камчатка (колл. А. П. Жузе); 23б — вид с пояска,  $\times 900$  (Днат. ан., т. 2, 1949). 24 — *Podosira montagnei* Ktz.: 24а — вид со створки; 24 б — вид сбоку,  $\times 1000$ ; соврем. (Днат. ан., т. 2, 1949). 25 — *Hyalodiscus scoticus* Grun.,  $\times 1000$ ; четвертичные, Японское море (колл. А. П. Жузе). 26 — *Hyalodiscus scheschukooii* Jousé,  $\times 1000$ ; н. сенон, Полярный Урал (Жузе, 1951). 27 а, б — *Pseudopodosira pileiformis* Jousé,  $\times 1000$ ; олигоцен, Курская обл. (Днат. ан., т. 2, 1949)

выпуклые, круглые, по краю диска с кольцом из мелких шипов (у ископаемых видов) или длинных окремненных щетинок (у современных видов), при помощи которых клетки соединяются в цепочки. Створки бесструктурные или покрытые нежными порами, иногда с кольцом крупных пор по краю. Вблизи края створки у некоторых видов проходит кольцевая борозда (рис. 29). Известно около десяти ископаемых видов и два современных морских планктонных вида. С палеоцена, особенно характерен для н. эоцена. Палеоцен (камышинские отложения) Поволжья, н. эоцен Свердловской обл., в. эоцен восточного склона Урала, З. Сибири и Тургайского пролива, миоцен Дальнего Востока; н. эоцен (свита Мёлер) Дании, миоцен о-ва Барбадос. Современное распространение — эвритермные и эвригалинные неритические виды обычны в морских бухтах, заливах и эстуариях всех широт земного шара.

*Stephanopyxis* Ehrenberg, 1844. Тип рода — *Pyxidicula aculeata* Ehrenberg, 1844; миоцен, США (Ричмонд). Панцирь цилиндрический или шаровидный. Створки выпуклые, в форме цилиндра, колпачка или чаши. Верхушка створки обычно с длинными шипами, при помощи которых клетки соединяются в цепочки. Иногда шипы бывают вблизи края и на поверхности всей створки. Структура створки — из сплошной сети крупных камер-ареол или же ареолы расположены рыхло. У некоторых видов мезозойского возраста структура усложняется присутствием продольных, а иногда и поперечных шиповатых ребер (табл. VII, фиг. 8). Край створки гиалиновый (у спор?). Покоящиеся споры снабжены мелкими шипами в углах ареол, в остальном их структура не отличается от вегетативных клеток (рис. 30—33). Известно до 40, преимущественно ископаемых, морских видов. С в. юры; расцвет в меловое и палеогеновое время. Валанжин З. Сибири, альб Пензенской обл., сенон восточного склона Урала, в. мел З. Сибири и Тургайского пролива, палеоген Поволжья, Украины, Курской и Воронежской областей, восточного склона Урала, З. Сибири, неоген Каспийского и Черноморского бассейнов, Молдавии, Сахалина, Камчатки, о-ва Прибылова, четвертичные дальневосточных морей, альб Германии (Ганновер), в. мел Калифорнии и Гданьской бухты, палеоген Дании, Швеции, С. Германии, миоцен Италии, Греции, Венгрии, Калифорнии и Японии. Современное распространение — в неритическом планктоне дальневосточных морей, у тихоокеанского побережья С. Америки, Японии и в Индийском океане.

*Stephanodiscus* Ehrenberg, 1845. Тип рода — *St. niagarae* Ehrenberg, 1845; современ-

ный, Ниагарский водопад. Панцирь короткоцилиндрический или бочонковидный, иногда с кольцевидными вставочными ободками. Створки круглые, редко овальные, концентрично или тангенциально волнистые. Структура створки из радиальных рядов пор или мелких ареол, у центра одинарных, у краев двойных или даже тройных. Ряды пор разделяются гиалиновыми лучами, которые у края заканчиваются крепкими шипами. У немногих видов краевые ряды пор сливаются в ребра. Известно около десяти современных и ископаемых видов (рис. 34; табл. VII, фиг. 9). С миоцена. (Принадлежность *St. kanitzii* Pantošek (1903—1905) из миоцена Венгрии к р. *Stephanodiscus* сомнительна.) Плиоцен Грузии и Армении (нередко породообразующий), плиоцен Приморья, ср. плиоцен Тункинской и Баргузинской впадин, межледниковые отложения Лихвина, Никола-Поломы, Петрозаводска, литориновые отложения Латвийской ССР, поздне- и послеледниковые отложения Прибалтики, Ярославской обл. и Чукотского полуострова; миоцен Японии, в. плиоцен Германии, плиоцен Франции, ср. и н. плиоцен Японии, США (штат Орегон), четвертичные Финляндии, Швеции. Современное распространение — повсеместно в планктоне пресных и слабосоленых водоемов.

*Cosmidiscus* Greville, 1866. Тип рода — *C. elegans* Greville, 1866; миоцен, Калифорния (Монтерей). Панцирь дисковидный, с более или менее выпуклыми круглыми створками. Поверхность створок глубоко концентрично волнистая. У края створки, на значительном расстоянии друг от друга, находятся тонкие, довольно длинные шипы, направленные к центру. От основания шипов к центру протягиваются гиалиновые линии. Ширина и длина этих линий у отдельных видов различна: то в виде короткого и тонкого луча, то широкой полосы, сужающейся к центру. Ареолы в радиальных рядах, отличающиеся по длине. Род *Cosmidiscus* Greville был поставлен Де Тони (De Toni, 1891—1894) в синонимику р. *Coscinodiscus* Ehrenberg. Изучение ископаемой флоры диатомовых заставляет нас вслед за Хустедтом (1955) восстановить самостоятельность рода, представители которого известны главным образом в миоцене и плиоцене, и дополнить его диагноз (рис. 35; табл. VIII, фиг. 4). Известно около десяти видов, преимущественно морских. С миоцена. Сармат Керченского п-ва, Одесской обл. (с. Мирное), Молдавии (р. Днестр), плиоцен (?) Тункинской впадины (озерные отложения), миоцен, н. и ср. плиоцен Ю. Сахалина, Камчатки; н. и ср. плиоцен о-ва Хоккайдо, Калифорнии и о-ва Барбадос. Современное распространение



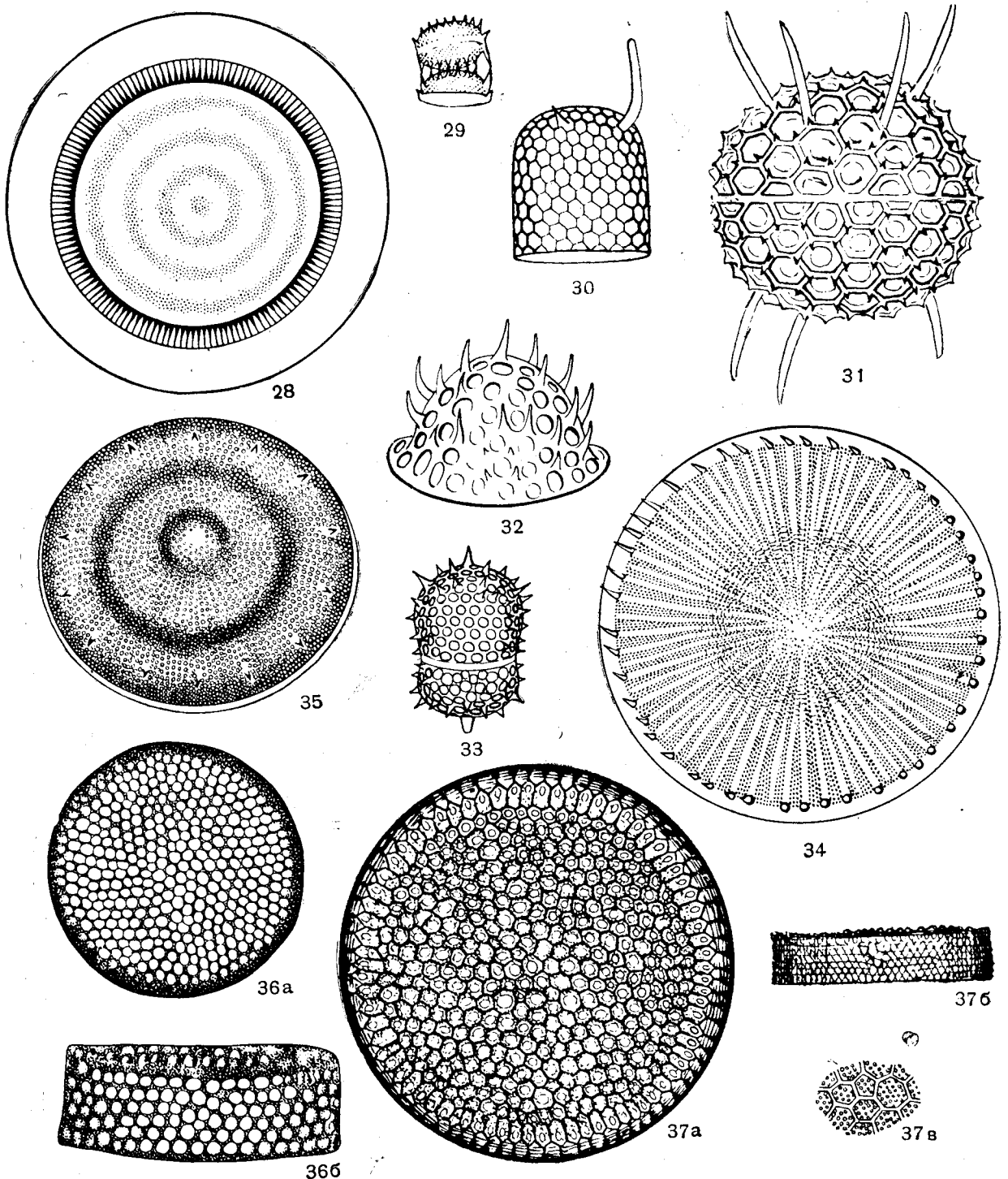


Рис. 28—37.

28 — *Pseudopodosira modesta* Jousé,  $\times 1000$ ; олигоцен, Воронежская обл. (Диаг. ан., т. 2, 1949). 29 — *Skeletonema ornatum* Grun.,  $\times 1000$ ; эоцен, Пензенская обл. (Жузе, 1955). 30 — *Stephanopyxis turris* Ralls,  $\times 900$ ; палеоцен, Свердловская обл. (колл. А. П. Жузе). 31 — *Stephanopyxis grunowii* Gr. et St.,  $\times 1000$ ; в. эоцен, Свердловская обл. (Жузе, 1955). 32 — *Stephanopyxis ferox* Ralls;  $\times 900$ ; палеоцен, восточный склон С. Урала (Полуночное) (Жузе, 1951). 33 — *Stephanopyxis* sp. (спора),  $\times 900$ ; палеоцен, восточный склон С. Урала, (Полуночное) (колл. А. П. Жузе). 34 — *Stephanodiscus nigeriae* Ehrenberg,  $\times 1000$ ; плиоцен, Армения (колл. А. П. Жузе). 35 — *Cosmidiscus elegans* Grevill,  $\times 1000$ ; сармат. Одесская обл. (колл. А. П. Жузе). 36 — *Endictya oceanica* Ehrenberg: 36a — створка,  $\times 450$ , 36b — загиб створки,  $\times 675$ ; соврем., Черное море (Прошкина-Лавренко, 1955). 37 — *Endictya oceanica* Ehrenberg: 37a — створка,  $\times 750$ , 37b — загиб створки,  $\times 450$ , 37в — структура внутреннего слоя, арсеол,  $\times 1125$  (Hustedt, 1927—1937)



указывается Хустедтом (1956) в литорали моря Бофор, С. Каролина.

*Endictya Ehgenberg*, 1845. Тип рода — *E. oceanica* Ehgenberg, 1845; современный. Панцирь в форме барабана. Створки круглые, с плоским диском и высоким загибом. Оболочка створки двуслойная, и структура слоев различная. Наружный слой из сплошной сетки крупных ареол, внутренний — из мелких пор, расположенных в шахматном порядке. Край створки снабжен грубыми, горизонтально направленными зубцами шпательевидной формы. У современных известны короткие цепочки из плотно сомкнутых клеток (рис. 36, 37). Два вида. С миоцена. В СССР в ископаемом состоянии достоверно не известен. Миоцен Венгрии, четвертичные Голландии, послеледниковые отложения С. Атлантики, четвертичные севера Тихого океана. Современное распространение — в прибрежном планктоне Черного, Средиземного и других теплых морей, обычно на мелководье, среди водорослей.

*Ethmodiscus Castracane*, 1886 (*Antelminella* Schütt, 1893). Тип рода — *Ethmodiscus gigas* Castracane, 1886; современный. Панцирь бо-чонковидный; размеры этого вида превышают величину всех известных центрических диатомовых. Створки круглые, с высоким загибом, слегка вогнутые на середине, достигают 1,2—1,8 мм в диаметре; высота панциря около 1 мм. Загиб створок граничит с высоким (до 350 м) вставочным ободком. Створки и вставочные ободки мелко ареолированные. На створке ареолы образуют радиальные ряды различной длины. В центральной части створки ареолы разрежены и расположены в беспорядке. На вставочных ободках ареолы в параллельных рядах, с широким гиалиновым кантом по краю. На средней части створки вырастают в форме трубочек, которые пронизывают кремневую оболочку панциря. По мнению Хенди (Wieseman a. Hen-dey, 1953) трубочки являются секреторными органами, через которые выделяется слизь, соединяющая клетки в колонии из двух клеток (рис. 38, 39). Известно три морских планктонных вида. С четвертичного времени. В СССР неизвестен. Четвертичные Тихого океана, Марианской и Филиппинской впадин, Атлантического и Индийского океанов, послеледниковые отложения Ю. Атлантики. Современное распространение в океаническом планктоне субтропических и тропических областей Атлантического, Тихого и Индийского океанов, в Ионическом море.

*Cyclotella Kützing*, 1834. Тип рода — *Frustulia operculata* Agardh, 1827; современный. Панцирь дисковидный или короткоцилиндри-

ческий. Створки круглые, concentрично или тангенциальновогнутые, реже плоские или радиальновогнутые. Структура краевой части и в середине створки различная. По краю находятся ребра или штрихи, середина створки бесструктурная, иногда с группой мелких пор или же с лучистыми рядами из мелких пор. В краевой зоне у некоторых видов имеются темные теневые линии — утолщения внутренней стенки панциря (рис. 40—42). Известно до 30, преимущественно современных, видов. Достоверен с н. плиоцена. (Принадлежность *Cyclotella kelloggii* Nappan, 1932, из ср. миоцена Калифорнии к р. *Cyclotella* сомнительна). Плиоцен и раннечетвертичные Армении, Грузии (оз. Севан, Ленинанкан, Арзни, Кисатиби) и В. Сибири, межледниковые отложения Лихвина, Никола-Поломы, позднеледниковые отложения Ярославской, Костромской и Ленинградской областей, Анадырской депрессии (оз. Эльгытхын); ср. плиоцен Германии, плиоцен Франции и Калифорнии, четвертичные Финляндии, Швеции, Германии и США. Современное распространение — повсеместно в планктоне и бентосе пресных, солоноватых и (редко) морских водоемов.

*Porosira Jørgensen*, 1905. Тип рода — *P. hormoides* var. *glacialis* Grunow, 1884; современный. Панцирь короткоцилиндрический, с вставочными ободками. Створки круглые, выпуклые в виде часового стекла. Структура створки из очень мелких нежных пор, лучисто расходящихся из центра створки. Среди спор разбросаны крупные отверстия поровых канальцев, выделяющих слизь, которая образует тяжи, соединяющие клетки в цепочки. Край створки узкий, гиалиновый; вблизи края один тонкий длинный шип. Споры эллипсоидальной формы с мелкоареолированной структурой и многочисленными мелкими шипиками (рис. 43; табл. VII, фиг. 13). Известно в северном полушарии — один вид, в южном, у берегов Антарктики, — три вида. С н. четвертичных. Ледниковые и послеледниковые отложения Берингова и Охотского морей и с.-з. части Тихого океана. Современное распространение — неритический арктический и антарктический род с ограниченным распространением на севере: Северное, Чукотское, Берингово, Охотское моря; северная часть Японского моря, с.-з. часть Тихого океана; южная часть Индийского океана.

*Thalassiosira Cleve*, 1873. Тип рода — *Th. nordenskiöldii* Cleve, 1873; современный. Панцирь в виде барабана, обычно с многочисленными вставочными ободками. Створки круглые, чаще плоские. По краю створки кольцо, обычно из мелких шипов; у некоторых видов шипы длинные и довольно грубые (рис. 44—45);

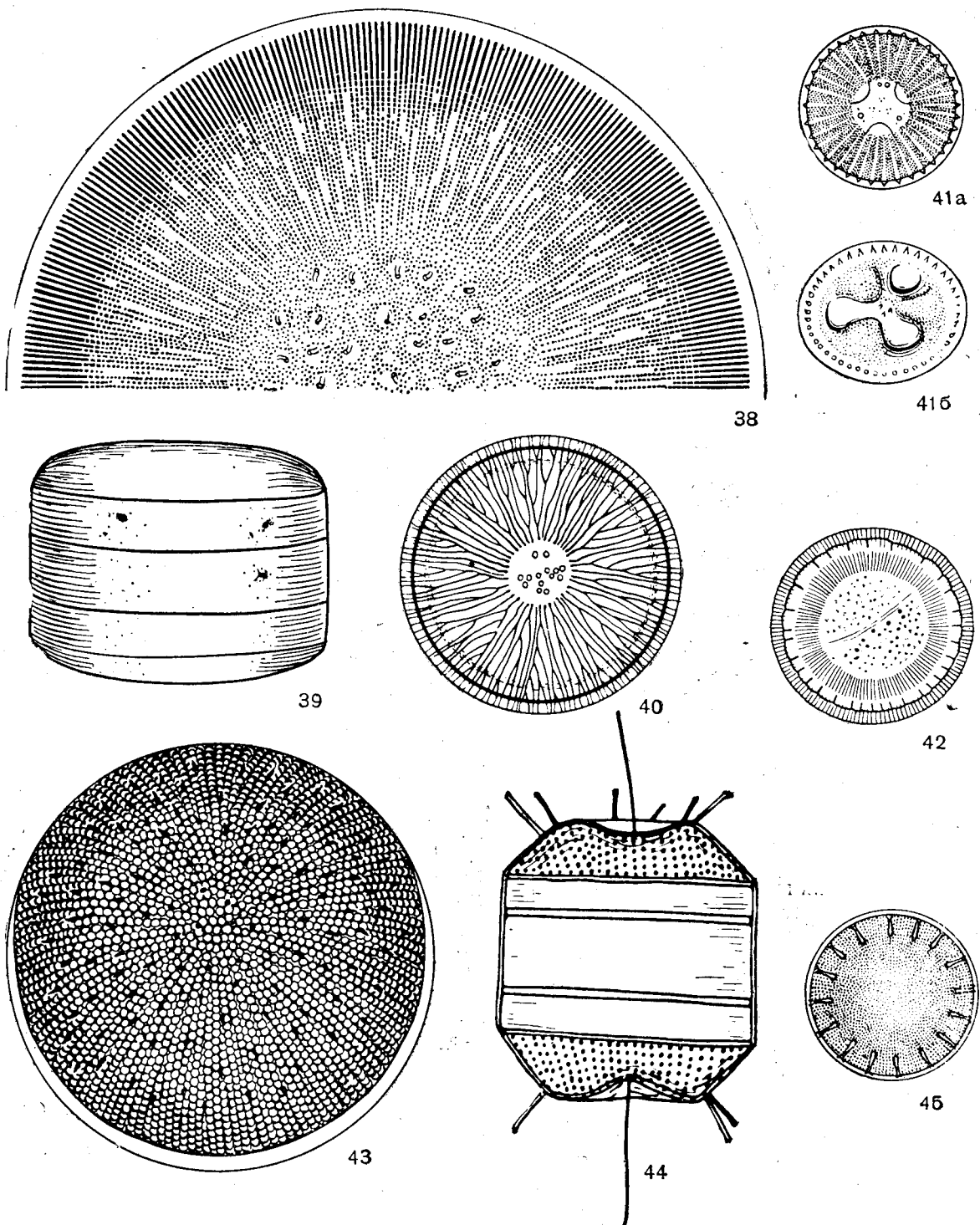


Рис. 38—45.

38 — створка *Ethmodiscus rex* Wall.,  $\times 200$ ; четвертичные, Филиппинская впадина (Wieseman a. Hendey, 1953). 39 — схематическое изображение панциря *Ethmodiscus*,  $\times 30$ . 40 — *Cyclotella temperei* Eulen.,  $\times 900$ ; н. плиоцен, Армения (колл. А. П. Жузе). 41 — *Cyclotella* aff. *castracanei* Eulen: 41a — створка, 41b — створка в боковом положении с ясной радиальной волнистостью,  $\times 1000$ ; н. плиоцен, западный берег оз. Севан (колл. А. П. Жузе). 42 — *Cyclotella baikalensis* Skv. a. Meyer; соврем., оз. Байкал (Скворцов, 1937). 43 — *Porosira glacialis* (grun.) Jörg.: спора,  $\times 1500$ ; ледниковые отложения, Охотское море (колл. А. П. Жузе). 44 — *Thalassiosira nordenskiöldii* Cl.,  $\times 1000$ ; соврем. Берингово море (Capp, 1943). 45 — *Thalassiosira nordenskiöldii* Cl.: вид со створки,  $\times 900$ ; четвертичные, Берингово море (колл. А. П. Жузе)

иногда имеется один изолированный длинный шип вблизи створки. Структура мелкоареолированная или мелкопористая, реже ареолы крупные. Элементы структуры расположены радиально, но нередко хорошо выражены и тангентальные ряды. В середине створки имеются слизевые поры, места выхода слизистых тяжей, соединяющих клетки в цепочки. У многих видов известны покоящиеся споры, панцирь которых имеет форму чечевицы или шара, иногда с более грубой структурой, чем у вегетативной клетки (табл. VII, фиг. 10—11, 14—15). Известно более 30 современных и ископаемых видов. С миоцена. (Указание на более древнее нахождение недостоверно.) В. сармат и мэотис Таманского п-ва, миоцен и плиоцен Сахалина, Камчатки, о-ва Прибылова и Командорских островов, акчагыл З. Казахстана; эоцен Ю. Швеции и Ю. Лапландии (недостоверно указание на нахождение одного вида в н. эоцене Дании, о-в Морс). Современное распространение — повсеместно в неритическом и реже в океаническом планктоне морей, в опресненных бухтах, лиманах и эстуариях, единично в соленых озерах.

*Coscinodiscus* Ehrenberg, 1838. Тип рода — *C. lineatus* Ehrenberg, 1838; миоцен, США. Панцирь дисковидный, сферический или в форме барабана. Клетки одиночные. Створки круглые, плоские, выпуклые или вогнутые посередине, изредка с концентрической и тангенциальной волнистостью. Иногда имеются вставочные ободки. Структура створки ареолированная или пористая, отличается исключительным разнообразием в отношении размеров ареол и их расположения. У многих видов ряды ареол группируются в пучки. Ареолы-камеры имеют пористую внутреннюю или наружную оболочку, иногда поры расположены по краям ареол или в их углах. В центре створки — гладкое поле или розетка из крупных ареол. По краю створки нередко шипы, короткие ребра и очень редко два выроста. Известно до 400 видов, хотя многие из них (рис. 46; табл. VIII, фиг. 1, 2, 5), несомненно, синонимы. С н. мела; расцвет с верхнетретичного и в четвертичное время, широко распространены в современном Мировом океане. В. мел восточного склона Урала, З. Сибири, Тургайского пролива, палеоген Поволжья, Украины, Казахстана, восточный склон Урала и З. Сибири, миоцен Апшеронского п-ва, сармат и мэотис ю. и ю.-з. районов СССР, понт Таманского п-ва, миоцен и плиоцен Дальнего Востока, плиоцен Тункинской и Баргузинской котловин, Армении и Грузии, акчагыл З. Казахстана, четвертичные морские отложения Прибалтики; альб Германии, в. мел Гданьской бухты и Ка-

лифорнии, палеоген Дании, С. Германии и Швеции, миоцен Венгрии, Италии, США, Японии и о-ва Барбадос, четвертичные Голландии, Швеции и Финляндии. Современное распространение — повсеместно; громадное большинство видов населяет океанический планктон морей и океанов, единичные виды известны в пресных или слабосоленых водах.

*Craspedodiscus* Ehrenberg, 1844. Тип рода — *Cr. coscinodiscus* Ehrenberg, 1844; миоцен, Калифорния. Панцирь дисковидный, эллипсоидальный или в виде невысокой призмы. Створки круглые, глубоко концентрично-волнистые. Выпуклая середина сменяется вогнутой периферической зоной, в отдельных случаях, наоборот, вогнутая центральная часть створки сменяется выпуклой периферической. Структура и число вогнутых и выпуклых зон створки могут быть различными; более крупная — на выпуклых зонах и более мелкая — на вогнутых. Ареолы расположены концентрическими рядами; в отдельных случаях размеры ареол на всей створке одинаковы. В центре створки наблюдается розетка из более крупных ареол (табл. VIII, фиг. 6). 14 морских ископаемых видов. Альб — миоцен. Н. эоцен Куйбышевской обл., бассейна р. С. Сосьвы (Свердловская обл.), в. майкоп Таманского п-ва; фосфориты альба в Ганновере, н. эоцен Дании и С. Германии, миоцен США и о-ва Барбадос, плиоцен Тихого океана (Kolbe, 1954).

*Brightwellia* Ralfs, 1861. Тип рода — *Craspedodiscus coronatus* Brightwell, 1860; миоцен, о-в Барбадос. Панцирь дисковидный, с круглыми выпуклыми створками, в центре уплощенными. На створке крупноареолированная структура; ареолы выпуклые, с крупной порой на внешней оболочке. Характерно присутствие, между центром и краем створки кольца из крупных плоских ареол без поры в центре (табл. IX, фиг. 1). Известно семь морских видов, но не все достоверны. Олигоцен — миоцен. Н. олигоцен С. и Приполярного Урала и С. Казахстана, олигоцен Луганской и Харьковской областей; н. олигоцен Швеции (Шёнен), миоцен о-ва Барбадос.

*Hemidiscus* Wallich, 1860 (*Euodia* Bailey, 1860). Тип рода — *Hemidiscus cuneiformis* Wallich, 1860; современный. Панцирь эллипсоидальный, обычно толстостенный, с пояска клиновидный, сужающийся от спинной стороны к брюшной. Створки полукруглые или неправильно-эллиптические, плоские, с коротким загибом. Вставочные ободки отсутствуют. Структура из ареол. Ареолы в более или менее правильных радиальных рядах, расходящихся из центра



или от центрального гиалинового поля; иногда ряды ареол образуют пучки. По краю створок короткие шипы (табл. IX, фиг. 2). Вблизи середины края брюшной стороны створки имеется крупная слизевая пора. Четыре вида. С в. миоцена. Четвертичные северной части Тихого океана, южной части Японского моря, южной части Индийского океана; миоцен Японии, Калифорнии и о-ва Барбадос, в. миоцен Венгрии. Современное распространение — в океаническом планктоне субтропических и тропических районов Атлантического, Индийского и Тихого океанов, в Японском и Китайском морях, у берегов Ю. Калифорнии. Один вид в субантарктике.

*Porodiscus* Greville, 1865. Тип рода — *P. splendidus* Greville, 1865; миоцен, о-в Барбадос. Панцирь шаровидный или конусовидный с сильно выпуклыми створками. В центре створки большой круглый «глазок», слегка выступающий над створкой, 3—4 м в диаметре. Структура ареолированная. Ареолы образуют радиальные ряды, расходящиеся от «глазка». Край створки гиалиновый. Пять морских ископаемых видов, но не все достоверны (табл. VII, фиг. 12). Оligocene — миоцен. Оligocene Украины; миоцен о-ва Барбадос (Малые Антильские о-ва).

Вне СССР в ископаемом состоянии: *Annellus* Tempere, 1915; *Horodiscus* Hanna, 1927; *Stoschia* Janisch, 1899.

#### СЕМЕЙСТВО ACTINODISCACEAE HUSTEDT, 1930

Панцирь дисковидный или призматический с круглыми или треугольными (реже многоугольными) створками. Створки плоские, выпуклые и часто радиальноволнистые. Поверхность створок разделена ребрами, или гиалиновыми лучами, на радиальные секторы. Выросты и «глазки» на створке отсутствуют, хотя у р. *Actinoptychus* поровые каналы, выступающие над створкой, напоминают выросты. Включает девять морских родов, из них четыре ископаемых, известны с в. юры.

*Arachnoidiscus* Bailey, 1849. Тип рода — *A. ornatus* Ehrenberg, 1849; современный. Панцирь дисковидный. Створки круглые, плоские. Грубые радиальные ребра разделяют поверхность створки на равные секторы. Обычно ребра продолжают от края до центра створки, но иногда они укорочены, и тогда в центре образуется гиалиновое поле. Вместо ребер изредка бывают гиалиновые лучи. По краю створки — крупные камеры, образованные ребрами. Между ребрами находятся ряды ареол, наружная мембрана которых грубопористая, а края волнистые. Вблизи края ареолы в двойных, трой-

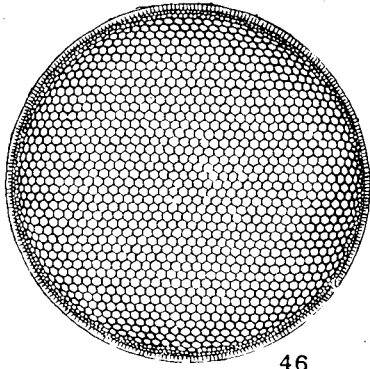
ных и более рядах, по направлению к центру ряды постепенно выклиниваются (рис. 47). Около десяти морских современных и ископаемых видов. С палеоцена. Палеоцен Поволжья и восточного склона Урала (Полуночное), н. олигоцен Свердловской, Волгоградской областей, С. Казахстана, миоцен и плиоцен Сахалина (п-ов Шмидта, залив Анива), Камчатки, четвертичные дальневосточных морей, литориновые отложения Балтики; миоцен Венгрии, Италии, Греции, Испании, США, Японии. Современное распространение — повсеместно в сублиторали морей и океанов, обычно в сообществе с *Isthmia*.

*Stictodiscus* Greville, 1861. Тип рода — *Discoplea? rota* Ehrenberg, 1844; современный. Панцирь дисковидный, реже призматический. Створки большей частью круглые, реже треугольные или многоугольные, плоские, иногда слегка вогнутые на середине. Структура створки с радиальными ребрами, или гиалиновыми лучами, иногда выраженными только на периферической ее части. Между ребрами — ареолы. У края ареолы расположены двумя-тремя рядами, по направлению к центру ареолы однорядные. Изредка на створке имеются еще и тангенциальные тонкие ребра, образующие сетку (рис. 48, 49). До 50 морских, главным образом ископаемых, видов, но многие сомнительны. С в. мела; расцвет в в. эоцене и миоцене. В мел (н. сенон) восточного склона Урала и З. Сибири, в. эоцен Поволжья, восточного склона Урала, З. Казахстана, миоцен-плиоцен Сахалина и Камчатки; н. эоцен Дании, олигоцен Нов. Зеландии, миоцен Италии, Японии, Калифорнии, США. Современное распространение — в европейских морях известен один бентический вид.

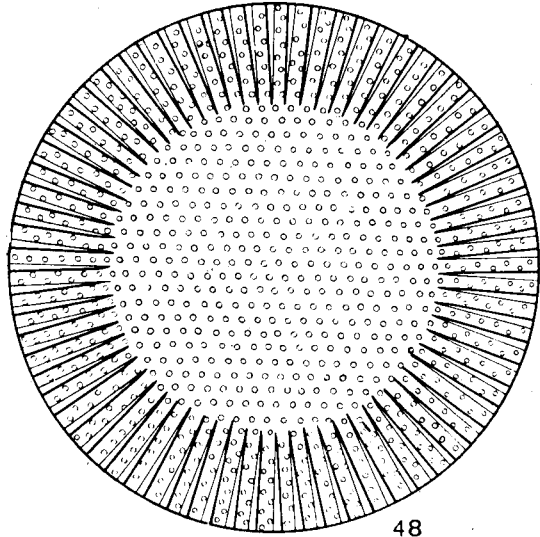
*Pseudostictodiscus* G r u p o w (in A. Schmidt Atlas, 1882, Н. 19). Тип рода — *Stictodiscus angulatus* G r u p o w, 1882; н. эоцен, Дания. Панцирь эллипсоидальный. Створки широкоэллиптические с клювовидными отростками на полюсах продольной оси. Структура створок из радиальных рядов ареол, разделенных узкими гиалиновыми просветами. Ареолы на всей поверхности створки или только на ее периферии; в последнем случае вся середина створки гладкая. Размеры ареол уменьшаются по направлению к центру створки. Иногда темная кольцевая борозда оконтуривает среднюю часть створки (рис. 50, 51). Два морских вида. В мел — эоцен. Палеоцен и эоцен Поволжья, восточного склона Урала и З. Сибири; в мел Калифорнии (свита Морено), н. эоцен Дании, С. Германии.

*Actinoptychus* Ehrenberg, 1839. Тип рода — *A. senarius* Ehrenberg, 1839; миоцен,

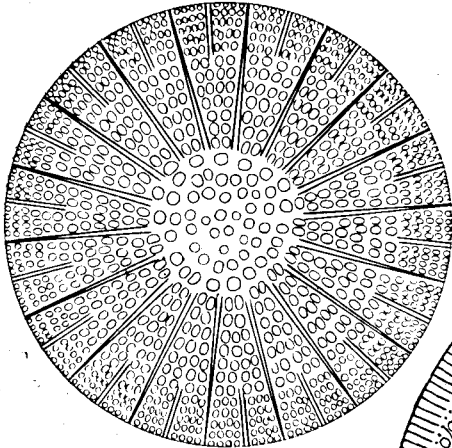




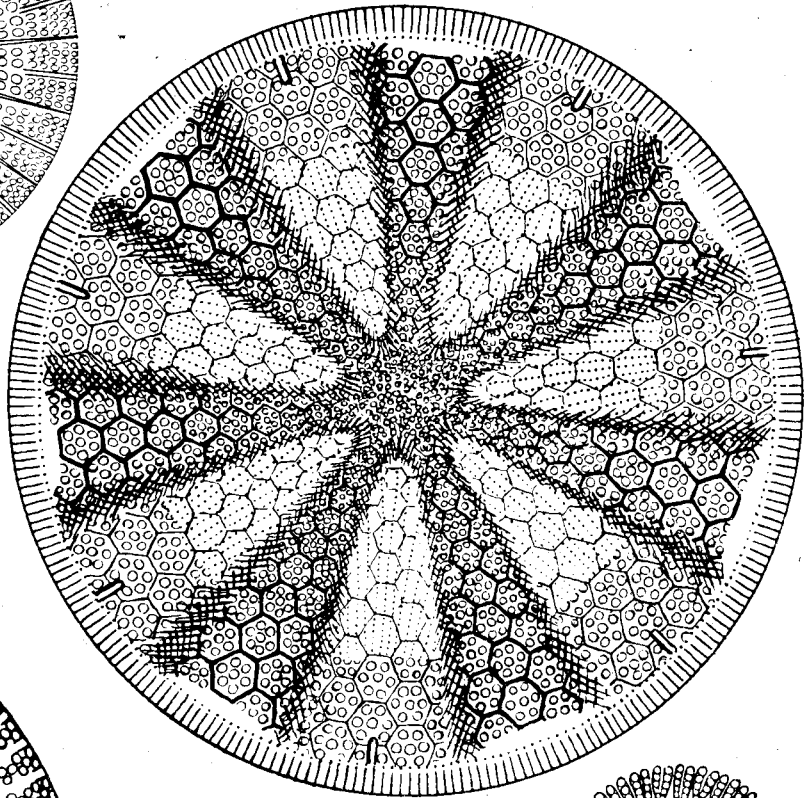
46



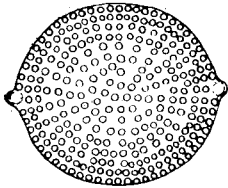
48



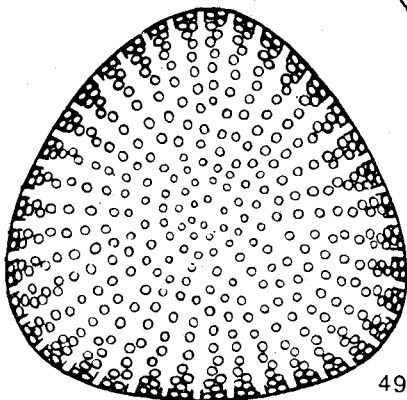
47



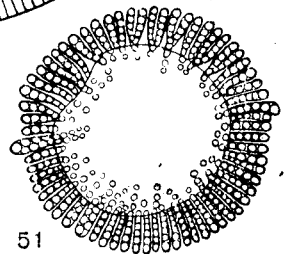
52



50



49



51

США. Панцирь дисковидный. Створки круглые. Поверхность их радиальноволнистая, вогнутые секторы сменяются выпуклыми. Обычно на створке 6—10—14 секторов, редко больше. Вершина каждого сектора граничит с центральным полем, а их основания заканчиваются вблизи края. Нередко в основании выпуклых секторов или вдоль их боковых сторон имеются гладкие (гиалиновые) полосы. У внешнего края выпуклых секторов находится отверстие порового канала. Створки двуслойные (иногда многослойные), структура слоев чаще различна: более грубая на внешнем слое и более тонкая на внутреннем. Обычно выпуклые и вогнутые секторы отличаются по структуре; нередко на выпуклых секторах имеется сетка из многоугольников, а на вогнутых — радиальные ряды из мелких пор (рис. 52; табл. IX, фиг. 4). Около 100 современных и ископаемых морских видов. С мела. Н. сенон восточного склона С. Урала, эоцен и н. олигоцен Казахстана, Украины, Курской и Луганской областей, миоцен — плиоцен Сахалина, Камчатки, Курильских и Командорских островов, о-в Прибылова, миоцен Апшеронского полуострова, сармат Молдавии, межледниковые отложения Ленинградской и Архангельской областей; сенон Гданьской бухты, в мел Калифорнии, н. эоцен Дании, н. олигоцен Нов. Зеландии, сармат Венгрии, миоцен Италии, США.

*Lepidodiscus* Witt, 1886. Тип рода — *L. elegans* Witt, 1886; палеоцен, Ульяновская обл. Панцирь дисковидный, створки слабовогнутые, периферическая часть их радиальноволнистая и разделена ребрами на многочисленные секторы. Вогнутая середина створки отделена от выпуклой периферической части темной бороздой. На средней части створки разбросаны мелкие ареолы; периферическая зона заштрихована; штрихи образуют очень сложный и тонкий рисунок (табл. IX, фиг. 3). Три морских вида. В. мел — н. эоцен. В. мел Свердловской обл. (Ивдельский р-н), палеоцен и н. эоцен Поволжья (Ульяновской, Пензенской и Волгоградской областей).

*Compositus* Vekshina, 1960. Тип рода — *C. evgenii* Vekshina, 1960; марьяновская подсвита (в. юра), Западно-Сибирская низменность,

Утешево. Панцирь короткоцилиндрический с радиальноволнистыми створками. Выпуклые секторы створки имеют форму широких полос, вогнутые — клиновидной формы. Диаметр створки до 300 м. Край створки снабжен зубовидными выростами, которые оканчиваются шипами. Вся створка равномерно ареолирована (одна ареола в 10 м). По строению панциря близок р. *Pyrgodiscus* Kitton, в особенности к *P. antiquus* Forti et Schulz из альбских фосфоритов Ганновера. Род монотипный (рис. 53). В. юра З. Сибири (Утешево).

*Asterolampra* Ehrenberg, 1844. Тип рода — *A. marylandica* Ehrenberg, 1844; ср. миоцен, Ноттингам (США). Панцирь дисковидный. Створки круглые, обычно выпуклые, с обширным гладким средним полем. Из центра створки расходятся тонкие радиальные ребра, которые заканчиваются у внешнего края среднего поля. Периферическая часть створки разделена на клиновидные сегменты гиалиновыми лучами, заканчивающиеся плоскими маленькими выростами у края створки. Периферическая часть створки ареолированная; иногда ареолы группируются в пучки (рис. 54). До десяти современных и ископаемых видов. С миоцена. Эоцен (?) Поволжья, в майкоп Таманского п-ва, ср. миоцен Апшеронского п-ва; миоцен Венгрии, Японии и Калифорнии. Современное распространение — в океаническом планктоне морей Ю. Европы, в тропических и экваториальных частях Тихого, Индийского и Атлантического океанов.

*Asteromphalus* Ehrenberg, 1844. Тип рода — *A. darwinii* Ehrenberg, 1844; современный. Панцирь дисковидный. Створки круглые или овальные, слегка выпуклые и радиальноволнистые. На створке различаются гладкое среднее поле и ареолированная периферическая зона. Из центра створки до ее края протягивается тонкий гиалиновый луч. Периферическая зона створки разделена гиалиновыми толстыми лучами на клиновидные секторы, структура которых ареолирована (рис. 55). До 30 морских как современных, так и ископаемых видов. С миоцена. В. майкоп Таманского п-ва, н. сармат Ю. Украины, в. сармат С. Кавказа, миоцен Сахалина и Камчатки, четвертичные дальне-

Рис. 46—52.

46 — *Coscinodiscus lineatus* Ehrenberg f. *fossilis* Jousé, ×500; палеоцен, Ульяновская обл. (Днат. ан., т. 2, 1949). 47 — *Arachnoidiscus ehrenbergii* Bail. f. *palaeoceanicus* Jousé, ×900; палеоцен, Свердловская обл. (Жузе, 1951). 48 — *Stictodiscus punctatus* Jousé, ×1000; в. мел., Свердловская обл. (Б. Актай) (Жузе, 1949). 49 — *Stictodiscus pantosekii* Temp., ×1000; в. эоцен, Свердловская обл. (Камышлов) (Жузе, 1955). 50 — *Pseudostictodiscus angulatus* Grun., ×1000; палеоцен — эоцен, Свердловская обл. (Жузе, 1951). 51 — *Pseudostictodiscus picus* Hanna, ×1000; палеоцен; восточный склон С. Урала (Полуночное) (Жузе, 1951). 52 — *Actinoptychus splendens* Ralfs, ×1500; сармат, Молдавия (колл. А. П. Жузе)

восточных морей; миоцен Венгрии, Японии, Калифорнии. Современное распространение — в морях и океанах умеренных и южных широт: в южной части Охотского и Берингова морей, в Японском море, в с.-з. части Тихого океана, в Индийском океане, в С. Атлантике, у берегов Антарктиды.

Вне СССР в ископаемом состоянии: *Benetorus* Hanna, 1927; *Actinodiscus* Greville, 1863; *Centroporus* Pantočsek, 1889; *Truania* Pantočsek, 1886; *Brunia* Tempere, 1891.

#### СЕМЕЙСТВО EUPODISCACEAE DE TONI, 1890

Панцирь дисковидный, иногда в форме невысокой призмы. Створки круглые, редко трех-четырехугольные. Структура створки большей частью ареолированная. Ареолы часто расположены в пучках. Имеются разнообразные выросты: «глазки» и выпуклые участки, которые обычно находятся вблизи створки.

Включает семь морских родов, три ископаемые.

*Auliscus* Ehrenberg, 1844. Тип рода — *A. gigas* Ehrenberg, 1844; современный. Панцирь дисковидный или эллипсоидальный. Створки круглые и эллиптические. Вблизи края створки по диагонали обычно расположено два (реже четыре) «глазка», т. е. гладких круглых выроста. У некоторых видов «глазки» находятся на выпуклинах створки. Структура створки состоит из штрихов, которые образуют вокруг «глазков» и на противоположных сторонах створки своеобразные фигуры, напоминающие четырехлистник. Ареолированная структура отсутствует. По краю удлиненные крупные ребра (фиг. 56). До 50 видов, но не все достоверны. С олигоцена. Олигоцен Курской обл. и Украины; н. олигоцен Нов. Зеландии, миоцен Венгрии и о-ва Барбадос, ср. миоцен Калифорнии. Современное распространение — в литорали и сублиторали всех европейских морей, в Черном и Японском морях, в тропическом планктоне всех океанов.

*Monopsis* Grove et Sturt, 1887. Тип рода — *M. mammosa* Grove et Sturt, 1887; н. олигоцен. Нов. Зеландия. Панцирь дисковидный, толстый, с круглыми, концентрично выпуклыми створками. На периферической части створки эксцентрично расположен один круглый плоский вырост — «глазок», окруженный гиалиновым кольцом. Тонкие лучистые штрихи густо расположены вокруг «глазка» и более рыхло — на всей остальной створке. Широкий край покрыт штрихами; глубокая борозда отделяет его от периферической зоны створки (рис. 57). Два вида. Н. эоцен — н. олигоцен. Эоцен Вол-

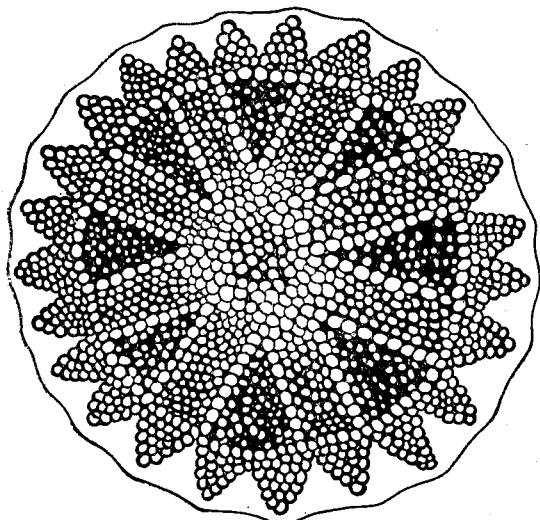
гоградской обл., харьковские отложения Курской и Воронежской областей; н. олигоцен Нов. Зеландии.

*Aulacodiscus* Ehrenberg, 1844. Тип рода — *A. crux* Ehrenberg, 1844; миоцен, шт. Виргиния (США). Панцирь дисковидный или низкоцилиндрический, нередко с многочисленными вставочными ободками. Створки круглые, с выпуклинами, расположенными по радиусам или по кругу. Выпуклины грушевидной, шаровидной или сосковидной формы, редко выпуклые, более или менее плоские. Число выпуклин может быть различным, но не меньше двух. Ареолированная структура створки отличается исключительным разнообразием и зависит от формы и числа выпуклин. Середина створки вогнутая, большей частью бесструктурная. Более 30, главным образом ископаемых, морских видов (рис. 58; табл. IX, фиг. 5—6). С в. мела, расцвет в олигоцене — миоцене. Н. сенон Северного и Приполярного Урала, палеоген Поволжья, Украины, восточного склона Урала, З. Сибири и Казахстана, миоцен и плиоцен Сахалина, Камчатки, Командорских и Курильских островов; сенон Гданьской бухты, в мел Калифорнии, н. эоцен Дании (свита Мёлер), эоцен Швеции, олигоцен Оамару (Нов. Зеландия), миоцен Венгрии, Италии, Японии, США и о-ва Барбадос.

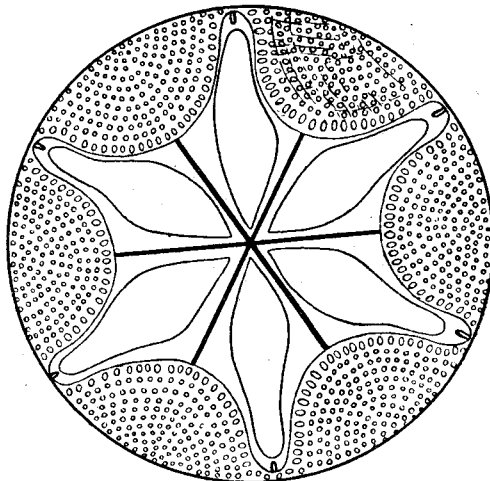
*Corona* Lefebour et Chênevière, 1938. Тип рода — *C. magnifica* Lefebour et Chênevière, 1938; эоцен, Волгоградская обл. Панцирь дисковидный, с толстыми круглыми створками. Поверхность створок глубоко концентрично-волнистая, с небольшим гладким полем в центре. На периферической зоне створки пять или семь крупных выростов сосковидной формы. На верхушке выростов видны отверстия поровых каналов. Край створки снабжен крепкими короткими шипами. Структура ареолированная. Ареолы образуют неясные радиальные и концентрические ряды (рис. 59). Род монотипный. Эоцен Волгоградской обл., олигоцен Луганской обл. (у Староверовки).

*Actinocyclus* Ehrenberg, 1838. Тип рода — *A. octonarius* Ehrenberg, 1838; отложения перувианского гуано. Панцирь дисковидный, эллипсоидальный или барабановидный. Створки круглые или овальные, плоские, но чаще концентрично-волнистые. Вблизи края створки круглый плоский «глазок», окруженный гиалиновым кольцом. Структура створки из радиальных рядов ареол и гиалиновых просветов между ними; в редких случаях ряды ареол собраны в пучки. В центре часто небольшое гладкое поле. В прикраевой зоне мелкие ареолы в

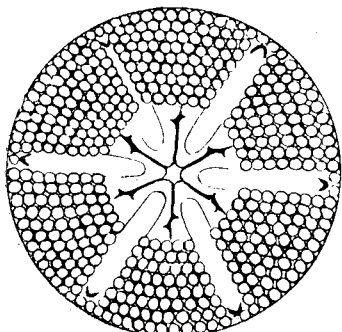




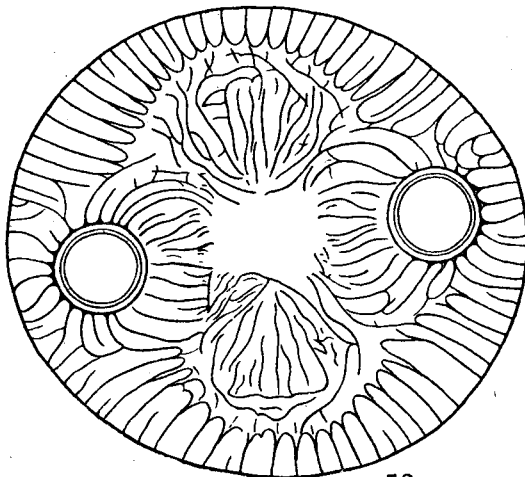
53



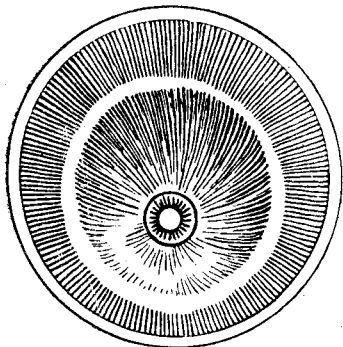
54



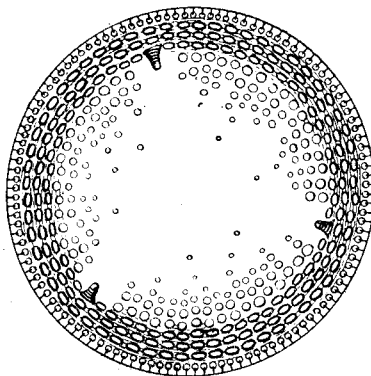
55



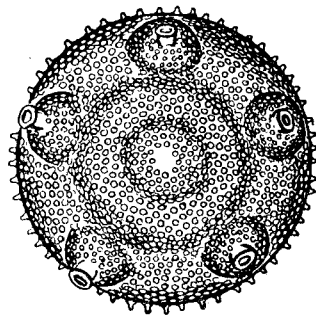
56



57



58

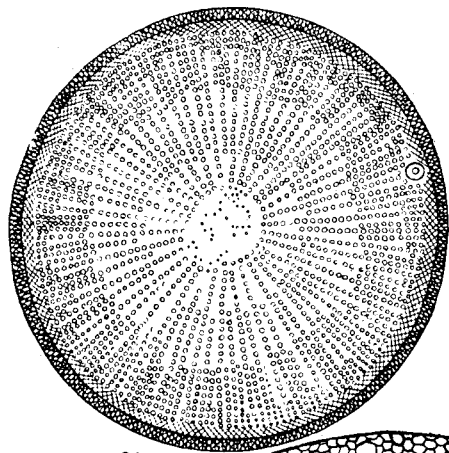


59

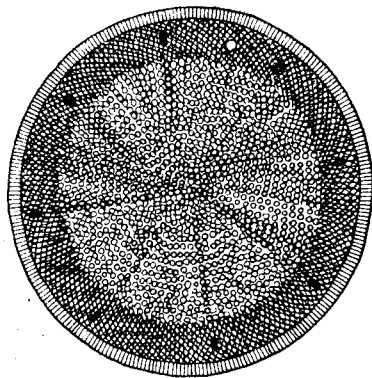
Рис. 53—59.

53 — *Compositus eugeni* Vekshina,  $\times 400$ ; в. юра — валанжин, З. Сибирь (колл. В. Н. Векшиной). 54 — *Asterolampra marylandica* Ehrenberg,  $\times 900$ ; миоцен, Сахалин (Сурр, 1943). 55 — *Asteromphalus robustus* Castr.,  $\times 900$ ; плиоцен, Сахалин (колл. А. П. Жузе). 56 — *Auliscus sculptus* Ralls,  $\times 900$ ; четвертичные, Японское море (Днат. ан., т. 2, 1940). 57 — *Monopsis marginata* Chen,  $\times 450$ ; олигоцен, Украина (колл. А. П. Жузе). 58 — *Aulacodiscus septus* A. S.,  $\times 500$ ; н. сенон, Свердловская обл. (Жузе, 1949). 59 — *Corona magnifica* Lef. et Chên.,  $\times 450$ ; в. эоцен Поволжье (колл. А. П. Жузе)

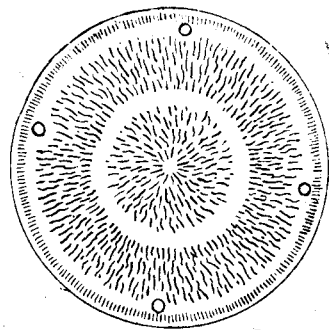




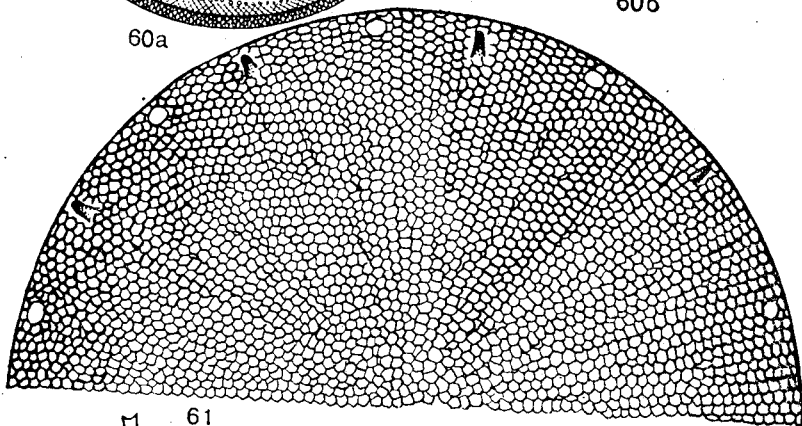
60a



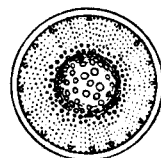
60b



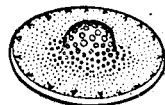
62



61



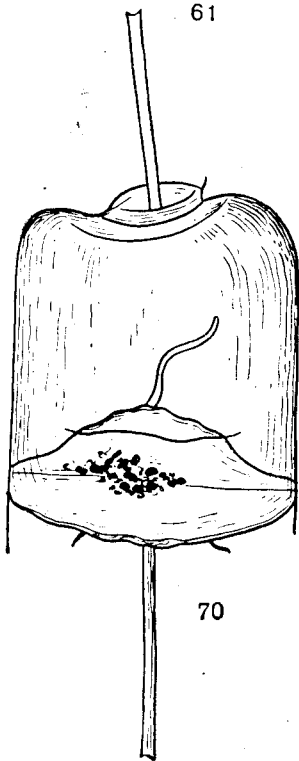
63a



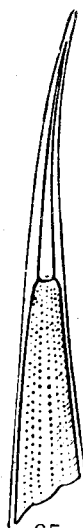
63b



64



70



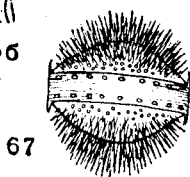
65a



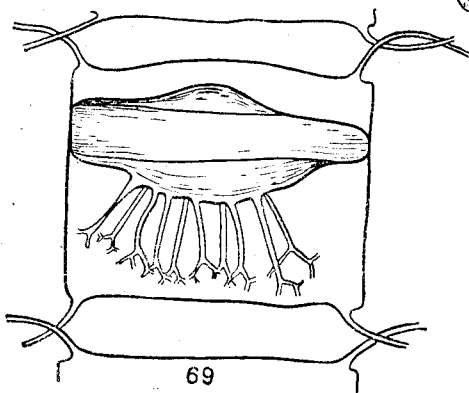
65b



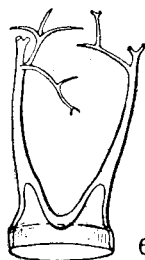
66



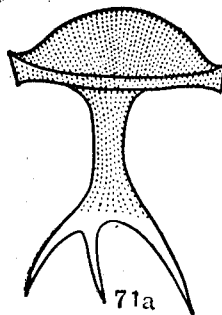
67



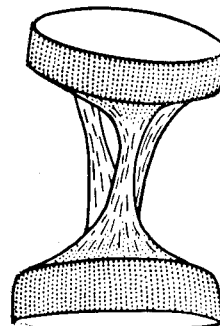
69



68



71a



71b

перекрещивающихся рядах. По краю кольцо крепких шипов. Край густо заштрихован (рис. 60). Достоверно известно десять морских современных и ископаемых видов. С миоцена. Майкоп и понт Таманского п-ва, миоцен Апшеронского п-ва, сармат и мэотис Черноморского бассейна, межледниковые отложения с.-з. части СССР и в Карельской АССР, четвертичные Тихого океана, литориновые отложения Балтики; миоцен Моравии, Японии, США. Современное распространение — в прибрежных, обычно распресненных участках морей, некоторые виды широко распространены в океанах.

*Eupodiscus Rattray*, 1888. Тип рода — *E. inconspicuus* Rattray, 1888; н. миоцен, Калифорния. Панцирь дисковидный, створки чаще плоские. Структура створки из сплошной сетки полигональных ареол, образующих тангенциальные ряды. Присутствие на створке сплошной ареолированной сетки отличает этот род от близких родов *Auliscus* и *Glyphodiscus*, где имеется штриховатая структура. Вблизи края створки круглые плоские и бесструктурные выросты или «глазки». Между ними иногда расположены шипы. В зависимости от количества «глазков» и их формы различают следующие группы (Karsten, 1928) (рис. 61):

1) *Eu-Eupodiscus* Ehrenberg, 1844 — с многочисленными плоскими маленькими «глазками» у края створки;

2) *Roperia* Grunow (по V. Neurck, Synopsis, 1885) — с единственным «глазком» у края створки;

3) *Rattrayella* De Toni, 1889 — с многочисленными мелкими «глазками», чередующимися с шипами;

4) *Isodiscus* Rattray, 1888 — с двумя крупными и, кроме того, многочисленными мелкими «глазками» по краю створки.

В СССР известны представители первых трех секций. Общее число видов достигает 20, виды в основном ископаемые и все морские. С палеоцена. Нижнесызранские и волгоградские отложения Поволжья, палеоцен Свердловской обл., олигоцен Украины; н. олигоцен Нов. Зеландии, н. и ср. миоцен Калифорнии (свита Монтерей), миоцен о-ва Барбадос. Современное распространение — в Средиземном море, Тихом и Индийском океанах, в северной части Атлантики (*Roperia*).

*Glyphodiscus* Greville, 1862. Тип рода — *Gl. stellatus* Greville, 1862; н. миоцен (свита Монтерей), Калифорния. Панцирь дисковидный или в виде невысокой призмы с круглыми или округло-четыреугольными створками. Вблизи края на умеренно выпуклых участках створки находятся крупные «глазки» диаметром от 2 до 4 м. В центре створки иногда круглое гладкое поле. От него расходятся тонкие волнистые штрихи, которые, не доходя до края створки, прерываются широкой гиалиновой полосой. Короткие штрихи имеются у края створки и между «глазками» (рис. 62). До семи морских видов. Олигоцен — миоцен. Олигоцен Украины и Луганской обл.; н. олигоцен Оамару (Нов. Зеландия), н. миоцен Калифорнии.

Вне СССР в ископаемом состоянии: *Noskya* Lefebour et Chêlevière, 1938; *Grovea* A. Schmidt (Atlas, pl. 149, 1890); *Meretrosulus* Hanna, 1927; *Pseudo-Auliscus* Leuduger Fortmorel, 1879; *Fenestrella* Greville, 1863; *Craspedoporus* Greville, 1863.

## ПОРЯДОК SOLENALES. СОЛЕНИЕВЫЕ

Панцирь тонкий, цилиндрический, удлиняющийся за счет многочисленных вставочных ободков. Створка круглая, плоская или выпуклая, нередко вытянутая в конусовидный или роговидный вырост. По краю створки иногда мелкие

шипики и редко несколько длинных щетинок. Споры цилиндрические, бесструктурные и дисковидные с ареолированной структурой и кольцом шипов по краю.

Включает одно семейство, главным образом современные морские планктонные виды.

Рис. 60—71.

60a — *Actinocyclus ehrenbergii* var. *ralsii* Hust., ×450; четвертичные, Японское море (Hustedt, 1927—1937); 60b — *Actinocyclus ehrenbergii* var. *tenellus* (Breb.) Hust., ×900; мэотис, Таманский п-в (Милованова, 1955). 61 — *Eupodiscus kamischevensis* Jousé, ×1500; н. эоцен, Кувбышевская обл. (Диат. ан., т. 2, 1949). 62 — *Glyphodiscus strigillatus* A. S., ×600; палеоцен, Ульяновская обл. (Schmidt, Atlas). 63 а, б — *Bacterosira fragilis* Grun. (спора), ×900; ледниковые отложения, Охотское море (колл. А. П. Жузе) 64 — *Rhizosolenia hebetata* f. *hiemalis* Grun.: створка, ×900; четвертичные Камчатка (колл. А. П. Жузе). 65а, б — *Rhizosolenia calcaravis* M. Schultze: створка, ×900; н. сармат, Шибик (колл. А. П. Жузе). 66 — *Rhizosolenia alata* f. *curvirostris* Grun., ×500; четвертичные, Охотское море (колл. А. П. Жузе). 67 — *Chaetoceros affinis* Lauder: спора, ×1000; четвертичные, Японское море (колл. А. П. Жузе). 68 — *Chaetoceros lorenzianus* Grun.: спора, ×1000; палеоцен, п-в Шмидта (колл. А. П. Жузе). 69 — *Chaetoceros subsecundus* Hust.: спора, ×1000; четвертичные, Анадырский залив (Capp, 1943). 70 — *Ditylum brightwellii* Grun.: клетки со спорой, ×900; четвертичные, Берингово море (Capp, 1943). 71а, 71б — *Ditylum cornutum* Forti et Schulz, ×380; альб, Германия (Диат. ан., т. 2, 1949)

## СЕМЕЙСТВО SOLENIACEAE SCHÜTT, 1896.

Панцирь тонкий, цилиндрический, со вставочными ободками в форме воротничков, колец или чешуек. Створки круглые, плоские или выпуклые, иногда вытянутые в отросток конической формы. По краю створки изредка развиты длинные щетинки или шипики. Включает восемь родов, из них представители трех известны ископаемыми.

*Bacterosira* Grap, 1900. Тип рода — *Lauderia fragilis* Grap, 1897; планктон, арктические моря. В ископаемом состоянии сохраняются только покоящиеся споры, известные в литературе под названием *Coscinodiscus bathyomphalus* Cleve. Панцирь спор дисковидный, створки круглые, с резко выраженной центральной выпуклиной на одной из створок. На второй створке панциря выпуклина выражена слабо или совершенно отсутствует. Структура створок мелкоареолированная, на центральной выпуклине ареолы крупнее и разреженнее. По краю узкий гиалиновый кант и кольцо из мелких шипов (рис. 63; табл. X, фиг. 1). Род монотипный. С четвертичного времени. Межледниковые отложения Ленинградской обл. и Чукотского п-ва, ледниковые и последледниковые отложения Берингова и Охотского морей. Современное распространение — широко представлен в неритическом весеннем планктоне северных и дальневосточных морей Камчатского района Тихого океана.

## ПОРЯДОК BIDDULPHIALES. БИДУЛЬФИЕВЫЕ

Панцирь в форме невысокой призмы, эллипсоида или короткого цилиндра. Створки круглые, треугольные (реже четырех- или пятиугольные) либо эллиптические. У отдельных родов имеются вставочные ободки. Створки снабжены длинными щетинками, шипами и выростами, в свою очередь иногда несущими шипы. Некоторые представители в ископаемом состоянии известны только в виде покоящихся спор; морфология и структура их, как правило, отличаются от вегетативной клетки. Клетки образуют длинные или короткие цепочки, реже одиночные.

Включает два семейства с исключительно морскими родами; некоторые из этих родов — ископаемые.

## СЕМЕЙСТВО CHAETOCERACEAE DE TONI, 1890

В ископаемом состоянии обычно сохраняются споры, у которых панцирь толще. В современных морских осадках изредка сохраняются панцири и их щетинки. Споры состоят из двух

*Rhizosolenia* Brightwell, 1858<sup>1</sup>. Тип рода — *Rh. alata* Brightwell, 1858; современный. Панцирь удлинненно-цилиндрический. Створки плоские или в форме колпачков различной высоты, с конической асимметрично оттянутой верхушкой, которая часто снабжена коротким, толстым или тонким и длинным отростком или щетинкой. У основания этих отростков иногда находятся два гиалиновых «ушка». Структура створок тонкопористая, редко грубопористая, или неразличимая. Покоящиеся споры цилиндрические, с закругленным или заостренным верхним концом створки, бесструктурные (табл. IX, фиг. 2). В ископаемом состоянии сохраняются створки, выросты створок и споры. В редких случаях полностью сохраняется панцирь, как, например, в поверхностных отложениях современных морей (рис. 64—66; табл. III, фиг. 7). До 30, преимущественно современных и морских, видов. С миоцена. Сармат С. Кавказа (местечко Шибик), в. майкоп Таманского п-ва, миоцен и плиоцен Сахалина и Камчатки, четвертичные дальневосточных морей и Мирового океана; н. эоцен (?) С. Германии. Современное распространение — повсеместно в неритическом и океаническом планктоне внутренних морей и в океанах.

Вне СССР в ископаемом состоянии: р. *Dactyliosolen* Castracane, 1886, в который Форти и Шульц (Forti u. Schulz, 1932), по-видимому, ошибочно поместили один вид (*D. priscus* Forti et Schulz) из н. мела Германии.

створок, образующих шаровидный или эллипсоидальный панцирь. Как правило, одна из створок выпуклее и более густо усажена шипиками, чем другая. Очень редко споры гладкие; иногда одна из створок образует роговидные отростки. Ископаемые достоверно встречаются с миоцена, но возможно и более раннее существование. Два рода.

*Chaetoceros* E h r e n b e r g, 1844. Тип рода — *Ch. tetrachaeta* Ehrenberg, 1840; современный. В ископаемом состоянии сохраняются покоящиеся споры и щетинки от панцирей, в очень редких случаях в современных и древних отложениях сохраняются тонкостенные панцири вегетативных клеток. Панцирь короткоцилиндрический, иногда с небольшим количеством вставочных ободков, без септ, с очень тонкой,

<sup>1</sup> В интернациональном коде ботанической номенклатуры в 1952 г. был принят род *Rhizosolenia* Brightwell, 1858, чтобы объединить р. *Rhizosolenia* Ehrenberg, 1843 и р. *Monoceros* Van Goor, 1824; типом рода предложено считать *Rhizosolenia alata* Brightwell, 1858 (см. Hendeby, 1954).



неразличимой структурой (на микрографиях, снятых в электронном микроскопе, заметна мелкая пористость). Створки эллиптические, с плоской, выпуклой или вогнутой поверхностью и более или менее высоким загибом и с длинной щетинкой на каждом из полюсов створки. Споры шарообразные или эллипсоидальные (диаметром от 5 до 25  $\mu$ ). Створки спор грушевидной или колпачковидной формы; первичная створка более выпуклая, с шипиками и с длинными, ветвящимися на верхушке выростами, вторичная створка менее выпуклая, с шипиками и никогда не имеет выростов (рис. 67—69; табл. X, фиг. 3). Свыше 100 видов. С миоцена. Не лишено вероятности, что некоторые древние диатомовые являются спорами *Chaetoceros* (роды *Periptera*, *Kentrodiscus*, *Keratophora* и др.). Сармат и мэотис ю. и ю.-з. частей СССР, майкоп Таманского п-ва, сармат Керченского п-ва, миоцен и плиоцен Сахалина, Камчатки и о-ва Хоккайдо. Современное распространение — повсеместно в планктоне прибрежных и открытых областей морей и океанов. В солоноватых и пресных водах известны два вида.

#### СЕМЕЙСТВО BIDDULPHIACEAE DE TONI, 1890

Панцирь эллипсоидальный в виде трех-четырехгранных призм или цилиндрический. Створки эллиптические, круглые, цилиндрические, треугольные, реже четырех- или пятиугольные. На углах створок находятся различной высоты и формы выросты, у некоторых родов снабженные шипами. Выросты служат для соединения клеток в цепочки. Створки ареолированные; кроме того, имеются ребра, штрихи и длинные щетинки. Поясок также большей частью структурный.

Включает 13 родов, многие из них известны только ископаемыми.

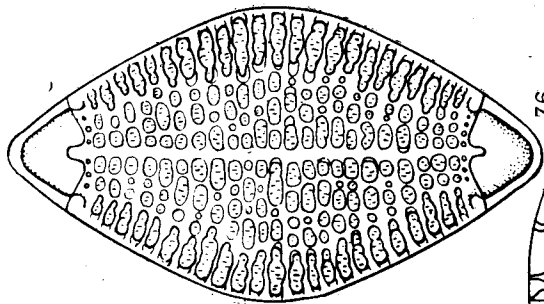
*Ditylum* Bailey, 1862. Тип рода — *Triceratium intricatum* T. West, 1860; современный. Панцирь цилиндрический или призматический, с многочисленными вставочными ободками. Створки в форме пирамид или выпуклых колпачков с толстым, полым выростом длиной до 80  $\mu$ . Вырост выходит из центра створки и иногда на конце ветвится. По внешнему краю выпуклой части створки иногда расположен густой венец из длинных щетинок. Структура мелкопористая, поры образуют радиальные ряды. Покоящиеся споры той же формы, но размерами меньше панциря вегетативной клетки. Известны три вида, один из них ископаемый (рис. 70, 71). С четвертичного времени. В четвертичных отложениях Охотского и Берингова морей. *Ditylum cornutum* Forti et Schulz (1932), описанный

из альба у Ганновера, по-видимому, ошибочно отнесен к р. *Ditylum*. Современное распространение — в распресненных прибрежных районах дальневосточных морей, в Черном и Азовском морях.

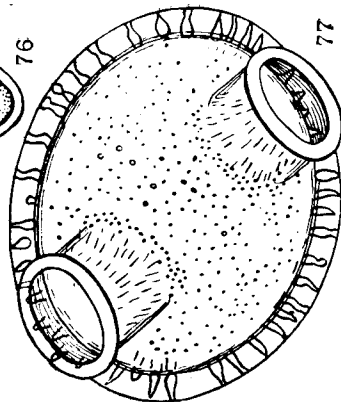
*Triceratium* Ehrenberg, 1839. Тип рода — *Tr. favus* Ehrenberg, 1839; современный. Панцирь в форме трех-четырех-, а иногда и пятигранных плоских коробочек. Изредка панцирь короткоцилиндрический со слабо выраженной угловатостью. Створки соответственно треугольные, четырех- и пятиугольные, очень редко округлые. Средняя часть створки чаще сильновыпуклая. Края створки прямые, вогнутые или выпуклые, иногда с угловатым выступом посередине. Концы створки неоттянутые или более или менее оттянутые, часто отделяются гиалиновыми дугами. Углы створки снабжены выростами, которыми соседние клетки соединяются в цепочки. Структура створки исключительно разнообразная, большей частью ареолированная или пористая, иногда по краям с ребрами и шипами. Споры не найдены (рис. 72, 73; табл. X, фиг. 4). Свыше 300 видов, большинство из них ископаемые. С в. мела, наибольшее развитие в третичных бассейнах. Сенон восточного склона Урала, З. Сибири и Тургайского пролива, нижнесызырские и волгоградские отложения Поволжья, палеоген восточного склона Урала и С. Казахстана, олигоцен Украины, Курской и Воронежской областей, майкоп Таманского п-ва, сармат и мэотис Черноморья и Молдавии, акчагыл З. Казахстана (р. Солянка), миоцен и плиоцен Дальнего Востока, четвертичные Охотского и Берингова морей; в мел. Калифорнии и Польши, н. эоцен Дании и Германии, эоцен Швеции, н. олигоцен Нов. Зеландии, миоцен Венгрии, Италии, Испании, Калифорнии, о-ва Барбадос. Современное распространение — повсеместно в обрастаниях и на дне сублиторальной и литоральной зон морей, океанов, изредка в неритическом планктоне преимущественно теплых морей. Известны криофилы, образующие массовые скопления на нижней поверхности льдов.

*Entogonia* Greville, 1863. Тип рода — *E. amabilis* Greville, 1863; миоцен, о-в Барбадос. Панцирь в форме невысокой, трехгранной, редко четырех- или пятигранной коробки. Створки треугольные, четырех- или пятиугольные, с выростами на углах, подобно представителям р. *Triceratium*. Середина створки занята внутренним треугольным телом, вложенным в полость створки. Внутренний треугольник с оттянутыми углами и вогнутыми, реже прямыми сторонами; структура его в форме штрихов, лучисто расходящихся из

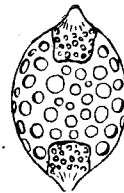




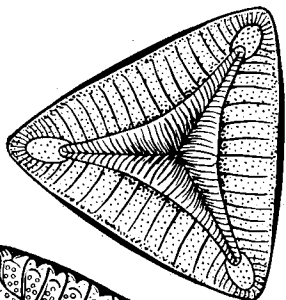
76



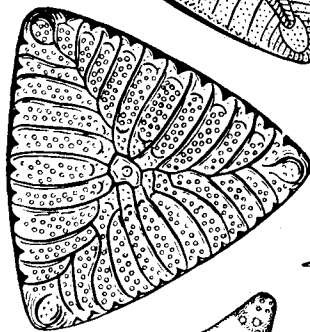
77



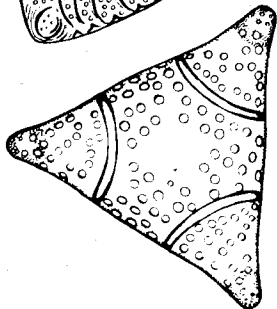
82b



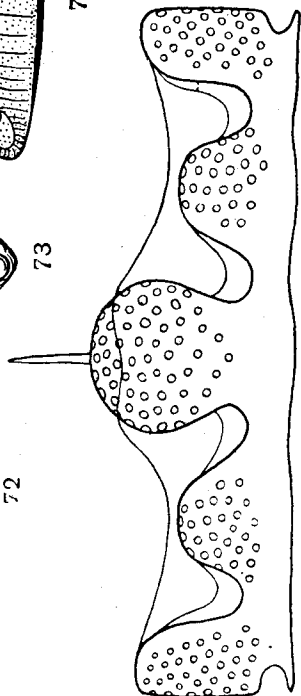
74



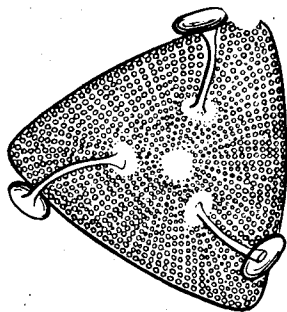
73



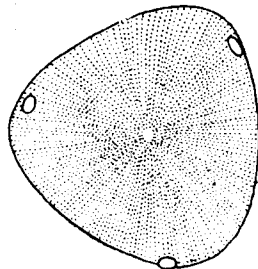
72



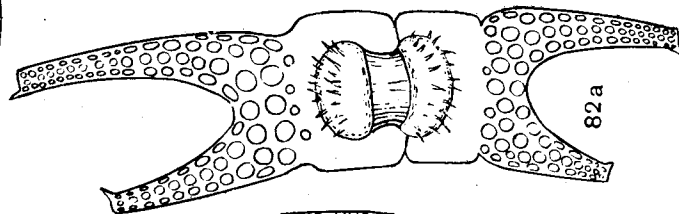
75



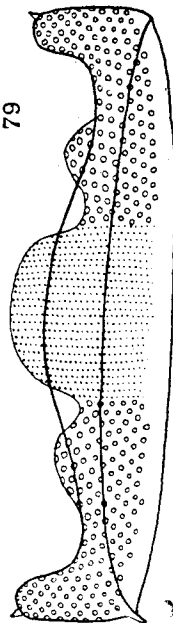
79



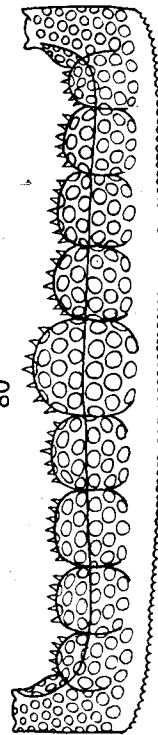
78



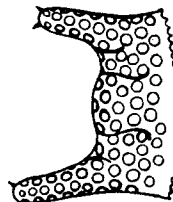
82a



80



81



83a



83b

центра створки. На периферической части створки грубые каналы-ребра, которые чередуются с двумя или тремя рядами ареол (рис. 74). До 20 морских видов, руководящих для миоцена. Указания на более ранние находки недостоверны. Виды *Entogonia*, указанные Панточком (Pantochek, 1903—1905) в эоцене Поволжья, встреченные в эоцене Свердловской и Западно-Казахстанской обл. (среднее течение р. Солянки), должны быть отнесены к р. *Triceratium* (рис. 74); у всех них хотя и имеются каналы-ребра, сходящиеся в центре створки, однако отсутствуют внутренние треугольники, которые обязательны для всех *Entogonia* (Chênevière, 1937). Миоцен Венгрии, Чехословакии, Японии и о-ва Барбадос (первичное и массовое местонахождение). В СССР неизвестен.

*Biddulphia* Gray, 1831 (*Odontella* Agardh, 1832; *Zygoceros* Ehrenberg, 1839). Тип рода — *Conjerva biddulphiana* Smith, 1807; современный. Панцирь цилиндрический, эллипсоидальный, с округлыми или эллиптическими створками. Иногда панцирь достигает значительной высоты за счет высоких загибов створок и широкого пояска. На полюсах створки находятся выросты различной высоты и формы, с гиалиновым «глазком» на вершине. Створки пересекаются двумя или большим числом глубоких борозд, которые образуют выпуклины различной формы и разной высоты. На середине створки длинные щетинки, иногда пучок щетинок, а также мелкие шипики. По краю створки проходит гиалиновый кант. Структура створки ареолированная или (у многих ископаемых видов) шиповатая. На пояске ареолы в параллельных рядах (рис. 75; табл. X, фиг. 6, 7). Известно 25—30 морских видов, многие ископаемые. С мела, расцвет с верхнетретичного времени. Н. сенон Приполярного Урала и Свердловской обл., палеоген Поволжья, восточного склона Урала, З. Сибири и Казахстана, миоцен Апшеронского п-ва, сармат и мзотис Таманского п-ва и ю.-з. Украины, плиоцен Камчатки и Сахалина, нижнечетвертичные Охотского моря; н. олигоцен Нов. Зеландии (Оамару), миоцен Венгрии, Италии, Японии, США и о-ва Барбадос.

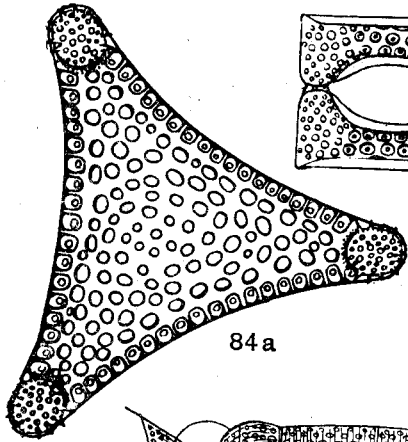
*Xystotheca* Hanna, 1932. Тип рода — *X. hustedtii* Hanna, 1932; ср. миоцен, Калифорния. Створка ромбическая с клиновидными, слегка оттянутыми концами. Концы с крупным плоским выростом, сходным с таковым у *Triceratium* и у некоторых *Biddulphia*. Поверхность выростов очень тонкоштриховатая. Структура створки состоит из крупных вытянутых или округлых «пятен» (утолщений), пронизанных крупными порами, в количестве от двух до восьми, в зависимости от длины «пятна». Ближе к краю «пятна» вытянуты наподобие ребер. Край широкий, гиалиновый (рис. 76). Род монотипный. Н. плиоцен западного побережья Камчатки; ср. миоцен Калифорнии (свита Темблор).

*Cerataulus* Ehrenberg, 1843. Тип рода — *C. turgidus* Ehrenberg, 1843; современный. Панцирь в форме высокой коробки; центральная ось его скручена и, таким образом, створки смещены одна относительно другой на 50°. Створки широкоэллиптические или круглые, реже округло-треугольные, на середине выпуклые. Вблизи края створки на полюсах по продольной оси или диагонально расположено два цилиндрических или конических выроста с плоской гиалиновой верхушкой. У округло-треугольных форм выросты находятся вблизи углов створки. Иногда под углом к поперечной оси створки расположены длинные грубые щетинки. Структура крупноареолированная. Полигональные ареолы образуют на створке сплошную сетку, среди них рассеяны мелкие шипики. Широкий край створки плоский, густо заштрихован или снабжен шипами (рис. 77, 78). До 25 морских, преимущественно ископаемых, видов. С н. эоцена. Волгоградские отложения Поволжья, в. эоцен Свердловской обл.; миоцен Венгрии, Испании, Японии и о-ва Барбадос. Современное распространение — эпифит в литорали и сублиторали теплых морей, в Черном и Адриатическом морях, у островов Борнео и Явы, в южной части Японского моря.

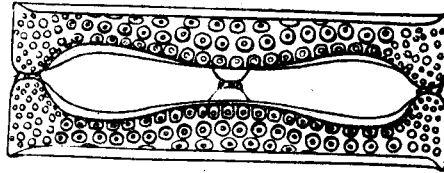
*Kittonia* Grove et Sturt, 1887. Тип рода — *K. elaborata* Grove et Sturt, 1887; Н. олигоцен, Оамару (Нов. Зеландия). Панцирь

Рис. 72—83.

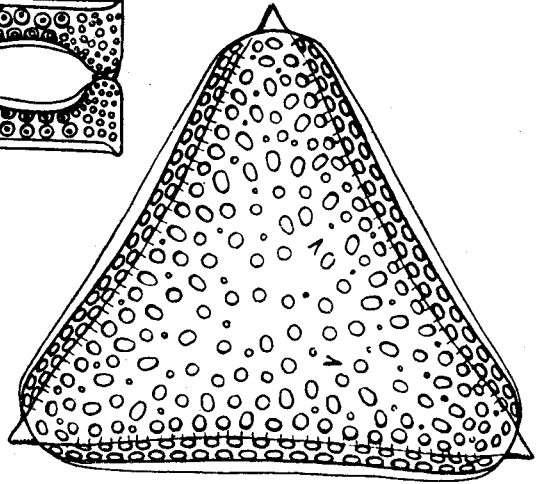
72 — *Triceratium fenestratum* Witt., ×600; палеоцен, Поволжье (колл. А. П. Жузе). 73 — *Triceratium polycystinorum* Pant., ×500; в. эоцен, З. Казахстанская обл. (Lefebvre, Атлас, 1947). 74 — *Entogonia davayana* Grev., ×500; в. миоцен, Венгрия (Lefebvre, Атлас, 1947). 75 — *Biddulphia thuomeyi* Roper i. cretacea Jousé, ×800; н. сенон, Полярный Урал (Жузе, 1951). 76 — *Xystotheca hustedtii* Hanna, ×800; плиоцен, Камчатка (колл. А. П. Жузе). 77 — *Cerataulus johnsonianus* Grev., ×660; миоцен, о-в Барбадос (Диаг. ан., т. 2, 1949). 78 — *Cerataulus rotundatus* Schibkova, ×450 (колл. К. Г. Шибковой). 79 — *Kittonia tripedia* Chen, ×450; эоцен, Камышин (Lefebvre, Атлас, 1947). 80 — *Hemiaulus praelegans* Jousé, ×1000; в. мел, восточный склон С. Урала (Жузе, 1951). 81 — *Hemiaulus polymorphus* var. *charcovianus* Jousé, ×1000; олигоцен, Луганская обл. (Жузе, 1955). 82 — *Hemiaulus proshkinae-lavrenkoe* Jousé; 82а — панцирь со спорой, 82б — створка, ×1000; палеоцен, восточный склон С. Урала (Полуночное), (Жузе, 1955). 83 — *Hemiaulus polymorphus* Grun.; 83а — вид с пояска, 83б — створка, ×600; палеоцен, Поволжье (колл. А. П. Жузе)



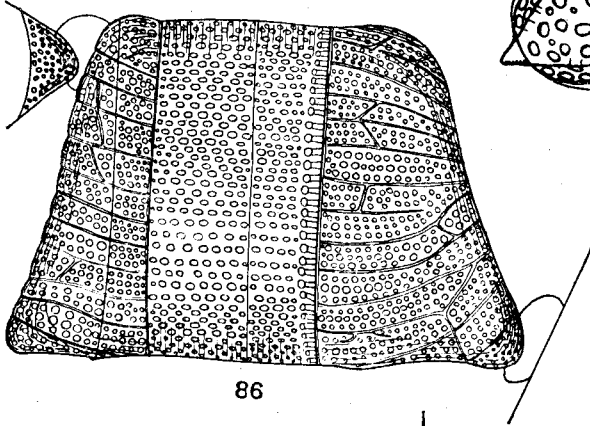
84a



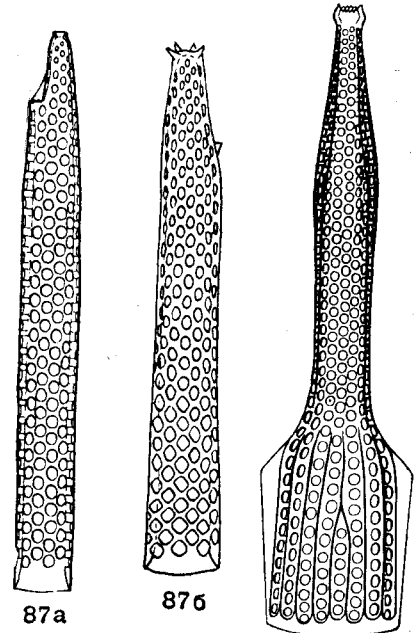
84b



85



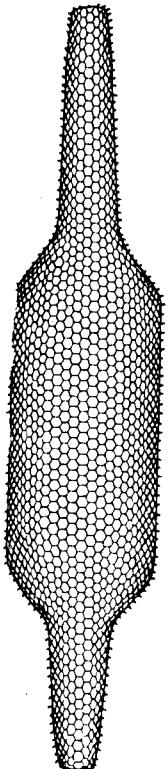
86



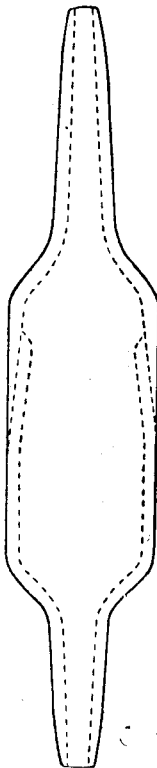
87a

87b

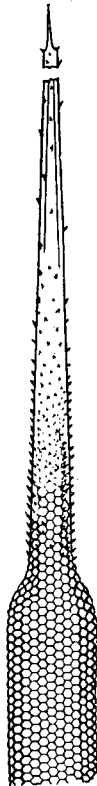
88



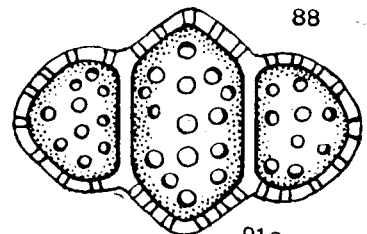
89a



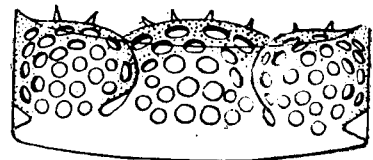
89b



90



91a



91b

эллипсоидальный или в виде трехгранной коробки очень толстый. Створки эллиптические или треугольные, с хорошо развитым загибом. Поверхность створки неровная, обычно с выпуклой средней частью и кратерообразно углубленным центром. На створке два-три длинных толстых трубчатых выроста высотой до 45  $\mu$ , расположенных под углом к поперечной оси створки и своими верхушками направленных наружу. Выросты заканчиваются большой круглой пластинкой с пористой структурой; основание выростов окружено гиалиновым полем. Структура створки ареолированная; ареолы разбросаны рыхло или собраны в радиальные ряды, разделенные тонкими ребрами. Вблизи края створки один ряд грубых удлинённых ареол (рис. 79). Три морских вида. Н. эоцен — миоцен. Эоцен (камышинские отложения) Саратовской обл., в. эоцен Свердловской обл. и С. Казахстана; н. олигоцен Оамару, миоцен о-ва Барбадос.

*Hemiaulus* Ehrenberg, 1844 (*Corinna* Heiberg, 1863). Тип рода — *Hemiaulus antarcticus* Ehrenberg, 1844; современный. Панцирь эллипсоидальный или цилиндрический. Створки эллиптические или овальные, с высоким загибом. На полюсах по продольной оси створки находятся выросты или «рога», различных формы и высоты. На верхушке «рогов» один, реже два или четыре шипа. У некоторых видов шипы достигают очень большой высоты и могут даже превышать выросты. Шипы соединяют клетки в цепочки, и в зависимости от высоты «рогов» и шипов соединение клеток бывает плотное или рыхлое. Створка часто пересекается бороздами, создающими волнисто-выпуклую поверхность; у некоторых видов от этих борозд в полость панциря спускаются перегородки или псевдосепты. Иногда борозды отсутствуют, и тогда створка гладкая. По краю створки проходит гиалиновый кант; обычно он поднимается на высоту «рогов». Створки ареолированные или бесструктурные. Кроме того, поверхность створки часто усеяна мелкими шипиками. Известны покоящиеся споры эллипсоидальной формы, густо усеянные мелкими или длинными шипами и окруженные гиалиновым чехлом (рис. 80—83; табл. X, фиг. 5). До 50 морских, главным образом ископаемых, видов. В современных

морях только три вида. С в. мела, наибольшего расцвета достигали в меловых и палеогеновых бассейнах, с миоцена наблюдается упадок. В. мел (н. сенон) Приполярного Урала, Свердловской обл., Тургайского пролива, палеоцен и эоцен Поволжья, Украины, восточного склона Урала, З. Сибири, н. олигоцен Приполярного Урала и З. Сибири, С. Казахстана, олигоцен Украины, Курской и Волгоградской областей, плиоцен Сахалина и Камчатки; в. мел Польши (Гданьск), Калифорнии (свита Морено), н. эоцен Дании (о. Морс), С. Германии, эоцен Ю. Швеции (Шёнён), миоцен Японии, Венгрии и о-ва Барбадос. Современное распространение — в прибрежном планктоне теплых морей, в Черном, Средиземном, Японском морях, в Индийском океане.

*Trinacria* Heiberg, 1863. Тип рода — *T. regina* Heiberg, 1863; н. эоцен, Дания. Панцирь в форме невысокой, трех- или четырехгранной коробки. Створки треугольные или реже четырехугольные с сильновыпуклой средней частью, с клювовидными или сильно оттянутыми углами. Края створки прямые, вогнутые или выпуклые. Углы створки с выростами (обычно высотой 5—7  $\mu$ , реже 15  $\mu$ ), которые на вершине снабжены кольцом мелких шипов. Соединение клеток в цепочки происходит при помощи этих шипов. Структура створки ареолированная. Часто имеются в большем или меньшем количестве шипы. По краю створки нередко грубые удлинённые ареолы-камеры. Вокруг створки часто проходит гиалиновый кант. Присутствие на вершине выростов шипов отличает р. *Trinacria* от близкого к нему р. *Triceratium*, а треугольная форма створки отличает его от родственного р. *Hemiaulus*, у которого створки эллиптические (рис. 84, 85; табл. X, фиг. 8—10). До 30 морских видов. В. мел — олигоцен; руководящий в составе меловой, палеоценовой и нижнеэоценовой флоры. В. мел Свердловской обл., Приполярного Урала, бассейна Оби, нижнесызранские и камышинские отложения Поволжья, палеоцен и эоцен восточного склона Урала, эоцен З. Сибири, С. Казахстана, харьковские отложения Украины, Волгоградской и Курской обл.; в. мел Польши (Гданьск), Калифорнии, н. эоцен Дании (острова Морс и Фур), С. Германии, в. эоцен Швеции (Шёнён).

#### Рис. 84—91.

84 — *Trinacria pileolus* Ehrenberg: 84a — вид со створки, 84б — вид с пояска,  $\times 750$ ; палеоцен, Свердловская обл. (колл. А. П. Жузе). 85 — *Trinacria regina* Heib.,  $\times 900$ ; эоцен, Поволжье (колл. А. П. Жузе). 86 — *Isthmia nervosa* Kutz.,  $\times 400$ ; четвертичные, Берлинго море (Supp, 1943). 87a, 87б — *Pyxilla gracilis* Temp. et Forti,  $\times 600$ ; н. олигоцен, восточный склон С. Урала (Кротов, 1956). 88 — *Pyxilla oligocaenica* Jousé,  $\times 500$ ; н. олигоцен, восточный склон С. Урала (Жузе, 1955). 89 — *Gladius scutula* Krotov; 89a — панцирь, 89б — схематическое изображение соединения створок в панцире,  $\times 450$ ; н. сенон, восточный склон С. Урала (Кротов, 1956). 90 — *Gladius hispidus* Jousé,  $\times 300$ ; н. сенон, р. С. Сосьва (Жузе, 1955). 91a, 91б — *Anaulus weiprechtii* Grun.,  $\times 850$ ; н. эоцен, Свердловская обл. (Кротов, 1956)



н. олигоцен Нов. Зеландии. В донных отложениях приантарктических районов (переотложение).

*Isthmia* Agardh, 1832. Тип рода — *Diatoma obliquatum* Lyngbye, 1819; современный. Панцирь цилиндрический, толстый, достигающий высоты 200—600 м при диаметре 100—160 м. Створки эллиптические, эксцентрично оттянутые в роговидный отросток, который на нижней створке длиннее и служит для прикрепления клетки к субстрату, а на верхней створке обычно менее оттянут. Загибы створок и поясok очень высокие. Весь панцирь крупноареолированный. Каждая ареола представляет собой полую камеру, закрытую снаружи пористой мембраной и открытую в полость клетки. На наружной пористой мембране имеются «вторичные» ареолы округлой формы, а внутри них мелкие ареолы третьего порядка. Ареолы-камеры на створке отличаются большей глубиной по сравнению с ареолами на пояске. У некоторых видов существуют ребра, которые на створке чередуются с ареолами, а спускаясь на поясок, соединяются между собой и образуют рисунок типа нервации (рис. 86). Пять видов; из них два современных. С альба, достоверно с олигоцена. Харьковские отложения Украины и Волгоградской обл., майкоп (н. миоцен) Анапского р-на, четвертичные Ленинградской обл. и дальневосточных морей; альбские фосфориты Ганновера (?), в. эоцен — н. олигоцен Швеции, миоцен Венгрии и Италии. Современное распространение — в прибрежной зоне морей (прикрепляются слизистыми подушечками к субстрату). Типичны для берегов северных и дальневосточных морей, Англии, Франции, Дании и Швеции.

*Pyxilla* Greville, 1865. Тип рода — *P. johnsoniana* Greville, 1865; миоцен, о-в Барбадос. Панцирь и створки цилиндрические, с вытянутой, а иногда расширенной верхушкой, достигают высоты 150—340 м, но чаще в пределах 100 м. Поясок неизвестен. Верхушка створки сужена и снабжена двумя когтевидными выростами, предназначенными, вероятно, для соединения клеток в колонии. Иногда верхний конец створки роговидно оттянут, и известны случаи, когда верхний конец раздвоен (возможно, аномалия?). Створки в панцире соединяются гиалиновыми краями. Край обычно расширен и превышает ширину цилиндрической

части створки; у некоторых видов вдоль расширенного края створки проходят килевидные гиалиновые выросты. Ареолы шестигранные, образуют на створке плотную сетку или расположены разреженно в двух или четырех рядах (рис. 87, 88; табл. X, фиг. 11, 12). До десяти морских видов. Два вида *Pyxilla*, описанные в н. сеноне Свердловской обл., следует включить в р. *Gladius* Schulz. Эоцен — миоцен; руководящий в составе флоры нижнеолигоценного возраста. В. эоцен — н. олигоцен Пензенской, Курской и Волгоградской областей, восточного склона Урала, З. Сибири, С. Казахстана, миоцен Ю. Сахалина; в. эоцен — н. олигоцен Швеции (Шёнён), н. олигоцен Нов. Зеландии (Оамару), миоцен Италии, Испании и о-ва Барбадос. Многочисленны в донных отложениях Индийского сектора Антарктики (переотложены).

*Gladius* Schulz, 1935. Тип рода — *Gl. speciosus* Schulz, 1935; н. сенон, Гданьская бухта. Панцирь удлиненноцилиндрический; образуется из створок, одинаковых по форме и размерам; поясok отсутствует. Судя по строению панциря, клетки одиночные и, в отличие от р. *Pyxilla*, колоний не образуют. Створки цилиндрические, достигающие 200—300 м высоты. Вершина створки головчато расширена, очень редко сужена и пиковидно заострена. Под головчатым расширением имеется сужение — так называемая шейка. Край створки одинакового диаметра с цилиндрической частью створки, окружен гиалиновым кантом. Структура створки ареолированная. Ареолы-камеры большей частью образуют сплошную сетку. У некоторых видов ареолы имеются только ближе к краям створки, тогда как ее вершина неареолированная и снабжена мелкими шипиками. В редких случаях наружная оболочка ареол яснопористая. Присутствие мелких шипиков по углам ареол отмечается у представителей данного рода, в отличие от р. *Pyxilla* (рис. 89, 90). До 15 морских видов. Н. мел — в. мел; руководящий для меловых отложений. Н. сенон бассейна рек С. Сосьва, Лозьва и Обь, в. мел З. Сибири, Тургайского пролива, о-ва Кунашир (Курильские острова); альб Германии, сенон Гданьской бухты.

Вне СССР в ископаемом состоянии: *Sphinctoletus* Hanna, 1927; *Huttonia* Grove et Sturt, 1887.

## ПОРЯДОК MEDIALES. СРЕДИННЫЕ

Панцирь линейный или эллипсоидальный. Створки линейные, ланцетные или эллиптические, без осевого поля или с зачаточным осе-

вым полем. Шов отсутствует. Ареолы расположены рыхло, параллельно продольной оси створки или по радиусам из центра створки.

Представители порядка по морфологии панциря и по структуре его занимают промежуточное положение между истинными Centrales и Pappales, показывая черты тех и других.

Включает три семейства с семью морскими родами, преимущественно ископаемыми.

#### СЕМЕЙСТВО ANAULACEAE HUSTEDT, 1930

Панцирь эллипсоидальный или в форме удлиненной коробочки с псевдосептами, реже вставочные ободки и септы. Створки эллиптические или линейные, иногда асимметричные по продольной или поперечной оси, нередко дорсовентральные, с выпуклым спинным и вогнутым брюшным краем.

Известно три морских рода современных и ископаемых.

*Anaulus* Ehrenberg, 1844. Тип рода — *A. birostratus* Grunow (in Van Heurck Syn., 1880—1885); современный. Панцирь толстостенный, в виде коробочки, с пояска прямоугольный с закругленными углами. Створки широкоэллиптические или эллиптически-ланцетные, обычно на полюсах клиновидно заостренные, с высоким загибом. Створки с двумя поперечными бороздами, от которых внутрь полости панциря внедряется по одной неполной перегородке или псевдосепты. Псевдосепты короткие или длинные, плоские или с загнутыми концами (видно при положении створки с пояска). Структура створки из крупных ареол или мелких пор (рис. 91). Четыре вида, один из них современный. С эоцена. В. эоцен Пензенской и Свердловской областей, н. сармат ю.-з. Украины; н. олигоцен Нов. Зеландии (Омару), миоцен Венгрии, Японии, Калифорнии. Современное распространение — в литорали теплых морей, из европейских — в Средиземном.

*Eunotogramma* Weisse, 1854. Тип рода — *E. trilocolatum* Weisse, 1854; нижнесызранские отложения, Ульяновская обл. Панцирь толстостенный, с пояска прямоугольный, с многочисленными септами. Створки дорсовентральные, выпуклые на спинной стороне и вогнутые или прямые на брюшной, с высоким загибом, с более или менее оттянутыми концами. Створка пересекается несколькими поперечными бороздами, от которых внутрь полости клетки спускаются псевдосепты. У единичных видов выпуклая средняя часть створки на вершине пересекается дополнительной кольцевой бороздой. Структура ареолированная или пористая; редкие крупные ареолы рыхло разбросаны на створке; поры многочисленные (рис. 92). Около 13 морских видов. Палеоцен — в. эоцен.

Палеоцен и н. эоцен Ульяновской, Пензенской, Куйбышевской, Воронежской областей, восточного склона С. Урала и З. Сибири, палеоген З. Сибири; н. эоцен Дании (свита Молер), н. олигоцен Нов. Зеландии (?), в. миоцен Венгрии. Современное распространение — сомнительное указание Хустедта (Hustedt, 1955) у берегов С. Каролины.

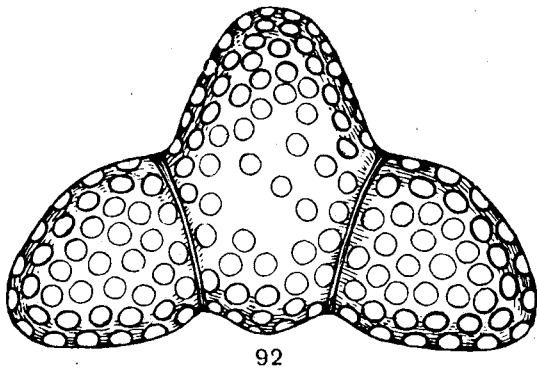
*Terpsinoe* Ehrenberg, 1841. Тип рода — *T. musica* Ehrenberg, 1841; современный. Панцирь толстостенный, в форме коробочки, удлиненный по продольной оси, с пояска прямоугольный. Створки эллиптические или треугольные, глубоковолнистые по краю и с оттянутыми концами. Поверхность створки пересекается бороздами (в числе двух—восьми), от которых в полость клетки внедряются псевдосепты. Структура створки из мелкопористых радиальных рядов, расходящихся от центра. Иногда вблизи центра створки небольшой вырост — «узелок». Створки соединены узким пояском с параллельными рядами мелких пор (рис. 93). Три современных и ископаемых вида. С миоцена. Н. сармат ю.-з. Украины и Молдавии (Днестр), миоцен Боготола, З. Сибири и р. Назым, акчагыл Мангышлака, литориновые отложения Ленинградской обл.; миоцен Японии, литориновые отложения Финляндии и Швеции. Современное распространение — в прибрежных распресненных участках теплых морей. В СССР неизвестен.

#### СЕМЕЙСТВО RUTILARIACEAE DE TONI, 1894

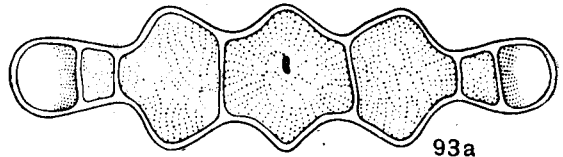
Панцирь с пояска линейно-прямоугольный. Створки от ланцетных до ромбических с длинно оттянутыми концами и сильно расширенной средней частью. По краю всей створки крепкие зубцы. В середине створки узловатый, спирально закрученный вырост. На концах створки небольшие округлые выросты. Структура из редких беспорядочных ареол или мелких пор; иногда створки кажутся бесструктурными.

Включает три вымерших морских рода.

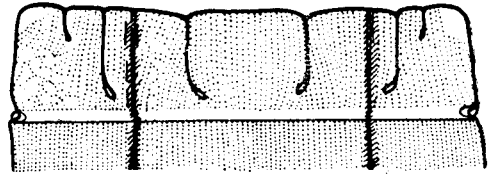
*Rutilaria* Greville, 1863. Тип рода — *R. epsilon* Greville, 1863; миоцен, Калифорния. Панцирь со створки веретеновидный, с пояска — линейный. Створки лодочковидные, часто сильно расширенные на середине, с тонкими оттянутыми концами. На середине створки имеется толстый, узловатый, спирально закрученный вырост, окруженный гладким округлым полем, на концах по небольшому выросту, аналогичных выростам у родов *Triceratium* и *Biddulphia*. Соединение клеток в колонии, по-видимому, совершается при помощи этих выростов. По краям створки крепкие изогнутые зубцы.



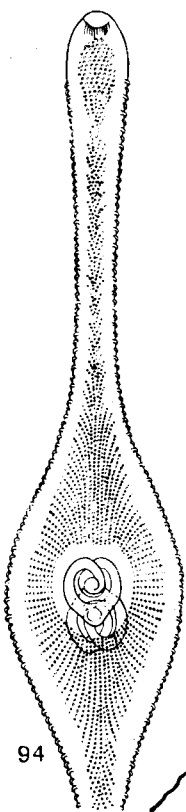
92



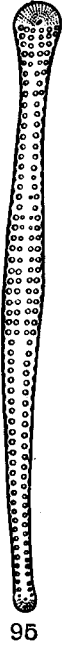
93a



93b



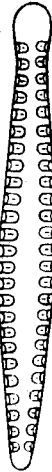
94



95



96



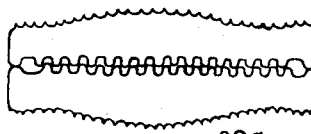
97



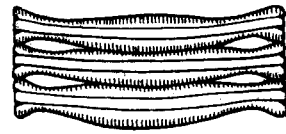
98a



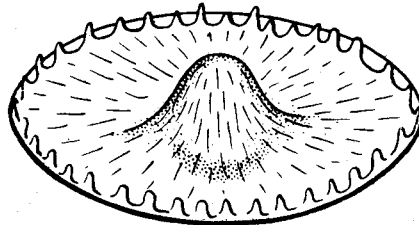
99a



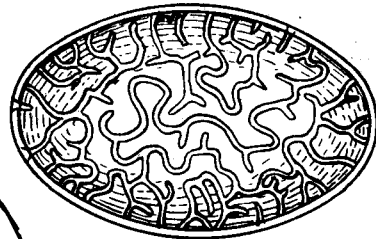
98b



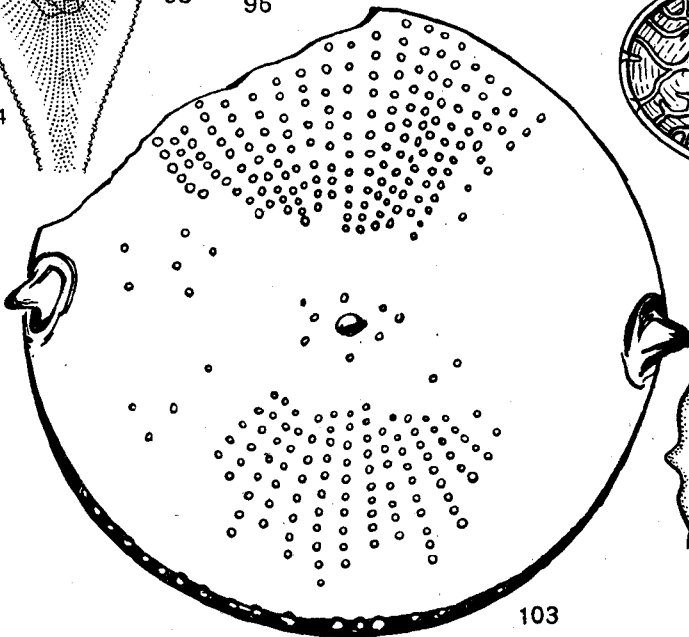
99b



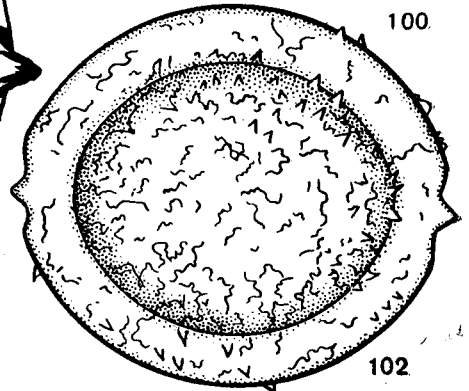
101



104



103



102



100

Створка ареолированная, реже без видимой структуры. Ареолы в лучистых рядах, расходящихся от центрального выроста. Вдоль оттянутых концов створки ареолы обычно расположены тонкой цепочкой (рис. 94). Около десяти видов. Палеоцен — плиоцен; расцвет в в. миоцене. Нижнесызранские отложения Ульяновской обл., в. эоцен Свердловской обл. (Камышлов), в. сармат Керченского п-ва, миоцен Ю. Сахалина и Камчатки; н. олигоцен Нов. Зеландии, миоцен Венгрии, Японии, Калифорнии.

Вне СССР в ископаемом состоянии: *Pseudorutilaria* Grove et Sturt, 1887; *Bacteriopsis* Karsten, 1928 (*Bacteria* Van Heurck, 1893).

#### СЕМЕЙСТВО RAPHONEIACEAE VAN HEURCK, 1880—1885

Панцирь с пояска линейный. Створки линейные или ланцетные, изопольные или гетеропольные. Осевое поле большей частью отсутствует, но у немногих видов имеется узкое либо более или менее широкое поле. Структура из ареола-камер и пор. Элементы структуры расположены в продольных и поперечных рядах. Концы створок обычно бесструктурные.

Включает семь морских родов, большинство из них вымершие.

*Sceptroneis* Ehrenberg, 1844. Тип рода — *S. caducea* Ehrenberg, 1844; миоцен, США. Панцирь с пояска линейный или слегка клиновидный. Створки линейные или ланцетные с гетеропольными концами. Головной конец расширен по сравнению с базальным более тонким концом. По продольной оси створки намечается у некоторых видов узколинейное осевое поле, створка с ареолами или порами, расположенными в поперечных и продольных рядах. Головной конец остается бесструктурным или покрыт мелкими порами. На полюсах створки иногда заметны отверстия поровых каналов, по одному на каждом конце (рис. 95). До пяти морских видов. Современное нахождение не достоверно. Палеоцен — миоцен, характерен для н. эоцена. Нижнесызранские и камышинские

отложения Поволжья, палеоцен и н. эоцен восточного склона Урала (Лозьвинская пристань, Полуночное, Ивдель); миоцен Венгрии, Японии, Калифорнии (последнее недостоверно).

*Raphoneis* Ehrenberg, 1844. Тип рода — *R. amphicerus* Ehrenberg, 1844; литораль, Северное море. Панцирь с пояска линейно-прямоугольный. Створки ланцетные, эллиптические или ромбические; концы их оттянутые, одинаковые. У палеогеновых видов наблюдается слабо выраженная гетеропольность. Нередко изопольность и гетеропольность выражена у одного и того же вида, что ставит его в положение, одинаково близкое как к р. *Sceptroneis*, так и к р. *Raphoneis*. Осевое поле хорошо заметно у современных видов, у древних оно обычно отсутствует. Структура створок из крупных ареол, расположенных продольными и поперечными рядами, очень редко они беспорядочно разбросаны (рис. 96). Около 20 современных и ископаемых видов. С палеоцена; обычен в палеоцене и нижнем эоцене. Нижнесызранские и камышинские отложения Поволжья, палеоцен и н. эоцен восточного склона Урала и З. Сибири, н. сармат Молдавии и ю.-з. Украины, мио-плиоценовые отложения Сахалина, плиоцен восточного побережья Камчатки; н. эоцен Дании (свита Молер), миоцен Венгрии, ср. миоцен Калифорнии. Современное распространение — в прибрежной зоне морей, нередко в обрастаниях, в дальневосточных морях, а также в Черном, Средиземном и других европейских морях.

*Trachysphenia* P. Petit, 1877. Тип рода — *Tr. australis* P. Petit, 1877; современный. Панцирь удлиненный, с пояска прямоугольный. Створки ланцетные. Концы створки клиновидные. Структура створки из крупных ареол, образующих взаимно пересекающиеся поперечные и продольные ряды; концы бесструктурные с изолированной порой. Осевое поле отсутствует (табл. X, фиг. 13). Род монотипный, морской. Миоцен — плиоцен. Плиоцен С. Сахалина (п-ов Шмидта), ср. плиоцен В. Камчатки; миоцен о-ва Хоккайдо. Современное распространение

Рис. 92—104.

- 92 — *Eunotogramma weissii* Ehrenberg, × 900; н. эоцен, Пензенская обл. (Жузе, 1955). 93 — *Terpsinoe americana* Ralfs: 93a — створка, 93b — вид с пояска, × 500; литориновые отложения, Ленинградская обл. (Диаг. ан., т. 2, 1949). 94 — *Rutilaria longicornis* Grun. et Temp., × 450; в. эоцен, Свердловская обл. (Жузе, 1955). 95 — *Sceptroneis caducea* Ehrenberg, × 450; палеоцен, восточный склон Урала (Диаг. ан., т. 2, 1949). 96 — *Raphoneis fuchsii* Pant., × 450; н. эоцен, Пензенская обл. (колл. А. П. Жузе). 97 — *Grunowiella gemmata* (Grun.) V. H., × 900; эоцен, Свердловская обл. (Диаг. ан., т. 2, 1949). 98 — *Cymatosira belgica* Grev.: 98a — створка, 98b — вид с пояска, × 1500; н. плиоцен, Сахалин, п-в Шмидта (колл. А. П. Жузе). 99 — *Cymatosira cymbeliformis* Grev.: 99a — створка, 99b — колония с пояска, × 1200; миоцен, Камчатка (Karsten, 1928). 100 — *Clavícula polymorpha* S. Урала (Жузе, 1951). 101 — *Poretzkia mirabilis* Jousé, × 500; в. мел, Свердловская обл. (Жузе, 1949). 102 — *Pseudocaulocodiscus jousae* Vekshina, × 750; бассейн р. Мугая, З. Сибирь (колл. В. Н. Векшиной). 103 — *Liradiscus ovalis* Grev., × 800; эоцен, восточный склон Урала (Karsten, 1928).



сомнительно (Hustedt, 1955) — море Бофор, шт. С. Каролина.

*Grunowiella* Van Heurck, 1892. Тип рода — *Sceptroneis gemmata* Grunow, 1866 (Hedwigia, Bd. V); н. эоцен, Дания. Панцирь с пояска прямоугольный, иногда изогнутый по продольной оси (изогнутость обычно хорошо выражена у форм длиной около или свыше 100 м). Створки линейно-ланцетные, иногда линейные с выраженной гетеропольностью. Головной конец округлый, обычно сужен, но в редких случаях расширен и срезан под прямым углом. Структура створки из крупных удлиненных ареол-камер, расположенных в один ряд. Головной конец бесструктурный, редко с одним рядом ареол по краю. Имеется широкое осевое поле (рис. 97). Два морских вида. Палеоцен — н. олигоцен; руководящий для эоцена. Палеоцен восточного склона С. Урала пос. (Полуночное, с Кашай), эоцен Поволжья и восточного склона Урала, в. эоцен — н. олигоцен Свердловской обл. и С. Казахстана; н. эоцен Дании и С. Германии, в. эоцен Швеции.

*Cymatosira* Grunow, 1862. Тип рода — *C. lorenziana* Grunow, 1862; современный. Панцирь с пояска удлиненно-прямоугольный. Створки ланцетные, чаще с оттянутыми концами. Осевое поле отсутствует, среднее поле у некоторых видов имеется. Структура створок в виде краевых коротких шипиков или беспорядочно рассеянных пор; концы створки обычно бесструктурные. Клетки соединены в короткие лентовидные колонии при помощи прикраевых шипов (рис. 98). Около пяти видов, из них два современных. С миоцена. Н. сармат Украины и Молдавии, мэотис Таманского п-ва, мио-плио-

цен Сахалина, Камчатки и Курильских островов; ср. миоцен Калифорнии (свита Темблор).

*Campylosira* Grunow, 1882 (Van Heurck Synopsis). Тип рода — *Synedra cymbelliformis* A. Schmidt, 1874; современный. Панцирь с пояска удлиненно-прямоугольный. Створки серповидно изогнутые, с выпуклым спинным и вогнутым брюшным краями, концы их клювовидно оттянуты. Осевое и среднее поле отсутствуют. Структура створок из пор, собранных в продольные и неяснопеременные ряды, по краю мелкие шипики. Клетки, соединяясь при помощи шипов, расположенных по краю створки, образуют лентовидные колонии (рис. 99). Два вида, из них один современный. С миоцена и ныне. Миоцен и плиоцен Сахалина, о-ва Хоккайдо. Современное распространение — в Тихом океане у побережья С. Америки и в Северном море.

*Clavicula* Pantočsek, 1886 (*Tabularia* Brun, 1896). Тип рода — *Clavicula polymorpha* Grunow et Pantočsek, 1886; миоцен, Венгрия. Панцирь с пояска линейно-прямоугольный, сильно вытянутый (до 300 м длины). Створки линейные с закругленными, неоттянутыми концами. Осевое и центральное поле отсутствуют. Структура створок из ареол, расположенных рыхло и беспорядочно на середине и более густо на концах. По краю створки короткие тонкие штрихи, с внутренней стороны которых имеется один ряд пор. Пять видов, из них достоверны два (рис. 100). В. эоцен — миоцен. В. эоцен и н. олигоцен Свердловской обл. (Камышлов) и С. Казахстана (Павлодар); миоцен Венгрии, Японии и Калифорнии.

К порядку *Mediales* следует отнести также р. *Clavularia* Greville (1865).

## ГРУППА ИСКОПАЕМЫХ СПОР НЕУСТАНОВЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

В эту группу включено 17 родов класса *Centricae*, известных на территории СССР ископаемыми и описанных по спорам. В большинстве случаев систематическая принадлежность родов, описанных по спорам, остается неустановленной, поэтому поместить их в принятую в настоящем издании генетическую классификацию не представлялось возможным. Несомненно, многие роды диатомовых, описанных по спорам, объединяют виды различных родов, так же как не исключена возможность и того, что споры видов одного рода помещены в различные роды. Данное обстоятельство объясняет встречаемость видов некоторых родов в резко разновозрастных отложениях; так, например, *Xanthiopyxis* или *Cladogramma* указываются для мела и затем в миоцене или *Pyxidicula* —

в н. юре, затем в палеоцене и, наконец, в мио-плиоцене. По-видимому, панцири вегетативных клеток большей части диатомовых, известных по спорам, не сохранились в ископаемом состоянии, и, таким образом, нет возможности определить их систематическое положение. Лишь в отношении некоторых родов можно предполагать принадлежность к уже известным диатомовым. Так, виды р. *Pyxidicula* в отложениях мио-плиоценового возраста являются, по всей вероятности, спорами р. *Thalassiosira*, виды р. *Xanthiopyxis* из миоцена России и Европы — спорами р. *Chaetoceros* или близкого ему неизвестного рода, виды р. *Pseudopyxilla* — спорами р. *Rhizosolenia*, а р. *Pterotheca* — спорами р. *Hemiaulus*. Почти во всех случаях панцирь спор отличается по форме и структуре

от панциря вегетативных клеток. Споры характеризуются следующими морфологическими особенностями: 1) шарообразным, эллипсоидальным или реже цилиндрическим панцирем без поясковых ободков; 2) различной формой и размерами обеих створок; 3) структурой из шипов, бугорков, выростов, иногда отсутствием всякой видимой структуры, в редких случаях из ареол; 4) гиалиновым краем створки; 5) более толсто окремненной оболочкой панциря, что делает споры тяжелее воды, облегчает погружение их на дно водоема, а также способствует их лучшей сохранности. Помимо тех 17 родов, которые включены нами в группу спор, в литературе указываются и многие другие, характеризующиеся теми же морфологическими особенностями.

*Acanthodiscus* Pantočsek, 1892. Тип рода — *A. rugosus* Pantočsek, 1892; палеоцен, Пензенская обл. Панцирь эллипсоидальный или дисковидный с полушаровидно-или коническо-выпуклой створкой. При боковом положении створки выпуклость выражена особенно хорошо. Структура створки из редких беспорядочно разбросанных пор, мелких шпиков (в особенности на выпуклинах) или тонкой штриховки. Края створки снабжены шипами. Строение панциря двух известных видов сходно со строением спор диатомовых (рис. 101). Палеоцен Пензенской и Свердловской областей (с. Кашай, пос. Полуночное).

*Poretzkia* Jousé, 1949. Тип рода — *P. mirabilis* Jousé, 1949; в мел, Свердловская обл. Панцирь дисковидный или эллипсоидальный. Створки слабовыпуклые, круглые или эллиптические, с клювовидными оттянутостями на полюсах. Средняя часть створки с овальной выпуклиной, которая также иногда имеет оттянутости на полюсах. Структура створки из мелких бугорков, шпиков, редких пор. Периферическая плоская часть створки бесструктурная. Подобно р. *Acanthodiscus* Pantočsek, вероятно, споры вымерших диатомовых. Известно семь морских видов (рис. 102). В мел — палеоцен. В мел и палеоцен Свердловской обл. (р. Б. Актай, р. С. Сосьва, Полуночное, Ивдель), в мел З. Сибири.

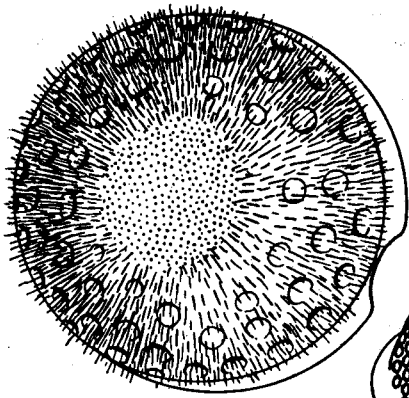
*Pseudoaulacodiscus* Vekshina, 1960. Тип рода — *Ps. jousae* Vekshina, 1961; коньяк (?), сантон-кампан, Западно-Сибирская низменность (бассейн р. Мугай). Панцирь дисковидный. Створки круглые плоские, слегка вогнутые на середине (диаметром 100—175 м), с клювовидно оттянутыми полюсами. Створки состоят из двух слоев; структура верхнего слоя мелкопористая, ряды пор собраны в пучки; структура нижнего слоя из бугорков. Вблизи

края створки расположены диаметрально два крупных шиповидных выроста (рис. 103). Род близок р. *Poretzkia* Jousé, но крупнее и снабжен выростами на створке. Род монотипный. В мел (кампан? — сантон — кампан) З. Сибири и восточного склона Урала (бассейн р. С. Сосьвы).

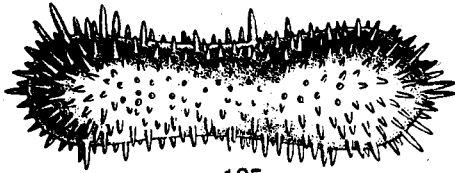
*Liradiscus* Greville, 1865 (*Epithelion* Pantočsek, 1894). Тип рода — *Liradiscus barbadensis* Greville, 1865; миоцен, о-в Барбадос. Панцирь эллипсоидальный, реже дисковидный. Створки эллиптические или круглые в виде равномерно выпуклых линз. Концы створок большей частью оттянуты и заострены. Структура створок состоит из шипов, штрихов и неравномерных утолщений. По краю створки обычно длинные шипики или край гиалиновый. Поясок отсутствует. Строение панциря и структура его характерны для спор, каковыми, по-видимому, и являются представители данного рода (рис. 104). Около десяти морских видов. В мел — миоцен. Палеоцен Ульяновской и Пензенской областей, эоцен Свердловской обл., З. Сибири, олигоцен Курской обл., Украины; в мел (свита Морено) Калифорнии, н. олигоцен Нов. Зеландии, миоцен Венгрии, Италии и США.

*Xanthiopyxis* Ehrenberg, 1844. Тип рода — *X. oblonga* Ehrenberg, 1844; миоцен, США. Панцирь шарообразный, эллипсоидальный, иногда удлинено-прямоугольный, без пояска и вставочных ободков. Створки большей частью очень выпуклые, круглые, эллиптические, линейные, нередко суженные посередине. Структура створок из густо и беспорядочно расположенных мелких шпиков и бугорков. Край нередко гиалиновый. Строение и структура панциря с несомненностью свидетельствуют о том, что это споры кл. *Centricae* (рис. 105—106). До 20 морских видов. Обычен в миоцене, руководящий род в миоцене Италии (Forti, 1908). В мел (?) — миоцен, н. олигоцен восточного склона Урала, в майкоп Таманского п-ва, миоцен Сахалина; в мел Калифорнии (?), миоцен Италии, Испании, Венгрии, США.

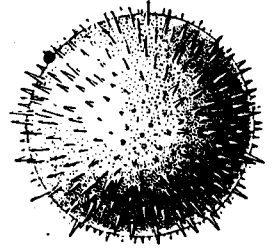
*Pyxidicula* Ehrenberg, 1838 (*Dictyopyxis* Ehrenberg, 1844). Тип рода — *Pyxidicula operculata*, Ehrenberg, 1838; миоцен, США. Панцирь шаровидный или эллипсоидальный. Створки очень выпуклые, в форме колпачка или почти конуса, край их обычно гиалиновый. Структура створок из крупных ареол-камер, образующих сплошную сетку с заметными тангенциальными рядами (рис. 107; табл. X, фиг. 14—15). Род вымерший. Ошибочно отнесенный к данному роду единственный современный вид следует включить в р. *Endictya* (*Pyxidicula mediterranea* Grunow). Род *Pyxidicula* — сборный, объединяет споры различных диатомовых кл. *Centricae*.



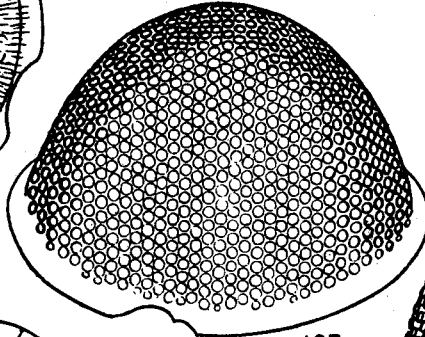
108



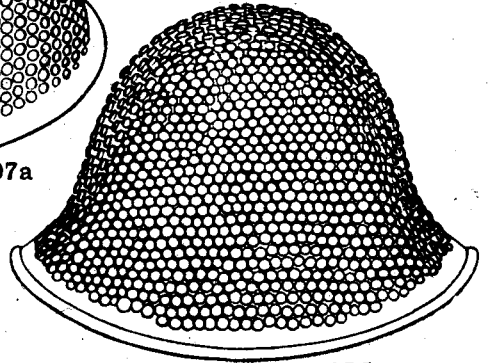
105



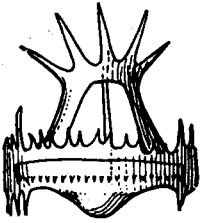
106



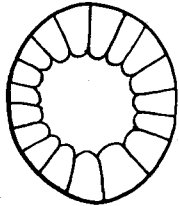
107a



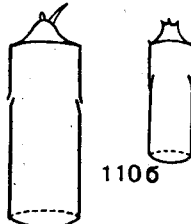
107b



109a

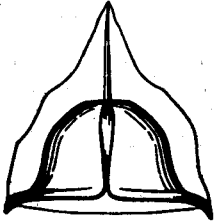


109b



110a

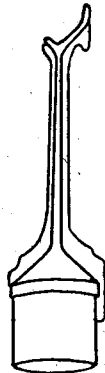
110b



112a



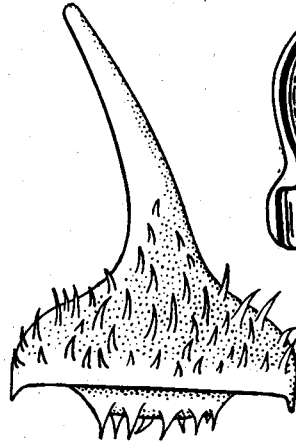
112b



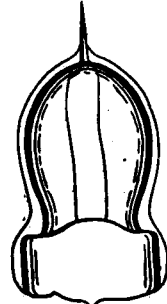
113



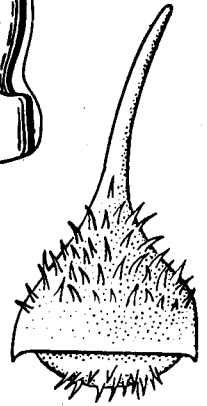
114



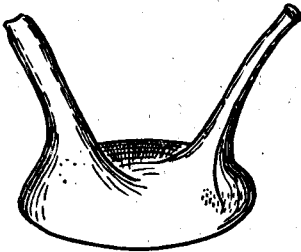
115a



111



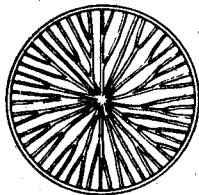
115b



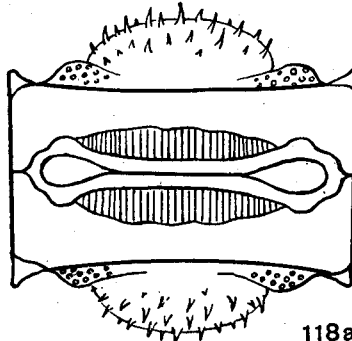
116



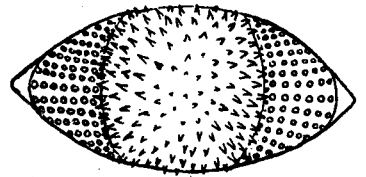
117a



117b



118a



118b

Часть видов, по всей вероятности, должна быть включена в р. *Thalassiosira*, спорами которого они, возможно, являются. Мы предполагаем, например, что все «*Pyxidicula*», широко известные в плиоцене Сахалина, Камчатки, Курильских островов и о-ва Хоккайдо, являются спорами *Thalassiosira*. Но другие виды рода (мел — палеоцен — эоцен) могли относиться к спорам также других диатомовых, чем и следует объяснить широкое вертикальное распространение рода. Около десяти видов. В. мел — плиоцен. В. мел восточного склона Урала, палеоцен — эоцен Поволжья, восточного склона Урала и З. Сибири, олигоцен Украины, плиоцен Сахалина, Камчатки, Командорских и Курильских островов; в. мел Гданьской бухты, н. эоцен Дании и Швеции, миоцен — плиоцен США, Японии.

*Haynaldia* Pantošek, 1889 (*Haynaldiella* Pantošek, 1892; *Haynaldiella* Pantošek, 1903). Тип рода — *H. antiqua* Pantošek, 1889; палеоцен, Ульяновская обл. Панцирь сферический. Створки круглые, очень выпуклые, с гиалиновым кантом по краю. Структура створок из тонких штришков или шпиков, расходящихся от центра или от небольшого среднего поля. Среднее поле гладкое или покрытое мелкими порами. Иногда на створке плоские круглые утолщения в виде пятен. Споры диатомовых из кл. Centricae характерные для миоцена. Три морских вида (рис. 108). Палеоцен — плиоцен. Палеоцен Ульяновской, Пензенской и Свердловской областей, плиоцен Сахалина, Камчатки, о-ва Беринга, Курильских островов; миоцен Венгрии, США и Японии (о-в Хоккайдо).

*Stephanogonia* Ehrenberg, 1844. Тип рода — *S. polygona* Ehrenberg, 1844; миоцен США (Ноттингэм). Строение панциря неизвестно. Ископаемыми известны круглые створки с значительной выпуклостью в средней части. Выпуклина круглая или многогранная, в последнем случае снабжена острыми шипами. Периферическая часть створки пересекается грубыми, обычно радиальными ребрами, раз-

дваивающимися у краев. Край створки снабжен у некоторых видов шипами. Структура мелкопористая. Описано около шести видов, часть, по-видимому, синонимы (рис. 109). Миоцен Ю. Сахалина (залев Анива), олигоцен Мангышлака; миоцен Венгрии, Италии, Японии, ср. миоцен Калифорнии.

*Pseudopyxilla* Forti, 1909. Тип рода — *Ps. Temperiana* Forti, 1909; миоцен, Италия. Панцирь цилиндрический, толстостенный. Створки различаются по форме и размерам. Эпитека удлинненно-цилиндрическая с конусовидно- или куполовидновыпуклой вершиной, реже верхушка вытянута в роговидный, ветвящийся на конце отросток. Гипотека короткоцилиндрическая или дисковидная. Структура створок из мелких шпиков или отсутствует, обычно без выростов. Ископаемыми чаще встречаются эпитеки и очень редко целые панцири. Род объединяет споры древних диатомовых, вероятно, родственных *Rhizosolenia*. К этому роду ошибочно относили также споры современных видов р. *Rhizosolenia* (рис. 110). Около 15 морских видов. В. мел — миоцен. В. мел Приполярного и восточного склона С. Урала, палеоцен Поволжья и Свердловской обл., н. сармат ю.-з. Украины, плиоцен Камчатки; н. эоцен Дании, сармат Венгрии, миоцен Италии (Марморито, Бергонцано), С. Америки (Ричмонд, Сан-Франциско), Японии.

*Pterotheca* Grunow, 1883. Тип рода *Pt. (Pyxilla?) aculeifera* Grunow (in V. H. Syn, 1880—1885); н. эоцен, Дания. Панцирь цилиндрический, воронковидный или бокаловидный. Изредка ископаемыми встречаются по два панциря, соединенные короткими шипами и окруженные гиалиновым чехлом. Эпитека цилиндрическая либо в виде опрокинутой воронки или бокала, суженного к вершине и оттянутого в длинный роговидный вырост, изогнутый или прямой. Иногда по краю эпитеки имеются острые короткие шипики, представляющие концы ребер, покрывающих створку. Эпитека и ее выросты окружены гиалиновым чехлом. Гипотека короткоцилиндрическая, иногда также

Рис. 105—118.

105 — *Xanthiopyxis oblonga* Ehrenberg, ×1000; миоцен, Италия (Forti, 1910—1913). 106 — *Xanthiopyxis globosa* Ehrenberg, ×1000; миоцен, Италия (Forti, 1910—1913). 107а, 107б — *Pyxidicula* Ehrenberg (споры *Thalassiosira*), ×900; плиоцен, Камчатка (колл. А. П. Жузе). 108 — *Haynaldia punctata* Jousé, спора (?), ×1500; н. плиоцен, С. Сахалин (колл. А. П. Жузе). 109а, 109б — *Stephanogonia cincta* Pant., ×600; миоцен, США (Karsten, 1928). 110а, 110б — *Pseudopyxilla aculeata* Jousé, ×1000; в. мел, восточный склон С. Урала (колл. А. И. Кротова). 111 — *Pterotheca aculeifera* Grun., ×1500; мел, Свердловская обл. (Днат. ан., т. 2, 1949). 112 — *Pterotheca uralica* Jousé; 112а — эпитека с пояса; 112б — гипотека, ×1000; палеоцен, Свердловская обл. (Днат. ан., т. 1949). 112 — *Pterotheca* sp. (aff. *carinifera* Grun.), ×1000; в. мел, Свердловская обл. (Жузе, 1951). 114 — *Pterotheca aculeifera* Grun.: две створки, ×900; в. мел, Свердловская обл. (Жузе, 1951). 115а, 115б — *Kentrodiscus aculeatus* Hanna, ×740; в. мел, Калифорния (Hanna, 1927). 116 — *Keratophora robusta* Pant., ×600; палеоцен, Пензенская обл. (Lefebure, Atlas, 1947). 117 — *Cladogramma conticum* Grev.: 117а — вид сбоку, 117б — створка, ×700; н. миоцен, Таманский п-в (Karsten, 1928). 118 — *Goniothecium odontella* Ehrenberg; 118а — колония из двух панцирей, 118б — гипотека, ×900; в. мел, Свердловская обл. (Жузе, 1951)



с выростом, но чаще в форме плоской крышечки. На гипотеке обычные тонкие ребра, лучисто расходящиеся от центра к краю. Структура створок, помимо ребер, состоит из шпиков и бугорков; иногда створки гладкие. Споры, весьма вероятно, принадлежат к видам р. *Hemiaulus* (рис. 111—114). Свыше 20 морских видов. В. мел — плиоцен; в массе в в. мелу, палеоцене и эоцене. В. мел бассейна рек С. Сосьвы, Оби, в Тургайском проливе, палеоцен Пензенской, Ульяновской и Свердловской областей, н. эоцен Поволжья и восточного склона С. Урала, в. эоцен — н. олигоцен Свердловской обл., З. Сибири, миоцен и плиоцен Камчатки, Сахалина; в. мел Гданьской бухты, Калифорнии, н. эоцен Дании, С. Германии, в. эоцен Швеции, миоцен Японии и Калифорнии.

*Kentrodiscus* P a n t o ō s e k, 1889. Тип рода — *K. fossilis* Pantošek, 1889; палеоцен, Ульяновская обл. Панцирь конусовидный. Створки резко различаются размерами и формой: эпитека конусовидная и обычно вытянутая в виде рога, а гипотека полусферической формы. Структура мелкопористая и из острых изогнутых шипов. Споры неуставленного систематического положения (рис. 115). Три морских вида. В. мел — миоцен. Нижнесызранские отложения Ульяновской обл., олигоцен Украины; в. мел Калифорнии, н. олигоцен Нов. Зеландии, сармат Венгрии.

*Keratophora* P a n t o ō s e k, 1889. Тип рода — *K. robusta* Pantošek, 1889; палеоцен, Пензенская обл. Панцирь эллипсоидальный. Створки (эпитека) широкоэллиптические, с двумя длинными толстыми и полыми внутри выростами на полюсах. Гипотека неизвестна. Структура эпитеки из мелких шпиков или створка гладкая (рис. 116). Систематическое положение рода и его самостоятельность сомнительны. По мнению Форти (Forti, 1909), род следует объединить с р. *Pterotheca*. Два морских вида. Палеоцен — олигоцен. Палеоцен Пензенской, Воронежской и Свердловской областей, олигоцен Луганской обл.

*Cladogramma* E h r e n b e r g, 1844. Тип рода — *C. californicum* Ehrenberg, 1844; миоцен, Калифорния. Панцирь короткоцилиндрический, с круглыми створками. Структура створок из тонких, дихотомически ветвящихся ребер; иногда есть мелкие поры (рис. 117). До пяти морских видов. По-видимому, споры. В. мел — миоцен. Н. миоцен Таманского п-ва; в. мел Калифорнии, ср. и в. миоцен США.

*Goniothecium* E h r e n b e r g, 1844. Тип рода — *G. odontella* Ehrenberg, 1844; миоцен, Калифорния. Панцирь эллипсоидальной формы.

Ископаемыми нередко встречаются парные панцири и отдельные створки. Эпитека эллиптическая, на полюсах с двумя короткими выростами, снабженными шипами. Средняя часть створки выпуклая, отделена глубокими бороздами и покрыта мелкоточечными параллельными рядами штрихов; остальная часть створки бесструктурная. Широкий гиалиновый кант окружает наружный край эпитеки. Гипотека эллиптической формы, с заостренными, слегка оттянутыми концами, без выростов на полюсах; пересекается четырьмя поперечными бороздами; две глубокие борозды отделяют среднюю часть и две менее глубокие расположены ближе к полюсам створки. Иногда вдоль створки проходят две глубокие продольные борозды. Структура гипотекы мелкошиповатая. Строение панциря обнаруживает черты, сходные с таковыми р. *Hemiaulus* (эпитека) и р. *Poretzkia* (гипотека). Споры неуставленного систематического положения, особенно характерные для флоры верхнего мела и палеоцена (рис. 118). Достоверно известно пять морских видов. В. мел — миоцен, массовое развитие в в. мелу в бассейне рек С. Сосьва, Лозьва и Сыня; нижнесызранские и камышинские отложения Поволжья, палеоцен восточного склона Урала (С. Сосьва, Ивдель, Полуночное, Лозьвинская пристань), миоцен о-ва Беринга, Сахалина и Камчатки; миоцен Японии, США. Донные отложения Антарктики (переотложенные).

*Odontotropis* G r u n o w, 1884. Тип рода — *O. cristata* Grunow, 1884; донные отложения, Баренцево море (во вторичном залегании). Панцирь с пояса трапециевидный. Створки эллиптические с заостренными концами; отличаются одна от другой размерами и формой. Вдоль продольной оси эпитеки проходит высокий крепкий киль; края его гладкие или зубчатые, иногда на полюсах с длинными щетинками. Гипотека не имеет выростов и обычно менее выпуклая. Край створки обычно окружен широким гиалиновым кантом. Створки бесструктурные, реже с мелкими порами или штриховатые (рис. 119, 120). Около десяти морских видов. Строение и структура панциря позволяют рассматривать этот род в числе спор диатомовых класса *Centricae*. В. мел — эоцен. В. мел Свердловской обл., нижнесызранские и камышинские отложения Поволжья, палеоцен и эоцен восточного склона Урала и З. Сибири; в. мел Калифорнии (свита Морено), сенон Гданьской бухты, н. эоцен Дании и С. Германии.

*Gyrodiscus* W i t t, 1886. Тип рода — *G. vortex* Witt, 1886; палеоцен, Поволжье. Панцирь дисковидный, створки круглые с конусовидно

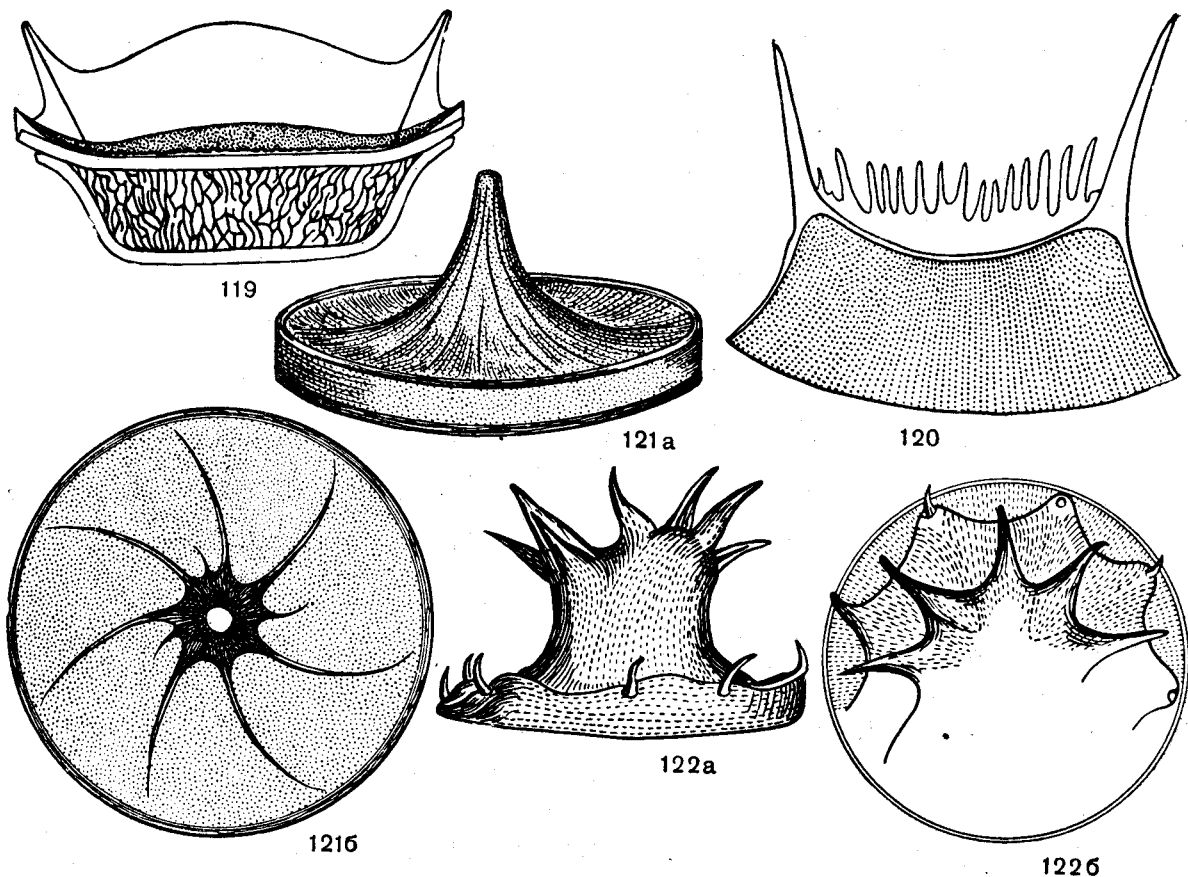


Рис. 119—122.

119 — *Odontotropis carinata* Grun., × 500; эоцен, Свердловская обл. (колл. А. И. Кротова). 120 — *Odontotropis cristata* Grun., × 500; сенон, Гданьская бухта (Schulz, 1935). 121 — *Gyrodiscus vortex* Witt: 121a — вид сбоку; 121b — створка, × 900; палеоцен, Ульяновская обл. (Lefébure, Атлас). 122 — *Pyrogodiscus armatus* Kitt.: 122a — вид сбоку, 122b — створка, × 600; палеоцен, Ср. Поволжье (Lefébure, Атлас)

выпуклой серединой. От центра выпуклой части створки к ее краю проходят 7 или 12 прямых или S-образно изогнутых ребер. Поверхность створки бесструктурная. Систематическая самостоятельность рода сомнительна, по-видимому споры, сходные с *Acanthodiscus* Pantočsek (рис. 121). Род монотипный. Палеоцен — миоцен. Нижнесызранские отложения Ульяновской и Саратовской областей; миоцен Венгрии.

*Pyrogodiscus* Kitton, 1883. Тип рода — *P. armatus* Kitton, 1883; миоцен, Венгрия. Панцирь дисковидный с округлыми створками, сильно куполовидно вздутыми. По внешнему краю выпуклой части створки расположены очень грубые клиновидные шипы (до 8). Прикраевая зона радиальноволокнистая. Здесь выпуклые участки сменяются вогнутыми. На вершинах выпуклых участков около края

крепкие шипы. Вдоль выпуклых участков створки тонкие гиалиновые лучи. Краевая зона густо заштрихована, остальная поверхность створки беспорядочно и тонко ареолированная (рис. 122). По-видимому, сборный род, чем можно объяснить встречаемость в резко разновозрастных отложениях. Четыре морских вида. Альб — миоцен. Палеоцен Ульяновской обл.; альб Германии (Ганновер), миоцен Венгрии.

В группу спор следует поместить также следующие роды: *Di cladia* Ehrenberg, 1844; *Micrampula* Hanna, 1927; *Syndetoneis* Grunow, 1888; *Periptera* Ehrenberg, 1844; *Mastogonia* Ehrenberg, 1844; *Syringidium* Ehrenberg, 1845; *Syndendrium* Ehrenberg, 1845; *Hercotheca* Ehrenberg, 1844; *Pantočsekia* Grunow, 1886; *Chasea* Hanna, 1934.

## КЛАСС PENNATAE. ПЕННАТНЫЕ, ИЛИ ПЕРИСТЫЕ<sup>1</sup>

Клетки одиночные или образуют разнообразные колонии. Панцирь с пояска линейный, таблитчатый или клиновидный, прямой, реже согнутый или S-образно изогнутый; иногда имеются вставочные ободки с септами или без них. Створки обычно удлинённые, разнообразной формы, изопольные или гетеропольные, симметричные по отношению к продольной и поперечной плоскостям, реже по отношению только к одной из этих плоскостей; у немногих родов створки асимметричны. Структура створок состоит из поперечных штрихов или из

ребер, реже из рядов ареол. По продольной оси створки структура обычно прервана; здесь находится бесструктурное осевое поле, которое посредине створки часто расширяется, образуя среднее поле.

У большинства видов на осевом поле расположен щелевидный шов, хорошо развитый или зачаточный. У видов с каналовидным швом последний обычно сдвинут к краю створки или находится в киле или крыле, проходящем по краю створки.

Включает два порядка.

### ПОРЯДОК AGARHINALES. БЕСШОВНЫЕ

Панцирь иногда со вставочными ободками и септами. Створки линейные, ланцетные, реже эллиптические, ромбические, бобовидные или булавовидные. По продольной оси створки обычно имеется осевое поле, по терминологии иностранных авторов — «ложный шов»; шов отсутствует. Структура створки состоит из поперечных штрихов, реже кроме штрихов имеются поперечные ребра.

Включает два семейства<sup>2</sup>.

#### СЕМЕЙСТВО TABELLARIACEAE WEST, 1904

Клетки в лентовидных, цепочковидных или кустиковидных колониях. Панцирь с пояска линейный, таблитчатый или клиновидный, со вставочными ободками, иногда многочисленными, и с септами. Створки — от линейных до эллиптических и ланцетных, реже булавовидные или бобовидные, с поперечными штрихами, иногда и с поперечными ребрами. Осевое поле линейное, у ребристых форм обычно пересекаемое поперечными ребрами; среднее поле отсутствует.

Включает семь родов, большей частью морских, известных в современном и ископаемом состоянии.

*Tetracyclus* Ralfs, 1843. Тип рода — *T. lacustris* Ralfs, 1843; современный. Панцирь в виде высокой овальной коробки, с пояска прямоугольный, с многочисленными вставочными ободками; ободки обычно на одном из полюсов не замкнуты, на другом (реже на обоих полюсах) снабжены септами, несколько утолщенными на свободных концах. Септы и откры-

тые концы соседних вставочных ободков обычно чередуются друг с другом. Створки изопольные, овальные, реже круглые или ланцетные до почти ромбических, иногда посредине расширенные; поперечные ребра грубые, редкие, штрихи частые, нежнопунктирные, осевое поле узкое, линейное (рис. 123, 124). Около десяти пресноводных видов, современных и ископаемых. С миоцена. Миоцен 3. Сибири и Приморского края, сармат Запорожской обл. и Молдавской ССР, плиоцен В. Сибири (Тункинская и Баргузинская котловины), Приморского края, четвертичные преимущественно северных областей СССР, Приморского края и Камчатки; неоген Румынии, Германии, Франции, Японии, четвертичные Фенноскандии. Современное распространение — в литорали пресных, преимущественно северных и горных, водоемов.

*Praeepithemia* Jousé, 1952. Тип рода — *Praeepithemia robusta* Jousé, 1952; миоцен, Приморский край. Панцирь дорсовентральный, толстостенный. Створки изопольные, слегка согнутые, бобовидные, несколько суженные к концам, с выпуклым спинным и слегка вогнутым брюшным краем. Структура створки состоит из поперечных пунктирных штрихов. Имеются грубые поперечные слегка изогнутые ребра (псевдосепты или септы). Шов отсутствует (рис. 125). Род недостаточно описан; структура створки сближает его с родом *Tetracyclus* Ralfs и отчасти с родом *Epithemia* Brébisson; с последним из них р. *Praeepithemia* сходен также формой створки, но отличается отсутствием шва. Один ископаемый вид. Миоцен. Единичные находки среди обильной пресноводной литоральной диатомовой флоры миоцена Приморского края (оз. Ханка).

*Rhabdonema* Kützling, 1844. Тип рода — *Diatoma arcuatum* Lyngbye, 1819; современный. Панцирь с пояска прямоугольный, с многочис-

<sup>1</sup> Составила В. С. Шешукова-Порецкая.

<sup>2</sup> Представители третьего семейства — Entopylaeae, которое объединяет наиболее примитивные роды порядка Agarhinales, в ископаемом состоянии в СССР неизвестны.



ленными вставочными ободками, имеющими структурную поверхность; септы более или менее плоские, расположены на одном или обоих полюсах, реже и на боковых сторонах. Створки изопольные, линейные, реже овальные, иногда сильно вздутые у концов или посередине; края створки прямые или волнистые; осевое поле очень узкое; имеются поперечные пунктирные штрихи или ряды грубых ареол, часты также поперечные ребра (рис. 126, 127). Около 20 морских видов современных и ископаемых; некоторые из них не вполне достоверны. С н. миоцена. Неоген Ю. Сахалина, Курильских островов, Камчатки, майкоп С. Кавказа, миоцен Азербайджана, сармат юга Европейской части СССР, мзотис Таманского п-ва, акчагыл С. Прикаспия, четвертичные севера Европейской части СССР, Латвийской ССР, Камчатки; неоген Алжира, Японии, миоцен Венгрии, Италии, Калифорнии, Мексики, четвертичные Фенноскандии, З. Европы, С. Америки. Современное распространение — повсеместно в морях, преимущественно в литоральной зоне.

*Grammatophora* E h r e n b e r g, 1839 (1841). Тип рода — *Gr. angulosa* Ehrenberg, (1839) 1841; современный. Клетки в зигзагообразных цепочках. Панцирь с пояска прямоугольный, с двумя вставочными ободками, обычно имеющими структуру только у полюсов. Каждый вставочный ободок с двумя длинными, слегка изогнутыми или сильно волнистыми септами. Загиб створки с короткими псевдосептами. Створки изопольные, линейные, овальные, редко бобовидные, с прямыми или волнистыми краями. Структура створки из грубых или нежных точек в прямых поперечных и продольных или косо пересекающихся рядах; на полюсах створки структура обычно незаметна, здесь имеются слизевые поры. Осевое поле очень узкое, иногда едва различимое. В ископаемом состоянии часто встречаются отдельные вставочные ободки с септами (рис. 128). Около 30 морских как современных, так и ископаемых видов. С н. миоцена. Неоген Сахалина, Курильских островов, Камчатки, майкоп С. Кавказа, миоцен Азербайджана, сармат юга Европейской части СССР, мзотис Таманского п-ва, акчагыл С. Прикаспия, четвертичные северной половины Европейской части СССР, Латвийской и Эстонской ССР; неоген Испании, Алжира, Калифорнии, Японии, миоцен Венгрии, Италии, Мексики, четвертичные Европы, С. Америки. Современное распространение — повсеместно в морях, преимущественно в литоральной зоне.

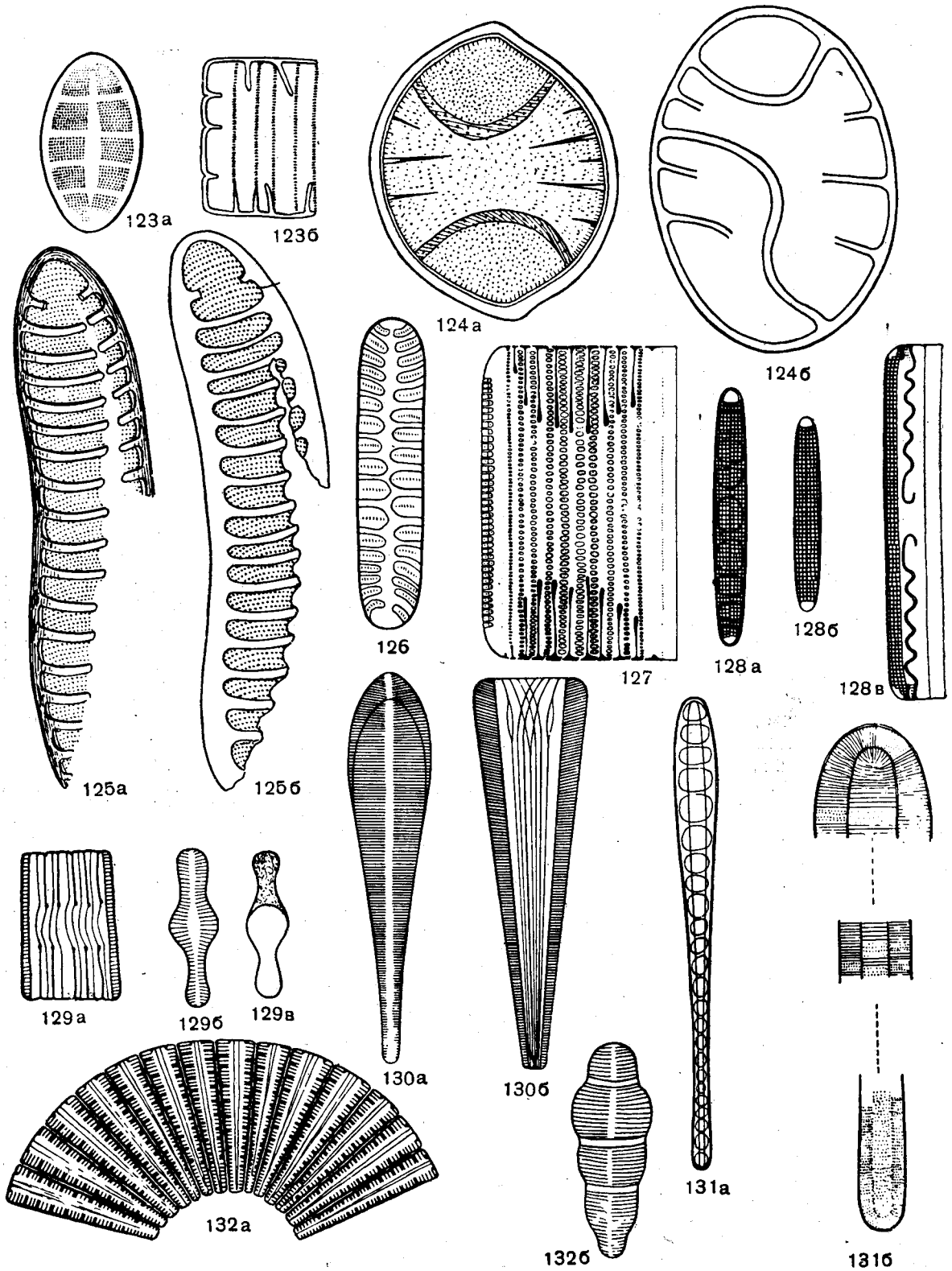
*Tabellaria* E h r e n b e r g, 1840. Тип рода — *Conferva flocculosa* Roth, 1797; современный. Клетки соединены в зигзагообразные цепочки

или в звездчатые колонии. Панцирь с пояска прямоугольный, с двумя или многими вставочными ободками; ободок на одном полюсе не сомкнут, на другом снабжен глубоко внедряющейся внутрь клетки плоской септой, валикообразно утолщенной на свободном конце. Септы и открытые концы соседних вставочных ободков чередуются между собой. Створки изопольные, линейные или овальные на концах, а большей частью и в середине расширенные; поперечные штрихи очень тонкие; осевое поле узколинейное. В ископаемом состоянии иногда встречаются только вставочные ободки с септами (рис. 129). Около пяти пресноводных видов современных и ископаемых. С миоцена. Плиоцен В. Сибири (Баргузинская котловина), Камчатки, З. Сибири, Приморского края, сармат Таманского п-ва, плиоцен Приморского края, четвертичные — повсеместно; мио-плиоцен З. Европы. Современное распространение — повсеместно в литорали и в планктоне пресных, реже слабосоленоватых водоемов.

*Licmophora* A g a r d h, 1827. Тип рода — *Echinella paradoxa* Lyngbye, 1819; современный. Клетки в веерообразных колониях, прикрепленных к субстрату простыми или разветвленными слизистыми ножками. Панцирь с пояска клиновидный, с двумя вставочными ободками; на узком (базальном) конце ободки не сомкнуты, на широком (апикальном) снабжены плоскими, обычно короткими септами, по одной на каждом ободке. Створки гетеропольные, булавовидные, с неяснопунктирными, иногда грубопунктирными штрихами; у немногих видов нежнопунктирные штрихи чередуются с тонкими ребрами. Осевое поле узколинейное, часто развитое в виде ребра (рис. 130). Около 30 видов морских современных, реже ископаемых. Вследствие легкой растворимости их тонкого панциря в ископаемом состоянии встречаются редко. С миоцена. Сармат Керченского п-ва и степной части Крыма, плиоцен с.-з. Камчатки, четвертичные Ленинградской и Архангельской областей, Карельской АССР; миоцен Италии, четвертичные Швеции. Современное распространение — повсеместно в обрастаниях в литоральной зоне морей.

*Climacosphenia* E h r e n b e r g, 1843. Тип рода — *Cl. moniligera* Ehrenberg, 1843; современный. Панцирь с пояска клиновидный, с двумя вставочными ободками; на ободках многочисленные боковые септы, которые соприкасаются друг с другом по продольной оси, образуя «шов» с зубчатым краем. Створки гетеропольные, булавовидные до яйцевидно-ланцетных, с поперечными тонкими пунктирными штрихами, прерванными двумя продольными гиалиновыми





линиями; осевое поле неясное. Поясковые ободки с более грубыми поперечными штрихами (рис. 131). Четыре морских вида, один из них современный. С миоцена. Сармат Хмельницкой обл. и Молдавской ССР; неоген Алжира, Калифорнии, сармат Венгрии. Современное распространение — в обрастаниях литоральной зоны теплых морей, из европейских — в Средиземном море.

#### СЕМЕЙСТВО FRAGILARIACEAE DE TONI, 1890

Клетки одиночные или в лентовидных, цепочковидных, реже звездчатых или веерообразных колониях. Панцирь с пояска линейный, таблитчатый или клиновидный, обычно без вставочных ободков; септы всегда отсутствуют. Створки линейные до эллиптических, реже ромбические или булавовидные, с поперечными штрихами, иногда также с поперечными ребрами.

Включает 11 родов морских и пресноводных, известных из современных водоемов, а также в ископаемом состоянии.

*Meridion* Agardh, 1824. Тип рода — *Echinella circularis* Greville, 1823; современный. Клетки в веерообразных колониях. Панцирь с пояска клиновидный, с более или менее ясно выраженными вставочными ободками, без септ. Створки гетеропольные, булавовидные, с тупо закругленными концами, с грубыми поперечными ребрами (псевдосептами) и расположенными между ними нежными пунктирными штрихами; осевое поле узколинейное (рис. 132а, 132б). Род монотипный, пресноводный. С миоцена. Неоген Камчатки, миоцен Закарпатья, З. Сибири, плиоцен Грузии, четвертичные повсеместно; мио-плиоцен Франции, плиоцен Калифорнии, четвертичные Фенноскандии и З. Европы. Современное распространение — в пресных, преимущественно текучих водах, чаще на севере и в горных областях.

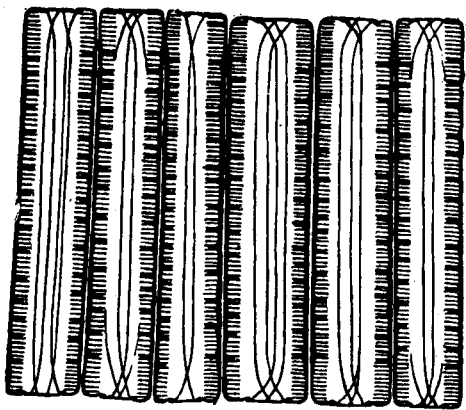
*Diatoma* De Candolle, 1805. Тип рода — *Fragilaria hiemalis* Lyngbye, 1819; современный.

Клетки в лентовидных колониях или в зигзагообразных цепочках. Панцирь с пояска прямоугольный, иногда со вставочными ободками, без септ. Створки изопольные, от линейных до эллиптических, с закругленными, иногда оттянутыми или головчатыми концами. Поперечные ребра (псевдосепты) многочисленны, между ними неясные пунктирные штрихи; осевое поле узколинейное (рис. 133). Около десяти видов, почти исключительно пресноводных, современных и ископаемых. С миоцена. Неоген Камчатки, миоцен Закарпатья, сармат Хмельницкой обл., плиоцен Грузии, четвертичные повсеместно; мио-плиоцен Германии, Франции, четвертичные Европы. Современное распространение — повсеместно среди обрастаний в пресных водоемах, реже в слегка солоноватых.

*Plagiogramma* Greville, 1859. Тип рода — *Denticula interrupta* Gregory, 1857; современный. Клетки в лентовидных колониях. Панцирь с пояска удлиненно-прямоугольный, иногда несколько перетянутый перед полюсами, без вставочных ободков и септ. Створки изопольные, линейные до ланцетных, реже узкоэллиптические с закругленными, иногда оттянутыми концами. На створках от одного до нескольких (чаще до четырех) поперечных ребер, плоских или внедряющихся внутрь клетки в виде псевдосепт. Одна пара псевдосепт обычно ограничивает бесструктурное среднее поле, вторая расположена перед полюсами. Остальная поверхность створки покрыта ареолами или точками в более или менее прямых поперечных и продольных рядах; у полюсов структура гораздо нежнее, иногда неразличимая. Осевое поле узколинейное, иногда почти незаметное (рис. 134, 135). Более десяти морских современных и ископаемых видов. С олигоцена (позднего эоцена?). Харьковский ярус УССР, сармат Хмельницкой обл., Таманского п-ва, акчагыл С. Прикаспия, четвертичные севера Европейской части СССР; неоген Японии, миоцен Венгрии, Калифорнии и Мексики, четвертичные Швеции, Польши, Германии и

Рис. 123—132.

123 — *Tetracyclus ellipticus* Grun.: 123а — створка; 123б — вид с пояска,  $\times 1000$ ; миоцен, З. Сибирь, р. Тым (колл. В. С. Порецкой). 124а, 124б — *Tetracyclus miocenicus* Jousé: створка с псевдосептами,  $\times 1000$ ; в. миоцен, Приморский край (колл. А. П. Жузе). 125а, 125б — *Praeepithemia robusta* Jousé,  $\times 1000$ ; в. миоцен, оз. Ханка (Жузе, 1952). 126 — *Rhabdonema japonicum* var. *recta* Temp. et Brun.,  $\times 1000$ ; в. миоцен (марьямская свита), Ю. Сахалин (колл. В. С. Порецкой). 127 — *Rhabdonema arcuatum* Kutz.: вид с пояска,  $\times 1000$ ; четвертичные, Охотское море, Диат. ан., т. 2, 1950). 128 — *Grammatophora angulosa* Ehrenberg: 128а, 128б — створка, 128в — вид с пояска,  $\times 900$ ; четвертичные, Японское море (Диат. ан., т. 3, 1950). 129 — *Tabellaria flocculosa* Kutz.: 129а — вид с пояска, 129б — створка, 129в — вставочный ободок с септой, соврем. (Диат. ан., т. 3, 1950). 130 — *Licmophora ehrenbergii* Grun.: 130а — створка; 130б — вид с пояска,  $\times 500$ , соврем., Баренцево море (Диат. ан., т. 3, 1950). 131 — *Climacosphenia monilifera* Ehrenberg: 131а — створка с лежащим под ней вставочным ободком,  $\times 250$ , 131б — части створки с деталями структуры,  $\times 800$ ; соврем., Калифорнийский залив (Сирр, 1943). 132а — *Meridion circulare* Ag., колония,  $\times 1000$ ; соврем. (Диат. ан., т. 3, 1950); 132б — *Meridion circulare* var. *constrictum* Van Heurck,  $\times 1500$ ; четвертичные, Ленинградская обл. (колл. В. С. Порецкой)



133 a



133b



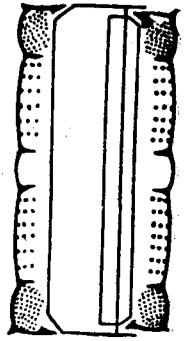
134a



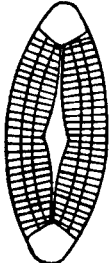
134b



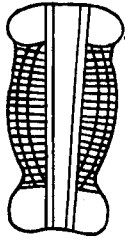
135a



135b



136a



136b



137



138a



138b



139



140



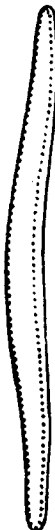
141



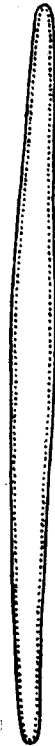
142a



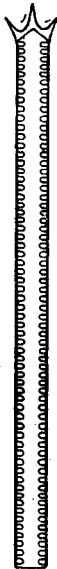
142b



143a

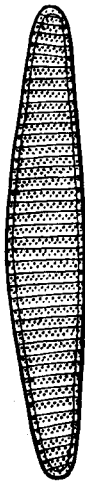


143b

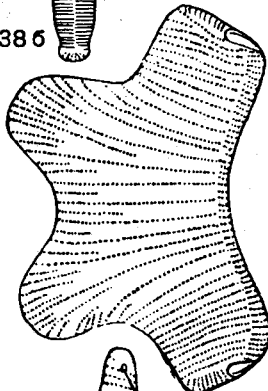


144b

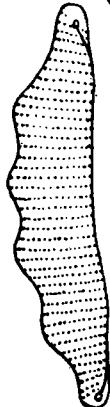
144a



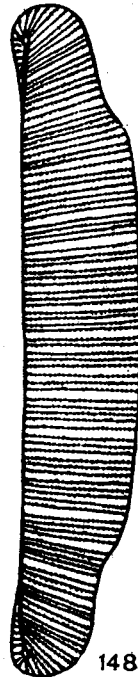
145



146



147



148

С. Америки (США). Современное распространение — в литорали морей, большей частью теплых, реже северных (до Арктики).

*Dimerogramma Ralfs*, 1861. Тип рода — *Denticula nana* Gregory, 1857; современный. Клетки в лентовидных колониях. Панцирь с пояска удлинено-прямоугольный, обычно более или менее перешнурованный перед закругленными концами, без вставочных ободков и септ. Створки изопольные, линейные до ланцетных, реже эллиптические, с закругленными или клиновидными, иногда несколько оттянутыми концами. Ареолы в прямых поперечных и продольных рядах, иногда ареолы вытянуты в поперечном направлении в виде ребер. Осевое поле отчетливое, узколанцетное или линейное, иногда в середине расширенное (рис. 136). Около десяти морских, современных и ископаемых видов. С миоцена. Сармат юга Европейской части СССР, мзотис Таманского п-ва, четвертичные Архангельской и Ленинградской областей, Карельской АССР; третичные (?) Швеции, неоген Алжира, миоцен Венгрии и Калифорнии, четвертичные Швеции, Польши, Германии и С. Америки (США). Современное распространение — в литорали морей, большей частью в теплых.

*Opephora Petit*, 1888. Тип рода — *Meridion marinum* Gregory, 1857; современный. Клетки одиночные, реже в коротких лентовидных колониях. Панцирь с пояска клиновидный до почти прямоугольного, без вставочных ободков и септ. Створки гетеропольные, яйцевидные, клиновидные, иногда почти ланцетные или линейные, с закругленными концами. Поперечные ребра грубые, длинные или короткие, створка между ребрами очень нежно-, часто неяснопоройдная. Осевое поле от узколинейного до широколанцетного (рис. 137). Около пяти морских и пресноводных видов, современных и ископаемых. С миоцена. Миоцен Закарпатья, сармат

юга Европейской части СССР, мзотис Таманского п-ва, плиоцен В. Сибири (Тункинская котловина), Камчатки, Грузии, четвертичные повсеместно; мио-плиоцен Франции, плиоцен Калифорнии, четвертичные Фенноскандии, З. Европы и С. Америки. Современное распространение — довольно широкое в обрастаниях в литоральной зоне морских и пресных водоемов.

*Fragilaria Lyngbye*, 1819. Тип рода — *F. pectinalis* Lyngbye, 1819; современный. Клетки в лентовидных, обычно плотных, реже зигзаговидных колониях. Панцирь с пояска удлинено-прямоугольный, у некоторых морских видов со вставочными ободками; септы отсутствуют. Створки изопольные, овальные, линейные до ланцетных, иногда один-два раза перешнурованные или сильно расширенные в середине, реже створки треугольные; концы закругленные, иногда оттянутые или головчатые. Поперечные штрихи длинные или короткие, большей частью нежно-, иногда неяснопунктирные. Осевое поле от узколинейного до широколанцетного (рис. 138). Более 25 видов. С олигоцена (позднего эоцена?). Харьковский ярус УССР, миоцен Закарпатья, Азербайджана, С. Казахстана, З. Сибири, Приморского края, сармат юга Европейской части СССР, мзотис Таманского п-ва, плиоцен Грузии, Армении, В. Сибири (Тункинская и Баргузинская котловины), Приморского края, Сахалина, Курильских островов, Камчатки, четвертичные повсеместно; неоген Испании, Японии, плиоцен С. Америки, Аргентины. Современное распространение — повсеместно в литорали, реже в планктоне континентальных и морских водоемов.

*Ceratoneis Ehrenberg*, 1840. Тип рода — *Navicula arcus* Ehrenberg, 1838; современный. Клетки в коротких плотных лентовидных колониях, согнутых по продольной и центральной

Рис. 133—148.

133 — *Diatoma hiemale* Heiberg: 133a — колония, 133b — створка,  $\times 1000$ ; четвертичные, Кольский п-в (Диаг. ан., т. 3, 1950). 134 — *Plagiogramma stauroporum* Heiberg: 134a — створка,  $\times 1000$ , 134b — вид с пояска,  $\times 450$ ; четвертичные, Баренцево море (Диаг. ан., т. 3, 1950). 135 — *Plagiogramma pulchellum* Grev.: 135a — створка, 135b — вид с пояска,  $\times 1000$ ; четвертичные, Д. Восток (Диаг. ан., т. 3, 1950). 136 — *Dimerogramma minor* Ralfs: 136a — створка, 136b — вид с пояска (схема),  $\times 1000$ ; в. плиоцен, Молдавия (колл. В. С. Порецкой). 137 — *Opephora martyi* var. *amphioxys* Poretzky,  $\times 1500$ ; плиоцен, Грузия (Порецкий, 1953). 138a, б — *Fragilaria bicapitata* A. Mayer,  $\times 1000$ ; в. миоцен, р. Тым, З. Сибирь (колл. В. С. Порецкой), 139 — *Ceratoneis arcus* Kutz.,  $\times 1000$ ; четвертичные, С. Германия (Hustedt, 1930). 140 — *Synedra pulchella* Kutz.,  $\times 500$ ; литориновые отложения, Латвия (колл. В. С. Порецкой). 141 — *Synedra jouseana* Sheshukova,  $\times 1000$ ; миоцен, С. Сахалин (колл. В. С. Порецкой). 142 — *Thalassionema nitzschioides* Grun.: 142a — вид с пояска; 142b створка,  $\times 1000$ ; соврем., Берингово море (Диаг. ан., т. 3, 1950). 143a, 143b — *Thalassionema nitzschioides* Grun. f. *curvata* Jousé,  $\times 1000$ ; н. миоцен, Таманский п-в (колл. А. П. Жузе). 144 — *Thalassiothrix longissima* Cl. et Grun.: 144a — панцирь,  $\times 1000$ ; 144b — часть створки,  $\times 1000$ ; четвертичные, Охотское море (колл. А. П. Жузе). 145 — *Pseudoeunotia doliolus* (Wallich) Grun.,  $\times 100$ ; четвертичные, Японское море (колл. А. П. Жузе). 146 — *Eunotia papilio* Hust.,  $\times 1500$ ; четвертичные, Гренландия, Земля Пири (Foged, 1955). 147 — *Eunotia sparsimpunctata* Jousé,  $\times 1000$ ; в. миоцен, оз. Ханка (Жузе, 1952). 148 — *Eunotia nikolskiae* Jousé,  $\times 1000$ ; в. миоцен, оз. Ханка (Жузе, 1952)



осям. Панцирь с пояска линейный, слегка суженный к концам, без вставочных ободков и септ. Створки изопольные, линейно-ланцетные до линейных, обычно слегка серповидно согнутые, с выпуклостью в середине брюшного края. Поперечные штрихи нежные, прерванные по середине брюшной стороны. Осевое поле узколинейное, среднее поле одностороннее, расположено на брюшной стороне створки (рис. 139). Род монотипный, пресноводный, некоторые авторы (Cleve-Euler, 1951—1955) рассматривают *Ceratoneis* как одну из секций рода *Fragilaria* Lyngbye. С неогена. Плиоцен Камчатки, четвертичные Кольского п-ва, Нижней Оби, Приморского и Хабаровского краев, Камчатки; плиоцен Франции, четвертичные Швеции и Австралии (?). Современное распространение — в пресных, преимущественно холодных, быстротекущих водах и в прибрежной зоне олиготрофных озер, по всей Европе и Азии.

*Synedra* E h g e n b e r g, 1830. Тип рода — *Bacillaria ulna* Nitzsch, 1817; современный. Клетки одиночные или в колониях в виде веерообразных или звездчатых пучков (в ископаемом состоянии колонии распадаются на отдельные клетки). Панцирь с пояска линейный, иногда согнутый по продольной оси, без вставочных ободков и септ. Створки изопольные, от узколинейных до узколанцетных, иногда перешнурованные или с волнистыми краями. Концы створок разнообразной формы, обычно со слизиной порой у одного из полюсов. Поперечные штрихи длинные или короткие, большей частью нежно-пунктирные (поры или пороиды); иногда, кроме штрихов, имеются ребра, которые делят полость панциря на камеры, или свободно открывающиеся внутрь клетки, или замкнутые пленкой с небольшой порой. Осевое поле от узколинейного до широколанцетного, иногда с рассеянными точками, у некоторых видов осевое поле незаметно; часто имеется среднее поле. У форм с камерами створка имеет, кроме осевого поля, несколько продольных боковых ребер (рис. 140, 141). Более 100 видов морских и пресноводных, современных и ископаемых. С миоцена. Майкоп С. Кавказа, миоцен Закарпатья, Азербайджана, З. Сибири, сармат юга Европейской части СССР, мзотис Краснодарского края, плиоцен Грузии, Армении, Сахалина, Камчатки, Приморского края, В. Сибири (Тункинская котловина), четвертичные — по-

всеместно; неоген Алжира, Японии, миоцен Мексики, о-ва Барбадос, мио-плиоцен З. Европы, плиоцен С. Америки (Канзас и Калифорния), Аргентины. Современное распространение — повсеместно в обрастаниях в литорали, реже в планктоне морских, пресных и солоноватых водоемов.

*Thalassionema* G r u p o w, 1881. Тип рода — *Synedra nitzschoides* Grunow, 1862; современный. Клетки в зигзаговидных или звездчатых колониях. Панцирь с пояска узколинейный, без вставочных ободков и септ. Створки изопольные, от узколинейных до узколанцетных, с закругленными, неоттянутыми концами. По краю створки равномерно расположены очень мелкие шипики, остальная часть створки бесструктурна (рис. 142, 143). Два морских вида. С миоцена. Неоген Сахалина, Курильских островов, Камчатки, майкоп С. Кавказа, миоцен Азербайджана, сармат Таманского п-ва, Хмельницкой обл., мзотис Таманского п-ва, акчагыл С. Прикаспия, четвертичные Ленинградской и Архангельской областей, Карельской АССР, Латвийской ССР и дальневосточных морей; миоцен Венгрии, плиоцен Калифорнии, четвертичные Финляндии и Польши. Современное распространение — повсеместно в планктоне морей, в том числе внутренних.

*Thalassiothrix* C l e v e e t G r u p o w, 1880. Тип рода — *Asterionella* (?) *frauenfeldii* Grunow, 1863; современный. Клетки одиночные или в колониях в виде звезд, пучков или зигзаговидных цепочек. Клетки очень длинные (наиболее длинные из всех известных диатомовых: длина более 5500  $\mu$ ), нитевидные или палочковидные, иногда слегка изогнутые. Панцирь с пояска узколинейный, без вставочных ободков и септ. Створки гетеропольные, узколинейные, на одном конце суженные, с зубчиками на полюсах. По краю створки короткие штрихи, иногда, кроме того, и краевые зубчики (рис. 144). Около семи морских видов, современных и ископаемых. С миоцена. Неоген Курильских островов, Камчатки, миоцен Азербайджана, четвертичные дальневосточных морей; третичные(?) Швеции, неоген Японии, сармат Венгрии, четвертичные Польши. Современное распространение — в океаническом планктоне Атлантического и Тихого океанов и многих морей, в том числе внутренних.

## ПОРЯДОК RAPHINALES. ШОВНЫЕ

Панцирь симметричный по отношению к продольной и поперечной плоскостям, реже по отношению только к одной из них, очень редко панцирь асимметричный; вставочные ободки и

септы большей частью отсутствуют. На одной или обеих створках имеется шов, щелевидный или каналовидный; щелевидный шов иногда короткий, зачаточный, развитый только около

одного или около обоих полюсов створки. Структура створок состоит из поперечных штрихов ребер, редко из ареол.

Включает четыре подпорядка.

## ПОДПОРЯДОК RAPHIDIOINEAE. ПРИМИТИВНОШОВНЫЕ, РАФИДИЕВЫЕ

Клетки одиночные или в колониях разнообразной формы. Панцирь асимметричный по отношению к продольной или поперечной плоскости, реже по отношению к обеим плоскостям; иногда имеются вставочные ободки, септ нет. Створки изопольные дорсовентральные и гетеропольные. Обе створки (реже только одна из них) с зачаточным швом на одном или чаще на обоих полюсах. Структура створок из пунктирных или более или менее гладких штрихов.

Включает два семейства. Все виды пресноводные, известны из современных водоемов и в ископаемом состоянии.

## СЕМЕЙСТВО EUNOTIACEAE RAVENHORST, 1853

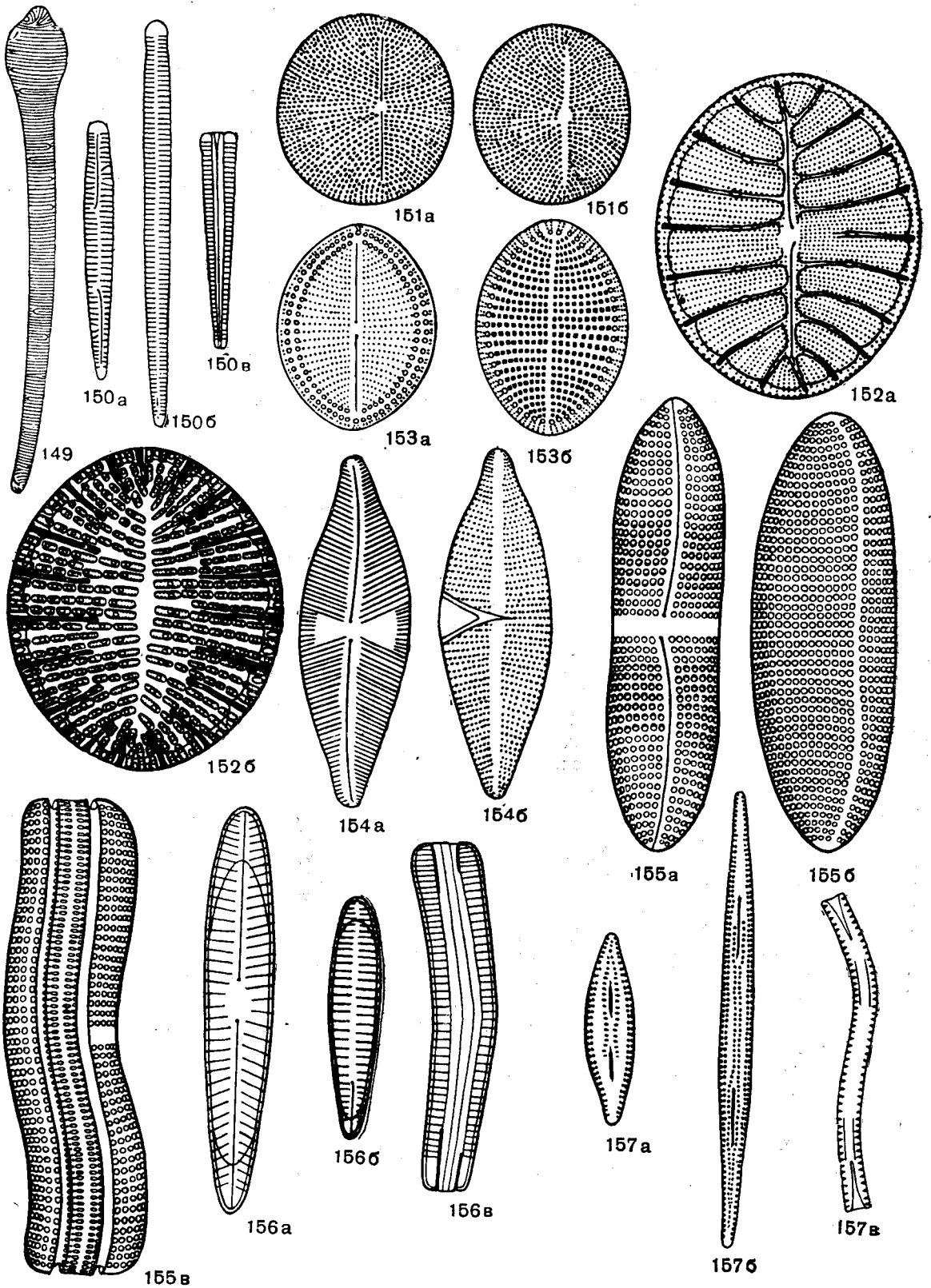
Клетки одиночные или в лентовидных, реже кустиковидных или веерообразных колониях, свободные или прикрепленные к субстрату. Панцирь с пояска прямоугольный или клиновидный. Створки изопольные, часто дугообразно согнутые, реже створки гетеропольные, более или менее булавовидные, слегка согнутые. Шов на обеих створках слабо развитый, зачаточный в виде коротких щелей около брюшного края одного или обоих полюсов. Конечные узелки шва часто маленькие, иногда почти незаметные, центральный узелок не развит. Иногда имеется осевое поле, расположенное около брюшного края створки, среднее поле отсутствует. Структура створок из более или менее гладких или пунктирных штрихов.

Включает два рода, известные в современном и ископаемом состоянии.

*Eunotia* Ehrenberg, 1837. Тип рода — *Synedra lunaris* Ehrenberg, 1831; современный. Клетки одиночные или в лентовидных колониях. Панцирь с пояска линейный или таблитчатый, иногда со вставочными ободками, без септ. Створки изопольные, дорсовентральные, большей частью дугообразно согнутые, линейные, серповидные, полуланцетные или полуэллиптические, с прямым или вогнутым брюшным краем и выпуклым, иногда волнистым спинным краем. Концы створок часто оттянутые или головчатые, иногда загнутые на спинную, реже на брюшную сторону. Шов зачаточный в виде

двух коротких ветвей, которые большей частью начинаются на загибе створок у брюшного края и заканчиваются конечными узелками на плоскости створок у полюсов; центральный узелок отсутствует. Структура створки из параллельных или радиальных штрихов, часто яснопунктирных. Осевое поле узколинейное, большей частью сильно приближенное к брюшному краю, иногда незаметное (рис. 146, — 148). Более 50 видов, все пресноводные, современные и ископаемые. Некоторые авторы (Прошкина-Лавренко, 1953б) включают сюда североальпийский род *Amphicampa* Ehrenberg, в ископаемом состоянии известный из четвертичных отложений Кольского п-ва (табл. XI, фиг. 1—2). С миоцена (олигоцена?). Миоцен Закарпатья и З. Сибири, мио-плиоцен Приморского края, плиоцен В. Сибири (Тункинская и Баргузинская котловины) и Камчатки, Грузии и Армении, четвертичные повсеместно; третичные Нов. Зеландии, миоцен США, о-ва Барбадос, неоген Японии, миоцен З. Европы, сармат Венгрии, плиоцен Германии, Франции, С. Америки (Канзас и Калифорния) и Аргентины, лигниты Японии, четвертичные Фенноскандии, З. Европы, С. Америки. Современное распространение — в литорали, в пресных водоемах повсеместно, особенно в северных и горных областях.

*Actinella* Lewis, 1865. Тип рода — *A. punctata* Lewis, 1865; плиоцен, С. Америка. Клетки одиночные или в веерообразных колониях. Панцирь с пояска клиновидный, без вставочных ободков и септ. Створки гетеропольные и дорсовентральные, булавовидные, слегка согнутые по продольной оси; брюшной край вогнутый, спинной выпуклый, иногда волнистый. Апикальный конец створки широкий, головчатый, базальный — более узкий, иногда также слегка головчато расширенный. Зачаточный шов в виде коротких щелей с конечными узелками, расположенными у полюсов брюшного края обеих створок. Штрихи нежнопунктирные. Иногда по краям створок имеется еще ряд точек или шпиков. Осевое поле узколинейное, слабо развитое, более заметное на широком конце створки (рис. 149). Около пяти видов, все пресноводные, современные и ископаемые. С миоцена (олигоцена?). Миоцен З. Сибири, плиоцен Приморского края и Камчатки, четвертичные Хабаровского и Приморского краев; олигоцен или миоцен о-ва Барбадос, миоцен Франции, лигниты Японии, четвертичные (?) С. Америки. Современное распространение — редко в обрастаниях в литорали пресных водоемов севера Европейской части СССР, Забайкалья, Приморской обл., Фенноскандии, Кореи и Бразилии.





СЕМЕЙСТВО PERONACEAE BREBISSEON ET ARNOTT,  
1868

Включает только один род.

*Peronia* Brebisson et Arnott, 1868. Тип рода — *Gomphonema fibula* Brebisson, 1849; современный. Клетки одиночные. Панцирь с пояска клиновидный, без вставочных ободков и септ. Створки прямые, гетеропольные, слегка клиновидные или почти линейные; апикальный конец более широкий, иногда ясно отшнурованный; базальный конец узкий, иногда несколько оттянутый. Штрихи иногда очень неясные, осевое поле узколинейное. Одна створка с зачаточным швом в виде двух коротких ветвей, расположенных по продольной оси створки у ее концов; конечные узелки маленькие, еле заметные; центральный узелок отсутствует. Другая створка без шва или с едва различимой ветвью шва в виде короткого штриха на нижнем конце створки. Иногда шов не различим на обеих створках (рис. 150). Три вида, пресноводные, современные и ископаемые. С миоцена. Миоцен Венгрии, плиоцен Франции, четвертичные (?) Финляндии и Швеции. Современное распространение — в пресных озерах и сфагновых болотах по всей Европе (в том числе в Фенноскандии), всегда в обрастаниях, но редко.

ПОДПОРЯДОК MONORAPHINEAE.  
ОДНОШОВНЫЕ

Клетки одиночные или в колониях разнообразной формы. Панцирь изопольный, реже гетеропольный, прямой или изогнутый по продольной или поперечной плоскости, большей частью без вставочных ободков и септ; иногда по периферии створки имеется кольцо рудиментарных камер. Створки ланцетные, эллиптические, линейные, клиновидные, в редких случаях имеют диафрагмы. Створки одного панциря отличаются одна от другой: одна из них — нижняя — плоская или вогнутая, с хорошо развитым швом; другая створка — верхняя — плоская или выпуклая, без шва, только с осевым полем, реже с зачаточным швом в виде

коротких щелей около полюсов створки. Каждая из створок может быть как эпитекой, так и гипотекой. Шов и осевое поле прямые, реже S-образно изогнутые. Структура створок из поперечных пунктирных, линеолированных или почти гладких штрихов, реже из поперечных ребер, чередующихся с рядами ареол.

Включает одно семейство.

СЕМЕЙСТВО ACHNANTHACEAE DE TONI, 1890

Включает пять родов, морских и пресноводных, современных и ископаемых.

*Anorthoneis* Grunow, 1867. Тип рода — *Cocconeis excentrica* Donkin, 1858; современный. Панцирь коленчато согнутый по поперечной оси, без вставочных ободков и септ. Створки изопольные, почти круглые, с радиальными грубопунктирными штрихами и узким осевым полем, несколько смещенным от продольной оси створки и слегка расширенным в середине. Шов прямой, нитевидный, с несколько удаленными от концов створки маленькими конечными узелками (рис. 151). Около пяти видов, преимущественно морских, ископаемых и современных. Большая часть видов требует подтверждения. С миоцена (?). Четвертичные Ленинградской обл.; неоген (?) Австрии; находка в пресноводном миоцене Франции требует подтверждения. Современное распространение — не часто в литорали морей у северных берегов Европы, в Средиземном море, Мексиканском заливе и в Тихом океане у Гавайских островов.

*Campyloneis* Grunow, 1862. Тип рода — *Cocconeis grevillei* W. Smith, 1853; современный. Панцирь согнутый по поперечной оси, с одним вставочным ободком, который снабжен полной (почти равной плоскости створки) эллиптической септой; по обе стороны срединной линии септа продырявлена многочисленными «окнами», перегородки между «окнами» со стороны створки имеют вид поперечных ребер. Створки изопольные, широкоэллиптические. Нижняя створка — со швом и радиальными рядами нежных точек, верхняя — без шва, с линейным осевым полем и слегка радиальными

Рис. 149—157.

149 — *Actinella brasiliensis* Grun., × 1000; в. миоцен, Приморский край (колл. В. С. Порецкой). 150 — *Peronia heribaudii* Brunet et Peragallo: 150a — верхняя створка, × 1000, 150b — нижняя створка, × 1500, 150в — вид с пояска, × 1000; четвертичные (Диаг. ан., т. 3, 1950). 151 — *Anorthoneis excentrica* Grun.: 151a — нижняя створка, 151б — верхняя створка, × 1000; четвертичные (Диаг. ан., т. 3, 1950). 152 — *Campyloneis grevillei* Grun.: 152a — нижняя створка, 152б — верхняя створка, × 1000; четвертичные (Диаг. ан., т. 3, 1950). 153 — *Cocconeis scutellum* Ehrenberg: 153a — нижняя створка, 153б — верхняя створка × 1000; межледниковые отложения. Ленинградская обл. (колл. В. С. Порецкой). 154 — *Achnanthes poretzkyi* Jasniysky: 154a — нижняя створка, 154б — верхняя створка, × 1000; соврем., оз. Байкал (Яснитский, 1936). 155 — *Achnanthes brevipes* Ag.: 155a — нижняя створка, 155б — верхняя створка; 155в — вид с пояска, × 1000; сармат, Баксы, Керченский п-в (колл. В. С. Порецкой). 156 — *Rhoicosphenia curvata* Grun.: 156a — нижняя створка, × 1500, 156б — верхняя створка, × 1000, 156в — вид с пояска, × 1500; четвертичные, Германия (Hustedt, 1930). 157a — *Rouxia peragallii* Brun et Heribaud, × 1000; н. плиоцен, С. Сахалин (колл. В. С. Порецкой). 157б — *Rouxia peragallii* f. *californica* (Peragallo) Sheshukova: створка, × 1000, 157в — вид с пояска, × 700; н. плиоцен, С. Сахалин (колл. В. С. Порецкой)



рядами крупных камер. Вид сильно варьирует в отношении структуры створок и септ (фиг. 152). Два вида, морские, современные и ископаемые. С миоцена (олигоцена?). Среди третичной морской флоры в Швеции, олигоцен или миоцен о-ва Барбадос, миоцен Италии, Калифорнии, Ю. Америки (Эквадор). Современное распространение — в обрастаниях у берегов Европы от Средиземного моря до северных берегов, чаще в более теплых морях.

*Cocconeis* E h g e n b e r g, 1838 (*Eucocconeis* Cleve, 1895, e. p.). Тип рода — *Cocconeis scutellum* Ehrenberg, 1838; современный. Клетки одиночные. Панцирь согнутый по поперечной оси, без вставочных ободков и септ, редко с вставочным ободком, который имеет периферическое кольцо септ в виде рудиментарных камер. Створки изопольные, эллиптические, с простыми, реже с двойными поперечными рядами нежных точек или грубых ареол, которые часто образуют и продольные ряды; иногда структура края в средней части створки различна; часто обе створки одного панциря имеют различную штриховку. Нижняя створка со швом, обычно нитевидным, верхняя — без шва, с линейным или ланцетным осевым полем. Шов и осевое поле прямые, расположенные по продольной оси створки, реже S-образно изогнутые; иногда имеются округлые или поперечно расширенное среднее поле и боковые или конечные поля (рис. 153; табл. XI, фиг. 3, 4). Около 100 видов, морских и пресноводных, современных и ископаемых. С олигоцена (позднего эоцена?). Харьковский ярус УССР, неоген В. Сибири (Тункинская котловина), Сахалина, Курильских о-вов, Камчатки, миоцен Закарпатья, Азербайджана, Приморского края, сармат юга Европейской части СССР, мэотис Таманского п-ва, акчагыл С. Прикаспия, плиоцен Грузии и Армении, четвертичные повсеместно; третичные С. Америки (Ричмонд), неоген Испании, Алжира и Японии, миоцен З. Европы и С. Америки (Виргиния и Калифорния), плиоцен Германии и С. Америки (Канзас и Калифорния). Современное распространение — повсеместно в обрастаниях в морских, солоноватых и пресных водоемах.

*Achnanthes* B o r u, 1822 (*Achnanthidium* Kützing, 1844, Heiberg, 1863; *Eucocconeis* Cleve e. p., 1895; *Microneis* Cleve, 1895). Тип рода — *Echinella stipitata* Lyngbye, 1819; современный. Клетки одиночные или в лентовидных и кустиковидных колониях. Панцирь с пояса более или менее прямоугольный, колечато согнутый по продольной оси. Створки изопольные, от линейных до ланцетных, реже эллиптические, с поперечными более или менее гладкими или

пунктирными штрихами, изредка с поперечными ребрами, которые чередуются с рядами ареол. Часто обе створки одного панциря имеют различную штриховку. Нижняя створка со швом, большей частью нитевидным, верхняя — без шва, с узким или широким осевым полем. Шов и осевое поле прямые, реже S-образно изогнутые; часто имеется среднее поле, округлое или поперечно расширенное, иногда с подковообразным пятном у края створки (рис. 154, 155; табл. XI, фиг. 5). Более 100 видов, морских, солоноватоводных и пресноводных, современных и ископаемых. С миоцена. Неоген В. Сибири (Тункинская котловина), З. Сибири, Камчатки, миоцен Закарпатья, Азербайджана, Приморского края, сармат юга Европейской части СССР, мэотис Таманского п-ва, акчагыл С. Прикаспия, плиоцен Грузии, Армении, Приморского края; неоген Алжира и Японии, мио-плиоцен З. Европы, плиоцен Аргентины, четвертичные повсеместно. Современное распространение — повсеместно в обрастаниях в морских, солоноватых и пресных водоемах; один вид — *Achnanthes taeniata* Grunow — в планктоне пелагиали арктических морей.

*Rhoicosphenia* G r u o w, 1860. Тип рода — *Gomphonema curvatum* Kützing, 1834; современный. Клетки одиночные. Панцирь с пояса клиновидный, несколько согнутый по продольной оси. Створки гетеропольные, булавовидные до почти ланцетных, с диафрагмами на обоих концах загиба створки. На обеих створках поперечные штрихи, длинные или короткие, нежнопунктирные. Нижняя вогнутая створка с хорошо развитым швом, верхняя — выпуклая с зачаточным швом у полюсов створки (рис. 156). Три вида, пресноводные и морские, современные и ископаемые. С миоцена. Миоцен Закарпатья, плиоцен Грузии, Армении, четвертичные Европейской части СССР, Свердловской обл., Приморского края, Камчатки; мио-плиоцен Франции, Калифорнии, плиоцен Германии, четвертичные З. Европы. Современное распространение — повсеместно в обрастаниях в солоноватых, реже в пресных и морских водоемах.

#### ПОДПОРЯДОК DIRAPHINEAE. ДУШОВНЫЕ

Клетки одиночные или в разнообразных колониях. Панцирь изопольный, реже гетеропольный, иногда со вставочными ободками и септами. Створки очень разнообразной формы: ланцетные, эллиптические, линейные, полулунные, клиновидные, реже ромбические или S-образно изогнутые. Иногда на полюсах загиба створок имеются диафрагмы. На обеих створках обычно хорошо развитый щелевидный шов с центральным и конечными узелками:

реже узелки не развиты. Осевое поле от линейного до ланцетного, среднее поле разных формы и размеров, иногда поперечно расширенное и достигающее краев створки. Шов и осевое поле обычно находятся в плоскости створки по продольной ее оси; редко шов бывает на киле или крыловидном выросте створки, расположенном по продольной оси створки или эксцентрично. Кроме осевого и среднего полей, иногда имеются боковые поля, которые соединяются со средним полем и образуют лировидную фигуру. Структура створок из поперечных пунктирных, линеолированных или почти гладких штрихов, реже структура в виде поперечных ребер, иногда чередующихся с рядами камер.

Включает одно семейство.

#### СЕМЕЙСТВО NAVICULACEAE RABENHORST, 1853

Включает большое количество родов, из них в ископаемом состоянии в СССР известно 24 рода.

*Rouxia* Вгип et Негіб ауд, 1893. Тип рода — *R. peragalli* Вгип et Негіб ауд, 1893; неоген, Япония. Панцирь с пояска узколинейный, слегка S-образно изогнутый, без вставочных ободков и септ. Створки овальные, овально-ланцетные до линейных, иногда слегка S-образно изогнутые, часто с сильно оттянутыми концами. Створки изопольные, но по структуре асимметричные по отношению к поперечной плоскости; очень короткие штрихи или ряды точек расположены вдоль краев створки и по ее продольной оси; при этом срединные ряды точек, сливаясь, достигают только одного из полюсов створки, на другом конце створки они заканчиваются в пределах ветви шва. Ветви шва короткие, удалены друг от друга и заключены в кремневые ребра; центральный и конечные узелки не развиты (рис. 157). Два ископаемых вида, оба морские. С миоцена. Неоген Камчатки (мыс Камчатского п-ва), миоцен Ю. Сахалина, п-ва Шмидта, С. Сахалина; третичные Ю. Швеции, неоген Японии, миоцен Калифорнии. В осадках южной части Индийского океана во вторичном залегании.

*Amphipleura* К ü t z i n g, 1844. Тип рода — *Conferva rutilans* Trentepohl, 1806; современный. Клетки одиночные. Панцирь тонкостенный, с пояска линейный, иногда со вставочными ободками без септ. Створки изопольные, веретеновидные или узколанцетные, реже линейные. Структура створок в виде сети, образованной очень тонкими поперечными ребрами, пересеченными такими же или еще более тонкими, слегка волнистыми продольными ребрами; иногда структура почти не различима. По про-

дольной оси створки проходит кремневое ребро, вильчато раздвоенное перед концами створки, с ветвями шва внутри развилок, и снова слитное у полюсов створки. Типичный центральный узелок отсутствует, а есть сильно удлинённая (длиннее ветвей шва) средняя часть кремневого ребра; центральные поры расположены далеко друг от друга (рис. 158). Более пяти видов, пресноводные, солоноватоводные и морские, современные и ископаемые. С неогена. Миоцен оз. Ханка, четвертичные Кольского п-ва, Эстонской ССР, Свердловской обл.; миоцен Венгрии, плиоцен (?) С. Америки (шт. Орегон), четвертичные Фенноскандии и Германии. Современное распространение — повсеместно, но не часто на дне и в обрастаниях в морских, пресных и солоноватых водоемах.

*Frustulia* А g a r d h, 1824, emend. Rabenhorst 1851. Тип рода — *Navicula rhomboides* Ehrenberg, 1843; современный. Панцирь без вставочных ободков и септ. Створки от ромбически-ланцетных до линейных, иногда с оттянутыми или головчатыми концами. Структура створок в виде нежной, иногда слабо различимой сети, которая образована пересечением тесно расположенных тонких поперечных и продольных ребер. По продольной оси створки, как у *Amphipleura*, проходит кремневое ребро, в середине и у полюсов сплошное, около ветвей шва вильчато раздвоенное. Род, близкий к роду *Amphipleura*; отличается от него более короткой средней частью кремневого ребра и более длинными ветвями шва с окружающими их развилками кремневого ребра (рис. 159). Более пяти видов, большей частью пресноводных, современных и ископаемых. С миоцена. Миоцен З. Сибири (р. Тым), плиоцен Приморского края, четвертичные Европейской части СССР, Нижней Оби, Приморского края, Камчатки; мио-плиоцен Франции и Германии, плиоцен (?) С. Америки (шт. Орегон), четвертичные Фенноскандии и З. Европы. Современное распространение — повсеместно в пресных, реже в солоноватых водоемах, очень редко в морях.

*Diatomella* G r e v i l l e, 1855. Тип рода — *Disiphonia australis* Ehrenberg, 1854; современный. Клетки в лентовидных или зигзаговидных колониях. Панцирь с пояска прямоугольный, с двумя вставочными ободками; каждый ободок с одной полной септой, имеющей три отверстия: одно в центре, два у полюсов. Створки широколинейные, иногда посередине перешнурованные, с закругленными концами. Шов тонкий, нитевидный, узелки слабо развиты, центральные поры удалены друг от друга; штрихи очень короткие, осевое поле широкое (рис. 160). Род

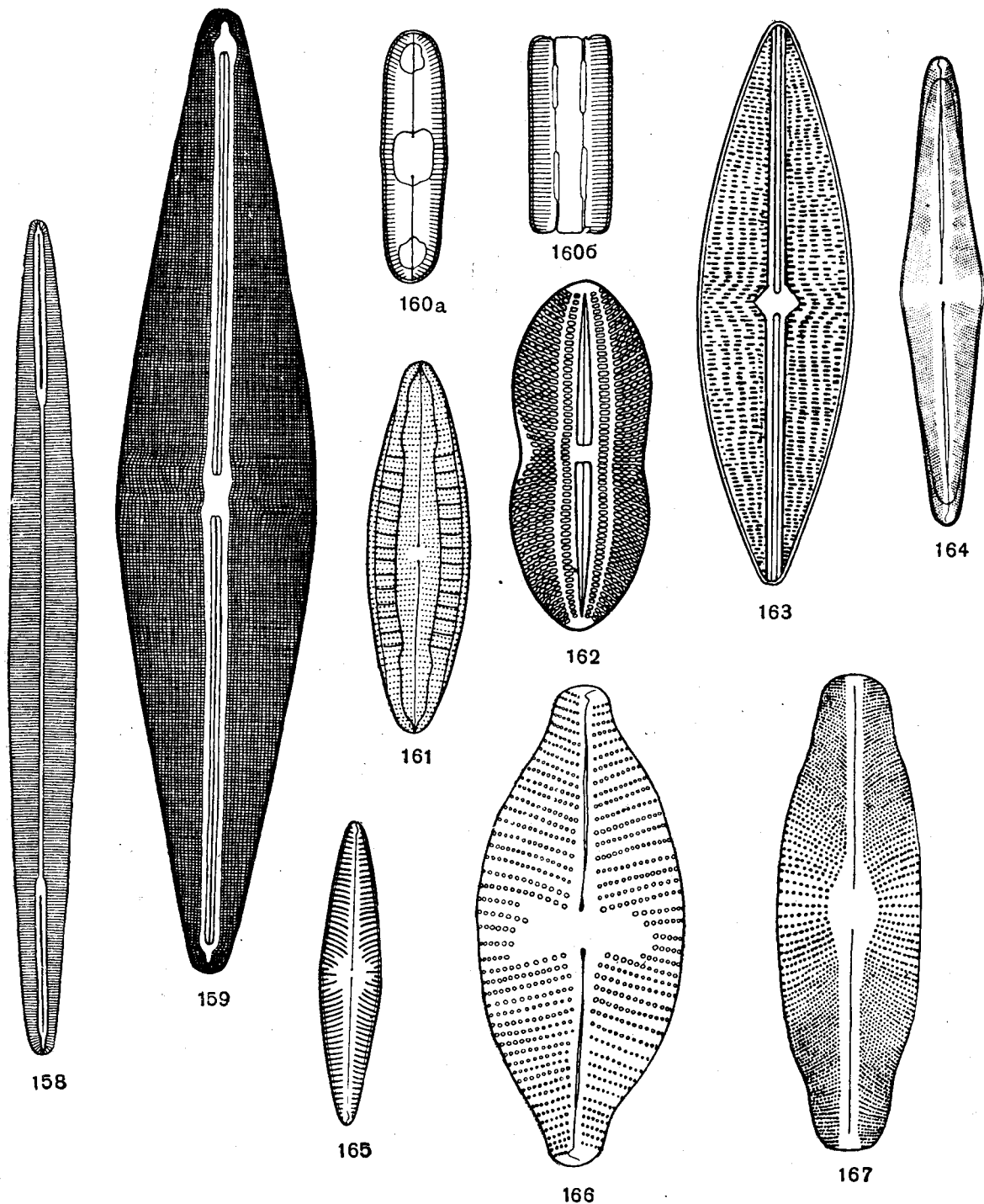


Рис. [158—167.

158 — *Amphipectora pellucida* Kutz., ×1400; неоген, Приморский край (Диаг. ан., т. 3, 1950). 159 — *Frustulia rhomboides* De Toni, ×1100; четвертичные, Кольский п-в (Диаг. ан., т. 3, 1950). 160 — *Diatomella balfouriana* Greville; 160a — створка, 160b — вид с пояска, ×1000; четвертичные (Диаг. ан., т. 3, 1950). 161 — *Mastogloia smithii* var. *lacustris* Grun., ×1000; межледниковые отложения, Лихвин (колл. В. С. Порецкой). 162 — *Diploneis didyma* Cl., ×1000; межледниковые отложения, Ленинградская обл. (колл. В. С. Порецкой). 163 — *Anotoneis serians* Cl., ×1500; четвертичные, Кольский п-в (колл. В. С. Порецкой). 164 — *Stauroneis acuta* W. Smith, ×500; межледниковые отложения, Ярославская обл. (Диаг. ан., т. 3, 1950). 165 — *Navicula digitoradiata* A. Schmidt, ×500; четвертичные, Кольский п-в (колл. В. С. Порецкой). 166 — *Navicula amphibola* Cl., ×1500; соврем., Гренландия, Земля Пири (Foged, 1955). 167 — *Navicula lundströmi* Cl., ×1500; соврем., Гренландия, Земля Пири (Foged, 1955).



монотипный, пресноводный, известный в современных водоемах и в ископаемом состоянии. С миоцена. Н. сармат Хмельницкой обл., четвертичные (?) Камчатки. Среди морской флоры в отложениях неизвестного возраста в Венгрии (Koggik). Современное распространение — редкий пресноводный род, преимущественно в северных и горных водоемах по всей Европе, отдельные находки на Дальнем Востоке и в Таджикской ССР.

*Mastogloia* Thwaites, 1856. Тип рода — *Frustulia elliptica* Agardh, 1824; современный. Панцирь с пояска прямоугольный, с двумя вставочными ободками; каждый ободок с двумя боковыми септами, разделенными на камеры; размеры и форма камер одной септы одинаковы или различны. Створки изопольные, эллиптические до ланцетных, реже линейные, часто с оттянутыми концами. Структура створок из поперечных или косо пересекающихся рядов точек или из сети ареол; иногда имеются продольные ребра. Шов прямой или волнистый, осевое поле обычно узкое, среднее поле небольшое; по обе стороны осевого поля иногда имеются боковые поля, у некоторых форм соединенные со средним полем, образуя Н-образную фигуру (рис. 161). Свыше 120 видов, большей частью морских, реже солоноватоводных и очень редко пресноводных, современных и ископаемых. С раннего олигоцена (позднего эоцена ?). Харьковский ярус УССР, сармат юга Европейской части СССР, мзотис Таманского п-ва, акчагыл С. Прикаспия, четвертичные Европейской части СССР, Свердловской обл., Приморского края; олигоцен или миоцен о-ва Барбадос, неоген Японии, миоцен Ю. Америки (Эквадор), сармат Венгрии, плиоцен Аргентины, четвертичные Фенноскандии и З. Европы. Современное распространение — в бентосе морей, значительно реже солоноватых, изредка пресных водоемов, повсеместно.

*Diploneis* Ehrenberg, 1844. Тип рода — *Pinnularia didyma* Ehrenberg, 1839; современный. Панцирь с пояска прямоугольный, часто в середине перешнурованный, без вставочных ободков и септ. Створки изопольные, эллиптические или гитаровидные, редко почти линейные. Вдоль створки проходит грубое кремневое ребро Н-образной формы, образованное квадратным центральным узелком, от углов которого отходят две пары отростков с заключенными между ними ветвями шва. Часть створки от внешней границы отростков до краев двуслойная, разделенная поперечными ребрами на камеры, внешняя стенка которых обычно нежнопоройдная: один-два ряда поройдов между соседними ребрами. Поперечные ребра

не достигают отростков, и вдоль последних проходят продольные каналы, внешняя стенка которых с поройдами в продольных рядах. У некоторых форм, кроме поперечных ребер, имеются пересекающие их прямые или волнистые продольные ребра, которые делят поперечные камеры на маленькие камеры. Характерен для рода и рельеф створки: та часть ее, где расположены шов и продольные каналы, обычно куполообразно возвышается над остальной частью створки; вдоль всей поперечной оси створка часто вдавлена (рис. 162; табл. XI, фиг. 6—7). Около 100 видов, большей частью морских, реже солоноватоводных и пресноводных, современных и ископаемых. С олигоцена (позднего эоцена ?). Харьковский ярус УССР, неоген В. Сибири (Тункинская котловина), Сахалина, Камчатки, майкоп С. Кавказа, миоцен Закарпатья, Азербайджана, Приморского края, сармат юга Европейской части СССР, мзотис Таманского п-ва, акчагыл С. Прикаспия, Мангышлака, плиоцен Грузии, Приморского края, Камчатки, четвертичные повсеместно; неоген Испании, Алжира, Японии, миоцен З. Европы, Мексики, плиоцен З. Европы, Калифорнии, Аргентины, лигниты Японии, четвертичные Фенноскандии, З. Европы, С. Америки. Современное распространение — повсеместно на дне солоноватых и пресных водоемов, в сублиторальной зоне морей и океанов.

*Anomoeoneis* Pfitzer, 1871. Тип рода — *Navicula sphaerophora* Kützing, 1844; современный. Клетки одиночные. Панцирь с пояска прямоугольный. Створки изопольные, эллиптически-ланцетные, реже ромбические или линейные, иногда сильно расширенные посередине или имеющие волнистые края, концы закругленные или оттянутые. Поперечные штрихи пунктирные, обычно с неравномерно расположенными точками; точки образуют и продольные волнистые ряды, разделенные гиалиновыми пространствами. Шов прямой, нитевидный. Осевое поле обычно неширокое; среднее поле округлое, или оно несимметрично расширено, иногда соединено с продольными гиалиновыми полями, образуя лировидную или Н-образную фигуру (рис. 163). Более десяти видов, пресноводных и солоноватоводных, современных и ископаемых. С миоцена (зоцен-олигоцена ?). Зоцен-олигоцен (?) З. Казахстана, неоген Камчатки, плиоцен Грузии, Армении, четвертичные Европейской части СССР, Свердловской обл., Камчатки; миоцен Франции, плиоцен Германии, Франции, С. Америки (Канзас), Аргентины, четвертичные Фенноскандии, З. Европы. Современное распространение — повсеместно в бентосе пресных и солоноватых водоемов.



*Stauroneis* E h r e n b e r g, 1843. Тип рода — *Bacillaria phoenicenteron* Nitzsch, 1817; современный. Клетки одиночные, реже в лентовидных колониях. Панцирь иногда со вставочными ободками. Створки ланцетные, реже линейные, часто с оттянутыми или головчатыми концами, иногда с полярными септами (диафрагмами) на загибе створки у ее полюсов. Поперечные штрихи обычно яснопунктирные. Шов нитевидный, реже широкий, с поперечно расширенным и входящим до краев створки центральным узелком (стаурос). Осевое поле большей частью линейное, среднее поле поперечно расширено, обычно достигает краев створки (рис. 164). Более 30 видов, пресноводных, солоноватоводных и морских, современных и ископаемых. С миоцена. Неоген В. Сибири (Тункинская и Баргузинская котловины), Камчатки, миоцен Закарпатья, З. Сибири (р. Тым), Приморского края, сармат Запорожской обл., Керченского п-ва, четвертичные повсеместно; неоген Румынии, мио-плиоцен З. Европы, плиоцен Калифорнии, Аргентины, лигниты Японии, четвертичные Фенноскандии и З. Европы. Современное распространение — повсеместно в бентосе пресных, солоноватых и морских водоемов.

*Navicula* B o r u, 1822. Тип рода — *N. ostrearia* Bory (?), 1822; современный. Клетки одиночные, редко в лентовидных колониях. Панцирь прямоугольный, обычно без вставочных ободков; септ нет. Створки изопольные, ланцетные, линейные, эллиптические, реже ромбические, иногда с волнистыми краями; концы створок тупые, острые, закругленные, оттянутые, клювовидные, сосочковидные и головчатые. Поперечные штрихи пунктирные, линеолированные, иногда (особенно у мелких форм) кажутся гладкими. Шов нитевидный, реже широкий; конечные узелки иногда сильно расширены в поперечном направлении. Осевое поле линейное или ланцетное; среднее поле округлое, ромбическое или поперечно расширенное, редко достигает краев створки; иногда имеются продольные боковые гиалиновые поля, которые, соединяясь со средним полем, образуют лировидную фигуру (рис. 165—167; табл. XI, фиг. 8—10). Один из наиболее богатых видами род, несколько сот видов морских, солоноватоводных и пресноводных, современных и ископаемых. С олигоцена (позднего эоцена?). Харьковский ярус УССР, плиоцен В. Сибири (Тункинская и Баргузинская котловины), Сахалина, Камчатки, миоцен Закарпатья, Азербайджана, В. Казахстана, З. Сибири, Приморского края, сармат юга Европейской части СССР, мэотис Таманского п-ва, акчагыл С. Прикаспия, плиоцен Грузии, Армении, Приморского края;

четвертичные повсеместно; олигоцен Нов. Зеландии (Оамару), олигоцен или миоцен о-ва Барбадос, неоген Испании, Алжира, Японии, миоцен Мексики (о-в Мария Мадрэ), мио-плиоцен З. Европы, С. и Ю. Америки. Современное распространение — в бентосе, реже в обрастаниях, редко в планктоне водоемов всех типов, повсеместно.

*Pinnularia* E h r e n b e r g, 1843. Тип рода — *P. nobilis* Ehrenberg, 1843; современный. Клетки одиночные, реже в лентовидных колониях. Панцирь с пояска прямоугольный, изредка в середине вогнутый, без вставочных ободков и септ. Створки изопольные, линейные, до линейно-эллиптических или ланцетных, иногда с волнистыми краями; концы тупые, закругленные, часто оттянутые или головчатые. Поперечные ребра гладкие, представляют собой камеры в толще панциря, которые открываются отверстием в полость камеры; границы отверстий проецируются на створке в виде продольной ленты, пересекающей ребра; у мелких форм структура имеет вид гладких штрихов. Шов нитевидный или широкий, двуконтурный, простой или сложный (волнистый); центральный и конечные узелки, а также конечные щели обычно хорошо развиты. Осевое поле узкое или широкое, среднее поле округлое или поперечно расширенное, часто достигающее краев створки (рис. 168; табл. XI, фиг. 11—12). Более 150 видов, преимущественно пресноводных, реже морских, современных и ископаемых. С олигоцена (позднего эоцена?). Эоцен — олигоцен (?) З. Казахстана, харьковский ярус УССР, неоген В. Сибири (Тункинская и Баргузинская котловины), Камчатки, миоцен Закарпатья, В. Казахстана, З. Сибири, Приморского края, сармат Запорожской обл., Керченского п-ва, акчагыл С. Прикаспия, плиоцен Грузии, Армении, Приморского края, четвертичные повсеместно; олигоцен Нов. Зеландии, мио-плиоцен З. Европы, плиоцен С. Америки (Калифорния, Канзас), Аргентины, лигниты Японии. Современное распространение — повсеместно в бентосе преимущественно пресных, особенно бедных кальцием водоемов, реже в морях.

*Trachyneis* C l e v e 1894. Тип рода — *Pinnularia aspera* Ehrenberg, 1840; современный. Панцирь с пояска прямоугольный, в середине несколько вогнутый, с закругленными углами. Створки изопольные, нередко слегка асимметричные, от линейных до эллиптических, реже линейно-ланцетные, с тупо закругленными, иногда несколько клиновидными, обычно неоттянутыми концами. Структура панциря сложная: внутренний слой грубопунктирный, средний — с поперечными изогнутыми и анастомо-

зирующими в виде сети ребрами, наружный — тонкопунктирный. Ребра среднего слоя образуют удлиненные в поперечном направлении ареолы, линеолированные пунктировкой внешнего слоя и расположенные поперечными радиальными и продольными косыми рядами. Шов прямой или слегка S-образно изогнутый. Осевое поле линейное, часто односторонне развитое; среднее поле поперечное, расширенное к краям, но обычно не доходящее до них (рис. 169; табл. XI, фиг. 13). Около 10 видов, все морские, современные и ископаемые. С миоцена. Неоген Сахалина, Камчатки, сармат и мэотис Таманского п-ва, акчагыл С. Прикаспия, четвертичные с.-з. Европейской части СССР и Камчатки; неоген Алжира, Японии, С. и Ю. Америки, миоцен Венгрии. Калифорнии, Мексики, четвертичные Швеции и З. Европы. Современное распространение — в сублиторали морей и океанов, преимущественно в северных. *Trachyneis aspera* Cl.— биполярный вид, иногда в солоноватоводных участках литорали.

*Neidium* Pfitzger, 1871. Тип рода — *Navicula iridis* Ehrenberg, 1843; современный. Панцирь с пояска прямоугольный, часто со вставочными ободками; септ нет. Створки изопольные, линейные до эллиптических, реже широколанцетные, иногда с волнистыми краями, с закругленными, клиновидными, иногда сильно оттянутыми или головчатыми концами. Поперечные штрихи яснопунктирные, у края створки пересеченные одной или несколькими продольными гиалиновыми линиями или с более отчетливой структурой. Шов нитевидный или широкий, центральные поры обычно загнуты в противоположные стороны. Осевое поле линейное, среднее — округлое или четырехугольное, иногда поперечно расширенное, но редко достигающее краев створки (рис. 170, 171). Более 25 видов, почти все пресноводные, современные и ископаемые. С миоцена. Миоцен Закарпатья, З. Сибири (р. Тым), Приморского края, четвертичные повсеместно; мио-плиоцен Германии. Современное распространение — повсеместно в бентосе пресных, очень редко слегка солоноватых водоемов.

*Scolioleura* Gupow, 1860. Тип рода — *Navicula convexa* W. Smith, 1853; современный. Панцирь диагонально-симметричный, несколько закрученный по продольной оси, со слегка S-образно изогнутым поясковым ободком; вставочных ободков и септ нет. Створки изопольные, выпуклые, эллиптические до ланцетных, реже линейные, с закругленными, неоттянутыми концами. Поперечные штрихи тонкопунктирные; точки образуют также продольные вол-

нистые ряды. Шов слегка S-образно изогнут; центральные поры иногда загнуты в противоположные стороны; оба шва одного панциря пересекаются под острым углом (рис. 172). Около 10 видов, солоноватоводные и морские, современные и ископаемые; некоторые виды не вполне достоверны, объем рода разными авторами понимается различно. С миоцена. Сармат Хмельницкой обл., Керченского п-ва, акчагыл С. Прикаспия, четвертичные Архангельской обл., Кольского п-ва, Латвийской ССР, Камчатки; миоцен Венгрии, четвертичные Германии и Голландии. Современное распространение — очень редко в солоноватых и морских водоемах Европы, Азии и С. Америки.

*Scoliotropis* Cleve, 1894. Тип рода — *Amphiprora latestriata* Brebisson, 1849; современный. Панцирь несколько закручен по продольной оси, со вставочными ободками, без септ. Створки изопольные, широколинейные с клиновидными концами. Поперечные ребра более или менее параллельные, чередующиеся с двумя рядами нежных точек, расположенных в шахматном порядке. Шов S-образно изогнутый (особенно у концов), иногда с загнутыми в противоположные стороны центральными порами. Осевое поле узколинейное, заключенное между двумя сближенными или удаленными продольными линиями (ребрами); среднее поле обычно небольшое, округлое (рис. 173). Три вида: два современных и один (сомнительный) ископаемый. Объем этого рода, как и р. *Scolioleura* Gupow, понимается разными авторами различно, оба рода требуют дальнейшего изучения. С четвертичного времени. Четвертичные Карельской АССР и Швеции. Современное распространение — довольно редкий морской род с ограниченным распространением в Черном, Каспийском и Северном морях, у атлантических берегов С. Америки и у Антильских о-вов, у берегов Калифорнии и Ямайки.

*Caloneis* Cleve, 1894. Тип рода — *Navicula amphisbaena* Borg, 1824; современный. Панцирь с пояска прямоугольный, без вставочных ободков и септ. Створки линейные до широколанцетных, иногда вздутые посредине или дважды перешнурованные. Поперечные штрихи обычно неяснопунктирные, пересеченные одной или несколькими продольными линиями; последние иногда расположены близко к загибу створки и малозаметны. Шов нитевидный или широкий, двуконтурный; центральные поры не загнуты в противоположные стороны (отличие от р. *Neidium*); по обе стороны центрального узелка иногда имеются серповидные фигуры. Осевое поле широколанцетное, реже узколинейное; среднее поле часто поперечно

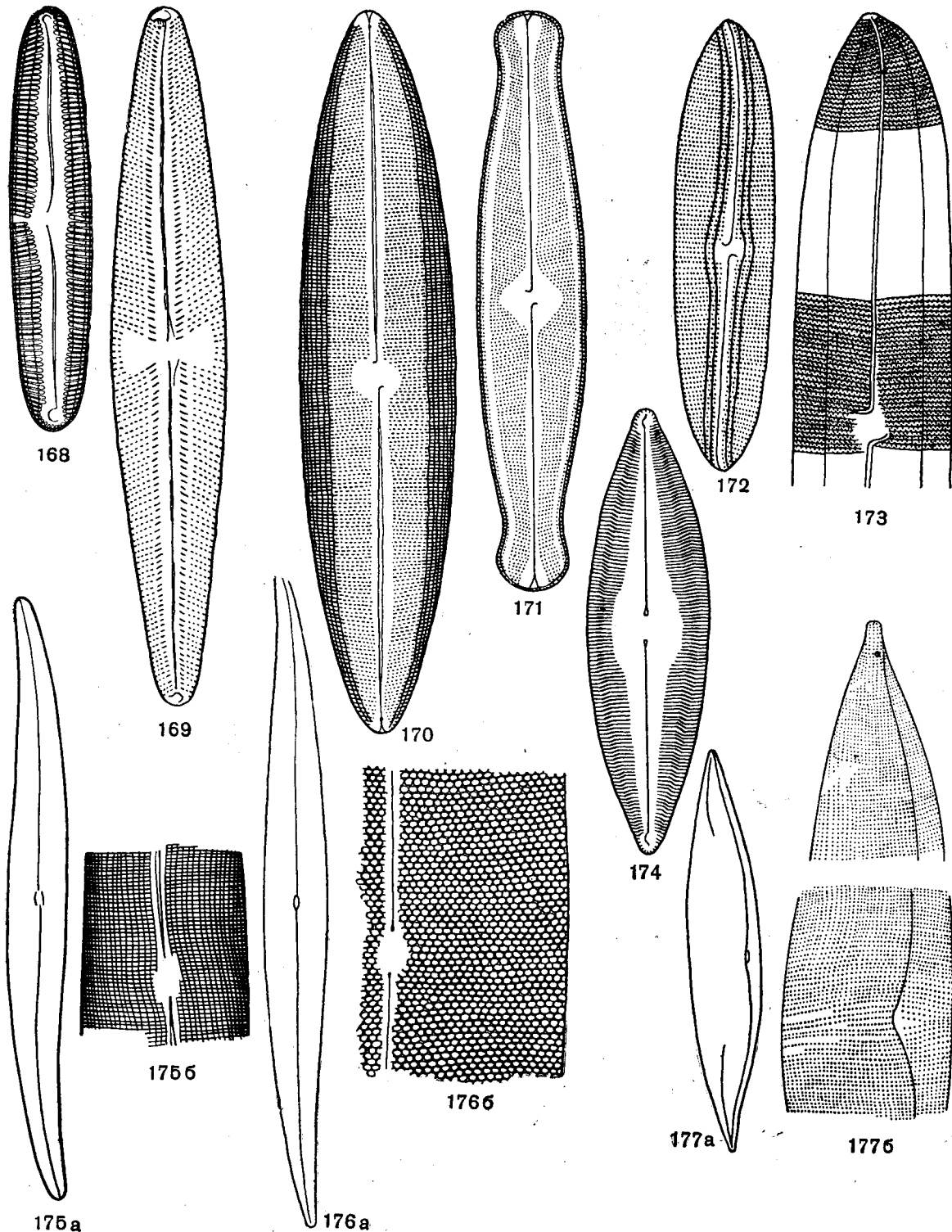


Рис. 168—177.

168 — *Pinnularia meisteri* f. *armenica* Poretzky,  $\times 500$ ; плиоцен, Армения, Нурнус (Порецкий, 1953). 169 — *Trachyneis aspera* Cl.,  $\times 660$ ; четвертичные, Берингово море (Schmidt, Атлас, 1874—1960) 170 — *Neidium iridis* Cl.,  $\times 600$ ; четвертичные, бассейн р. Конды (Диат. ан., т. 3, 1950). 171 — *Neidium affine* Cl.,  $\times 1100$ ; четвертичные, Кольский п-в (Диат. ан., т. 3, 1950). 172 — *Scolio-pleura peisonis* Grun.,  $\times 1000$ ; соврем. (Диат. ан., т. 3, 1950). 173 — *Scoliotropis gilliesi* Cl.,  $\times 500$ ; соврем. (Cleve, 1894—1895) 174 — *Caloneis formosa* Cl.,  $\times 600$ ; литориновые отложения, Латвия (колл. В. С. Порецкой). 175 — *Gyrosigma attenuatum* Rabb. 175a — створка,  $\times 350$ , 175b — деталь ее структуры,  $\times 1000$ ; четвертичные, Ленинградская обл. (Hustedt, 1930). 176a — *Pleuro-sigma elongatum* W. Smith,  $\times 350$ ; 176b — деталь структуры,  $\times 1000$ ; четвертичные (Hustedt, 1930). 177 — *Tropidoneis lepidoptera* var. *intermedia* J. Kisselev: 177a—створка,  $\times 660$ , 177b—деталь ее структуры,  $\times 1000$ ; соврем., оз. Иссык-Куль (Киселев, 1932)



расширенное, достигающее краев створки, реже небольшое, округлое (рис. 174). Более 70 видов, морских, солоноватоводных и пресноводных, современных и ископаемых. С олигоцена (позднего эоцена<sup>2</sup>). Харьковский ярус УССР, неоген Камчатки, миоцен Закарпатья, сармат юга Европейской части СССР, акчагыл С. Прикаспия, плиоцен Грузии, Армении, Приморского края, четвертичные повсеместно; неоген Болгарии, Испании, Японии, мио-плиоцен З. Европы и С. Америки, плиоцен Аргентины. Современное распространение — в бентосе преимущественно морских, реже пресных и солоноватых водоемов.

*Gyrosigma* (Hassal, 1845, e. p.) Cleve, 1894. Тип рода — *Navicula baltica* Ehrenberg, 1830; современный. Панцирь с пояска линейный, без вставочных ободков и септ. Створки изопольные, линейные или ланцетные, S-образно изогнутые, с тупо или остро закругленными концами, иногда длинноклювовидно оттянутые. Структура в виде мелких точек, расположенных поперечными и продольными рядами, перпендикулярными друг к другу. Шов S-образно изогнутый, осевой или эксцентрический. Осевое поле не выражено; среднее поле маленькое, округлое (рис. 175). Более 30 видов различной экологии, современных и ископаемых. С миоцена. Миоцен Закарпатья, сармат Керченского и Таманского п-вов, плиоцен Грузии, Приморского края, четвертичные повсеместно; неоген Венгрии, Румынии, миоцен Франции, плиоцен Германии, Франции, Калифорнии, четвертичные Фенноскандии и З. Европы. Современное распространение — повсеместно в бентосе солоноводных, реже морских и пресных водоемов.

*Pleurosigma* (W. Smith, 1852, e. p.) Cleve, 1894. Тип рода — *Navicula angulata* Quekett, 1848; современный. Панцирь с пояска линейный, несколько суженный к концам, без вставочных ободков и септ. Створки изопольные, линейные или ланцетные, S-образно изогнутые, с тупо или остро закругленными, иногда очень тонкими, длинно оттянутыми концами. Структура в виде мелких точек (полигональные камеры), расположенных рядами, которые пересекаются в трех направлениях: поперечном и двух косых. Шов S-образно изогнутый, осевой или эксцентрический. Осевое поле не выражено; среднее поле маленькое, округлое (рис. 176). Около 50 видов, морских и солоноватоводных, современных и ископаемых. С миоцена. Майкоп С. Кавказа, сармат юга Европейской части СССР, мзотис Таманского п-ва, плиоцен С. Прикаспия, четвертичные Европейской части СССР; неоген Испании, Японии, миоцен Венгрии,

США, Мексики, плиоцен Калифорнии, Аргентины, четвертичные Фенноскандии, З. Европы, С. Америки. Современное распространение — повсеместно в бентосе морей, значительно реже — солоноватых водоемов; немногие виды в планктоне пелагиали морей.

*Tropidoneis* Cleve, 1891. Тип рода — *Amphiprora vitrea* W. Smith, 1853; современный. Панцирь с пояска более или менее прямоугольный, с закругленными углами и вогнутыми посередине створками, без вставочных ободков и септ. Створки линейно-ланцетные до ланцетных с заостренными, иногда клювовидными, оттянутыми концами и с осевым или эксцентрически расположенным (не изогнутым S-образно) килем. С одной или обеих сторон киля часто имеется вырост в виде крыла; он проецируется на створке в виде продольной линии. При эксцентрически расположенном киле на широкой стороне створки часто имеется продольная лента (ребро или борозда). Поперечные штрихи параллельные, обычно нежопунктирные; точки образуют более частые продольные, более или менее прямые ряды. Шов расположен на киле, центральные поры сближены. Осевое поле не выражено; среднее поле маленькое, округлое или поперечно расширенное (рис. 177). Более 20 видов, морских и солоноватоводных, современных и ископаемых. Отличается плохой сохранностью. С миоцена. Сармат Керченского п-ва, четвертичные Архангельской обл., Карельской АССР, Латвийской ССР; неоген Японии, миоцен С. Америки, четвертичные Фенноскандии и Польши. Современное распространение — в планктоне северных и антарктических морей.

*Amphiprora* (Ehrenberg, 1843, e. p.) Cleve, 1891. Тип рода — *Navicula alata* Ehrenberg, 1840; современный. Панцирь тонкостенный, диагонально-симметричный, закрученный по продольной оси, с пояска более или менее прямоугольный и посередине перешнурованный; вставочные ободки многочисленны, поперечно заштрихованные; септ нет. Створки выпуклые, ланцетные, с заостренными концами, с S-образно изогнутым килем, который проходит вдоль створки. Шов расположен на киле. Две пограничные линии между килем и остальной частью створки отчетливые, ровные, волнистые или зубчатые. Структура на створке в виде поперечных, у крупных форм ясно линеолированных штрихов или мелко рассеянных точек. Киль с такой же структурой или, кроме того, с ребрами или с точками в косо перекрещивающихся рядах (рис. 178). Около 15 видов, преимущественно морских, современных и ископаемых. С миоцена. Сармат Керченского и



Таманского п-вов, Молдавской ССР, мэотис Таманского п-ва, четвертичные Карельской АССР, Латвийской ССР; миоцен Франции, неоген Венгрии, Японии, плиоцен Аргентины, четвертичные Фенноскандии и Польши.

*Amphora* Ehrenberg, 1840. Тип рода — *Navicula amphora* Ehrenberg, 1831; современный. Панцирь с пояска эллиптический с тупо срезанными концами, в поперечном сечении бобовидный; поясковая зона со спинной стороны выпуклая и широкая, с брюшной — вогнутая и узкая; часто имеются многочисленные вставочные ободки; септ нет. Створки согнутые по продольной оси, дорсовентральные, более или менее полулунные, с закругленными, часто оттянутыми или головчатыми концами. Поперечные штрихи пунктирные или линеолированные; на спинной стороне створки они иногда пересечены продольными гиалиновыми линиями, реже продольным ребром; на брюшной стороне штрихи часто укорочены, или отсутствуют, или прерваны посредине. Шов обычно согнутый, расположен ближе к брюшному краю створки. Осевое поле различной формы; среднее поле округлое или поперечно расширенное, иногда достигающее одного или обоих краев створки (рис. 179). Более 100 видов различной экологии, современных и ископаемых. С олигоцена. Неоген Сахалина, Курильских островов, Камчатки, миоцен Закарпатья, Азербайджана, Приморского края, сармат юга Европейской части СССР, мэотис Таманского п-ва, акчагыл С. Прикаспия, плиоцен Грузии, Армении, Приморского края, четвертичные повсеместно; олигоцен Нов. Зеландии, миоцен о-ва Барбадос, миоплиоцен З. Европы, С. Америки, плиоцен Аргентины. Современное распространение — повсеместно в бентосе и обрастаниях в морских, солоноватых и пресных водоемах.

*Cymbella* Agardh, 1830. Тип рода — *Schizonema lacustre* Agardh, 1824; современный. Панцирь с пояска более или менее линейный, со слегка выпуклыми краями, без вставочных ободков и септ. Створки плоские, дорсовентральные, ладьевидные или полулунные, с выпуклым спинным и вогнутым или прямым брюшным краем; реже створки почти симметричные, сходные по форме с таковыми у *Navicula*. Поперечные штрихи пунктирные или линеолированные, реже почти гладкие, средние штрихи брюшной стороны створки иногда оканчиваются изолированными точками. Шов дугообразно согнутый, реже прямой, расположен ближе к брюшному краю створки; около центрального узелка иногда имеется крупная пора. Осевое и среднее поля обычно хорошо выражены (рис. 180, 181). Более 100 видов, пресноводных

и солоноватоводных, современных и ископаемых (табл. XI, фиг. 14). С миоцена. Миоцен Закарпатья, З. Сибири, В. Казахстана, Приморского края, плиоцен В. Сибири (Тункинская и Баргузинская котловины), Камчатки, Грузии, Армении, Приморского края, сармат юга Европейской части СССР, четвертичные повсеместно; неоген Японии, миоплиоцен З. Европы, плиоцен С. Америки. Современное распространение — в бентосе и обрастаниях в пресных, реже в солоноватых водоемах. Распространен очень широко.

*Gomphocymbella* O. Müller, 1905. Тип рода — *Sphenella vulgaris* Schumann, 1864; современный. Панцирь с пояска клиновидный, слегка согнутый; вставочные ободки и септы обычно отсутствуют (указаны только для миоценовых видов СССР). Створки слегка гетеропольные, ланцетные до линейно-ланцетных, слабоасимметричные по отношению к продольной и поперечной осям и слегка согнутые по продольной оси. Поперечные штрихи пунктирные. Шов слегка согнутый, с изолированной точкой или коротким пунктирным штрихом около центрального узелка. Осевое поле линейное или ланцетное; иногда имеется поперечное, одно- или двустороннее среднее поле (рис. 182). Около 10 видов, все пресноводные, современные и ископаемые. С миоцена. Миоцен З. Сибири, Приморского края, Камчатки, плиоцен З. Сибири, четвертичные Финляндии и Швеции. Современное распространение — редкий пресноводный род, известен из альпийских озер Европы и водоемов Южной и Экваториальной Африки. Недостоверные находки в Швеции.

*Didymosphenia* M. Schmidt, 1899. Тип рода — *Vorticella pyraria* O. Müller, 1773; современный. Панцирь крупный, с пояска клиновидный, без вставочных ободков и септ. Створки асимметричные по отношению к поперечной оси и слегка по отношению к продольной оси, более или менее клиновидные и слегка дорсовентральные, с выпуклыми краями и широкими, большей частью головчатыми концами. Поперечные штрихи из крупных точек. Шов широкий, обычно слегка согнутый, с резко загнутыми на спинную сторону конечными щелями. Осевое поле линейное; среднее поле асимметричное, удлинено-овальное, с одной или несколькими крупными точками на брюшной стороне (рис. 183). Три вида, все пресноводные, современные и ископаемые. С миоцена. Четвертичные северной половины Европейской части СССР, Хабаровского и Приморского краев, Камчатки; неоген Японии, миоцен Германии, четвертичные Швеции, Финляндии и С. Аме-

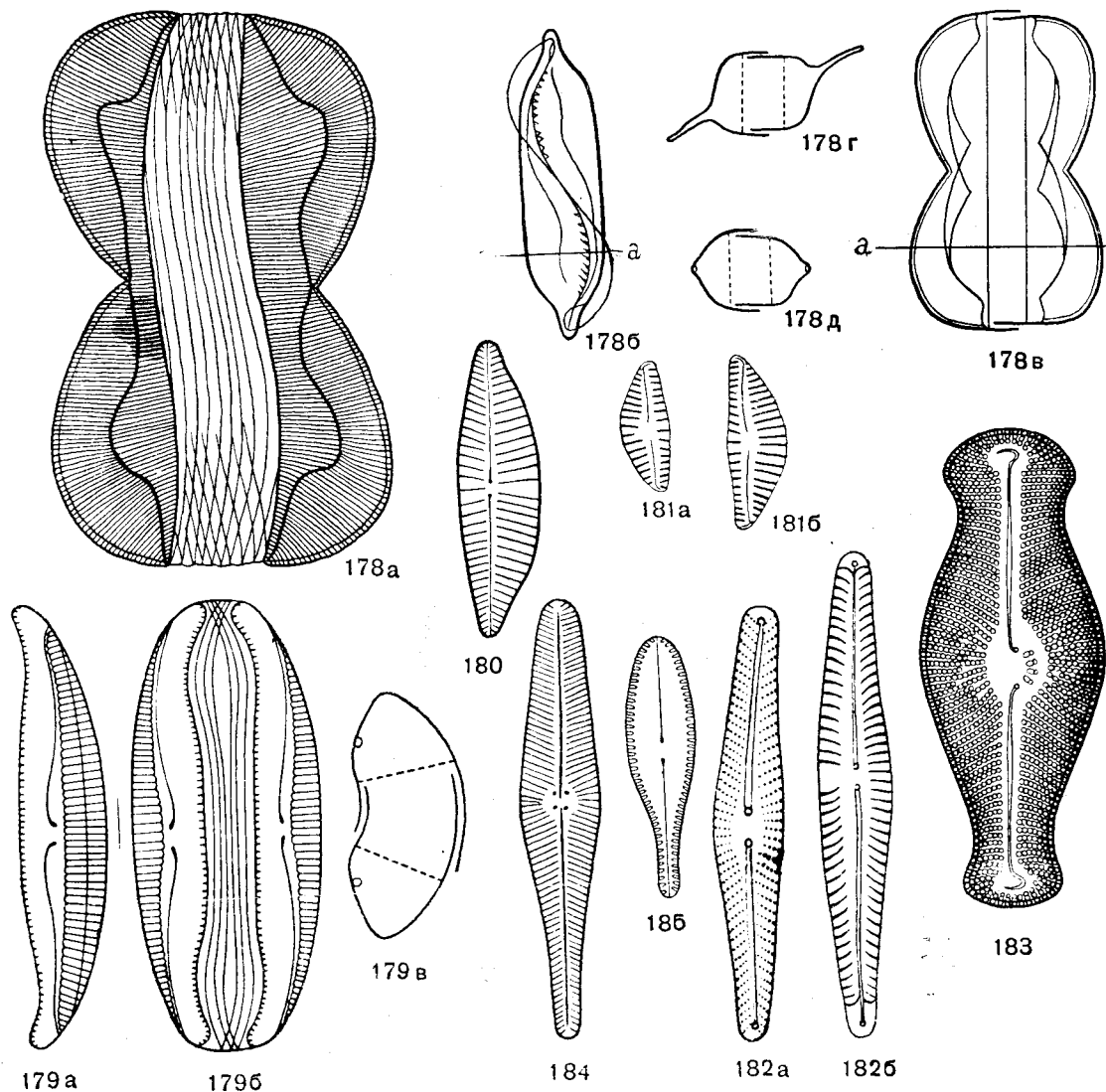


Рис. 178—185.

178a — *Amphiprora alata* Kütz., вид с пояска,  $\times 1500$ ; соврем. (Hustedt, 1930); 178b — 178d — схема панциря *Amphiprora alata*: б — створка, в — панцирь с пояска, г — поперечное сечение через зону а, д — поперечное сечение через середину панциря (Karsten, 1928). 179 — *Amphora commutata* Grun.: 179a — створка, 179b — вид с пояска, 179в — поперечное сечение панциря,  $\times 1000$ ; в. миоцен, берег Черного моря (Опред. пресн. водор. СССР, вып. 4, 1951). 180 — *Cymbella amphicephala* Nageli,  $\times 1000$ ; межледниковые отложения, Лихвин (колл. В. С. Порецкой). 181a, 181b — *Cymbella ventricosa* Ktz.,  $\times 500$ ; межледниковые отложения, Ленинградская обл. (колл. А. П. Жузе). 182a, 182b — *Gomphocymbella mioenica* Jousé,  $\times 1000$ ; в. миоцен, оз. Ханка (Жузе, 1952). 183 — *Didymosphenia geminata* M. Schmidt,  $\times 750$ ; четвертичные, Кольский п-в (колл. В. С. Порецкой). 184 — *Gomphonema quadripunctatum* Wislouch,  $\times 1000$ ; соврем., Алтай (Порецкий и Шешукова, 1953). 185 — *Gomphonema lingulatum* Hustedt,  $\times 1000$ ; плиоцен, Приморский край (колл. В. С. Порецкой)

рики. Современное распространение — в обрастаниях литорали пресных, преимущественно североальпийских водоемов и рек.

*Gomphonema* Agardh, 1824. Тип рода — *Echinella olivaceum* Lyngbye, 1819; современный. Панцирь с пояска клиновидный, чаще без вставочных ободков и септ. Створки гетеропольные, булавовидные, ланцетные, реже почти линей-

ные, часто перешнурованные. Концы створок закругленные, реже заостренные, иногда оттянутые или головчатые; апикальный конец шире базального. Поперечные штрихи длинные, реже короткие, пунктирные или линеолированные. Шов нитевидный или широкий. Осевое поле обычно узкое; среднее поле небольшое, округлое или поперечно (одно- или дву-

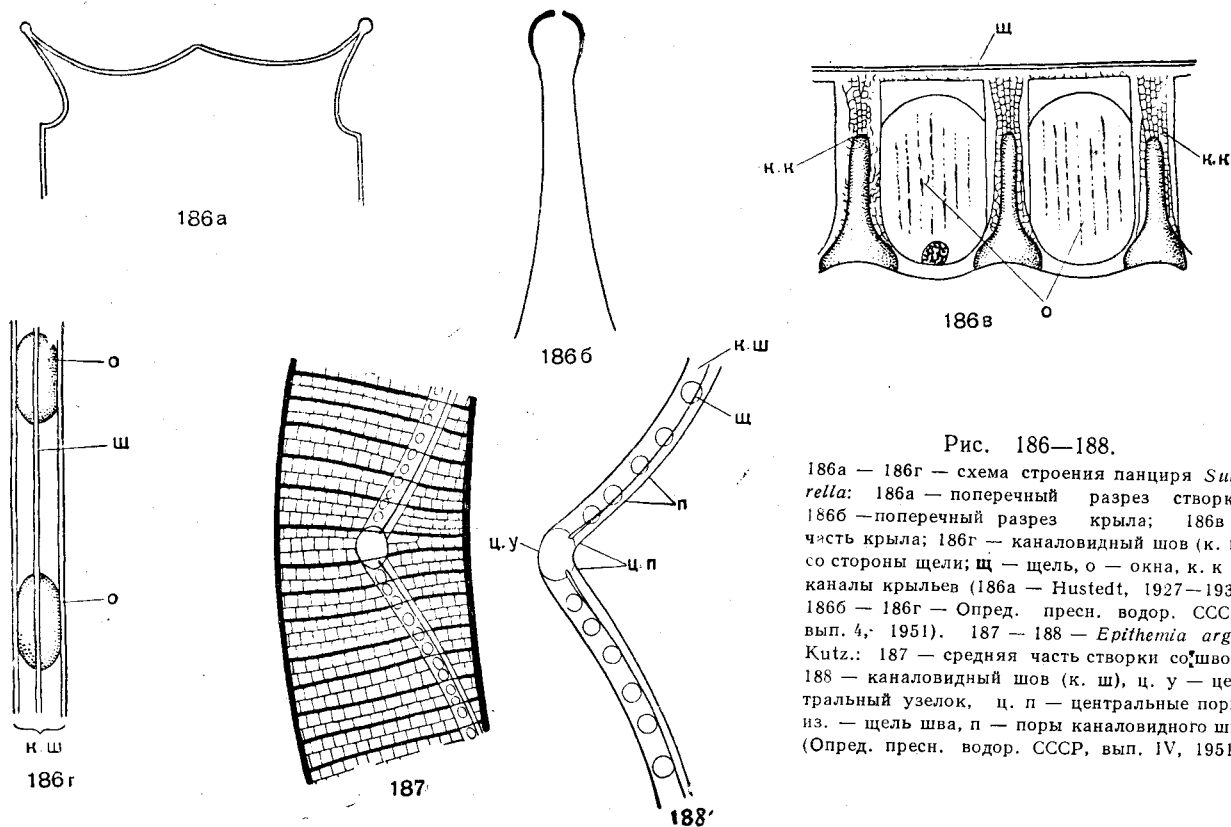


Рис. 186—188.

186а — 186г — схема строения панциря *Surirella*: 186а — поперечный разрез створки; 186б — поперечный разрез крыла; 186в — часть крыла; 186г — каналовидный шов (к. ш) со стороны щели; ш — щель, о — окна, к. к — каналы крыльев (186а — Hustedt, 1927—1937; 186б — 186г — Опред. пресн. водор. СССР, вып. 4, 1951). 187 — 188 — *Epithemia argus* Kutz.: 187 — средняя часть створки со швом; 188 — каналовидный шов (к. ш), ц. у — центральный узелок, ц. п — центральные поры, из. — щель шва, п — поры каналовидного шва (Опред. пресн. водор. СССР, вып. IV, 1951).

стороне) расширенное, большей частью с одной или несколькими изолированными точками (рис. 184, 185). Более 100 видов, преимущественно пресноводных, современных и ископаемых. С миоцена. Миоцен Закарпатья, З. Сибири, Приморского края, мэотис Таманского п-ва, плиоцен В. Сибири (Тункинская и Баргузинская котловины), Грузии, Армении, Приморского края, четвертичные повсеместно; миоплиоцен З. Европы, плиоцен С. Америки, Аргентины, лигниты Японии. Современное распространение — повсеместно в обрастаниях в пресных водоемах, изредка в солоноватых и морских.

#### ПОДПОРЯДОК AULONORAPHINEAE. КАНАЛОШОВНЫЕ

Панцирь изопольный или гетеропольный, в редких случаях седловидно или S-образно изогнутый или закрученный спирально; иногда имеются вставочные ободки с септами. Створки разнообразной формы. Обе створки с каналовидным швом, расположенным в киле или крыловидном выросте створки (рис. 186, 187), реже в плоскости створки (рис. 188). Канал-шов сообщается с внешней средой узкой продольной щелью, а с полостью клетки — рядом

крупных пор или поровых каналов (сем. Nitzschiaceae). Поровые каналы проецируются на створке в виде килевых точек. В сем. Surirellaceae канал-шов расположен внутри валикообразного утолщения крыловидного выроста края створки; с внешней средой канал-шов здесь также соединяется продольной щелью, а с внутренностью клетки — трубковидными полостями. Последние проецируются на створке в виде поперечных ребер. Структура створок состоит из точек, ареол, штрихов и ребер.

Включает три семейства.

#### СЕМЕЙСТВО ЭПИТЕМИАСЕАЕ DE TONI, 1892

Панцирь с пояска прямоугольный или эллиптический, со вставочными ободками, которые большей частью несут на боковых стенках септы, растущие навстречу друг другу. Противоположные септы соприкасаются друг с другом не на всем протяжении, а образуют отверстия; свободные концы септ иногда совсем не смыкаются, и между ними остается еще длинная щель. Септы не плоские, а в виде желобков, которые открыты в сторону створки и обычно охватывают свободные края ребер створки; поэтому со стороны пояска ребра заканчива-

ются головками; только при коротких ребрах головки незаметны. Створки дорсовентральные, полулунные, серповидные или скобовидные; реже створки линейные или ланцетные, симметричные по отношению к продольной и поперечной плоскостям. Поперечные ребра на створках представляют собой псевдосепты, глубоко внедряющиеся в полость клетки. Между ребрами — ряды ареол (камер), открытых в полость клетки; внешняя стенка ареол поройдная. Канал-шов прямой или коленчато согнутый, расположен в киле или в плоскости створки; центральный и конечные узелки сильно редуцированы; центральные поры часто с трудом различимы. Внутренняя стенка канала шва имеет поры; они проецируются на створке в виде пятен. Настоящие килевые точки отсутствуют.

Включает три рода, солоноватоводные и пресноводные, реже морские, современные и ископаемые.

*Denticula* Kützing, 1844. Тип рода — *D. tenuis* Kützing, 1844; современный. Панцирь с пояска прямоугольный, со вставочными ободками и септами (у некоторых ископаемых видов наличие септ не установлено). Створки прямые, изопольные, ланцетные до эллиптических и линейных. Поперечные ребра (псевдосепты) чередуются с поперечными рядами нежных штрихов; свободные концы ребер иногда с заметными головками. Канал-шов прямой или слегка согнутый, лежит в плоскости створки (рис. 189; табл. XI, фиг. 15). Более 15 видов морских, солоноватоводных и пресноводных, современных и ископаемых. Некоторые виды трудно различимы и требуют пересмотра. С миоцена. Ср. и в. плиоцен Сахалина, Курильских о-вов, Камчатки, плиоцен Грузии, четвертичные северной половины Европейской части СССР; миоцен Франции, Японии, ср. миоцен Японии, плиоцен С. Америки, З. Европы, Суматры, Аргентины, четвертичные Фенноскандии, Германии. Современное распространение — повсеместно, но не часто среди образцов в пресных, реже в солоноватых водоемах; два вида в планктоне морей.

*Epithemia* Grébisson, 1838. Тип рода — *Eunotia turgida* Ehrenberg, 1838; современный. Панцирь прямоугольный, со вставочными ободками; септы более или менее развиты. Створки дорсовентральные, полулунные или бобовидные, с выпуклым спинным и вогнутым или прямым брюшным краем. Канал-шов коленчато согнут; ветви шва расположены у концов створки вблизи брюшного края, на середине створки иногда достигают спинного края. Поперечные ребра чередуются с двумя или несколькими

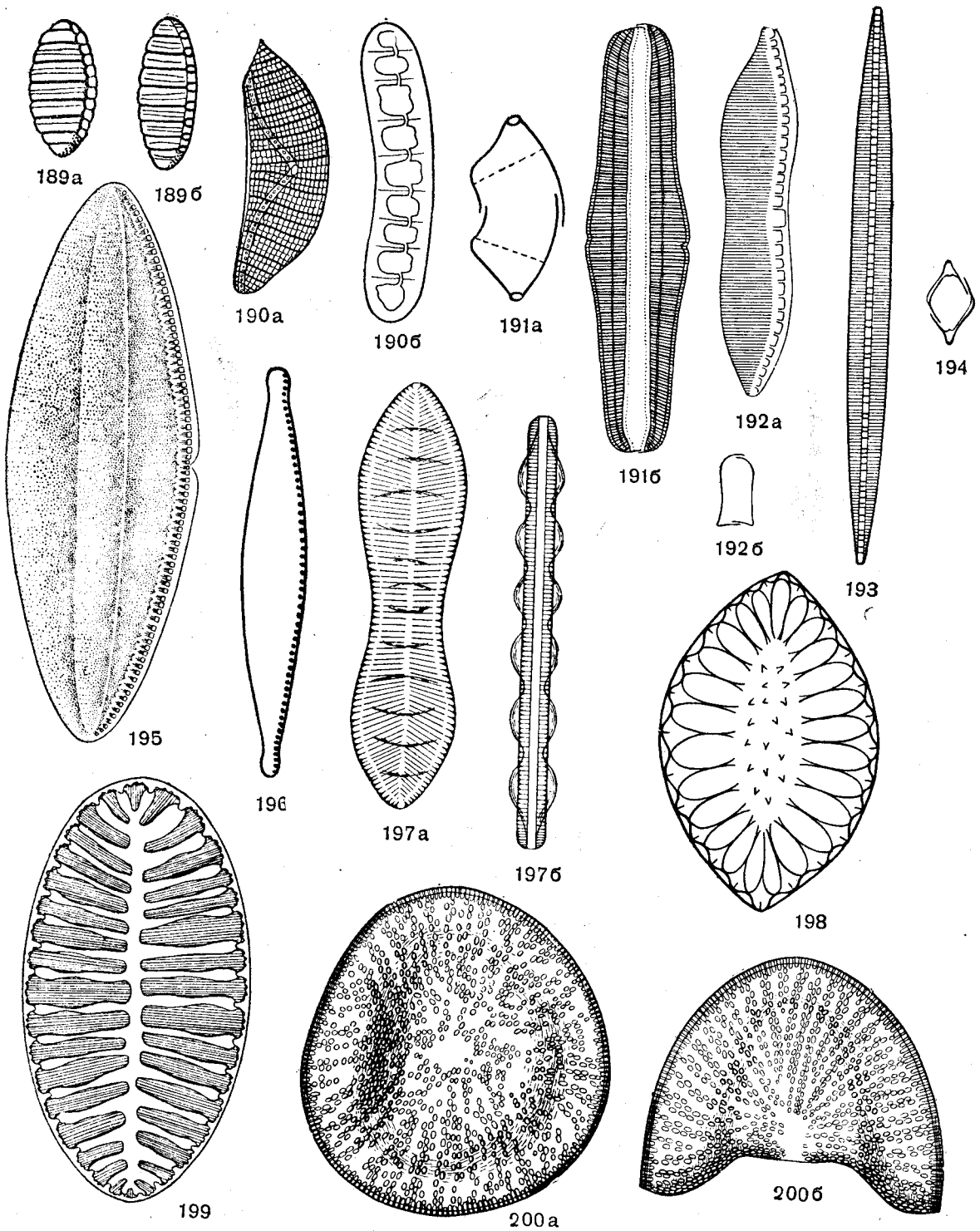
рядами ареол (рис. 190). Более 20 видов солоноватоводных и пресноводных, современных и ископаемых. С миоцена. Неоген Камчатки, миоцен Закарпатья, Азербайджана, сармат юга Европейской части СССР, акчагыл С. Прикаспия, плиоцен Армении, четвертичные повсеместно; мио-плиоцен З. Европы, плиоцен Калифорнии, Аргентины. Современное распространение — в обрастаниях в литорали солоноватых и пресных водоемов повсюду.

*Rhopalodia* O. Müller, 1895. Тип рода — *Navicula gibba* Ehrenberg, 1830; современный. Панцирь с пояска прямоугольный или эллиптический, реже клиновидный, в поперечном сечении трапециевидный, согнутый по центральной оси; спинная сторона широкая, выпуклая, брюшная — узкая, вогнутая (рис. 191). У некоторых видов указано наличие вставочных ободков, септ нет. Створки скобовидные, полулунные или бобовидные, кровлеобразно согнутые по поперечной оси, с более узкой круто опадающей спинной стороной и более широкой полого опадающей брюшной стороной. Канал-шов расположен вдоль выпуклой спинной стороны створки на вершине «кровли», в обычном положении створки часто незаметен. Структура в виде поперечных ребер, чередующихся с рядами мелких ареол (пунктирных штрихов). Главное отличие от р. *Epithemia* в положении шва (рис. 191,б). Более 10 видов, солоноватоводных и пресноводных, современных и ископаемых. С миоцена. Неоген Камчатки, миоцен Закарпатья, Азербайджана, сармат юга Европейской части СССР, плиоцен Грузии, Армении; мио-плиоцен З. Европы, плиоцен С. Америки и Аргентины, четвертичные повсеместно. Современное распространение — повсеместно в обрастаниях в солоноватых и пресных водоемах, часто в опресненной литорали морей.

#### СЕМЕЙСТВО NITZSCHIACEAE DE TONI, 1890

Панцирь большей частью палочковидный, реже веретенообразный или S-образно изогнутый, иногда дорсовентральный. Створки линейные до ланцетных и эллиптических, прямые, реже S-образно изогнутые. Каждая створка вдоль одного края имеет киль. Кили обеих створок расположены или по брюшному краю, или (чаще) на одной створке — по брюшному краю, на другой — по спинному; иногда кили на обеих створках расположены почти по продольной оси. Канал-шов находится в киле и соединяется с полостью клетки многочисленными поровыми каналами, заметными на створке в виде так называемых килевых точек. Центральные поры шва обычно незаметны.





Структура створок в виде поперечных штрихов, реже в виде ребер.

Включает три рода, морских и пресноводных, современных и ископаемых<sup>1</sup>.

*Hantzschia* Grunow, 1880. Тип рода — *Eunotia amphioxys* Ehrenberg, 1843; современный. Панцирь с пояска прямоугольный, у некоторых видов имеются вставочные ободки. Створки дорсовентральные, почти линейные, обычно сильно суженные к оттянутым, иногда головчатым концам; спинной край створки выпуклый, брюшной — вогнутый (особенно в середине) или прямой. Кили обеих створок расположены по брюшному краю плоскости створки или чаще на ее брюшном загибе. Килевые точки короткие или удлиненные в виде ребер, занимающих всю ширину створки или часть ее; средние килевые точки обычно раздвинуты. Поперечные штрихи пунктирные (рис. 192). Более 20 видов, пресноводных, солоноватоводных и морских, современных и ископаемых. С миоцена. Неоген Камчатки, миоцен Закарпатья, Апшеронского п-ва, З. Сибири, плиоцен Армении, четвертичные повсеместно; мио-плиоцен Германии, плиоцен Калифорнии, Аргентины. Современное распространение — повсеместно в бентосе пресных, реже солоноватых и морских водоемов, а также в почве.

*Bacillaria* Gmelin, 1788. Тип рода — *Nitzschia socialis* Gregory, 1857; современный. Клетки в колониях в виде лент или ступенчатых цепочек. Панцирь с пояска линейный, без вставочных ободков и септ. Створки обычно прямые, линейные до ланцетных, суженные к концам. Киль расположен по продольной оси створки. Поперечные штрихи пунктирные (рис. 193). Некоторые авторы (Cleve-Euler, 1951—1955, и др.) рассматривают *Bacillaria* как одну из секций р. *Nitzschia* Hassal. Четыре вида, солоноватоводных, морских и пресноводных, современных и ископаемых.

<sup>1</sup> К сем. Nitzschiaceae относятся также роды *Gomphonitzschia* Grunow и *Cylindrotheca* Rabenhorst; в ископаемом состоянии в СССР они не известны.

С миоцена. Мэотис Таманского п-ва, четвертичные Ленинградской, Саратовской и Свердловской обл., Карельской АССР; плиоцен Франции, четвертичные Фенноскандии и Польши. Современное распространение — повсеместно в планктоне солоноватых и морских, редко пресных водоемов.

*Nitzschia* Hassal, 1845. Тип рода — *Bacillaria sigmoidea* Nitzsch, 1817; современный. Панцирь диагонально симметричный, с пояска прямоугольный или узколинейный, прямой, реже S-образно изогнутый, иногда с многочисленными вставочными ободками, без септ. Створки линейные до ланцетных, эллиптических и веретеновидных, иногда S-образно изогнутые или посредине перешнурованные. Киль проходит по краю створки. Кили обеих створок расположены по диагонали относительно друг друга (рис. 194), в отличие от р. *Hantzschia* и при рассматривании целого панциря со створки видны на обоих его краях. Килевые точки короткие или в виде удлиненных ребер. Структура в виде поперечных пунктирных или почти гладких штрихов, реже из рядов ареол. Иногда на створке имеется продольная складка, на которой штрихи заметны слабее или отсутствуют (рис. 195, 196). Около 200 видов, морских, солоноватоводных и пресноводных, современных и ископаемых. С миоцена. Неоген Сахалина, Курильских о-вов, Камчатки, миоцен Закарпатья, Азербайджана, З. Сибири, сармат юга Европейской части СССР, мэотис Таманского п-ва, акчагыл С. Прикаспия, плиоцен Армении, четвертичные повсеместно; олигоцен Нов. Зеландии, неоген Японии, мио-плиоцен З. Европы, С. Америки, плиоцен Аргентины. Современное распространение — повсеместно в бентосе, изредка в планктоне морских, солоноватых и пресных водоемов (табл. XI, фиг. 16).

*Pseudoeunotia* Grunow, 1865. Тип рода — *Synedra doliolus* Wallich, 1860; современный. Клетки в слегка согнутых лентовидных колониях. Панцирь дорсовентральный: с брюшной

Рис. 189—200.

189a, 189b — *Denticula kamtschatica* Zabelina, ×1500; в. плиоцен, о-в Итуруп (колл. В. С. Шешуковой). 190 — *Epithemia turgida* Kutz.: 190a — створка, 190б — вставочный ободок с септами, ×750; литориновые отложения, Латвия (колл. В. С. Порецкой). 191 — *Rhopalodia gibba* O. Müller: 191a — схема поперечного сечения панциря; 191б — вид с пояска, ×750, четвертичные, о-в Итуруп (Опред. пресн. водор. СССР, вып. 4, 1951). 192 — *Hantzschia amphioxys* Grun.: 192a — створка, ×1000, 192б — схема поперечного сечения панциря; четвертичные, Чукотский п-в (Опред. пресн. водор. СССР, вып. 4, 1951). 193 — *Bacillaria socialis* Grun., ×900; четвертичные, Охотское море (Hustedt, 1930). 194 — схема поперечного сечения панциря *Nitzschia* (Опред. пресн. водор. СССР, вып. 4, 1951). 195 — *Nitzschia circumscuta* Grun., ×500; литориновые отложения, Ленинградская обл. (колл. В. С. Порецкой). 196 — *Nitzschia teletzkensis* Shchukova, ×1000; соврем., Телецкое озеро (Порецкой и Шешукова, 1953). 197 — *Cymatopleura solea* W. Smith: 197a — створка, 197б — вид с пояска, ×450; плиоцен, западный берег оз. Севан (Диат. ан., т. 3, 1950). 198 — *Surirella pusilla* Shchukova, ×1500; соврем., Телецкое оз. (Порецкой и Шешукова, 1953). 199 — *Surirella striatula* Turpin, ×450; литориновые отложения, Латвия (колл. В. С. Порецкой). 200 — *Campylodiscus echeneis* Ehrenberg: 200a — створка, вид сверху, 200б — вид сбоку, ×450; литориновые отложения, Ленинградская обл. (колл. В. С. Порецкой)

стороны пояска — линейный с параллельными краями, со спинной стороны пояска — со слегка выпуклыми краями. Вставочные ободки и септы отсутствуют. Створки дорсовентральные, изопольные, полуланцетные, с выпуклым спинным и почти прямым брюшным краями. На створке тонкие поперечные ребра чередуются с двумя рядами нежных точек, расположенных в шахматном порядке (in quincunx). Канал-шов колчато согнутый, с ясными центральными порами, расположен на спинной стороне створки спорангиальной стадии; на створках вегетативных клеток шов редуцирован (рис. 145). Два вида, оба морские. С четвертичного времени. В четвертичных осадках Мирового океана. Современное распространение — в неритическом, реже океаническом планктоне преимущественно теплых морей.

#### СЕМЕЙСТВО SURIRELLACEAE DE TONI, 1890

Панцирь обычно в виде плоской коробки, иногда закрученной вокруг продольной оси, седловидно или S-образно изогнутый, прямоугольный или клиновидный. Створки гетеропольные или изопольные, линейные, эллиптические, яйцевидные или почти круглые, иногда посередине перешнурованные, плоские или поперечноволнистые. Край створки на границе между плоскостью створки и ее загибом оттянут в узкое или широкое крыло (рис. 186, 187); оно окружает всю плоскость створки. Наружный свободный край крыла валикообразно утолщен; внутри утолщения помещается канал-шов, он открывается наружу продольной щелью, а в полость клетки — трубковидными каналами крыла. Последние образованы выпуклыми складками «гофрированной» поверхности створки; в плоскости створки складки продолжаются в виде ребер, иногда достигающих осевого поля створки. Между ребрами находятся ложбинки, которые в пределах крыла называются «окнами». По продольной оси створки обычно проходит узкое или широкое осевое поле, иногда с осевой складкой.

Включает три рода, пресноводных, солоноватоводных и морских, современных и ископаемых.

*Cymatopleura* W. Smith, 1851. Тип рода — *Surirella solea* Brebisson, 1838; современный. Панцирь с пояска удлиненный, более или менее прямоугольный, с волнистыми краями, без вставочных ободков и септ. Створки почти всегда изопольные, поперечноволнистые, эллиптические до линейных, нередко перешнурованные посередине (гитаровидные), с закругленными или клиновидными, иногда оттянутыми

концами. По всей окружности створки проходит узкое крыло с каналовидным швом. Каналы крыльев ограничены краевой зоной створки или же переходят в нежные поперечные ребра, доходящие до осевого поля створки. Штрихи тонкие, на выпуклостях волнистой створки обычно косые, в ложбинках поперечные. Осевое поле узкое (рис. 197). Известно около 10 видов, пресноводных, реже солоноватоводных и морских, современных и ископаемых. С миоцена. Миоцен Закарпатья, плиоцен Грузии, Армении, четвертичные повсеместно; неоген Румынии, миоцен Франции, плиоцен З. Европы и С. Америки. Современное распространение — повсеместно в литорали, реже в планктоне пресных, изредка солоноватых и морских водоемов.

*Surirella* Turpin, 1828. Тип рода — *S. striatula* Turpin, 1828; современный. Панцирь с пояска прямоугольный или трапезиевидный, очень редко закрученный по продольной оси. Створки изопольные или гетеропольные, эллиптические, яйцевидные или линейные, иногда суженные посередине, без крупной поперечной волнистости (отличие от р. *Cymatopleura*). По всей окружности створки проходит более или менее широкое крыло с каналовидным швом. Каналы крыльев и «окна» иногда ясно различимы со створки, иногда слабо заметны. Поверхность створки с поперечными ребрами (складками), иногда, кроме того, с поперечными штрихами и шипиками. По продольной оси створки проходит осевая складка или плоское осевое поле (рис. 198, 199; табл. XI, фиг. 17). Более 200 видов, морских, солоноватоводных и пресноводных, современных и ископаемых. С миоцена. Неоген В. Сибири (Баргузинская котловина) и Камчатки, миоцен Закарпатья, сармат юга Европейской части СССР, мзотис Таманского п-ва, ачкагыл С. Прикаспия, четвертичные повсеместно; неоген Японии, мио-плиоцен З. Европы, С. Америки, плиоцен Аргентины. Современное распространение — повсеместно в бентосе и планктоне морских, солоноватых и пресных водоемов.

*Campylodiscus* Ehrenberg, 1841. Тип рода — *Cocconeis clypeus* Ehrenberg, 1838; современный. Панцирь седловидно согнутый, со створки почти круглый. Створки повернуты одна по отношению к другой вокруг центральной оси на 90°, так что продольные оси створок перпендикулярны друг к другу. Канал-шов проходит вокруг створки по краю более или менее сильно развитого крыла, прерванного на концах продольной оси створки. Таким образом, на каждой стороне створки имеются два шва (отличие от остальных Aulopogonidae). Краевые ребра длинные или короткие, более



или менее радиальные. Остальная часть створки со штрихами, точками или ареолами, расположенными более или менее радиально. Среднее поле большей частью развито, гладкое или с поперечными короткими штрихами (рис. 200). Более 100 видов, преимущественно морских и солоноватоводных, современных и ископаемых. С миоцена. Миоцен Азербайджана, сармат юга

Европейской части СССР, мзотис Таманского п-ва, акчагыл С. Прикаспия, апшерон Закаспия (Мангышлак), четвертичные повсеместно; неоген Японии, мио-плиоцен З. Европы, С. Америки, плиоцен Аргентины. Современное распространение — повсеместно в бентосе морских, солоноватых, редко пресных водоемов.

## ЛИТЕРАТУРА

Анисимова Н. В. 1951. Диатомовые болотных и озерных отложений Кокчетавской области Казахской ССР. Тр. Лабор. сапропел. отлож. Ин-та леса Акад. наук СССР, вып. 5, стр. 53—80.

Безруков П. Л. 1955. О распространении и скорости накопления в Охотском море кремнистых осадков. Докл. Акад. наук СССР, т. 103, № 3, стр. 473—476. Борщов И. Г. 1870. Материалы для флоры водорослей Черниговской губернии. Зап. Киевск. об-ва естествоиспыт., т. I, стр. 44—56.— 1873. Die Süßwasser-Bacillarien (Diatomaceen) des süd-westlichen Russlands. 129 S.— 1877. Водоросли Аральского моря. Тр. Арало-Каспийской эксп. (прил. 2 к зап. В. Д. Аленыцына «Аральское море»). СПб., 38 стр.

Вейссе Д. И. 1860. Die Diatomaceen des Bodenschlammes von Arensburg und Hapsal wie auch des sogenannten Mineral schlammes der Soolen-Badananstalt in Staraja Russa. Bull. Acad. Sci. St.-Petersbourg, T. I., S. 550—553.— 1862. Nachträgliche Bemerkungen in Betreff der Diatomaceen, welche sich im sogenannten Mineralschlamm von Staraja Russa befinden. Bull. Acad. Sci. St.-Petersbourg, T. 4, S. 305—306.— 1865—Diatomaceen des Ladoga-Sees. Acad. Sci. St.-Petersbourg, T. 8, S. 21—25. Векшина В. Н. 1960. Диатомовые водоросли верхнеюрских отложений Западно-Сибирской низменности. Мат. по палеонтол. и стратигр. З. Сибири. Тр. СНИИГИМС, вып. 8, Ленгостехиздат, — 1961. Новый род и некоторые новые виды морских диатомовых из отложений Западно-Сибирской низменности. Мат. по палеонтол. и стратигр. З. Сибири. Тр. СНИИГИМС, вып. 15, Ленгостехиздат. Вислоух С. М. 1921. Материалы по диатомовым Ярославской губернии. Тр. Ярославск. естеств.-истор. об-ва, т. 3, № 1, стр. 105—115.— 1923—1924. Beiträge zur Diatomeenflora von Asien. I. Diatomeen des Balchasch-Sees. II. Neuere Untersuchungen über die Diatomeen des Baikal-Sees. Ber. Dtsch. Botan. Ges., Bd. 41, S. 4—8; Bd. 42, S. 163—173. Вислоух С. М. и Кольбе Р. Р. 1916. Новые диатомовые водоросли из водоемов России. Микробиология, т. 3, вып. 3-4, стр. 263—275. Воронихин Н. Н. 1929. Опыт сравнительного изучения микрофлоры озера Дон-ты (обл. Коми) и его отложений. Изв. Сапропел. ком-та, вып. 5. Вотинцев К. К. 1955. Пути миграции кремния в озере Байкал. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. 6, стр. 70—79.

Гапонов Е. А. 1914. Ископаемые диатомовые водоросли из сарматских слоев севера Таврической губ. Зап. Новоросс. об-ва естествоиспыт., т. 39, стр. 325—338.— 1915. Ископаемые диатомовые водоросли из нижнесарматских слоев Подолии. Ежегодн. по геол. и мин. России, т. 17, № 1—3, стр. 18—42. Голлербах М. М. и Полянский В. И. 1951. Пресноводные водоросли и их изучение. Определитель пресноводных водорослей СССР, вып. 1. Общая часть. М., 199 стр. Гусева К. А. 1952. «Цветение» воды, его

причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. 4, стр. 3—84.

Декембах К. 1903. О трудах К. С. Мережковского по морфологии диатомовых водорослей. СПб., 14 стр. Диатомовый анализ. 1949—1950. Под ред. А. И. Прошкиной—Лавренко, т. 1—3, Л., Госгеолиздат.

Жузе А. П. 1949. Новые диатомовые и кремневые жгутиковые водоросли верхнемелового возраста из глинистых песков бассейна р. Б. Актай (восточный склон С. Урала). Ботан. мат. отд. споровых растений Бот. ин-т Акад. наук СССР, т. 6, стр. 65—78.— 1951. Диатомовые и кремневые жгутиковые водоросли верхнемелового возраста из Северного Урала. Ботан. мат. отд. споровых растений. Бот. ин-т Акад. наук СССР, т. 7, стр. 42—65.— 1952. Диатомовые палеоценового возраста Северного Урала. Бот. мат. отд. споровых растений Ботан. ин-т Акад. наук СССР, т. 7, стр. 24—42.— 1952. Диатомовые водоросли в отложениях четвертичного возраста. Мат. по геоморф. и палеогеогр. СССР. Тр. Ин-та геогр. Акад. наук СССР, т. 51, вып. 6, стр. 99—112.— 1952. К истории диатомовой флоры оз. Ханка. Тр. Ин-та геогр. Акад. наук СССР, вып. 51, стр. 226—252.— 1953. К методике технической обработки горных пород в целях диатомового анализа. В кн.: Диатомовый сборник. Изд. Ленингр. гос. ун-та, стр. 206—220.— 1954. О диатомовых третичного возраста в осадках дальневосточных морей. Тр. Ин-та океанол. Акад. наук СССР, т. 9, стр. 119—135.— 1954. Сопоставление результатов диатомового анализа отложений Охотского и Берингова морей. Докл. Акад. наук СССР, т. 98, № 1, стр. 127—130.— 1955. Новые виды диатомовых палеогенового возраста. Ботан. матер., отд. споровых растений Ботан. ин-т Акад. наук СССР, т. 10, стр. 81—103.— 1955. Новые виды рода *Gladius* Schulz в отложениях верхнемелового возраста. Бот. мат. отд. споровых растений Ботан. ин-т Акад. наук СССР, т. 10, стр. 72—76.— 1957. Диатомовые водоросли в поверхностном слое осадков Охотского моря. Тр. Ин-та океанол. Акад. наук СССР, т. 22.— 1961. Стратиграфия донных отложений на северо-западе Тихого океана. Тр. Ин-та геологии Акад. наук ЭССР, т. VIII, стр. 183—195.— 1962. Диатомовые водоросли в морских и континентальных отложениях голоценового возраста. В сб.: Вопросы голоцена. Вильнюс, стр. 115—137.— 1963. Диатомовые водоросли и их роль в выяснении истории океанов. Изв. Акад. наук СССР, сер. геогр., № 2, стр. 13—20.— 1962. Стратиграфические и палеогеографические исследования на северо-западе Тихого океана. Изд-во АН СССР, 250 стр. Жузе А. П. и Семина Г. И. 1955. Общие закономерности в распределении диатомовых в планктоне Берингова моря и в поверхностных донных осадках. Докл. Акад. наук СССР, т. 100, № 3, стр. 379—382. Жузе А. П. и Сечкина Т. В. 1955. Диатомовые водоросли в отложениях Курило-Камчатской впадины. Тр. Ин-та океанол. Акад. наук СССР, т. 12,



стр. 130—144. Журавлева А. А. 1936. Ископаемые диатомовые Гункинской котловины (Прибайкалье). Тр. науч.-исслед. геол.-развед. ин-та, сер. А, вып. 78, стр. 47—64.

Зауер Л. М. 1950. О движении диатомовой водоросли *Eunotia lunaris* (Ehr.) Grun. в связи с вопросом о движении диатомовых вообще. Докл. Акад. наук СССР, т. 72, № 6, стр. 1131—1133. Захваткин А. А. 1949. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М.

Киселев И. А. 1937<sub>1</sub>. Новые данные о соотаве, распределении и происхождении фитопланктона в Амурском лимане и ближайших к нему участках Японского и Охотского морей. Уч. зап. Ленингр. ун-та, № 15, стр. 41—52.— 1937<sub>2</sub>. Состав и распределение фитопланктона в северной части Берингова и южной части Чукотского морей. Исслед. морей СССР, вып. 25, стр. 217—244.— 1947. Фитопланктон дальневосточных морей как показатель некоторых особенностей их гидрологического режима. Тр. Гос. океаногр. ин-та, вып. 1 (13), стр. 189—212. Кобленц-Мишке О. И. 1954. О минеральном питании некоторых черноморских диатомовых водорослей. Тр. Ин-та океанол. Акад. наук СССР, т. 13, стр. 89—93. Козлова О. Г. 1961. Количественное содержание диатомовых в водах Индийского сектора Антарктики. Докл. Акад. наук СССР, т. 138, № 1. Кордэ Н. В. 1949. История альгофлоры некоторых озер Среднего Урала. Тр. Лаб. сапропел. отложений Ин-та леса Акад. наук СССР, вып. 3, стр. 68—100.— 1954. Типология сапропеловых отложений. Тр. Ин-та торфа Акад. наук БССР, т. 3, стр. 95—108. Кротов А. В. 1956. Новые виды диатомовых из верхнемеловых отложений Урала. Ботан. мат. отд. споровых растений Ботан. ин-та Акад. наук СССР, т. 12.

Лисицын А. П. 1955. Распределение аутигенного кремнезема в донных отложениях западной части Берингова моря. Докл. Акад. наук СССР, т. 103, № 3, стр. 479—482.

Марков К. К. и Порецкий В. С. 1933. Последлединовая история окрестностей Ленинграда. Природа, № 5—6, стр. 99—103.— 1935. Die spät- und postglaziale Geschichte des nord-westlichen Teiles des Leningrader Gebietes. Zschr. Gletscherkunde, Bd. 22, S. 109—141.— 1936. Pollen und diatomeen-analytische Untersuchungen über die Geschichte des Finnischen Meerbusens, Ladoga und Onega-Sees. Beih. Botan. Cbl., Abt. B, Bd. 52, N 3, S. 389—446. Марков К. К. Порецкий В. С. и Шляпина Е. В. 1934. О колебаниях уровня Ладожского и Онежского озер в последлединовое время. Тр. Ком. по изуч. четвертичн. периода, т. 4, вып. 1, стр. 71—129. Мейер К. И. 1930. Введение во флору водорослей озера Байкала. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, т. 39, вып. 3—4, стр. 179—392.— 1952. Опыт филогенетической системы зеленых водорослей. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 57, вып. 5, стр. 56—64. Мержковский К. С. 1900—1902. К вопросу о классификации диатомовых водорослей. Ботан. зап. СПб. ун-та, вып. 18, стр. 87—98.— 1903. К морфологии диатомовых водорослей. Уч. зап. Казанск. ун-та, т. 70, № 10, стр. 1—194; № 11, стр. 33—252. Милованова И. В. 1955. Новые и интересные диатомовые из неогена Таманского полуострова. Ботан. мат. отд. споровых растений Ботан. ин-та Акад. наук СССР, т. 10, стр. 69—72. Миссуна А. Б. 1913. Beitrag zur Kenntniss der fossilen Diatomeen Süd-Russlands. В кн.: Сборник в честь 25-летия научной деятельности В. И. Вернадского. М., стр. 1—39.

Николаев И. И. 1950. Основные эколого-географические комплексы фитопланктона Балтий-

ского моря и их распределение. Ботан. журн., т. 35, № 6, стр. 602—611.— 1951. Арктический комплекс в фитопланктоне Балтийского моря. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. 3, стр. 194—203. Определитель пресноводных водорослей СССР, вып. 4. Диатомовые водоросли. 1951. М., 488 стр.

Персидский Б. М. 1932. Развитие ауксоспор в группе Centricae (Bacillariaceae). Бюлл. Гос. океаногр. ин-та, т. 10. Попов В. И. и Лучицкий И. В. 1938. К вопросу о генезисе угленосной толщи нижнего карбона южного крыла Подмосковского бассейна. Пробл. сов. геол., т. 8, № 2, стр. 137—151. Порецкий В. С. 1927. Материалы к изучению обрастаний в водоемах Карелии. Тр. Бородинск. пресноводн. биол. ст. в Карелии, стр. 30.— 1953. Ископаемые диатомовые водоросли Киситиби Ахалцихского района Грузинской ССР. В кн.: Диатомовый сборник. Изд. Ленингр. гос. ун-та, стр. 13—54.— 1953<sub>2</sub>. Ископаемые диатомовые водоросли Нуруса и Арзни Ереванского района Армянской ССР. В кн.: Диатомовый сборник. Изд. Ленингр. гос. ун-та, стр. 55—106. Порецкий В. С. и Анисимов Н. В. 1933. Материалы к экологии диатомовых Старорусских соленых водоемов. Исслед. озер СССР, вып. 2, стр. 34—66. Порецкий В. С., Жузе А. П. и Шешукова В. С. 1934. Диатомовые Кольского полуострова в связи с микроскопическим составом кольских диатомитов. Тр. Геоморфол. ин-та, вып. 8, стр. 1—210. Прошкина-Лавренко А. И. 1953<sub>1</sub>. Диатомовые водоросли — показатели солености воды. В кн.: Диатомовый сборник. Изд. Ленингр. гос. ун-та, стр. 136—205—1953<sub>2</sub>. Новые и недостаточно изученные диатомовые водоросли СССР. I. Ботан. мат. отд. споровых растений Ботан. ин-та Акад. наук СССР, т. 9, стр. 56—64.— 1955<sub>1</sub>. Реликтовые диатомовые в планктоне Черного моря. Ботан. мат. отд. споровых растений Ботан. ин-та Акад. наук СССР, т. 10, стр. 45—54.— 1955<sub>2</sub>. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. Изд-во Акад. наук СССР, 222 стр.

Рейнгард Л. В. 1882. Zur Kenntniss der Bacillariaceen des Weissen Meeres. Bull. Soc. Nat. Wosc., T. 1, S. 297—304.— 1909—1910. Фитопланктон Черного моря, Керченского пролива, Босфора и Мраморного моря. Тр. Об-ва испыт. природы при Харьковск. ун-те, т. 43, стр. 295—323. Рожкова Е. В. и Порецкий Ю. К. 1945. Современные кремневые отложения. Диатомиты и трепелы, т. 1. Тр. Всес. ин-та мин. сырья, вып. 117.

Савченко А. С. 1911<sub>1</sub>. Ископаемые диатомовые водоросли из Кубанской области. (Протоколы засед. Киевск. об-ва естествоиспыт.) Киев, стр. 12—13.— 1911<sub>2</sub>. Ископаемые диатомовые водоросли Таманского полуострова. Изв. Киевск. студ. кружка исслед. природы, вып. 1, стр. 16. Семин Г. И. 1955<sub>1</sub>. К вопросу о вертикальном распределении фитопланктона в Беринговом море. Докл. Акад. наук СССР, т. 101, № 5, стр. 947—949.— 1955<sub>2</sub>. О двух зональных группировках фитопланктона (на примере Берингова моря). Докл. Акад. наук СССР, т. 101, № 2, стр. 363—366. Страхов Н. М. и др. 1954. Образование осадков в современных водоемах. Изд-во Акад. наук СССР 790 стр.

Топачевский А. В. 1950. К вопросу о современном систематическом делении диатомовых водорослей. Ботан. журн., т. 7, № 3.— 1953. Эволюция питания и первичные водорослевые организмы. Ботан. журн., т. 10, № 3.

Усачев П. И. 1927. О фитопланктоне Азовского моря. Сб. в честь Н. М. Книповича. М., стр. 405—429.— 1947. Общая характеристика фитопланктона морей СССР. Успехи соврем. биол., т. 23, № 2, стр. 265—288.— 1949. Микрофлора полярных льдов. Тр. Ин-та океанол. Акад. наук СССР, т. 3, стр. 216—259.

Успенский Е. Е. 1925. Железо как фактор распределения водорослей. Тр. Ботан. ин-та. Асс. научн.-исслед. ин-та при физ.-мат. Фак. 1-го Моск. гос. ун-та стр. 1—94.

Ценковский Л. С. 1881. Отчет о беломорской экскурсии 1880 г. Тр. СПб. об-ва естествоиспыт., т. 12, вып. 2, стр. 130—171.

Черемисинова Е. А. 1955. Новые диатомовые из мнioca Западной Сибири. Ботан. мат. отд. споровых растений Ботан. ин-та Акад. наук СССР, т. 10, стр. 104—107.

Шешукова В. С. 1951. История водоемов Зауралья на основе изучения их диатомовой флоры. Сообщ. 1. Озера Камышловского района. Тр. Лаб. сапропел. отложений Ин-та леса Акад. наук СССР, вып. 5, стр. 130—166. Шешукова-Поречкая В. С. 1955. Диатомовые водоросли морских межморенных отложений Европейской части СССР. Уч. зап. Ленингр. ун-та, № 191, стр. 105—169.— 1956. Об ископаемом роде *Rouxia* Brun et Heribaud. Ботан. мат. отд. споровых растений Ботан. ин-та Акад. наук СССР, т. 11, стр. 64—81.

Эйхвальд Э. И. 1844—1852. Beitrag zur Infusorienkunde Russlands. Bull. Soc. Nat. Moscou, v. 3, p. 480—585; v. 4, p. 653—706.

Яковлев В. Н. 1939. О находке диатомовых водорослей в балахонской свите Кузбасса. Природа, № 9, стр. 89—90.

Agardh C. A. 1817. Synopsis algarum Scandinaviae, adjecta dispositione universalium Algarum. Lundae.— 1824. Systema Algarum. Lundae.— 1830—1832. Conspectus criticus Diatomacearum. Lundae.

Bailey I. W. 1856<sub>1</sub>. Notice of microscopic forms in the sounding of the sea of Kamschatka. Amer. J. Sci. a. Arts, ser. 2, v. 21.— 1856<sub>2</sub>. On some specimens of deep sea bottom, from the sea of Kamschatka, collected by lieut. Brooke. Quart. J. Microsc., ser. 4, p. 305. Bory de Saint Vincent J. B. 1822—1823. Un dictionnaire classique d'histoire naturelle. Paris. Boyer Ch. S. 1926—1927. Synopsis of North American Diatomaceae. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1926, v. 78, suppl., p. 3—228; v. 79, suppl., p. 221—583. Brebisson A. 1857. Description de quelques nouvelles Diatomées observées dans le guano du Perou. Bull. Soc. Linn. Normandie, v. 2, p. 292—298. Brebisson A. et Godoy J. 1838. Considérations sur les Diatomées. Falaize. Brighwell T. 1859—1860. On some of the rare or undescribed species of Diatomaceae. Quart. J. Microsc. Sci., v. 7—8. Brun J. 1896. Diatomées Miocènes. Diatomiste, v. 2, N 24, p. 229—247.

Castracane F. 1874. Sur l'existence des diatomées dans différentes formations géologiques. C. R. Acad. Sci. Paris, v. 79.— 1886. Report on the Diatomaceae collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. Rept. Sci. Chall. Botan., v. 2. Chenevière E. 1934. Sur un dépôt fossile marin à diatomées situé à Kamischev (Russie Centrale). Bull. Soc. franç. microsc., v. 3, N 3.— 1937. Note sur le dépôt de terre à Diatomées fossiles (Miocène supérieur) récemment découvert près de Szurdokpusoki. Bull. Microsc., v. 3, N 1. Cholnoky B. I. 1954. Studien zur Ökologie der Diatomen eines eutrophen subtropischen Gewässers. Ber. Dtsch. Bot. Ges., v. 66, N 9, S. 346—355. Cleve P. T. 1894—1895. Synopsis of the Naviculoid diatoms, pt. 1 a. 2. Königl. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 26, N 2, S. 3—194; Bd. 27, N 3, S. 3—219. Cleve P. T. et Grunow A. 1880. Beiträge zur Kenntnis der arktischen Diatomaceen. Königl. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 17, N 2, S. 3—121. Cleve-Euler A. 1932. Die Kieselalgen des Täkernsees in Schweden. Königl.

Svenska Vet. Akad. Handl., Ser. 3, Bd. II, N 2, S. 3—254.— 1934. The diatoms of the Finnish Lapland. Soc. Sci. Fenn. Comm. Biol., v. 4, N 14, p. 1—156.— 1941. Alttertiäre Diatomeen und Silicoflagellaten im Inneren Schwedens. Palaeontographica, Abt. A, Bd. 92.— 1951—1955. Die Diatomeen von Schweden und Finnland. Teile 1—5. Stockholm. Cupp E. 1943. Marine plankton diatoms of the West Coast of North America. Bull. Scripps Inst. Oceanogr., v. 5, N 1, p. 1—237.

Desikachary T. V. 1954. The structure of the areolae in diatoms. VIII Congr. Intern. Botan. Paris. Desikachary T. V. a. Alieem A. A. 1955. Electron microscope study of diatom wall structure. VII. J. Sci. a. Industr. Res. (B—C), v. 14, № 2, p. 142—146. Diatomiste. 1890—1896. Journal special s'occupant exclusivement des diatomées et de tout ce que s'y rattache. Edit. Tempère, J. Brun, Bérjon, Cleve, Grove, Peragallo, Toure, v. I—II. Dillwyn L. W. 1809. British Confervae, of coloured figures and description of the British plants referred by botanists to the genus *Conferva*. London.

Ehrenberg C. G. 1830. Beiträge zur Kenntniss der Organisation der Infusorien und ihrer geographischen Verbreitung, besonders in Sibirien. Phys. Abh. Akad. Wiss., S. 1—88.— 1843. Ueber die Verbreitung des jetzt Wirkenden kleinsten organischen Lebens in Asien, Australien und Africa. Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss., S. 100—106, 133—143.— 1844. Resultate über das Verhalten des kleinsten Lebens in den Oceanen und den grössten bisher zugänglichen Tiefen des Weltmeeres. Ber. über die zur Bekanntmachung geeigneten Verh. Königl. Preuss. Akad. Wiss.— 1845. Neue Untersuchungen über das kleinste Leben als geologisches Moment. Ber. über die zur Bekanntmachung geeigneten Verhandl. Königl. Preuss. Akad. Wiss.— 1854. Microgeologie. Bd. I. Text; Bd. II. Atlas. Leipzig, 374 S.

Forti A. 1908. Primo elenco delle diatomée fossili contenute nei depositi miocenici di Bergonzano (Reggio d'Emilia). Nuova Notarisia. Padova, ser. 19, p. 1—4.— 1909. Studi per una monografia del genere *Pyxilla* (Diatomee) e dei generi affini. Nuova Notarisia. Padova, ser. 20, p. 5—20. Forti A. u. Schulz P. 1932. Erste Mitteilung über Diatomeen aus dem hannoverschen Gault. Beih. Botan. Cbl. Abt. 2, Bd. 50, N 1, S. 241—246. Fritch F. E. 1935—1945. The structure and reproduction of Algae, v. 1—2. Cambridge.

Gran H. H. 1897. Bemerkungen ueber das Plankton des Arktischen Meeres. Ber. Dtsch. Botan. Ges., Bd. 15, S. 1132—1136.— 1900. Diatomaceae from the Ice-Floes and plankton of the Arctic Ocean. The Norway North Polar Expedition 1893—1896. Sci. Res., v. 4, N 11.— 1904. Die Diatomeen der Arktischen Meere Teil I. Die Diatomeen des Nordlichen Eismees im Jahre 1898, Bd. 4.— 1905. Diatomeen. Nordisches Plankton, Bd. 19, Kiel u. Leipzig, 146 S. Gran H. H. a. Angst E. 1931. Plankton diatoms of Puget Sound. Publ. Puget Sound Biol. Stat., Univ. Washington, v. 7, p. 417—519. Gran H. H. a. Braarud T. 1935. Quantitative study of the phytoplankton in the bay of Fundy and the Gulf of Maine. J. Biol. Board Canada, v. 1, N 5. Gran H. H. a. Iendo K. 1914. Japanese Diatoms. I. Chaetoceros. II. On Stephanopyxis. Vidensk. Skrifter. I. Mat.-Naturwiss. Kl., Bd. 8, S. 1—29. Gray S. F. 1821. A natural arrangement of british plants according to their relations to each other, v. I. Diatomaceae. London. Greville R. K. 1859. Description of Diatomaceae observed in Californian guano. Trans. Botan. Soc. Edinburgh, v. 6; Quart. J. Microsc. Sci., v. 7.— 1863<sub>1</sub>. A monograph of the genus *Auliscus*. Trans. Microsc. Soc., new ser., v. II.— 1863<sub>2</sub>. Descrip-

tions of new genera and species of Diatoms from the South Pacific. Edinburgh — New Phil. J., new ser., v. 18.—1865. Descriptions of new genera and species of diatoms. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 3, v. 16.—1866. Description of new and rare diatoms. Trans. Microsc. Soc., new ser., v. 14. Grove E. a. Sturt G. 1887. On a fossil marine diatomaceous deposit from Oamaru, Otago, New Zealand. J. Quekett Microsc. Club, ser. 2, v. 3, 142 p. Grunow A. 1860. Ueber neue oder ungenügend bekannte Algen. Verh. K. K. Zool. Botan. Ges. Wien, Bd. 10, S. 503—582.—1863. Ueber einige neue und ungenügend bekannte Arten und Gattungen von Diatomaceen. Verhandl. Zool. Botan. Ges. Wien, Bd. 13, S. 137—162.—1878. Algen und Diatomaceen aus dem Kaspischen Meere. In: Dr. O. Schneider's Naturwissen. Beiträge zur Kenntnis der Kaukasusländer auf Grund seiner Sammelbeute. Stgsber. Naturwiss. Ges. «Isis» zu Dresden, Bd. 6, S. 1—36.—1882. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Diatomeenflora Österreich-Ungariens. Beitr. Paläontol. von Österr.-Ungar. u. Orients, Bd. 2, S. 136—159.—1884. Die Diatomeen von Franz-Josefs Land. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Bd. 48, S. 53—112.

Hanna D. 1927. Cretaceous diatoms from California. Calif. Acad. Sci., v. 13, p. 5—39.—1932. Pliocene diatoms of Wallace County, Kansas. Bull. Univ. of Kansas, v. 33, N 10, p. 369—395.—1934. Additional notes on Diatoms from the cretaceous of California. J. Paleontol., v. 8, N 3, p. 352—355. Hanna D. a. Grant W. M. 1926. Miocene marine diatoms from Maria Madre Island, Mexico. Proc. Calif. Acad. Sci., ser. 4, v. 15, N 2, p. 115—193. Heiberg A. 1863. Conspectus criticus Diatomacearum Danicarum. Kopenhagen. Helmcke J. C. u. Krieger W. 1953—1954. Diatomeenschalen im elektronenmikroskopischen Bild. Teile 1—2. Berlin — Wilmersdorf. Hendey N. I. 1954. A preliminary check-list of british marine diatoms. J. Marine, Biol. Assoc. U. K., v. 33, N 2, p. 537—560. Hendey N. I., Cushing D. H. a. Kipley G. W. 1954. Electron microscope studies of diatoms. J. Microsc. Soc., v. 74, N 1. Hustedt F. 1927—1937. Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz, T. 1, N 1—5, S. 1—920; T. 2, S. 1—736.—1930. Stisswasserflora Mitteleuropas, hrsg. v. A. Pascher, H. 10. Bacillariales. Jena, 466 S.—1937. Zur Systematik der Diatomeen. Ber. Dtsch. Botan. Ges., Bd. 55, S. 185—193.—1939. Die Diatomeenflora des Küstengebietes des Nordsee von Dollart bis zur Elbemündung. Abh. Naturwiss. Ver. Bremen, Bd. 31, S. 572—677.—1953. Die Systematik der Diatomeen in ihren Beziehungen zur Geologie und Ökologie nebst einer Revision des Halobien-Systems. Svensk. Botan. Tidskr., Bd. 47, S. 509.—1955. Marine littoral diatoms of Beaufort, North Carolina. Durham Bull., N 6.—1958. Phylogenetische Untersuchungen an Diatomeen. Österr. Botan. Zschr., Bd. 105, N 1—3.

Karsten G. 1928. Abteilung Bacillariophyta (Diatomeae). In: Engler A. u. Prantl K.—Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, Bd. 2. Kitton F. 1870—1871. On diatomaceous deposits from Jutland. J. Quekett Microsc. Club, v. 1—2. Kolbe R. W. 1927. Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen. Die Kieselalgen des Sperenberger Salzgebietes. Pflanzenforschung, Bd. 7.—1932. Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen. Ergebnisse Biol., Bd. 8, S. 222—348.—1948. Elektronenmikroskopische Untersuchungen von Diatomeenmembranen. Arkiv Botan., Bd. 33-A, N 17.—1954<sub>1</sub>. Diatoms from Equatorial Pacific cores. Rep. Swedish Deep-Sea Exped., v. 6, p. 49.—1954<sub>2</sub>. Ueber Süßwasserdiatomeen in Atlantischen Tiefseesedimenten (vorläufige Mitteilung). Deep-Sea Res., v. 1, N 2.—1954<sub>3</sub>. Einige Bemerkungen zu drei Aufsätzen von Fr. Hustedt. Botan. Notizer, N 3, S. 217—229.—1955<sub>1</sub>. Diatoms from Equatorial Atlantic cores. Reports of the Swedish Deep-Sea Exped., v. 7, p. 151—184.—1955<sub>2</sub>. Diatoms from Equatorial Atlantic cores. Reports of the Swedish Deep-Sea Exped., v. VII, N 3.—1957. Diatoms from Equatorial Indian Ocean cores. Reports of the Swedish Deep-Sea Exped., v. IX, N 1. Krasske G. 1927. Diatomeen deutscher Solquellen und Gradierwerke. I. Arch. Hydrobiol., Bd. 18, S. 252—272.—1929. Beiträge zur Kenntnis der Diatomeenflora Sachsens. Botan. Arch., Bd. 27, H. 3/4, S. 348—380.—1932. Diatomeen aus dem Oberpliocän von Willerhausen. Arch. Hydrobiol., Bd. 24, S. 431—448.—1933. Über Kieselgur Geschiebe von Oderberg-Bralitz. Ztschr. Geschiebeforsch., Bd. 9, N 2, S. 84—95.—1948. Diatomeen tropischer Moorsrasen. Svensk. Botan. Tidskr., Bd. 43, N 4. Kützing F. T. 1834. Synopsis Diatomearum oder Versuch einer systematischen Zusammenstellung der Diatomeen. Linnaea, Bd. 8. Halle.—1844. Die kieselchaligen Bacillarien oder Diatomeen. Nordhausen, S. 1—152.—1849. Species algarum. Lipsiae. S. 1—922.

Lauby A. M. 1909—1910. Recherches paléophytologiques dans le massif Central. Bull. Serv. Arts géol. franc., t. 20, N 125, p. 1—398. Lefebure P. et Chenevière E. 1938. Description et iconographie des Diatomees rares ou nouvelles. Bull. Soc. franç. microsc., v. 7, N 1. Lewis, Joyce C. 1961. The dissolution of silica from diatom walls. Geochimica et Cosmochimica Acta, v. 21, p. 182—198. Lohman K. 1942. Diatomaceae. In: Bramlette M. H. a. Bradley W. H. «Geology and biology of North Atlantic Deep-Sea cores, pt. 3. U. S. Geol. Surv., prof. pap., N 196». Long J., Fuge P. a. Smith J., 1946. (With an introduction by G. D. Hanna). Diatoms of the Moreno shale. J. Paleontol., v. 20, N 2, p. 89—192. Lyngbye H. C. 1819. Tentamen Hydrophytologiae Danicae, adjectis simue speciebus Norvegiis. Hafniae, S. 1—248.

Mills F. W. 1933—1935. An index to the genera and species of the Diatomaceae and their synonyms, v. 1—3, pt. I—XXI. London. Müller O. 1905—1910. Bacillariaceen aus dem Nyassalande usw. Engler's Botan. Jahrb., Bd. 36, H. 1—2, S. 137—205; Bd. 45, H. 1, S. 69—122.—1912. Diatomeenrest aus den Turonschichten der Kreide. Ber. Dtsch. Botan. Ges., Bd. 29, S. 661—668. Müller O. F. — 1773. Historia vermium terrestrium fluviatilium. Hafniae, v. 1.

Okuno Haruo. 1954<sub>1</sub>. Electron-microscopic fine structure of some marine diatoms. Rev. Cytol. a. Biol. végét., v. 15, N 3, p. 237—244.—1954<sub>2</sub>. Electron-microscopic fine structure of fossil diatoms. I—IV. Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Japan, new. ser., N 13, p. 125—130; —1955, N 14, p. 143—148; N 19, p. 33—58; N 21, p. 133—139.—1952. Atlas of fossil diatoms from Japanese diatomite deposits. Kyoto Univ. of Industr. Arts, p. 1—49. Östrup E. 1910. Danske Diatomeer. Kjøbenhavn. 323 S.

Pantocsek J. 1902. Die Bacillarien des Klebschiefers von Kertsch. Verh. Russ. Min. Ges., Bd. 39, N 2.—1903—1905. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Bacillariaceen Ungarns. Bd. 1—3. Pozsony. Pascher A. 1921. Ueber die Uebereinstimmung zwischen den Diatomeen, Heterokonten und Chrysomonaden. Ber. Dtsch. Botan. Ges., v. 39.—1931. Systematische Uebersicht ueber die mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algereihen usw. Beih. Botan. Cbl., Bd. 48. Peragallo H. 1897. Catalogue général des Diatomees. Clermont-Ferrand. Petit P. 1877. An essay on the classification of the Diatomée. Trans. R. Microsc. Soc., v. 18. Pfitzer E. 1871. Untersuchungen ueber Bau und Entwicklung der Bacillariace-



en. Hanstein. Botan. Abh. Morphol. u. Physiol., H. 2, S. 1—189.

Rabenhorst L. 1864—1868. Flora Europaea algarum aque dulcis et submarinae. Leipzig, 359 S.  
Rattray F. A. 1888. Revision of the genus *Aulis-cus* Ehr. and of some allied genera. J. Microsc. Soc., v. 8.—1889. Revision of the genus *Coscinodiscus* Ehr. and of some allied genera. Proc. R. Soc. Edinburg, v. 16, 244 p.—1890. A revision of the genus *Actinocyclus* Ehr. J. Queck. Microsc. Club. Rothpletz A. 1896. Über die Physch-Fucoiden und einige andere fossile Algen, sowie über liasische Diatomeen führende Hornschwämme. Ztschr. Dtsch. Geol. Ges., Bd. 48, S. 910.

Schmidt A. 1874—1885. Atlas der Diatomaceenkunde. Fortg. von A. Schmidt und andern. H. 1—104, Taf. 1—416. Leipzig — Berlin.  
Schulz P. 1926. Die Kieselalgen der Danziger Bucht. Botan. Arch., Bd. 13, S. 149—327.—1927. Diatomeen aus norddeutschen Basalttuffen und Tuffgeschieben. Ztschr. Geschiebeforsch., Bd. 3.—1935. Diatomeen aus senonen Schwamm-Gesteinen der Danziger Bucht. Botan. Arch., Bd. 37, N 3, S. 383—413.  
Schütt F. 1896. Bacillariales (Diatomeae). In: Engler und Prantl «Die Natürlichen Pflanzenfamilien», Teil 1, Abt. 6. Bacillariales, S. 31—150.  
Smith G. M. 1951. Manual of phycology. An introduction to the algae and their biology. Waltham, USA, 375 p.  
Smith H. L. 1872. Conspectus of the families and genera of the Diatomaceae. Lens, v. 1. Chicago.  
Smith W. A. 1853—1856. A synopsis of the British Diatomaceae, v. 1—2. London.  
Stosch H. A. 1950. Oogamy in a centric Diatom. Nat. London, v. 165, N 4196, p. 531—532.—1954. Die oogamie von *Biddulphia mobiliensis* und die bisher bekannten Aucusporenbildungen bei den Centrales. VIII Congr. Intern. Botan. Paris.

Taliaferro N. L. 1933. The relation of volcanism to diatomaceous and associated siliceous sediments. Univ. Calif. Publ. Bull. Geol. Sci., v. 23, N 1.  
Tempère J. 1891. Recherches et récolte des Diatomées. I. Diatomées fossiles. Diatomist, v. 1, N 7, p. 61—64.—1896. Recherches et récolte des diatomées. II. Technique de diatomées. Diatomist, v. 2, p. 248—252.  
Tempère J. et Peragallo H. 1915. Diatomées du monde entière. Paris. Texte. 480 p., 68 tabl.  
Thalman H. F. 1955. Practical value of some microfossils. Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., v. 39, N 7.  
Tonil, de. 1891—1894. Sylloge Algarum, v. 1—2. Bacillarieae. Patavii.  
Turpin P. I. F. 1828. Observations sur le nouveau genre *Surirella*. Mém. Mus. Hist. Nat., v. 16, p. 361—362.

Van Heurck H. 1880—1885. Synopsis des Diatomées de Belgique. Anvers. text, 120 p. Atlas I—68 tabl., Atlas II—64 tabl.—1899. Traité des diatomées. Anvers. 572 p.

Weisse J. F. 1854. Microscopische Analyse eines organischen Polierschiefers aus dem Gouv. Simbirsk. Bull. Phys.-Math. Acad. St.-Petersbourg, p. 237—250.—1863. Verzeichnis aller von mir in einem 30-jährigen Zeitraume zu St. Petersburg beobachteten Infusorien, Bacillarien und Räderthiere. Bull. Soc. Nat. Moscou, v. 3, p. 236—246.  
Wieseman I. a. Hendey N. I. 1953. The significance and diatom content of a Deep-Sea floor sample from the neighbourhood of the greatest oceanic depth. Deep-Sea Res., v. 1.  
Witt O. 1886. Über den Polierschiefer von Archangelsk-kurojedowo im Gouv. Simbirsk. Зап. СПб. мин. об-ва, т. 22, стр. 1—39.

Zanon V. 1930. Diatomee del Permiano e del Carbonifero. Mem. Pont. Acad. Sci. Nuovi Lincei, ser. 2, v. 14.



# ТИП CHRYSOPHYTA. ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРΟΣЛИ<sup>1</sup>

Организмы одноклеточные, колониальные, реже многоклеточные, подвижные или прикрепленные, микроскопические, голые или одетые панцирем, заключенные в домик или (у нитчатых форм) покрытые сравнительно толстой целлюлозной оболочкой, более или менее метаболические, либо не изменяющие своей формы. Жгутов один или два (редко три-четыре), разной длины, реже одинаковые. Вместо жгутов у некоторых форм имеются простые или ветвящиеся ризоподии. Продукт ассимиляции лейкозин, у некоторых кроме того, жиры и

масла. Размноженные делением и зооспорами. Цисты эндогенные, кремневые, с различной скульптурой на оболочке.

В филогенетическом отношении золотистые водоросли сближаются с диатомовыми и разножгутиковыми (Xanthophyta).

Тип делится на классы: Rhisochrysidineae, Chrysomonadineae, Chrysocapsineae, Chrysosphaerineae, Chrysothrichineae, Silicoflagellateae. В ископаемом виде известны Chrysomonadineae и Silicoflagellateae, представители которых описаны ниже.

## КЛАСС CHRYSOMONADINEAE. ХРИЗОМОНАДЫ

Преобладает жгутиковая стадия. Клетки — кокколитами, реже — плотной оболочкой. в домике или без него, покрыты панцирем или У многих форм известны цисты.

### ПОРЯДОК CHRYSOMONADALES. ХРИЗОМОНАДОВЫЕ

Клетки обычно голые, с одним — тремя жгутами, с домиком и без него, реже с панцирем или с плотной оболочкой.

В ископаемом виде представители этого порядка в СССР не известны.

### ПОРЯДОК COCCOLITHOPHORALES. КОККОЛИТОВЫЕ

#### ОБЩАЯ ЧАСТЬ

#### История изучения

Кокколиты были открыты в 1836 г. Эренбергом (Ehrenberg) в меловых породах, отнесены им к неорганическим образованиям и описаны под названием морфолитов. Гексли (Huxley) в 1857 г. открыл кокколиты в современных осадках Атлантического океана, а в 1860—1861 гг.

Уоллич (Wallich) доказал, что они образуют сферы, которые он назвал коккосферами. Сорби (Sorby) в 1861 г. нашел коккосфер хорошей сохранности в мелу Англии.

В 1868 г. Гексли впервые пытался разделить кокколиты на дисколиты (плоские) и циатолиты (удлиненные) тела. Геккель (Haeckel) в 1870 г. назвал их моно- и амфидискарами. Уоллич (Wallich) в 1877 г. усложнил понятие о кокколитах, отнеся к циатолитам эллиптические, а к кокколитам — округлые шайбовидные тела. В 1870 г. Шмидт (Schmidt) впервые нашел рабдолиты в илу Адриатического моря. Мюррэй и Блек-

<sup>1</sup> Составили В. П. Маслов (кл. Chrysomonadineae) и З. П. Глезер (кл. Silicoflagellateae).

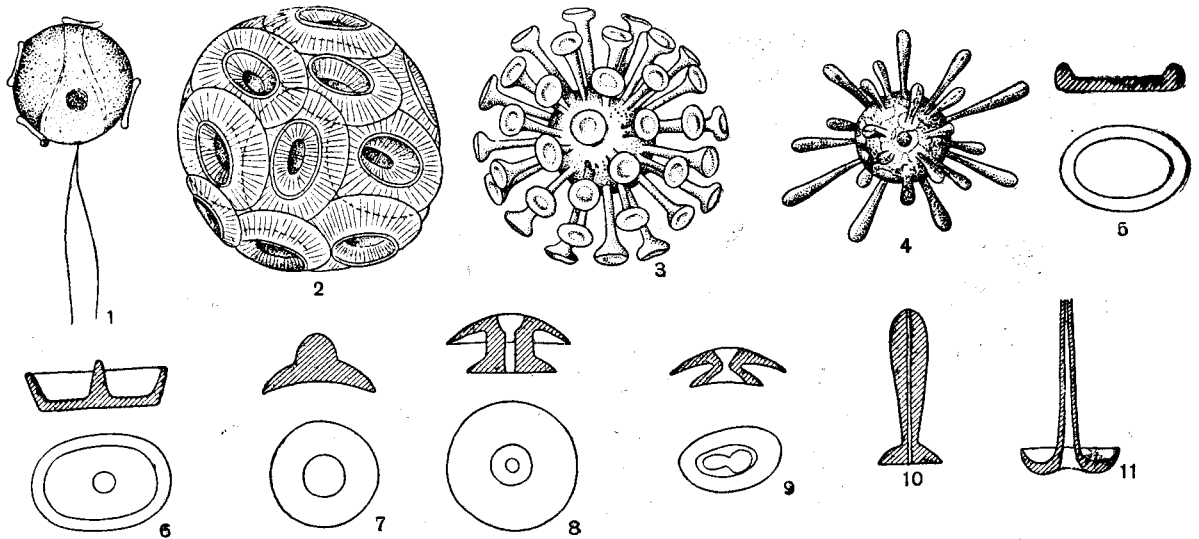


Рис. 1—11.

1 — *Pontosphaera huxleyi* Lohmann (диаметр 5—10 м. 2 — *Coccolithus pelagicus* (Wallich) (диаметр 5—32 м. 3 — *Discosphaera thomsoni* Ostenfeld (диаметр без отростков 12 м. 4 — *Rhabdosphaera claviger* Murray et Blackman (диаметр без отростков 8—14 м. 5—7 — дисколиты. 8, 9 — плаколиты (*Coccolithus*). 10—11 — рабдолиты (*Discosphaera* и *Rhabdosphaera*), примерно  $\times 2000$  (рис. 1—11 — Deflandre, 1936)

мен (Murray a. Blackman, 1898) выделили три «рода»: *Discolithus*, *Syatholithus* и *Rhabdolithus*.

Биология коккосфер долгое время была загадочной. Ломан (Lohmann, 1902) первым дал их классификацию, сведения об экологии и описал многие роды и виды.

Работы Дефландра (Deflandre, 1936, 1959<sub>1,2</sub>), Кемптнер (Kamptner, 1928), Мюррея и Блекмана (Murray a. Blackman, 1898), Шиллера (Schiller, 1930) и др. дали много нового в изучении морфологии, распространения, биологии и значения кокколитофорид.

В последние годы появились работы, сильно расширившие наши знания по ископаемым кокколитам. Гардэ (Gardet, 1955), Маниви (Manivit, 1959) и Мартини (Martini, 1958) описали значительное количество третичных форм из С. Африки и из Германии. Ноель (Noël, 1958) изучила юрские кокколиты С. Африки, а Горка (Górka, 1957) — маастрихтские формы Польши. В отечественной литературе также появились работы о кокколитах (Архангельский, 1910; Шамрай и Лазарева, 1956; Векшина, 1956).

### Общая характеристика и морфология

К порядку *Coccolithophorales*<sup>1</sup> относятся большей частью морские одиночные свободно-плавающие жгутиковые с известковым панци-

рем, сложенным главным образом из отдельных округлых пластинок, называемых кокколитами и рабдолитами.

Организмы имеют два жгута, одно ядро и две боковые хроматофоры желто-бурого цвета (рис. 1). Продукт ассимиляции — масло и лейкозин. Обособленной от протоплазмы твердой оболочки нет, но имеется слизистая обертка, особенно заметная у молодых особей. Упомянутые кокколиты расположены на ее поверхности и отчасти погружены в нее; у одних представителей они лежат свободно (см. рис. 1), не прикасаясь, а у большинства более или менее тесно сближаются и даже срастаются своими краями (рис. 2—4). У некоторых сама толща слизистой обертки инкрустируется известью. Таким образом получается твердая скорлупа, покрытая с поверхности кокколитами. Жгуты выходят наружу через лишенное кокколитов отверстие, называемое ротовым углублением, хотя функций рта оно не выполняет. Ротовое углубление нередко окружено шипиками, образующимися на соседних кокколитах переднего конца. Исследования под ультрамикроскопом показали, что многие кокколиты сложены различно расположенными кристалликами кальция (радиально, по спирали и т. п.).

В настоящее время известен жизненный цикл некоторых кокколитофорид. Так, для обитающего в Средиземном море *Coccolithus fragilis* Lohmann различают два жизненных цикла: прибрежный, или мелководный, и открытого

<sup>1</sup> По Л. И. Курсанову (1953).

моря. Из типично пелагической коккосферы в результате деления клетки получаются многоклеточные безжгутиковые колонии, покоящиеся на дне мелководья, образующие затем клетки, делящиеся на две и т. д. В цикле открытого моря коккосфера, плавающая на разных глубинах, образует цисты, покрытые известковой корочкой из мелких призматических кристаллов кальцита (Bernard, 1949).

### Принципы систематики

Кокколитов представляет большое количество разновидностей. Их можно разделить на две группы: дисколиты — сплошные, и тремалиты — с осевым каналом. Плоские формы называют плаколитами, удлиненные — рабдолитами.

Систематика кокколитофорид ранее была основана на форме известкового панциря и кокколитов. Дефландр (Deflandre, 1936; и Шиллер Schiller, 1930) среди дисколитов (неперфорированных кокколитов) выделили три семейства:

1) Syracosphaeaceae — с округлыми кокколитами (девять родов) (рис. 5—7);

2) Deutschlandiaceae — с лентовидными кокколитами (два рода);

3) Halararpaceae — с гомогенным панцирем и ротовым отверстием, окруженным шипиками (три рода).

Тремалиты (перфорированные кокколиты) делятся на два семейства: Thogacosphaeaceae — с кольцевыми кокколитами (два рода) и Cocco-lithaceae — с кокколитами в виде пуговиц, трубок с расширениями на концах (рис. 8—11) и т. д. (пять родов).

Некоторые исследователи придерживаются следующей номенклатуры: кокколиты обозначаются формальными родами *Coccolithus* и *Tremalithus*, без определения семейства (Bramlette a. Riedel, 1954); так как сравнение с современным семейством представляет значительные трудности.

Действительно, классификация современных кокколитофорид основана не только на форме известкового кокколита, но и на форме всего панциря или клетки в целом. В некоторых случаях одна клетка имеет кокколиты (*Scyphosphaera*) двух разных типов разной величины. Поэтому дезинтегрированные кокколиты не будут точно отвечать современным родам кокколитофорид, но некоторое приближение к существующей классификации все же возможно. Те же формы кокколитов, которые не дают указаний на современное семейство, должны быть отнесены к таксонам искусственной классификации. В. П. Маслов (1956) предложил для

такой классификации в обозначении родов кокколитов прибавлять слог «ites» к названию современного рода, близкого к данному кокколиту.

В последнее время Дефландр (1936, 1959), а за ним Гардэ (Gardet, 1955), Ноель (Noël, 1958) и Маниви (Manivit, 1959) делят кокколитофорид на две группы по внутренней структуре кокколитов: 1) *Heliolithae* — со сферолитической структурой и 2) *Ortholithae* — с кристаллической структурой. Каждая из этих групп делится на семейства, роды, виды согласно правилам линнеевской номенклатуры.

Но так как современные кокколитофориды классифицируются по структуре целой клетки, а не только по структуре включенных в клетку кокколитов, то для отдельных ископаемых кокколитов, соотношение которых в коккосфере не известно, используется искусственная система. Эта система предложена Кронэйсом (Cronpeys), и в ней таксоны, примерно равнозначные роду, называются «манипулой», а равнозначные виду — «центурией». К этой системе приходится прибегать потому, что некоторые кокколитофориды имеют коккосферы, включающие несколько морфологических типов кокколитов.

Ниже приводится система классификации, предложенная Дефландром и другими французскими исследователями.

### I. Подпорядок *Heliolithae*

#### Семейство *Syracosphaeaceae*

Роды: *Acanthoica* Lohmann, 1902

*Calyptosphaera* Lohmann, 1902

*Pontosphaera* Lohmann, 1902

*Scyphosphaera* Lohmann, 1902

*Stephanolithion* Deflandre, 1939

*Syracosphaera* Lohmann, 1902

Манипулы: *Arkhangelskiella* Vekchina, 1959

*Calcidiscus* Kamptner, 1950

*Calyptrolithus* Kamptner, 1946

*Cyclolithus* Kamptner, 1948

*Dictyolithus* Górká, 1947

*Discolithus* Kamptner, 1948

*Ephippium* Vekchina, 1959

*Nephrolithus* Górká, 1947

*Zycolithus* Kamptner 1949

#### Семейство *Sphenolithaceae*

Манипулы: *Sphenolithus* Deflandre, 1952

*Micula* Vekchina, 1959

#### Семейство *Coccolithaceae*

Роды: *Coccolithus* Schwarz, 1894

*Corisphaera* Kamptner, 1937

*Discosphaera* Haeckel, 1894

*Neosphaera* Lecal-Schlánder, 1949

*Rhabdosphaera* Haeckel, 1894

*Tergestiella* Kamptner, 1941

Манипулы: *Cribrosphaerella* Deflandre, 1952  
*Neococcolithes* Sujkowski, 1930  
*Parhabdolithus* Deflandre, 1952  
*Prediscosphaera* Vekchina, 1959  
*Rhabdolithus* Kamptner, 1949  
*Tremalithus* Kamptner, 1948

#### Кокколиты, сближаемые с подпорядком Helio- litheae

Манипулы: *Bucculinus* Noël, 1956  
*Caliptrosphaerites* Maslov, 1956  
*Cylindrosphaerites* Maslov, 1956  
*Heliorthus* Bronnimann et Stradner, 1960  
*Lethmolithus* Deflandre, 1954  
*Rhabdosphaerites* Maslov, 1956

#### II. Подпорядок Ortholithaeae

##### Семейство Braarudosphaeridaceae

Роды: *Braarudosphaera* Deflandre, 1947  
*Micrantholithus* Deflandre, 1950  
*Pemma* Klumpp, 1953

Манипулы: *Hexalithus* Gardet, 1954  
*Tetralithus* Gardet, 1954

##### Семейство Thoracosphaeraceae

Род *Thoracosphaera* Kamptner, 1927

##### Семейство Brachiosphaeraceae

Манипула *Brachiolithus* Noël, 1958

##### Семейство Discoasteraceae

Манипулы: *Discoaster* Tan Sin Hok, 1927  
*Trochoaster* Klumpp, 1953  
*Marthasterites* Deflandre, 1954  
*Nannotetraster* Martini et Stradner, 1960

#### III. Проблематические кокко- литофориды

Манипулы: *Fusellinus* Noël, 1956  
*Fibrillinus* Noël, 1956  
*Thalassopappus* Kamptner, 1941  
*Ceratolithus* Kamptner, 1954  
*Nannoturbella* Bronnimann et Stradner, 1960.  
*Lucianorhabdulus* Deflandre, 1959  
*Microrhabdulus* Deflandre, 1959

Брааруд, Дефландр, Хольдал и Камптнер (Braarud, Deflandre, Holldal, Kamptner, 1955) предлагают новую терминологию и классификацию, выработанную на основании изучения кокколитов под электронным микроскопом. Они делят все кокколиты морфологически на три группы: голококколиты, образованные из микроразделов (кристаллолиты, калиптролиты, зиголиты); 2) гетерококколиты, образованные различными единицами (пластинками, поясками, кольцами и т. п.); 3) пенталиты, образованные пятью трапецевидными или треугольными кристаллами. Приведенная номенклатура

пока не вошла в употребление, так как она требует повторного изучения всего материала при помощи электронного микроскопа.

#### Историческое развитие

В ископаемом виде кокколиты известны с кембрия, но описаны и изучены лишь с юры. Некоторые исследователи пытались выяснить стратиграфическое значение кокколитов. Отдельные формы, по-видимому, распространены широко по геологической колонке, другие же характеризуют узкие стратиграфические единицы. Так, для юрских кокколитов Ноэль (Noël, 1956) приводит список следующих форм: *Stephanolithion bigoti* (лузитан — кимеридж), *St. speciosum* (байос — оксфорд), *St. laffittei* (портланд), *Discolithus lucasi* (байос — бат), *D. magnei* (байос — бат).

О стратиграфическом значении других кокколитов говорить еще рано; по-видимому, для третичных пород будут играть роль дискоастериды, вымершие в настоящее время. В качестве одной из попыток стратиграфического распределения эоценовых дискоастерид на рис. 12 приведена схема Мартини (Martini, 1958).

#### Экология и тафономия

Население кокколитофорид в морях бывает очень густым, что связывается с климатическими и географическими условиями, а также с обеспеченностью питательными фосфористыми и азотистыми веществами. Повышенная температура воды благоприятствует жизни кокколитофорид, но встречаются отдельные виды, живущие при температуре +3°. Лекаль-Шландер (Lecal-Schlander) выделяет три зоны современных кокколитофорид, различающиеся комплексом видов: 1) литоральная зона, 2) пелагическая зона и 3) зона открытого моря. Для жизни кокколитофорид важны не только количество растворенных химических веществ, но также прозрачность и освещенность воды.

Для ископаемых форм Ноэль делает попытку выделить пелагические формы в юре: *Bucculinus*, *Fusellinus* и *Fibrillinus*, образующие ассоциацию с пелагическими животными (аммонитами *Phylloceras*, *Lytoceras*, *Perisphinctes*).

Как породообразователи кокколиты иногда играют огромную роль, слагая мощные пласты в мелу и в третичных отложениях. Некоторые тонкозернистые известняки мела Бельгии, Англии, Франции включают до 50% мелких кокколитов, а в мелу Польши их содержится до 75%. В меловых осадках юга СССР кокколиты играют значительную роль в образовании известняков и мергелей. В третичных осадках кокколиты также слагают пласты, мощность



которых достигает сотен метров (юг СССР, Молуккские о-ва). Современные глобигериновые илы включают до 15% раковин кокколитофорид.

Кокколиты в фосфатных породах были найдены Кайё. В 1958 г. Ноель описывает из юрских и нижнемеловых фосфоритов кокколиты, обнаруженные в шлифе в поляризованном свете в виде черных мелких крестиков в различно ориентированных сечениях. Фосфатизация кокколитов рассматривается как вторичный процесс, которому эти остатки оказали лучшее сопротивление, чем окружающие их остатки других организмов. С другой стороны, Кайё предполагает, что скопление кокколитофорид в большом числе могло быть источником фосфорной кислоты.

### Методика изучения

Извлечение кокколитов из породы заключается в освобождении глинистых и кремнистых частиц при помощи кипячения в растворе соды. Гардэ рекомендует навеску около 4 г кипятить 1—2 часа с 2 г (не больше) соды. Вода должна быть или дистиллированной, или кипяченой. Затем следует декантация в течение 2 час. для удаления коллоидных частиц, после чего снова следует повторное кипячение в течение 15 мин. и декантация.

Эта методика применяется в зависимости от породы: легко разрыхляющиеся породы могут быть смочены ксилолом и затем быстро опущены в дистиллированную воду, — этого достаточно для отделения кокколитов.

Препараты обычно делают на канадском бальзаме следующим образом. Материал, промытый в спирте, размазывают на платиновой чашке и сушат, после чего готовят препарат в жидком бальзаме. Нажатием на покрывное стекло поворачивают кокколиты. Размеры кокколитов измеряют окулярным микрометром. Изучение их приходится вести с иммерсией при увеличениях более 400.

Рассмотрение кокколитов в скрещенных николях позволяет разделить их на две группы: когда в поле зрения виден черный крест с прямыми или изогнутыми балками, кокколит называется «гелиолитом», а когда кокколит ведет себя в поляризованном свете как отдельный кристаллический индивид, он называется «ортолитом».

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### ПОДПОРЯДОК HELIOLITHEAE. ГЕЛИОЛИТОВЫЕ

Кокколиты при скрещенных николях дают черный крест с прямыми или изогнутыми балками.

Округлые дисколиты, иногда несут тонкие поры.

*Archangelskiella* Vekchina, 1959. Тип манипулы — *A. cymbiformis* Vekchina, 1959; маастрихт, Западно-Сибирская низменность. Дисколиты эллиптические, иногда круглые, вогнутые (ладьевидные до чашевидных); крайняя зона утолщенная, двуслойная. На внутренней вогнутой поверхности расположены крестообразные ребра и поры. Чашеобразные формы заканчиваются на выпуклой стороне сосочкообразными выростами (рис. 13). Три центурии. Маастрихт Западно-Сибирской низменности, Тургайской впадины, С. Прикаспия, сенон Поволжья.

*Cribrosphaerella* Deflandre, 1952 (*Cribrosphaera* Archangelsky, 1910). Тип манипулы — *Cribrosphaera ehrenbergii* Archangelsky, 1910; сенон, Саратовское Поволжье. Плаколит (крибросферолит) состоит из двух круглых или эллиптических дисков, из которых верхний меньше нижнего. Соединительная трубка закрыта пластинкой с несколькими мелкими отверстиями. Верхний диск (а иногда и нижний) с бороздками и зазубренными краями (рис. 14—17). Три центурии. Мел Саратовского Поволжья и Западно-Сибирской низменности.

*Discolithus* Kamptner, 1948. Тип манипулы — *D. glabrus* Vekchina, 1959; маастрихт, Западно-Сибирская низменность. Дисколиты простые, круглые или эллиптические, сплошные или перфорированные (рис. 18). Несколько центурий. Юра — третичные. Маастрихт Западно-Сибирской низменности, Тургайской впадины, эоцен юга СССР; юра — мел Алжира, эоцен Германии, Алжира.

*Ehippium* Vekchina, 1959. Тип манипулы — *E. acutiferrus* Vekchina, 1959; маастрихт, Тургайская впадина. Кокколиты в виде эллиптических слабовогнутых пластинок с четырьмя отверстиями (стефанолиты) и с шипом в центре (рис. 19 и 20). Одна центурия. В. мел. Сенон Саратовского Поволжья, маастрихт Западно-Сибирской низменности, Тургайской впадины, С. Прикаспия.

*Zycolithus* Kamptner, 1949 (*Neococcolithus* Klump, 1953; *Zygrhablithus* Deflandre, 1959; *Idumentalithus* Vekchina, 1959). Тип манипулы — *Zycolithus dubius* Deflandre, 1954; эоцен, Франция. Кокколит образован овальным гладким кольцом и перемычкой. Иногда роль перемычки играют две крестообразно расположенные балки или балка, соединенная с



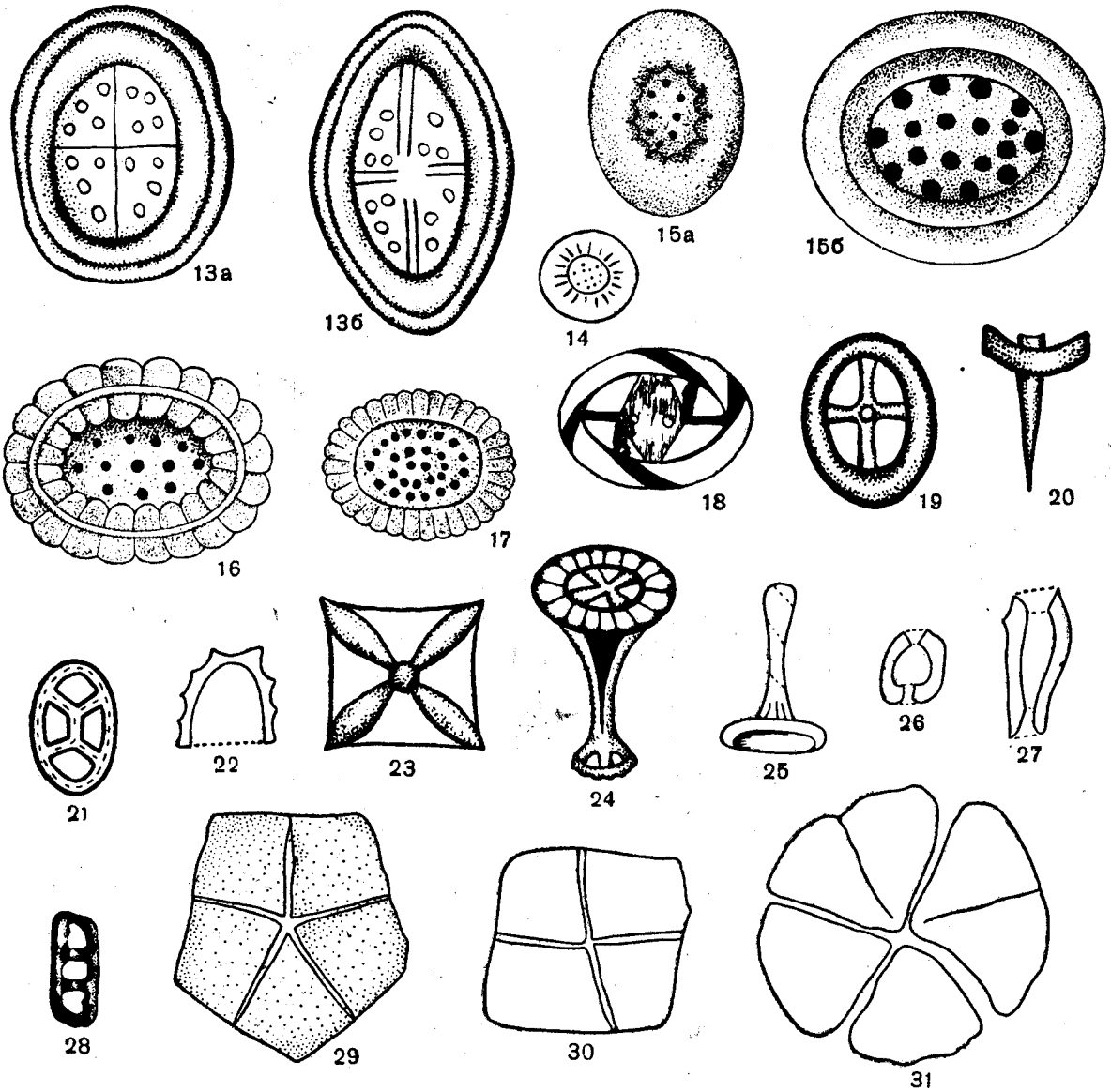


Рис. 13—31.

13 а, б *Archangelskiella cymbiformis* Vekchina,  $\times 2700$ ; маастрихт, Лучинкино (З. Сибирь) (Векшина, 1959). 14 — *Cribrosphaerella porosa* (Maslov) (диаметр 6  $\mu$ ); апт. р. Риони (Маслов, 1956). 15а, 15б — *Cribrosphaerella murray* (Archangelsky), примерно  $\times 4000$ ; в. мел, восток Европейской части СССР (Архангельский, 1912). 16, 17 — *Cribrosphaerella ehrenbergi* (Archangelsky) примерно  $\times 4000$ ; мел, восток Европейской части СССР (Архангельский, 1912). 18 — *Discolithus embergeri* Noël, в скрещенных николях; валанжин, Алжир,  $\times 1400$  (Noël, 1958). 19, 20 — *Ephippium acutiferrus* Vekchina: 19 — вид сверху, 20 — вид сбоку,  $\times 2700$ ; маастрихт, Семнозерное (Векшина, 1959). 21 — *Zygoolithus dubius* Deflandre: схема (Martini, 1958). 22 — *Caliptrosphaerites rioni* Maslov: вертикальный разрез (диаметр 10  $\mu$ ); апт. р. Риони (Маслов, 1956). 23 — *Micula degussata* Vekchina,  $\times 2700$ ; маастрихт, Семнозерное (Векшина, 1959). 24 — *Prediscosphaera decorata* Vekchina: перспективный вид, примерно  $\times 1300$ ; валанжин, Алжир (Noël, 1958). 25 — *Rhabdolithus sulcatus* Noël: перспективный вид, диаметр 10  $\mu$ ); апт. р. Риони (Маслов, 1956). 26 — *Rhabdosphaerites alpanensis* Maslov: вертикальный разрез (диаметр 7  $\mu$ ); апт. р. Риони (Маслов, 1936). 27 — *Rhabdosphaerites conicus* Maslov: вертикальный разрез (длина 7  $\mu$ ); апт. р. Риони (Маслов, 1936). 28 — *Isthmolithus recurvus* Deflandre,  $\times 2000$ ; верхи эоцена, Германия (Martini, 1958). 29 — *Braarudosphaera bigelowi* (Gran et Braarud) Deflandre,  $\times 2000$ ; эоцен, Германия (Martini, 1958). 30 — *Tetralithus pyramidus* Gardet,  $\times 5000$ ; в. эоцен, Алжир (Gardet, 1955). 31 — *Hexalithus lecali* Gardet,  $\times 5000$ ; миоцен, Алжир (Gardet, 1955).

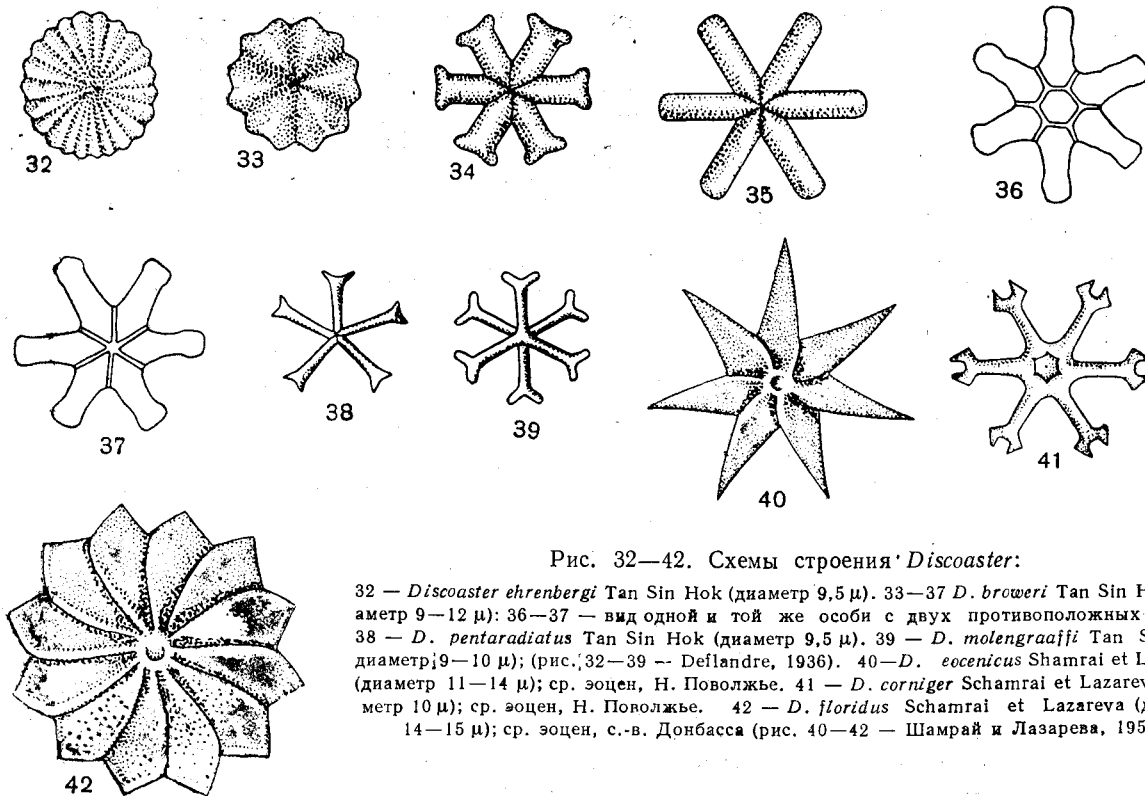


Рис. 32—42. Схемы строения *Discoaster*:

32 — *Discoaster ehrenbergi* Tan Sin Hok (диаметр 9,5 м). 33—37 *D. broweri* Tan Sin Hok (диаметр 9—12 м); 36—37 — вид одной и той же особи с двух противоположных сторон; 38 — *D. pentaradiatus* Tan Sin Hok (диаметр 9,5 м). 39 — *D. molengraaffi* Tan Sin Hok (диаметр 9—10 м); (рис. 32—39 — Deflandre, 1936). 40 — *D. eocenicus* Schamrai et Lazareva (диаметр 11—14 м); ср. эоцен, Н. Поволжье. 41 — *D. corniger* Schamrai et Lazareva (диаметр 10 м); ср. эоцен, Н. Поволжье. 42 — *D. floridus* Schamrai et Lazareva (диаметр 14—15 м); ср. эоцен, с.-в. Донбасса (рис. 40—42 — Шамрай и Лазарева, 1956)

балочками или перегородками. Несколько видов (рис. 2). Мел — ныне. Третичные юга СССР.

*Prediscosphaera* Vekchina, 1959. Тип манипулы — *P. decorata* Vekchina, 1959; маастрихт, Тургайская впадина. Рабдолиты с обоих концов ограничены кольцевыми пластинками с выростами. Проксимальная пластинка, более крупная, имеет в середине крестообразно расположенные балочки (рис. 24). Один вид. Мел — сенон Саратовского Поволжья (?), маастрихт Западно-Сибирской низменности, Тургайской впадины, С. Прикаспия.

*Rhabdolithus* K a m p t n e r, 1949. Лектотип манипулы — *R. ellipticus* Vekchina, 1959; маастрихт, Западно-Сибирская низменность. Рабдолиты, состоящие из овальной или округлой пластинки с палочковидным отростком, без воронки (рис. 25). Несколько центурий. Юра — неоген. Мел З. Сибири; эоцен и неоген Алжира.

#### КОККОЛИТЫ, СВЯЗАННЫЕ С СЕМЕЙСТВОМ COCCOLITHACEAE

*Cylindrosphaerites* M a s l o v (*Cylindrosphaera* Maslov, 1956). Тип манипулы — *Cylindrosphaerites alpanensis* Maslov, 1956; мел, р. Риони (Грузия). Трематолит бочонковидный, с отверстиями на обоих концах, воронкообразно рас-

ширяющийся к внешней поверхности или на одном конце цилиндрический (рис. 26). Одна центурия. Мел Грузии.

*Rhabdosphaerites* M a s l o v, 1956. Тип манипулы — *R. conicus* Maslov, 1956; апт, р. Риони (Грузия). Полые мелкие (около 5—10 м) трубки, расширяющиеся к одному концу, с широким внутренним каналом (рис. 27). Одна центурия. Апт Грузии.

#### КОККОЛИТЫ, СБЛИЖАЕМЫЕ С ПОДПОРЯДКОМ HELIOLITHEAE

*Isthmolithus* D e f l a n d r e, 1954. Тип манипулы — *Is. recurvus* Deflandre; эоцен, Франция. Кокколлит образован вытянутым в одном направлении пояском и двумя перпендикулярными к пояску поперечными переемычками той же ширины, которые в середине образуют прямоугольную фигуру, а по краям — менее правильные ячеи. Перегородки с одной порой. Размер кокколита от 1 × 5 до 7 × 11 (рис. 28). Несколько центурий. Эоцен СССР и Германии.

#### ПОДПОРЯДОК ORTHOLITHEAE. ОРТОЛИТЫ

Кокколиты не дают черного креста в скрещенных николях.



*Braarudosphaera* Deflandre, 1947. Тип рода — *B. bigelowi* (Gran et Braarud) Deflandre, 1947; современный. Кокколиты в виде пятиугольных пластинок (пенталиты), образующих пятисекторную сферу (рис. 29). Несколько видов. Юра — ныне. Маастрихт Западно-Сибирской низменности; в. портланд Алжира, эоцен и олигоцен Германии, эоцен Франции, миоцен Алжира.

*Tetralithus* Gardet, 1955 (*Braarudosphaera tetralitha* Vekchina, 1959). Тип манипулы — *Tetralithus pyramidus* Gardet, 1955; в. миоцен, Алжир. Кокколиты в виде четырехугольных пластинок (тетралиты), образованных четырехсторонними пластинками, разделенными тонкими бороздами (рис. 30). Две центурии. Мел — третичные. Маастрихт Западно-Сибирской низменности; неоген Алжира.

*Hexalithus* Gardet, 1955 (*Braarudosphaera hexalitha* Vekchina, 1959). Тип манипулы — *Hexalithus lecali* Gardet, 1955; в. миоцен, Алжир. Кокколит в виде шестиугольника или закругленной пластинки, состоящей из шести секторов. Борозды не всегда отчетливы, но в скрещенных николях отдельные секторы четко выделяются (рис. 31). Две центурии. Мел — третичные. Маастрихт Тургайской впадины; неоген Алжира.

Вымершие организмы, по-видимому, близкие к кокколитофорам. Минеральные (кальцитовые и частично кремневые) остатки представляют собой мелкие известковые, а иногда и кремневые диски и звездочки диаметром от 10 до 35 м. Об образе жизни в самом положении в системе известно очень мало (группа, требующая большой доработки). Для третичных отложений имеет, по-видимому, стратиграфическое значение. Значение дискоастеров как породообразователей, вероятно, большое. Так, Тан Син Хок (Tan Sin Hok) вычислил количество звездочек в третичной породе Зондских островов — 5 500 000 в 1 мм<sup>3</sup>. Они образуют некоторые третичные мергели юга СССР, Альп, о-ва Эльба и встречаются в некоторых диатомитах Гаити.

*Discoaster* Tan Sin Hok, 1931 (*Actiniscus Ehrenberg*, 1838). Тип манипулы — *Actiniscus quinarius* Ehrenberg, 1844; мел, р. Эльба. Розетки и звездочки из многих лучей диаметром в микроны. Несколько видов (рис. 32—42). Третичные юга СССР; в. мел Альп, н. миоцен Алжира, Сицилии, США, неоген Греции, США.

Ранее из этой манипулы были выделены *Hemidiscoaster* Tan Sin Hok, 1931 и *Heliodiscoaster* Tan Sin Hok, 1931, но более поздние исследователи слили эти манипулы с основной манипулой *Discoaster*.

#### ЛИТЕРАТУРА

Архангельский А. Д. 1910. Верхнемеловые отложения Востока Европейской России. Мат. по геол. России, т. 25.

Векшина В. Н. 1956. Новые данные о связи морского бассейна Западной Сибири с южноевропейскими морями в кампан (?)-маастрихтское время. Докл. Акад. наук СССР, т. 110, № 6, стр. 1057—1059. — 1959. Кокколитофориды маастрихтских отложений Западно-Сибирской низменности. Мат. пал. и стратигр. Зап. Сиб., вып. 2, стр. 56—77.

Курсанов Л. И. и др. 1953. Определитель низших растений, т. I — Водоросли. Изд-во «Сов. наука».

Малышек В. Т. 1948. Кокколиты — породообразующие фораминиферной свиты Северного Кавказа. Докл. Акад. наук СССР, т. 59, № 2. Маслов В. П. 1956. Ископаемые известковые водоросли СССР. Тр. Ин-та геол. наук Акад. наук СССР, вып. 160.

Шамрай И. А. 1949. Микросферолитовые кокколитосферовые известняки в нижнем течении Дона и на Северном Кавказе. Докл. Акад. наук СССР, № 6. Шамрай И. А. и Лазарева Е. П. 1956. Палеогеновые Coccolithophoridae и их стратиграфическое значение. Докл. Акад. наук СССР, т. 108, № 4.

Bernard F. 1949. Remarque sur la biologie du *Coccolithus fragilis* Lohm. Mém. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord, nouv. sér., t. 2, p. 21—28. Braarud T., Deflandre G., Holldal H., Kamptner

F. 1955. Terminology, nomenclature and systematics of the Coccolithophoridae. Micropaleontol., v. 1, N 2, p. 157—159. Bramlette M. N. a. Riedel W. R. 1954. Stratigraphic value of discoasters and some other microfossil related to recent Coccolithophores. J. Paleontol., v. 28, N 4, p. 385—403. Brönnimann P. u. Stradner H. 1960. Die Foraminiferen und Discoasteridenzonen von Kuba und ihre interkontinentale Korrelation. Erdöl.—Z. Bohr- und Fördertechn., v. 76, N 10, S. 364—369.

Deflandre G. 1936. Les Flagellés fossiles. Paris, p. 9—90.— 1959<sub>1</sub>. Sur les nannofossiles calcaires et leur systématique. Rev. micropaleontol., v. 2, N 3, p. 127—152.— 1959<sub>2</sub>. Sur les nannofossiles calcaires et leur systématique. Rev. micropaleontol. v. 2, N 3, p. 127—152. Dixon H. 1900. On the structure of Coccospheres and the origin of Coccoliths. Proc. Roy. Soc. London. v. 184.

Ehrenberg C. G. 1854. Microgeologie. Leipzig. Gardet M. 1955. Contribution à l'étude des coccolithes des terrains néogènes de l'Algérie. Serv. carte géol. Algérie, Bull. N 5, p. 477—550. Górka H. 1957. Coccolithophoridae z gornego mastrychitu Polski srodkowej. Acta Paleontol. Polon., v. 2, N 2—3, p. 235—284.

Haackel E. 1862. Monographie der Radiolarien. Berlin.

Joly I. a. Dixon H. 1897. Coccolith in our coasts waters. Nature, v. 55, p. 468—469.

Kamptner F. 1928. Das System und die Phylogenie der Kalkflagellaten. Arch. Protistenk., Bd. 64.

Lohmann H. 1902. Die Coccolithophoridae. Arch. Protistenk, Bd. 1.

Manivit H. 1959. Contribution à l'étude des coccolithes de l'Eocène. Thèse. Bull. Serv. carte géol. Algérie, nouv. ser., N 25, p. 4—52. Martini E. 1958. Discoasteriden und verwandte Formen in NW-deutschen Eozän. 1. Taxonom. Untersuch. Senckenb. Lethea, Bd. 39, N 5-6, S. 353—388; idem. 2. Bd. 40, N 1—2, S. 137—157.

Murray J. a. Blackman. 1898. On the nature of Coccospheres and Rabdospheres. Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, v. 120, p. 432—439.

Noël D. 1958. Étude de coccolithes du Jurassique et du Crétacé inférieur. Bull. Serv. carte géol. Algérie, nouv. ser., N 20, p. 155—196.

Schiller J. 1930. Coccolithineae. Rabenh. krypt. flora, v. 10, pt. 2, p. 89. Stradner H. 1960. Über Nannoplankton — Invasionen in Sarmat des Wiener Beckens. Erdöl.-Z. Bohr.- und Fördertechn., 76, N 12, p. 430—432.

## КЛАСС SILICOFLAGELLATEAE. КРЕМНЕВЫЕ ЖГУТИКОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ, ИЛИ СИЛИКОФЛАГЕЛЛАТЫ<sup>1</sup>

### ОБЩАЯ ЧАСТЬ

#### История изучения

Первые сведения о силикофлагеллатах относятся к 1839 г. когда их остатки были найдены Эренбергом (Egenberg) в третичных отложениях Сицилии; год спустя, изучая планктон Кильской бухты, этот же автор обнаружил современных силикофлагеллат. Эренберг первый изучил морфологию скелета и описал около 50 форм этих своеобразных организмов. Несмотря на резкие различия в строении скелетов кремневых жгутиковых водорослей и панцирей диатомовых водорослей, Эренберг объединил их в один класс Polygastrica.

Позднее ряд исследователей (Müller, Haesckel и др.), основываясь на внешнем сходстве некоторых радиолярий со скелетами кремневых жгутиковых водорослей, относили последних к радиоляриям.

Борже (Borgert, 1891) при изучении морфологии современных представителей р. *Distephanus* особое внимание обратил на строение их протопласта. Борже нашел у этих организмов хроматофоры и жгутик, что позволило ему выделить их в самостоятельный класс, которому он дал название Silicoflagellateae, и отнес к типу Flagellateae.

Леммерман (Lemmermann, 1901) монографически описал все известные к тому времени кремневые жгутиковые водоросли и разработал систематику этой группы. Основываясь на строении скелета, он выделил два порядка: Siphonotestales (скелет трубчатый) с сем. Dictyochaceae и Stereotestales (скелет сплошной) с сем. Ebriaceae. В качестве критерия для выделения родов в пределах порядка Siphonotestales Леммерман использовал строение апикального аппарата. Система Леммермана была принята многими

исследователями (Schulz, 1928; Gemeinhardt, 1930 и др.).

В своей сводной работе по силикофлагеллатам Шульц не только описывает большое количество ископаемых кремневых жгутиковых водорослей из отложений различного возраста Европы, Азии, Африки, Америки, но и поднимает вопрос о значении этих организмов как показателей геологического возраста осадочных пород.

Среди работ Ханна (Hanna, 1928) наибольший интерес представляет статья, в которой описаны три новых рода и пять новых видов кремневых жгутиковых водорослей из верхнемеловых отложений Калифорнии. Ханна также убежден, что силикофлагеллаты могут иметь значение для стратиграфии.

В 1930 г. вышла сводка Гемайнхардта (Gemeinhardt, 1930), в которой подытожены данные по истории изучения, морфологии, экологии, географии и систематике современных и ископаемых кремневых жгутиковых водорослей.

Ховасс (Hovasse, 1832) внес существенные изменения в систематику силикофлагеллат. Изучая морфологию живых клеток рода *Hermesinum* порядка Stereotestales, этот автор нашел ряд важных признаков (отсутствие хроматофор, наличие двух жгутиков), давших ему основание (совершенно справедливо) выделить порядок Stereotestales, представители которого характеризуются гетеротрофным типом питания, в самостоятельный класс, независимый от класса Silicoflagellateae, объединяющий автотрофные организмы.

Систематике кремневых жгутиковых посвящена работа Френгелли (Frenguelli, 1940). К силикофлагеллатам этот автор относит три семейства: Dictyochaceae, Ebriaceae и Actiniseae. В систематике семейства Dictyochaceae

<sup>1</sup> Составлено З. И. Глезер.

Френгелли придает большое значение положению опорных шипов.

Ценный вклад в изучение силикофлагеллат внес Дефландр (Deflandre, 1931—1952). В его работах освещаются вопросы морфологии, систематики, географии, экологии, эволюции и филогенеза кремневых жгутиковых водорослей. Дефландр рассматривает силикофлагеллат в объеме, предложенном Ховассом, выделяя порядок *Stereotestales* в самостоятельный класс *Ebriideae*. Одним из главных отличительных признаков этих двух классов в ископаемом материале Дефландр считает полый скелет у *Silicoflagellatae* и сплошной скелет у *Ebriideae*, хотя имеется исключение: у р. *Phyllodictiocha* (из силикофлагеллат) скелет плоский. При классификации родов Дефландр руководствуется главным образом расположением опорных шипов, а не строением апикального аппарата.

В последние годы появился ряд небольших статей, в которых изложены результаты исследований остатков кремневых жгутиковых водорослей из отложений различных стран: например, Тайнен (Тунап, 1957) и Мандра (Mandra, 1960) — в Америке, Колом (Colom, 1940) — в Испании, Ичикава (Ichikawa, 1956) — в Японии и др.

Первые отечественные работы по кремневым жгутиковым водорослям Советского Союза принадлежат А. П. Жузе (1949, 1951, 1955); в них автор описывает некоторые виды силикофлагеллат из меловых и палеогеновых отложений восточного склона Урала и З. Сибири. А. И. Прошкина-Лавренко (1959), помимо данных по морфологии, географии и экологии, приводит интересные сравнительные характеристики современной и неогеновой флоры кремневых жгутиковых водорослей Черноморского бассейна.

В статье З. И. Глезер (1959) по материалам с восточного склона Урала дается подробное описание сем. *Vallacetaeaceae* Deflandre, характерного для мела. В другой работе того же автора (1960) намечаются этапы развития кремневых жгутиковых водорослей в палеогене восточного склона Урала и Западно-Сибирской низменности. В ряде статей, посвященных ископаемым диатомовым водорослям, приведены и списки силикофлагеллат.

Изучение кремневых жгутиковых водорослей затрудняется отсутствием современной монографической сводки.

### Общая характеристика и морфология

К силикофлагеллатам относятся микроскопические одноклеточные автотрофные морские водоросли, имеющие внутриклеточный полый кремнеземный скелет и один жгутик.

Строение протопласта кремневых жгутиковых водорослей изучено слабо, гораздо лучше известна морфология скелета.

Скелет силикофлагеллат, как правило, состоит из полых трубковидных кремнеземных (опаловых) перекладин. Внутренняя полость скелета, по мнению одних авторов (Дефландр и др.), заполнена морской водой; другие авторы (например, Леммерман) считают, что в трубках заключен воздух, благодаря чему уменьшается удельный вес клетки, что является важным приспособлением для парения в толще воды. На наружной поверхности скелета имеются мельчайшие шипики, бугорки и ребрышки, расположение и степень развития которых зависят как от видовой принадлежности, так и от возраста клетки: у молодых скелетов эти элементы выражены гораздо слабее, чем у более старых (рис. 1). Орнаментация скелетов почти не изучена.

У большинства видов скелет при боковом положении имеет форму усеченной пирамиды (рис. 2а). Основание пирамиды образовано так называемым базальным кольцом (рис. 2б, 2в). Форма базального кольца различна у разных видов: она может быть округлой, овальной, треугольной или многоугольной. От полюсов или углов базального кольца отходят выросты — радиальные рога или радиальные шипы (рис. 2а, 2б). Радиальные рога могут быть едва заметными или очень грубыми и длинными. Леммерман ставит длину радиальных рогов в зависимость от температурных условий, при которых развивался организм: для холодных вод характерны формы с гораздо более длинными радиальными рогами, чем для теплых. Шульц полагает, что длина радиальных рогов зависит от степени солености воды: чем меньше соленость, тем длиннее радиальные рога. По мнению Ховасса, степень развития рогов находится в какой-то зависимости от физико-химических условий фиксации кремнезема. Гемайнхардт считает, что длина радиальных рогов тесно связана с плотностью воды и условиями освещения. В высоких широтах, несмотря на большую плотность морской воды, у клеток развиваются длинные радиальные рога, так как необходимым условием нормального фотосинтеза является парение их в верхнем, наиболее освещенном, слое воды.

Верхушка пирамиды представляет собой так называемый апикальный аппарат. Апикальный аппарат соединяется с базальным кольцом при помощи латеральных перекладин (рис. 2б, 2в), которые делят базальное кольцо на несколько базальных окон (рис. 2б, 2в — б. о.). В самом простом случае апикальный аппарат представлен одной перекладиной, имеющей трубковидную

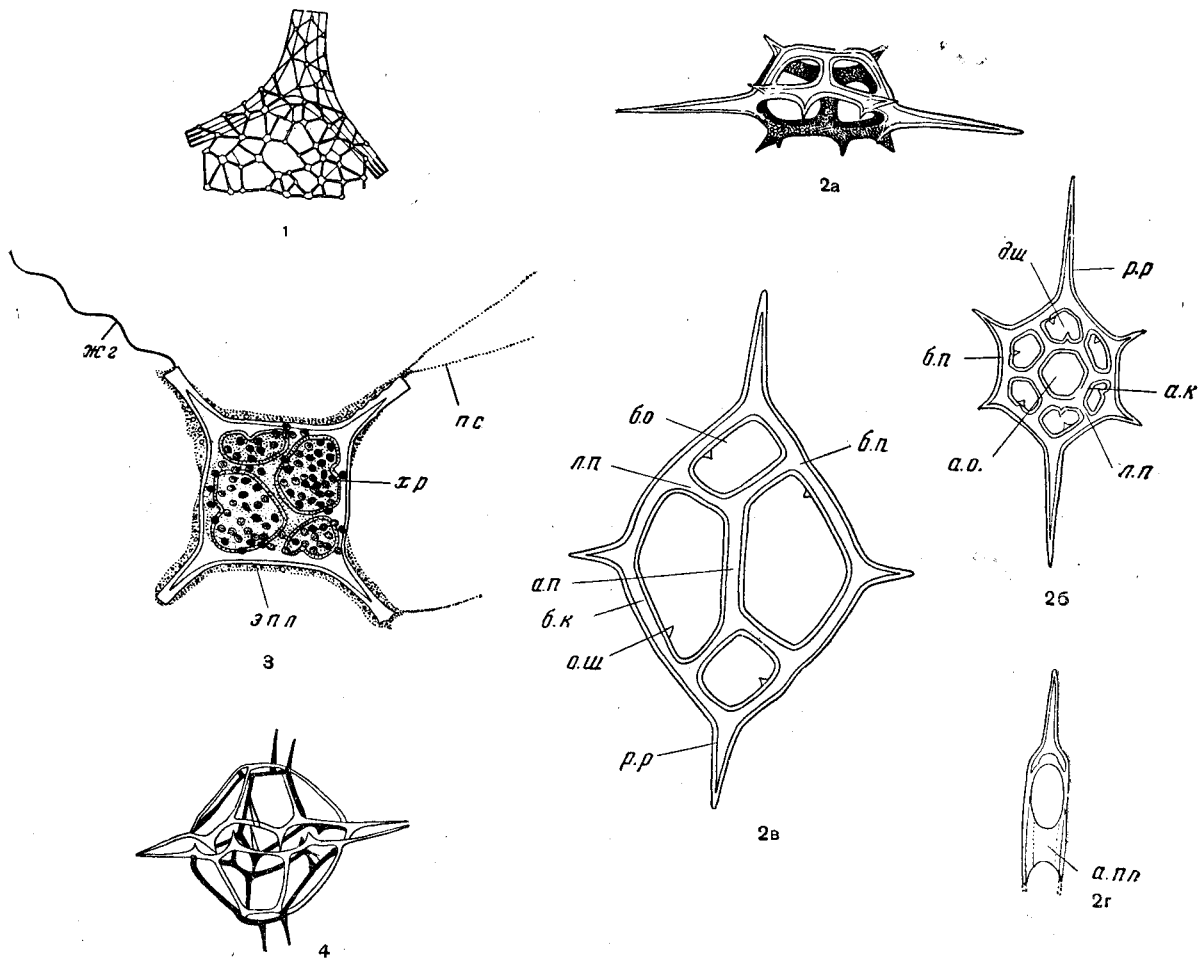


Рис. 1—4.

1 — орнаментация скелета *Vallacerta hortonii* Hanna (Deflandre, 1952). 2 — строение скелета Silicoflagellateae (Deflandre, 1952): 2а, 2б — *Distephanus speculum* (Ehrenberg) Haeck: 2а — вид сбоку; 2б — вид сверху; 2в — *Dictyochoa fibula* Ehrenberg: вид сверху; 2г — *Naviculopsis foliacea* Deflandre, часть скелета (Deflandre, 1952). 3 — *Dictyochoa fibula* Ehrenberg: живая клетка (Marshall, 1934). 4 — *Distephanus speculum* (Ehrenberg) Haeck.: двойной скелет (Gemeinhardt, 1930):

а. к — апикальное кольцо, а. о — апикальное окно, а. п — апикальная переკладина, а. пл — апикальная пластинка, б. к — базальное кольцо, б. о — базальное окно, б. п — базальная переკладина, д. ш — дополнительный шип, л. п — латеральная переკладина, о. ш — опорный шип, р. р — радиальный рог, жг — жгутик, пс — псевдоподии, хр — хроматофоры, эпл — экзоплазма

форму или сильно уплощенной апикальной пластинкой (рис. 2г — а. пл). У некоторых видов рода *Dictyochoa* с четырехчленным строением скелета апикальный аппарат состоит из одной апикальной переκладины (рис. 2в — а. п), соединенной с базальным кольцом четырьмя латеральными переκладинами. Более сложный апикальный аппарат состоит из нескольких апикальных переκладин, образующих одно апикальное кольцо (рис. 2б — а. к) с одним апикальным окном (рис. 2б — а. о). Дальнейшее усложнение в строении апикального аппарата состоит в том, что совокупность большого количества апикальных переκладин образует много апикальных окон (рис. 16). На базальных пе-

реκладинах (рис. 2б, 2в — б. п) находятся опорные шипы (рис. 2в — о. ш), направленные косо вниз; расположение и размеры их различны у разных видов. У более древних форм опорные шипы прикрепляются в большинстве случаев непосредственно под латеральными переκладинами, и размеры их относительно крупнее, чем у более молодых видов. В клетке опорные шипы поддерживают протопласт снизу. На апикальном аппарате часто наблюдаются дополнительные шипы (рис. 2б — д. ш). Отдельные элементы скелета у некоторых форм вообще могут отсутствовать. Скелет кремневых жгутиковых водорослей отличается исключительно большой изменчивостью.



Протопласт клетки расположен в пространстве, образованном базальным кольцом, апикальным аппаратом и опорными шипами. Снаружи скелет окружен тонким слоем экзоплазмы (рис. 3 — э. пл). Дифференцированной оболочки нет. Форма клетки целиком зависит от конфигурации скелета. Ядро помещается в центре клетки; после специальной обработки в ядре видны центральная кариозома, периферический хроматин и ядерная оболочка.

В экзопластическом слое равномерно распределены хроматофоры желтовато или зеленовато-коричневого цвета (рис. 3 — хр). В протоплазме клетки имеется масса включений в виде мелких блестящих ядрышек; предполагают, что это запасное питательное вещество — лейкозин. Вблизи одного из радиальных рогов клетки прикрепляется жгутик (рис. 3 — жг), благодаря вращательному движению которого происходит поступательное перемещение клетки. У концов радиальных рогов экзоплазма иногда образует подвижные тонкие нитевидные псевдоподии (рис. 3 — пс). Псевдоподии — приспособление для опускания и поднятия клетки в толще воды; по-видимому, они участвуют в секреции скелета.

Размножаются силикофлагеллаты простым делением. Перед началом деления формируется дочерний скелет, который расположен вплотную к материнскому. Затем развивается дочерняя клетка и отделяется от материнского организма. В случае, если деления клеток не происходит, организм отмирает, причем остаются двойные скелеты (рис. 4), которые хорошо сохраняются в ископаемом состоянии. Такие двойные скелеты были известны давно и рассматривались либо как результат копуляции, либо как доказательство того, что скелет кремневых жгутиковых водорослей состоит из двух половинок.

### Принципы систематики

Систематика силикофлагеллат целиком основывается на строении скелета. Имеют значение форма и размеры базального кольца и апикального аппарата, наличие или отсутствие радиальных рогов, строение латеральных перекладин, местоположение опорных шипов. Орнаментация скелетов почти не изучена и совершенно не учитывается при определении.

Родственные взаимоотношения силикофлагеллат с другими группами растительных организмов установить довольно сложно. Никакие известные нам водоросли не характеризуются таким кремнеземным внутриклеточным скелетом, как кремневые жгутиковые водоросли. По этому признаку кремневые жгутиковые водоросли составляют резко очерченную характер-

ную группу. Наличие одного жгутика, хроматофор, окрашенных в коричневатожелтый цвет, запасного питательного вещества (лейкозина) — все это позволяет рассматривать силикофлагеллат как группу, ближе всего стоящую в родственном отношении к золотистым водорослям — *Chrysophyta*. Дефландр принимает силикофлагеллат за самостоятельный класс, относящийся к ветви *Rhizoflagelles*, подветви *Flagelles*, и помещает их в своей системе после класса *Chrysomonadines*. Фрич (Fritsch, 1948) рассматривает *Silicoflagellatae* в качестве подкласса класса *Chrysophyceae* (типа *Algae*).

Силикофлагеллат следует рассматривать как самостоятельный класс, относящийся к типу *Chrysophyta*.

### Историческое развитие

Остатки ископаемых кремневых жгутиковых водорослей содержатся в тех же породах, что и панцири диатомовых, иногда количественно преобладая над последними. Несмотря на это, до сих пор почти нет специальных работ, посвященных историческому развитию этой группы.

Наиболее древняя, более или менее изученная флора кремневых жгутиковых водорослей известна из верхнемеловых отложений. Относительное разнообразие ее систематического состава и довольно сложное строение некоторых форм дают возможность предполагать, что силикофлагеллаты возникли еще до позднего мела.

Однако немногие известные в литературе сведения о кремневых жгутиковых водорослях триаса и юры, как правило, основаны на случайных находках и в большинстве случаев недостоверны. В нижнемеловых осадках обнаружено всего несколько экземпляров силикофлагеллат, часть из них плохой сохранности. В осадках верхнемелового возраста найдена своеобразная флора кремневых жгутиковых водорослей, относящихся к двум семействам: *Vallacertaceae* и *Dictyochaceae*. Сем. *Vallacertaceae* представлено было в эту эпоху родами *Vallacerta*, *Lynamula* и *Cornua*. История развития этого семейства целиком связана с поздним мелом, и лишь единичные представители его изредка встречаются в раннем палеоцене. Из сем. *Dictyochaceae* в верхнемеловых отложениях обнаружены виды двух родов: *Dictyocha* и *Corbisema*. На восточном склоне Урала в комплексе сантон-кампапа господствующее положение занимают представители сем. *Vallacertaceae*, особенно виды родов *Vallacerta* и *Lynamula*. Из сем. *Dictyochaceae* известен только один вид рода *Dictyocha*, формы которого встречаются спорадически и в незначительном количестве. В маастрихте Калифорнии, наряду с обильным разви-

тием видов родов *Vallacerta* и *Lyramula*, в большом количестве найдены представители родов *Dictyocha* и *Corbisema* из сем. Dictyochaseae.

В третичный период характер флоры кремневых жгутиковых водорослей изменился. В палеогене происходило интенсивное развитие силикофлагеллат из сем. Dictyochaseae Lemmermann.

Отдельные представители Vallacertaceae окончательно вымерли еще в начале палеоцена. Палеоцен характеризуется расцветом главным образом одного вида рода *Dictyocha* (с трехчленным строением скелета), возникшего еще в меловую эпоху, но распространенного там очень слабо. В раннем эоцене резко возрастает видовое разнообразие р. *Dictyocha* и появляются два новых рода: *Distephanus* и *Naviculopsis*; один из видов последнего широко распространен в эоцене Поволжья, З. Сибири, Казахстана, З. Европы и Калифорнии. В позднем эоцене возникает новый род — *Cannopilus*, встречающийся в палеогене очень редко. В конце олигоцена — начале миоцена появляется еще один род — *Phyllodictyocha*.

Родовой состав неогеновой флоры близок к палеогеновой. Продолжают существовать роды *Dictyocha*, *Naviculopsis*, *Distephanus*; *Cannopilus* и *Mesocena*; кроме того, развиваются два новых монотипных рода — *Paradictyocha* и *Nothyocha*. Однако видовой состав и особенно количественное развитие форм в неогеновых комплексах резко отличаются от таковых в палеогене; во флоре неогена господствующее положение занимают виды рода *Distephanus*; более широким распространением, чем в палеогене, характеризуются представители родов *Mesocena* и *Cannopilus*. Неогеновой эпохой заканчивается расцвет силикофлагеллат. В четвертичный период известны немногочисленные виды только двух родов: *Dictyocha* и *Distephanus*. Эти же последние представители сем. Dictyochaseae населяют и современные моря и океаны.

Об эволюции и филогенезе силикофлагеллат в литературе нет единого мнения. Так, Дефландр (Deflandre, 1950) полагает, что исходным типом кремневых жгутиковых водорослей является р. *Dictyocha* или *Corbisema* из сем. Dictyochaseae с наиболее совершенным строением скелета. Возникнув внезапно в меловую эпоху, этот тип просуществовал неизменным до настоящего времени. Все отклонения оказывались менее приспособленными и вымирали в процессе эволюции. По мнению Дефландра, примитивность скелета сем. Vallacertaceae — вторичное явление. Роды *Vallacerta* и *Cornua* произошли путем редукции базального кольца от гипотети-

ческого предка, принадлежащего сем. Dictyochaseae.

Род *Lyramula* возник от р. *Cornua* в результате частичной редукции также и апикального аппарата. В пределах сем. Dictyochaseae проявились другие «эволюционные тенденции». Изменение формы скелета привело к родам *Naviculopsis* и *Cannopilus*. Незначительными изменениями в структуре скелета Дефландр объясняет происхождение родов *Phyllodictyocha* и *Nothyocha*.

Согласно другой гипотезе (Глезер, 1962); примитивность сем. Vallacertaceae рассматривается как первичная. Особняком от всех других родов стоит *Vallacerta* — слепая ветвь развития силикофлагеллат; все другие кремневые жгутиковые водоросли составляют один эволюционный ряд. Исходным является наиболее просто устроенный р. *Lyramula*. Усложнение его скелета привело к р. *Cornua*. Этот последний является связующим звеном между примитивным семейством Vallacertaceae и более сложным Dictyochaseae. Род *Cornua* генетически связан с р. *Dictyocha*. Частичная редукция базальных и апикальных элементов скелета и изменение его структуры привели к р. *Naviculopsis*. С р. *Dictyocha* генетически связан р. *Phyllodictyocha*, утерявший в процессе эволюции трубчатое строение скелета. Путем усложнения апикального аппарата от р. *Dictyocha* возник и р. *Distephanus*; от него в результате увеличения количества скелетных элементов произошел р. *Paradictyocha*. Род *Distephanus* — исходный для р. *Nothyocha* и, по-видимому, для р. *Cannopilus*.

Генетические связи р. *Mesocena* установить трудно; возможно, что это род сборный и что его виды имеют полифилетическое происхождение.

Идет ли речь о р. *Dictyocha*, который характеризуется наиболее длительным периодом существования, или о родах с более ограниченным вертикальным распространением (*Naviculopsis*, *Cannopilus*, *Paradictyocha* и др.), — представители их могут быть использованы в практической стратиграфии лишь при обязательном изучении родов и видов с учетом их количественных взаимоотношений в составе флоры. Тем не менее в общих чертах существует определенная приуроченность отдельных родов к определенным периодам геологической истории Земли (рис. 5).

#### Экология и тафономия

Данные по экологии и географии кремневых жгутиковых водорослей чрезвычайно скудны. Это объясняется, вероятно, той незначительной ролью, какую играют эти организмы в современных морях. Достаточно сказать, что в

Мезозойская		Кайнозойская					Эра
Меловой		Третичный			Четвертичный	Период	
Нижнемеловая	Верхнемеловая	Палеогеновая		Неогеновая		Эпоха	
		Палеоцен	Эоцен	Олигоцен	Миоцен		Плиоцен
						<i>Vallacerta</i>	
						<i>Lyramula</i>	
						<i>Cornua</i>	
						<i>Carbisema</i>	
						<i>Dictyocha</i>	
						<i>Mesacena</i>	
						<i>Naviculopsis</i>	
						<i>Distephanus</i>	
						<i>Cannopilus</i>	
						<i>Phylladictyocha</i>	
						<i>Paradictyocha</i>	
						<i>Nothyocha</i>	

Рис. 5. Схема распространения силикофлагеллат в мезо-кайнозое (по Тупан, 1957, с дополнениями)

настоящее время в морях достоверно известны представители только двух родов кремневых жгутиковых водорослей: *Dictyocha* Ehrenberg и *Distephanus* Naeskel. При наиболее благоприятных условиях для развития они составляют, по подсчетам Брандта (Gemeinhardt, 1930), не более 0,155% от числа других планктонных организмов. Максимальное количество клеток р. *Distephanus*, которое удалось наблюдать Грану в фиорде Осло, достигало 50 400 в 1 л воды. Н. В. Морозова-Водяницкая находила в Черном море в 1 л воды от 176 до 2888 клеток *Distephanus*.

Кремневые жгутиковые водоросли — типичные обитатели морей, их находят во всех океанах и морях земного шара. В континентальных соленых водоемах они совершенно неизвестны. В Каспийском море кремневые жгутиковые водоросли, вероятно, являющиеся реликтами третичного времени. Силикофлагеллаты считаются стеногалинными организмами. Оптимальные условия солености для них 30—40‰ (Gemeinhardt, 1930). Из наблюдений А. И. Прошкиной-Лавренко (1959) над кремневыми жгутиковыми водорослями Черного моря видно, что оптимум солености, по-видимому, различен у разных форм. Так, р. *Distephanus* развивается в Черном море преимущественно в открытой части с нормальной для этого моря соленостью воды, а местообитание р. *Dictyocha* приурочено к северо-западной опресненной части Черного моря.

Влияние температурных условий на развитие силикофлагеллат изучено очень слабо. Согласно наблюдениям, виды р. *Distephanus* в большинстве своем обитают в холодных морях, оптимальная температура для них от 0° до +2°C. Виды р. *Dictyocha* достигают высокого развития в эква-

ториальных водах, оптимальная температура для них от +18 до +20° С.

Глубина обитания кремневых жгутиковых водорослей зависит от географической широты. Так, в холодных морях они обитают в слое воды от 0 до 20 м, а в теплых — в слое от 15 до 60 м. В Черном море, по данным Н. В. Морозовой-Водяницкой, в верхнем слое воды — от 0 до 50 м — количество клеток в 2 раза меньше, чем в толще воды на глубине 50—100 м.

В отношении сезонного развития кремневых жгутиковых водорослей наблюдения Гемайнхардта показали, что максимум развития р. *Distephanus* в Балтийском море и Атлантическом океане у берегов Норвегии совпадает с осенним максимумом Dinoflagellatae; в остальное время они очень редки.

Силикофлагеллаты — настоящие планктонные организмы, имеющие ряд приспособлений, способствующих лучшему парению клетки в толще воды: полый скелет, заполненный воздухом, радиальные рога и псевдоподии.

Специальных работ, посвященных изучению условий захоронения и сохранения в осадках остатков кремневых жгутиковых водорослей, нет. В ископаемом состоянии хорошо сохраняются их скелеты. Остатки силикофлагеллат известны в тех же породах, где встречены и панцири диатомовых водорослей, но лишь в осадках морского происхождения. Размеры кремневых жгутиковых водорослей колеблются от 5 до 80 м, поэтому в большом числе они содержатся во фракции осадка с величиной частиц от 0,005 до 0,25 мм. Способы выделения из породы скелетов силикофлагеллат те же, что и панцирей диатомовых водорослей.



## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### ПОРЯДОК SIPHONOTESTALES. СИФОНОТЕСТАЛИ

Единственный порядок класса Silicoflagellatae. Микроскопические одноклеточные автотрофные одножгутиковые морские планктонные водоросли с внутриклеточным, обычно полым скелетом из кремнезема, более или менее правильной геометрической формы.

#### СЕМЕЙСТВО VALLACERTACEAE DEFLANDRE, 1950

Базальное кольцо не развито. Скелет состоит из элементов апикального аппарата.

*Vallacerta* Наппа, 1928. Тип рода — *V. hortonii* Наппа, 1928; в. мел, Калифорния. Скелет — из выпуклой многоугольной апикальной пластинки с узким гиалиновым краем; от углов пластинки отходят радиальные рога. На поверхности пластинки отчетливо видны бугорки и ребрышки, образующие тонкий сетчатый рисунок (рис. 6). Четыре вида. В. мел — палеоцен. В. мел и палеоцен восточного склона Урала; в. мел З. Европы и С. Америки.

*Lyracerta* Наппа, 1928. Тип рода — *L. furcula* Наппа, 1928; в. мел, Калифорния. Скелет трубчатый, имеет U- или Y-образную форму и образован двумя или тремя ветвями, расходящимися под тупыми углами, представляет собой примитивный апикальный аппарат (рис. 7). Три вида. В. мел восточного склона Урала и С. Америки.

*Cornua* Schulz, 1928. Тип рода — *C. trifurcata* Schulz, 1928; в. мел, Польша. Скелет из полых, слегка изогнутых латеральных перекалин, образующих своды, переходящие в зачаточное, недоразвитое базальное кольцо. Имеются опорные шипы (рис. 8). Три вида. В. мел восточного склона Урала, З. Европы и С. Америки.

#### СЕМЕЙСТВО DICTYOSCHACEAE LEMMERMANN, 1901

Скелет состоит из базального кольца и апикального аппарата; последний иногда отсутствует. Около десяти родов.

*Dictyocha* Ehrenberg, 1839. Тип рода — *D. fibula* Ehrenberg, 1839; третичные, Сицилия. Базальное кольцо округлое, треугольное или многоугольное, с радиальными рогами или без них, всегда трубчатое, только у треугольных форм иногда имеются уплощенные участки. Апикальный аппарат из одной или нескольких латеральных и апикальных перекалин; последние иногда не развиты. Опорные шипы рас-

положены на базальном кольце или непосредственно под латеральными перекалинами, либо чаще сдвинуты в сторону от последних; иногда опорные шипы отсутствуют (рис. 9). Объем рода разными авторами понимается неодинаково. С н. мела. В. мел и палеоцен восточного склона Урала, Поволжья, эоцен Поволжья, СССР, З. Сибири, Казахстана, неоген Дальнего Востока, Каспийско-Черноморского бассейна, четвертичные межледниковые отложения северо-западных областей СССР; н. мел Германии, в. мел З. Европы, эоцен Дании, Швеции, эоцен-олигоцен Нов. Зеландии, неоген З. Европы, Индии, Японии, Африки, С. Америки, третичные о-ва Барбадос, четвертичные Польши. Современное распространение — повсеместно в морях и океанах.

*Corbisema* Наппа, 1928. Тип рода — *C. geometrica* Наппа, 1928; в. мел, Калифорния. Базальное кольцо треугольное, редко четырехугольное; радиальные рога обычно не развиты, редко зачаточные; число латеральных перекалин соответствует числу базальных. В месте соединения латеральных перекалин — расширенная апикальная пластинка, сплошная или с отверстием. Опорные шипы обычно расположены на латеральных перекалинах вблизи апикальной пластинки (рис. 10). Род мало изучен, требует дальнейшего исследования. Некоторые формы имеют признаки, общие с формами, относящимися к р. *Dictyocha*, поэтому разделение этих родов очень трудно. Мел. В. мел восточного склона Урала; н. мел Германии, в. мел З. Европы, С. Америки.

*Naviculopsis* Frenquelli, 1940. Тип рода — *Dictyocha navicula* var. *biapiculata* Lemmermann, 1901; третичные, Европа. Базальное кольцо билатерально-симметричное, ладьевидное, с двумя обычно хорошо развитыми радиальными рогами на полюсах. Стороны базального кольца посредине более или менее расширенные и уплощенные. Апикальный аппарат из одной перекалин, делящей скелет на две равные половины. Опорные шипы всегда отсутствуют (рис. 11). Около 10 ископаемых видов. С эоцена. Эоцен Украины и Поволжья, З. Сибири, восточного склона Урала, Казахстана, миоцен Таманского п-ва; эоцен Дании, Калифорнии, эоцен — олигоцен Нов. Зеландии, миоцен Ю. Европы, третичные о-ва Барбадос. Современное распространение — находки в Атлантическом океане и в Адриатическом море — требуют подтверждения.



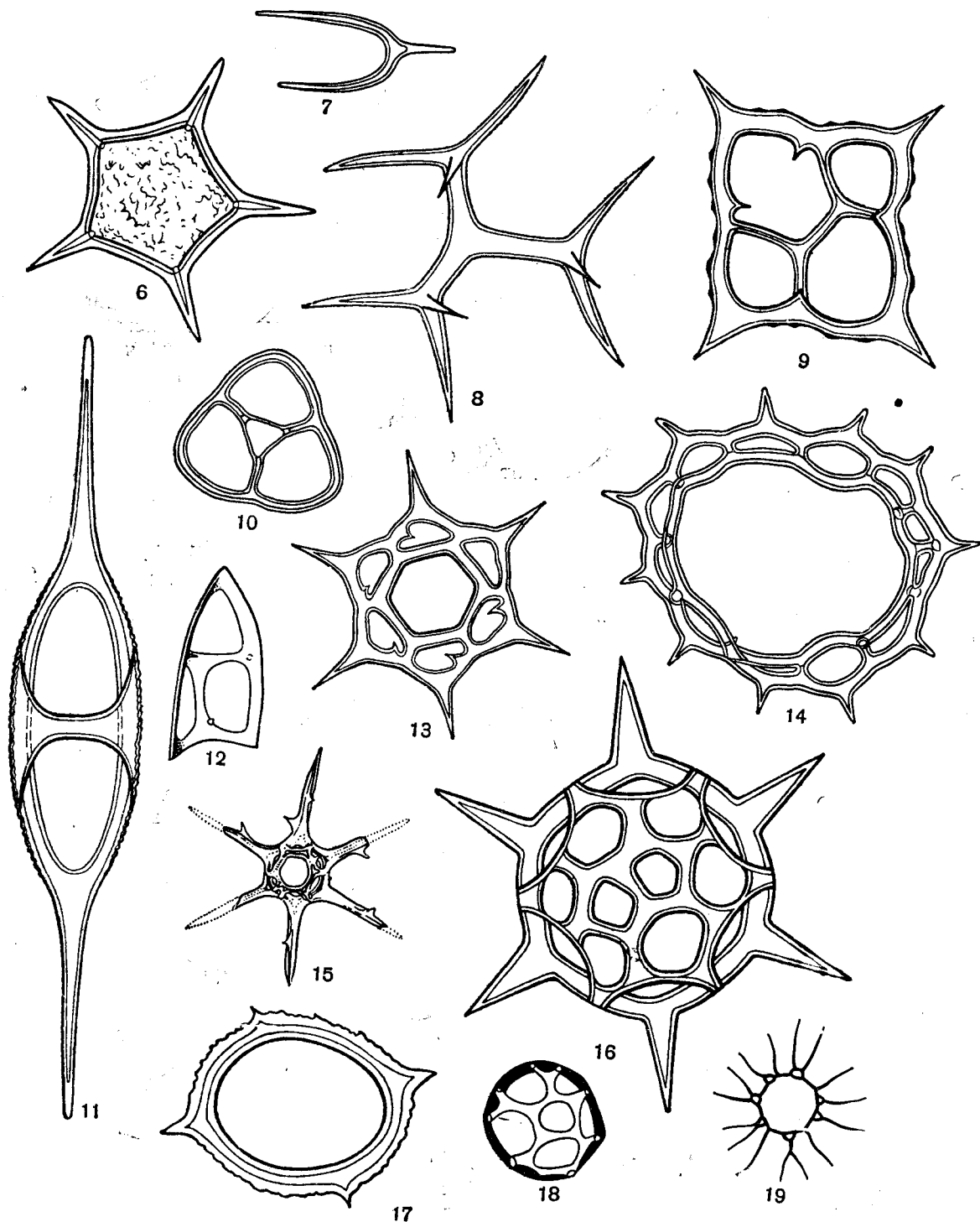


Рис. 6—19.

6 — *Vallacea hortonii* Hanna,  $\times 675$ ; в. мел, восточный склон Урала (Жузе, 1951). 7 — *Lyramula furcula* Hanna,  $\times 250$ ; в. мел, восточный склон Урала (Жузе, 1951). 8 — *Cornua trifurcata* Schulz,  $\times 1000$ ; в. мел, восточный склон Урала (колл. З. И. Глезер). 9 — *Dictyochoa fibula* Ehrenberg,  $\times 1000$ ; в. эоцен, восточный склон Урала (колл. З. И. Глезер). 10 — *Corbisema geometrica* Hanna,  $\times 365$ ; в. мел, Калифорния (Deflandre, 1950). 11 — *Naviculopsis biapiculata* (Lemm.) Frengelli,  $\times 1000$ ; в. эоцен, З. Сибирь (колл. З. И. Глезер). 12 — *Phyllodictyochoa recta* (Schulz) Deflandre,  $\times 659$ ; олигоцен — миоцен, о-в Барбадос (Deflandre, 1952). 13 — *Distephanus speculum* (Ehrenberg) Haeck.,  $\times 1000$ ; четвертичные межморенные отложения, Ленинградская обл. (Глезер, 1959). 14 — *Paradictyochoa polyactis* (Ehrenberg) Frengulli,  $\times 600$ ; миоцен, Испания (Frengulli, 1940). 15 — *Nothyocha insolita* Deflandre,  $\times 415$ ; тортон, Сицилия (Deflandre, 1950). 16 — *Cannopilus sphaericus* Gem.,  $\times 1000$ ; в. эоцен — н. олигоцен, З. Сибирь (колл. З. И. Глезер). 17 — *Mesocena elliptica* Ehrenberg,  $\times 1000$ ; в. эоцен — н. олигоцен, З. Сибирь (колл. З. И. Глезер). 18 — *Clathropyxidella similis* Deflandre,  $\times 2480$ ; олигоцен — миоцен, о-в Барбадос (Deflandre, 1950). 19 — *Clathrium reticulare* Frenguelli,  $\times 960$ ; неоген,

*Phyllodictyochoa* Deflandre, 1946. Тип рода — *Dictyochoa triacantha* var. *recta* Schulz, 1928; третичные, о-ва Барбадос. Базальное кольцо треугольное, с короткими радиальными рогами, разделено на три одинаковых базальных окна тремя латеральными перекладинами. Характерная черта рода — не трубчатый, а сплошной скелет (рис. 12). Несколько ископаемых видов. В. эоцен — н. олигоцен о-ва Барбадос.

*Distephanus* (Stöhr). Haesckel, 1887. Тип рода — *Dictyochoa speculum* Ehrenberg, 1839; третичные, Сицилия. Базальное кольцо от четырех- до одиннадцатиугольного, с радиальными рогами. Апикальное кольцо меньше базального, с одним или несколькими апикальными окнами. Латеральные перекладки развиты. Базальные окна более или менее одинаковы, отчетливо выражены. Опорные шипы сдвинуты несколько в сторону от точек прикрепления латеральных перекладин к базальному кольцу. Апикальный аппарат иногда несет дополнительные шипы (рис. 13). Несколько видов. С эоцена — почти повсеместно. Современное распространение — повсеместно в морях и океанах.

*Paradictyochoa* Frenguelli, 1940. Тип рода — *Dictyochoa polyactis* Ehrenberg, 1839; третичные, Греция. Базальное кольцо многоугольное, с 10 и более радиальными рогами. Апикальное кольцо многоугольное, очень большое, почти сливается с базальным. Латеральные перекладки короткие, с тенденцией к полной редукции. Опорные шипы, если они имеются, расположены под латеральными перекладинами (рис. 14). Два вида. С олигоцена (?). Неоген Дальнего Востока; миоцен Испании, неоген Японии, третичные Греции.

*Nothyocha* Deflandre, 1949. Тип рода — *N. insolita* Deflandre, 1949; миоцен, Сицилия. Скелет из шестиугольного базального кольца, с грубыми радиальными рогами. Вдоль радиальных рогов проходит по три зубчатых гребня. Апикальное шестиугольное кольцо связывается с базальным кольцом короткими латеральными перекладинами (рис. 15). Один вид. Миоцен Сицилии.

*Cannopilus* (Haesckel) Deflandre, 1950. Тип рода — *Dictyochoa hemisphaerica* Ehrenberg, 1844; третичные, Сицилия. Базальное кольцо многоугольное, редко округлое, с радиальными рогами, расположенными в плоско-

сти базального кольца или направленными косо вниз. Апикальный аппарат сильно выпуклый, от полушаровидной до почти шаровидной формы, сложный, состоит из целого ряда апикальных перекладин, которые, пересекаясь, образуют многочисленные более или менее правильные апикальные окна. Диаметр апикального аппарата больше или чуть меньше диаметра базального кольца (рис. 16). Несколько видов. С в. эоцена. В. эоцен восточного склона Урала и Западно-Сибирской низменности, неоген Дальнего Востока; миоцен Венгрии, Испании, Италии, С. Америки, Африки. Современное распространение — находки в современных морях требуют подтверждения.

*Mesocena* (Ehrenberg) Deflandre, 1950. Тип рода — *M. elliptica* Ehrenberg, 1844; в. эоцен — н. олигоцен, З. Сибирь. Скелет — из базального кольца эллиптической или многоугольной формы, с одним рядом радиальных рогов или без них. Апикальный аппарат и опорные шипы отсутствуют в связи с редукцией (рис. 17). Несколько ископаемых видов. Палеоцен — неоген. Палеоцен, в. эоцен — н. олигоцен восточного склона Урала и З. Сибири, неоген Дальнего Востока, миоцен Таманского п-ва; миоцен Венгрии, Испании, Индии, Италии, Греции, неоген Японии, третичные о-ва Барбадос.

#### Роды неясного систематического положения

*Clathropyxidella* Deflandre, 1938. Тип рода — *C. similis* Deflandre, 1938; третичные, о-в Барбадос. Базальное кольцо неправильно-округлой формы, без радиальных выростов и опорных шипов. Апикальный аппарат полушаровидный, из большого количества перекладин, образующих несколько апикальных окон. Латеральные перекладки очень короткие (рис. 18). Монотипен. Третичные о-ва Барбадос.

*Clathrium* Frenguelli, 1938. Тип рода — *Cl. reticulare* Frenguelli, 1938; третичные, Боливия. Базальное кольцо полигональное. Снаружи от базального кольца расположено в один или два ряда несколько мелких окон неправильномногоугольной формы. Радиальные выросты многочисленные, длинные, изогнутые. Апикальный аппарат отсутствует. Двойные скелеты соединяются при помощи трубчатых перекладин (рис. 19). Монотипен. Третичные Боливии.

## ЛИТЕРАТУРА

- Глезер З. И. 1959. Некоторые новые данные о семействе Vallacertaceae Deflandre (Silicoflagellatae). Информ. сб. ВСЕГЕИ, № 10, стр. 103—113.—1960. Палеогеновые кремневые жгутиковые водоросли (Silicoflagellatae) Западной Сибири. Информ. сб. ВСЕГЕИ, № 35, стр. 127—136.—1962. К вопросу о филогенезе кремневых жгутиковых водорослей. Палеонтол. журн., т. 1, стр. 146—156.
- Жузе А. П. 1949. Новые диатомовые и кремневые жгутиковые водоросли верхнемелового возраста из глинистых песков бассейна р. Б. Актай (восточный склон Северного Урала). Ботан. мат. отд. споровых растений Ботан. ин-та Акад. наук СССР, т. VI, вып. 1—6 стр. 76—78.—1951. Диатомовые и кремневые жгутиковые водоросли верхнемелового возраста из Северного Урала. Ботан. мат. отд. споровых растений Ботан. ин-та Акад. наук СССР, т. VII, стр. 63—64.—1955. Кремневые жгутиковые водоросли палеогенового возраста. Ботан. мат. отд. споровых растений Ботан. ин-та Акад. наук СССР, т. X, стр. 77—81.
- Прошкина-Лавренко А. И. 1959. Современные и ископаемые силикофлагеллаты и эбриидеи Черноморского бассейна. Тр. Ботан. ин-та Акад. наук СССР, 2-я сер. Споры растений, вып. 12, стр. 142—147.
- Solom G. C. 1940. Arqueomonadineas, Silicoflagellates, Discoasteridos fosiles de Espana. Las Ciencias, v. V(2), p. 343—356.
- Deflandre G. 1950. Contribution a l'étude des Silicoflagellidés actuels et fossiles. Microscopie, t. II, p. 1—82.
- Frenquelli J. 1949. Consideraciones sobre los Silicoflagellados fósiles. Revista del Mus. de la Plata (Nueva ser.), t. II, Sec. Paleontol., p. 37—112.
- Gemeinhardt K. 1930. Silicoflagellatae. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, Bd. X, Abt. 2, S. 1—87.
- Hanna G. D. 1928. Silicoflagellata from the cretaceous of California. J. of Paleontol., v. 1, N 4, p. 259—264.
- Ichikawa W. 1956. Preliminary report on Silicoflagellates from neogene tertiary of the Hokuriku district, Japan. Sc. Repts. Kanazawa Univ., v. 5, N 1, p. 31—37.
- Mandra I. T. 1960. Fossil Silicoflagellates from California USA. Rept. of twenty first Session Norden Denmark, Finland, Iceland, Norway, Sweden, pt. 6, Proced. of sect. 6. Pre-Quaternary Micropaleontology Copenhagen, p. 77—89.
- Schulz P. 1928. Beiträge zur Kenntnis fossiler und recenter Silicoflagellaten. Botan. Arch., Bd. 21, H. 2, p. 225—292.
- Tynan E. J. 1957. Silicoflagellates of the Calvert formation (Miocene) of Maryland. Micropaleontol., v. 3, N 2, p. 127—136.

# ТИП ПΥΡΡΟΡΗΥΤΑ. ПИРРОФИТОВЫЕ ВОДОРОСЛИ<sup>1</sup>

Подвижные одноклеточные, реже колониальные организмы, построенные дорсовентрально или по типу двусторонней симметрии; реже встречаются неподвижные формы, одноклеточные или объединенные в слизистые образования по одной или по несколько клеток вместе. Немногие формы образуют короткие, слабо разветвленные нити.

Пиррофиты делятся на два подтипа:

1) формы с одной бороздой, проходящей в комсом направлении или по спирали, — *Cryptophyceae*;

2) формы с поперечной и продольной бороздами, редко с одной поперечной бороздой или без борозд — *Dinophyceae*.

Ископаемые формы, принадлежащие этому типу, известны только из класса *Peridineae*, входящего в подтип *Dinophyceae*.

## КЛАСС PERIDINEAE (DINOFLAGELLATEAE)<sup>2</sup>. ПЕРИДИНЕИ, ИЛИ ДИНОФЛАГЕЛЛАТЫ

### ОБЩАЯ ЧАСТЬ

#### История изучения

Первые находки ископаемых перидиней принадлежат Эренбергу (Ehrenberg, 1838, 1854), который обнаружил их в меловых и третичных отложениях Саксонии. Затем долгое время сведения о них отсутствовали, и только в 1922 г. появилось сообщение Ветцеля (Wetzel, 1922) о находках перидиней. С 1932—1933 гг. стали появляться более частые сообщения о перидиней, так как начали обращать больше внимания на органические микроостатки при изучении пород. В последнее время накопилось значительное количество данных, показывающих не только разнообразие ископаемых перидиней, но и давших возможность говорить о некоторой приуроченности их к определенным стратиграфическим горизонтам. Так, были найдены перидиней в меловых кремневых породах Балтики (Wetzel, 1932<sup>1,2</sup>, 1933), в третичных отложениях

о-ва Барбадос (Lefèvre, 1932, 1933<sup>1,2</sup>) и Нов. Зеландии (Deflandre, 1933), в юрских и меловых отложениях Франции (Deflandre, 1934, 1935, 1936<sup>1</sup>, 1938, 1939), в юрских и третичных отложениях Прибалтики (В. Пруссия) (Eisenack, 1936, 1954), в меловых и третичных отложениях Бельгии (Lejeune-Carpentier, 1939, 1942, 1951; Pastsels, 1948), в третичных отложениях С. Германии (Gocht, 1952, 1955), в мезокайнозойских отложениях Австралии (Deflandre et Cookson, 1954) и в ряде других мест.

В Советском Союзе ископаемые перидиней обнаружены в диатомите палеоценового возраста в Поволжье (Кузнецк) (Deflandre, 1940), в харьковском ярусе (н. олигоцен) Украины и Воронежской обл. (Киселев, 1950), в палеогеновых отложениях З. Сибири (Возженникова, 1960).

Таким образом, в настоящее время достоверно известны находки самых древних перидиней из пород юрского возраста. Что касается перидиней, найденных Эренбергом (Ehrenberg, 1854)

<sup>1</sup> По И. А. Киселеву (1954).

<sup>2</sup> Составила Т. Ф. Возженникова.



в угленосных отложениях Саксонии, то это указание, по мнению Дефландра (Deflandre, 1936<sub>1,2</sub>, 1952), требует проверки.

Ископаемые перидинеи отличаются от современных как в морфологическом отношении, так и по составу оболочки (минерализации панциря) (Deflandre, 1934, 1949; Eisenack, 1939; Lefèvre, 1933<sub>1,2</sub>), поэтому исследователям приходилось описывать не только новые виды и роды, но также отдельные семейства ископаемых перидиней (Conrad, 1941; Deflandre, 1933, 1936<sub>1,2</sub>, 1937, 1940, 1943, 1947, 1948, 1952; Deflandre et Cookson, 1954; Eisenack, 1936, 1954; Gocht, 1952, 1955; Lefèvre, 1932, 1933<sub>1,2</sub>; Lejeune-Carpentier, 1939, 1942, 1951 и др.). Из вновь описанных систематических единиц особый интерес представляют два новых семейства: Lithoperidiniidae (Deflandre, 1933, 1940, 1952; Eisenack, 1936; Lefèvre, 1933<sub>1,2</sub>) и Calciodinellidae (Deflandre, 1947, 1948, 1952). Панцирь представителей Lithoperidiniidae пропитан кремнеземом, а панцирь Calciodinellidae — кальцием. Является ли минерализация панциря первичной, или это явление вторичное, пока остается невыясненным, так как одни исследователи (Lefèvre, 1933<sub>1,2</sub>) высказывают предположение о вторичной минерализации, другие (Deflandre, 1947, 1948, 1949) говорят о первичной минерализации органической оболочки клетки. В пользу первого предположения свидетельствует отсутствие какой-либо минерализации панциря у современных перидиней.

По систематике ископаемых перидиней большого внимания заслуживают три работы Дефландра (Deflandre, 1936<sub>1,2</sub>, 1952). В первых дан обзор перидиней из меловых отложений Франции; им описано 26 видов, принадлежащих к 16 родам. Третья работа помещена в качестве главы в руководство по зоологии под редакцией Грассэ (Grassé). В ней дана систематическая сводка перидиней, найденных в ископаемом состоянии. Согласно приведенным данным, известно несколько сотен видов перидиней, отнесенных к 39 родам, из которых 31 род — исключительно ископаемые. Из этого количества 27 родов и 60 видов были описаны Дефландром за период 1934—1948 гг. из различных отложений Франции. В настоящее время, согласно имеющимся данным (Deflandre et Cookson, 1954; Eisenack, 1954; Gocht, 1952, 1955; Lejeune-Carpentier, 1951; Киселев, 1950; Возженникова, 1960 и др.), количество ископаемых перидиней значительно возросло.

В Советском Союзе изучение ископаемых перидиней начато недавно, при этом почти у всех найденных перидиней имели органическую оболочку, за исключением перидиней из Поволжья (Кузнецк) и из харьковского яруса Украи-

ны, у которых был минеральный (кремневый) панцирь. Большинство найденных в СССР перидиней не имеет аналогов среди известных современных и ископаемых перидиней, и они описаны как новые. В настоящее время в СССР описано около 25 видов перидиней, найденных в ископаемом состоянии, которые входят в состав четырех семейств.

### Общая характеристика и морфология

Перидинеи — микроскопические одноклеточные подвижные, реже неподвижные организмы.

Клетка перидиней состоит из протопласта, покрытого оболочкой. В протопласте различают два слоя: наружный — плотный и вязкий, ячеистый, в котором расположены хроматофоры; внутренний — более жидкий, зернистый, содержащий вакуоли и ядро.

Оболочка у просто организованных, так называемых «голых», перидиней нежная, очень чувствительная к внешним воздействиям, у других она имеет характер более плотной пелликулы с нежной структурой из отдельных полей. У более организованных перидиней оболочка состоит из клетчатки и сложена правильными шестиугольными пластинками. Наконец, у высокоорганизованных перидиней она имеет вид настоящего панциря, составленного из отдельных щитков (пластинок) или двух цельных створок-скорлупок, соединенных сагитальным швом.

У отличие от современных перидиней, оболочка ископаемых перидиней, вероятно, была иного состава и более стойко переносила воздействия внешней среды. Только этим обстоятельством можно объяснить отсутствие оболочек перидиней в донных осадках современных озер (Кордэ, 1951), в то время как перидинеи в большом количестве и разнообразии сохранились в юрских, меловых и палеогеновых отложениях. Кроме того, следует заметить, что оболочка ископаемых перидиней, подобно оболочкам спор и пыльцы растений, очень стойко переносит воздействие щелочей. Это дает основание предполагать если не однородный, то близкий состав оболочек или панциря ископаемых перидиней и оболочки спор и пыльцы. Отметим также находки ископаемых перидиней с кремневым (у Lithoperidiniidae) и известковым (у Calciodinellidae) панцирем. Структура панциря как у современных, так и у ископаемых перидиней может быть очень разнообразной и весьма сложной.

Форма перидиней очень разнообразна, но большинство их построено по типу двусторонней симметрии, имеет в общем яйцевидно-шаровидную, сжатую в дорсовентральном направле-

нии форму. Для большинства перидиней характерно наличие двух борозд: поперечной и продольной. Поперечная борозда делит клетку на две части: переднюю (апикальную), или эпивальву, и заднюю (антапикальную), или гиповальву. Эпивальва закруглена или вытянута в верхушечный (апикальный) рог, который закрыт на конце или имеет отверстие (апекс). Величина эпивальвы и гиповальвы зависит от положения поперечной борозды. Поперечная борозда проходит по середине (по экватору) клетки, либо бывает смещена к переднему или заднему концу. У большинства родов поперечная борозда проходит вокруг всей клетки, опоясывая спинную сторону, сходясь или расходясь своими концами на брюшной стороне. В зависимости от положения концов поперечной борозды различают кольцевидную борозду, когда концы ее находятся на одинаковом расстоянии от верхушки (апекса), и завитую вправо или влево, смотря по тому, правый или левый конец ее ближе к верхушке. На краях борозды часто развиваются различной ширины крыловидные бахромки или перепонки. Продольная борозда расположена обычно на гиповальве, иногда немного захватывает и эпивальву, редко доходя до апекса. На гиповальве она доходит до самого конца (антапекса) или же заканчивается несколько раньше. Ее левый край иногда вытянут в крыловидный отросток или несет зубец или шип (рис. 1).

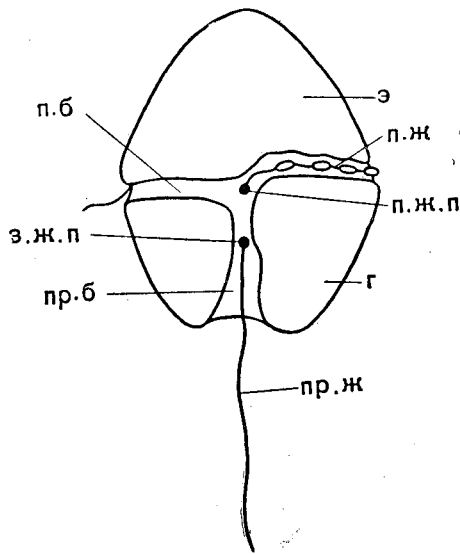


Рис. 1 — схема типичной голой перидиней:

э — эпивальва, г — гиповальва, п. б — поперечная борозда, или пояс, пр. б — продольная борозда, п. ж — поперечный жгут, пр. ж — продольный жгут, п. ж. п — передняя жгутиковая пора, з. ж. п — задняя жгутиковая пора (А. И. Киселев, 1950)

В отличие от современных перидиней, у некоторых ископаемых родов перидиней, кроме апикального и антапикального рогов, развиваются боковые рога, величина которых варьирует. Поперечная и продольная борозды не всегда заметны, особенно последняя. Что касается поперечной борозды, то она заметна иногда только на боковых сторонах панциря или на боковых рогах. У некоторых родов ископаемых перидиней (*Deflandrea*, *Wetzeliella*, *Rhombodinium* и др.) имеется внутреннее тело, или капсула (Innerkörper), которое находится внутри светлого прозрачного панциря. Форма внутреннего тела овальная или пятиугольно-округлая. Стенка внутреннего тела тонкая или толстая, гладкая или тонко-толстозернистая, окрашена в светло- или темно-желтый цвет. У некоторых родов, обладающих внутренним телом, панцирь очень тонкий, нежный, едва заметный при больших увеличениях; у других он очень хрупкий, разрушающийся при обработке, в результате чего остается внутреннее тело без панциря, цельное или несколько разрушенное. Кроме внутреннего тела, у большинства ископаемых перидиней имеется «окошечко», или пилом (Schlüpfloch, Pylom).

Форма «окошечка» изменяется от эллипсоидного до округло-треугольного. Вначале исследователи (Lejeune-Carpentier, 1942; Deflandre, 1938 и др.) принимали внутреннее тело за цисту, образованную во время стадии покоя, по окончании которого организм выскальзывает из цисты через «окошечко». Позднее многие исследователи (Wetzel, 1954; Alberti, 1959) пришли к заключению, что капсула, или внутреннее тело, не является временной цистой, а представляет собой составную часть всего панциря и что его следует считать родовым признаком. Исследованные нами материалы также говорят в пользу этого. Кроме того, не только внутреннее тело, но и форма «окошечка» могут служить надежным родовым признаком.

Движение осуществляется при помощи двух жгутов, расположенных в поперечной и продольной бороздах на брюшной стороне. У некоторых перидиней жгуты находятся на переднем конце клетки или близ него. Среди перидиней встречаются неподвижные формы, без жгутов, а иногда и без борозд.

Питание преимущественно автотрофное, реже сапрофитное или анимальное, с захватом диатомовых, радиолярий, корненожек и других мелких организмов.

Размножение перидиней происходит главным образом бесполым путем, однократным или многократным делением в подвижном или инцистированном состоянии, а также с помощью зооспор.

Изменчивость у перидиней резко выражена. Связана она с изменениями условий среды, ростом и возрастом клетки. Изменчивость касается почти всех частей тела перидиней: изменяются величина и форма клетки, толщина оболочки, ширина швов, борозд, структура панциря, характер выростов; могут изменяться количество пластинок, их расположение и взаимная связь.

Цистообразование у перидиней связано не только с неблагоприятными условиями существования, но происходит и при размножении, при пищеварении. Физиологическое значение образующихся цист различно, и это еще раз говорит о том, что внутреннее тело ископаемых перидиней не имеет ничего общего с цистообразованием.

### Принципы систематики

Прежняя классификация современных перидиней, данная Паульсеном (Paulsen, 1908), базировалась преимущественно на форме клетки и в дальнейшем была сильно переработана. В настоящее время в основу систематики перидиней положен целый комплекс признаков: подвижность или неподвижность организмов, присутствие или отсутствие оболочки, характер и строение последней, наличие борозд, их положение, характер и направление, присутствие хроматофоров, их форма, окраска и расположение, наличие выростов (рогов, шипов) и т. д. Кроме того, для перидиней, имеющих оболочку в виде панциря, большое систематическое значение имеют количество и расположение щитков (пластинок), которые в пределах вида более или менее постоянны. Обычно отдельные щитки (пластинки) обозначают цифрами или буквами. Нумерацию пластинок ведут обратным движением часовой стрелки. Состав пластинок панциря выражают через формулу. Так, например, в панцире *Peridinium* различают следующие пластинки: четыре апикальные, расположенные вокруг апекса (из них первая находящаяся на брюшной стороне, называется ромбической),<sup>1</sup> три апикальные промежуточные пластинки, семь передних экваториальных или преэкваториальных пластинок, лежащих перед поперечной бороздой, пять задних экваториальных пластинок, находящихся позади поперечной борозды, и две антапикальные пластинки, расположенные вокруг антапекса (полюса гиповальвы). У других родов количество указанных пластинок меняется. Название или нумерация пласти-

<sup>1</sup> Положению ромбической пластинки придается большое значение при определении современных перидиней.

нок и их группировка у разных авторов различны.

В специальной таблице (стр. 175) приведена номенклатура пластинок, наиболее часто встречающаяся в литературе.

При изучении ископаемых перидиней чаще всего применяют номенклатуру Кофойда (Coffoid) (по Deflandre, 1933, 1940, 1947, 1952) и Лефевра (Lefèvre, 1933). При определении перидиней расположение пластинок в панцире обычно схематизируют на двух горизонтальных проекциях — апикальной и антапикальной. Дополняют эти проекции реальными картинками: видом с брюшной и спинной сторон, отмечая при этом имеющиеся скульптурные украшения (рис. 2—6).

Классификация современных пиррофитовых водорослей сводится в основном к разделению на две группы, первоначально именовавшиеся И. А. Киселевым (1950, 1951) подотделами (*Desmocoantae* и *Dinophyceae*). К подотделу *Desmocoantae* относятся подвижные или неподвижные организмы, оболочка которых цельная или разделенная сагитальным швом на две боковые половины, без многоугольных пластинок. Жгуты на переднем конце более или менее сдвинуты на брюшную сторону. В подотдел *Dinophyceae* объединяют подвижные, реже неподвижные организмы, оболочка которых состоит из однородных полей или многоугольных пластинок. Жгуты всегда отходят с брюшной стороны близ пересечения поперечной и продольной борозд.

В подотделе *Dinophyceae* И. А. Киселев выделил три класса: *Peridineae* (*Dinoflagellatae* s. str.), *Dinocapsineae* и *Dinococcineae*. Позднее Киселев (1954) рассматривает подотдел *Dinophyceae* как подтип и выделяет в нем два класса: *Desmocoantae* и *Peridineae*; последний он делит на пять подклассов: *Dinoflagellatae* s. str., *Rhizodinae*, *Dinocapsinae*, *Dinococcinae*, *Dinotrichinae*. Среди *Dinoflagellatae* как Шиллер (Schiller, 1933—1937), так и Киселев выделяют три порядка: *Gymnodiniales*, *Blastodiniales*, *Peridiniales*. К порядку *Gymnodiniales* относятся организмы, тело которых «голое» или защищенное более или менее плотной пелликулой, к порядку *Peridiniales* — организмы с оболочкой, имеющей вид панциря; панцирь состоит из ряда неоднородных полигональных пластинок.

Что касается ископаемых перидиней, то большинство их не имеет аналогов среди современных видов и представляет новые систематические единицы, разнообразие которых не могут вместить имеющиеся системы для современных перидиней. Первая попытка систематизировать ископаемые перидиней была сделана Дефландром (Deflandre, 1952). Согласно этой попытке большая часть ископаемых перидиней была

Номенклатура пластинок

Части оболочки клетки	Обозначение пластинок			
	Bütschli, 1885	Lefèvre, 1932	Koffoid, 1909	Киселев, 1950
П л а с т и н к и:				
Апикальные . . . . .	ap(var, map, dap)	a <sub>1</sub> , a <sub>2</sub> , a <sub>3</sub> ...	1', 2', 3',...	a <sub>1</sub> , a <sub>2</sub> , a <sub>3</sub> ...
Передние экваториальные . . .	pr	P <sub>1</sub> , P <sub>2</sub> , P <sub>3</sub> ...	1", 2", 3"...	пр <sub>1</sub> , пр <sub>2</sub> , пр <sub>3</sub> ...
Задние экваториальные . . . . .	pst	P' <sub>1</sub> , P' <sub>2</sub> , P' <sub>3</sub> ...	1''' 2''' 3'''	зд <sub>1</sub> , зд <sub>2</sub> , зд <sub>3</sub> ...
Антапикальные . . . . .	g.at u d.at	a' <sub>1</sub> u a' <sub>2</sub>	1''' 2'''	a' <sub>1</sub> , a' <sub>2</sub> , a' <sub>3</sub>
Промежуточные (вставочные) . .	—	m <sub>1</sub> , m <sub>2</sub> , m <sub>3</sub>	1a, 2a,...	ср <sub>1</sub> , ср <sub>2</sub> , ср <sub>3</sub> ...
Ромбическая . . . . .	r	a	1'	a <sub>1</sub>
Формула (род <i>Peridinium</i> ):				
Эпивальва . . . . .	1r+7pr-2var+ +3map+1dap	7p+4a+3m	4', 2a-3a, 7"	7пр+4а+3ср
Гиповальва . . . . .	5pst+2at	5p'+2a'	5''', 2''''	5зд+2а'

отнесена к порядку Diniferides, а именно, к подпорядку Normodinines — к трибам Gymnodinida и Peridinida.

Для систематики ископаемых перидиней, обнаруженных на территории З. Сибири, Т. Ф. Возжениковой (1961) была использована система, принятая И. А. Киселевым (1954) для современных перидиней, с дополнениями некоторых положений из системы Дефландра.

Большая часть ископаемых перидиней Сибири также была отнесена к порядкам Gymnodinales и Peridinales. На первых этапах исследований казалось, что эти ископаемые вполне могут быть размещены в этой системе. Позже, по мере накопления данных, стало ясно, что система не может вместить все разнообразие ископаемых перидиней, найденных как на территории З. Сибири, так и в других странах. При использовании систематики, принятой для современных перидиней, не учитывались особенности строения оболочки или панциря ископаемых перидиней, особенно тех, которые не имеют аналогов среди современных. Характеристика таких перидиней выходит за пределы характеристик, данных для порядков Gymnodinales и Peridinales. В таком положении находятся прежде всего перидиней, имеющие боковые рога, внутреннее тело и окошечко. Несмотря на то, что эти признаки отсутствуют у современных перидиней, все эти перидиней ранее относили к порядку Gymnodinales в виде новых родов *Deflandrea*, *Wetzeliella*, *Rhombodinium*, *Dracodinium* и др.

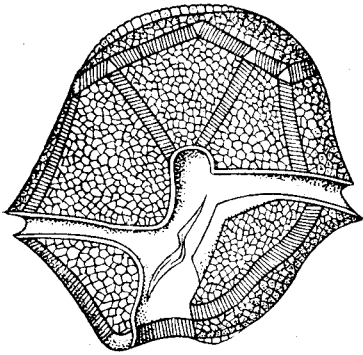
Эту древнюю группу перидиней с внутренним телом следует выделять в самостоятельный порядок Deflandreales. Типичным семейством этого порядка следует считать сем. Deflandreaeae Eisenack, тогда как роды *Wetzeliella*, *Rhombodinium*, *Dracodinium* выделяются в от-

дельное семейство *Wetzeliellaeae* Vozzhenikova (1961).

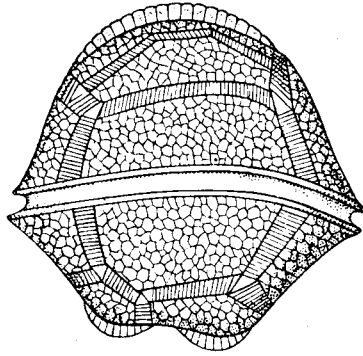
Другие представители ископаемых перидиней имеют или полное сходство с современными перидинейми, как, например, *Gymnodinium cretaea*, *Gonyaulax jurassica*, *Peridinium conicum* и др., или же это сходство касается только общих черт строения. Систематика первых не вызывает сомнений, и они относятся либо к порядку Gymnodinales, либо к порядку Peridinales. Систематика вторых вызывает большие трудности, так как, несмотря на кажущееся сходство с современными представителями этих порядков, они имеют существенные от них отличия. Панцирь этих перидиней органогенный или минеральный (кремневый или известковый). И тот и другой панцирь может быть гладким (виды рода *Pentagonum*) или разделенным на поля (виды рода *Kisselovia*), или же состоять из пластинок (*Lithoperidinium rossica*). Внутреннее тело у них отсутствует, но о контурах его можно судить по очертаниям внутренней стенки панциря. Перечисленные признаки не позволяют отнести эту группу перидиней к известным нам порядкам (Peridinales, Gymnodinales, Deflandreales), так как они сочетают в себе черты строения как древних (окошечко, контуры внутреннего тела), так и современных (общий вид, наличие борозд, пластинок, полей и др.) перидиней. Это дало нам право выделить вышеописанную своеобразную группу перидиней в самостоятельный порядок Palaeoperidinales. Типичным семейством порядка является сем. Palaeoperidiniaceae, к которому следует относить перидиней с органогенным панцирем или оболочкой.

Таким образом, почти все найденные на территории Западно-Сибирской низменности ископаемые перидиней объединены в четыре порядка:

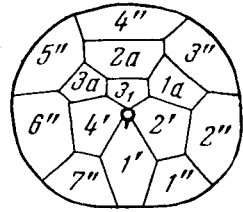




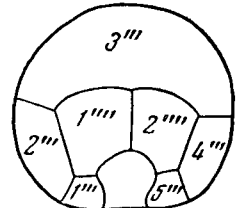
2a



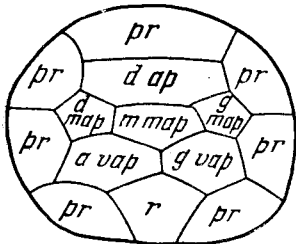
2b



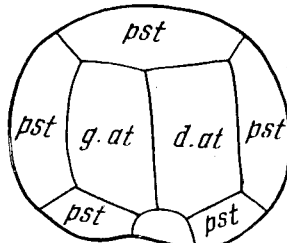
4a



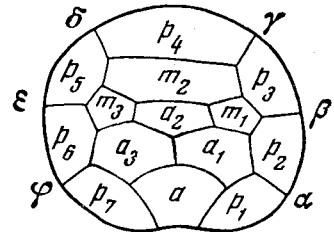
4b



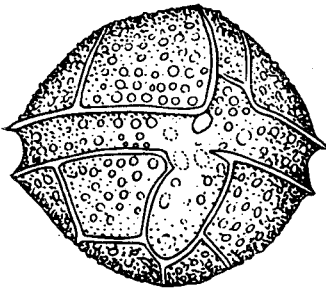
2b



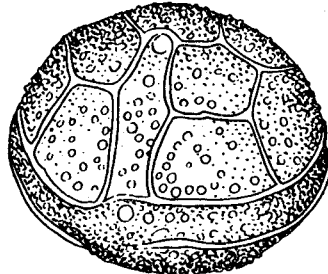
2r



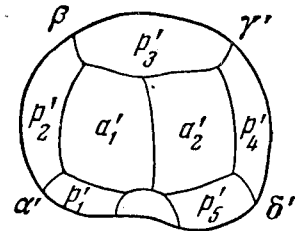
3a



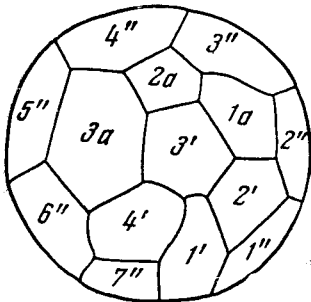
6a



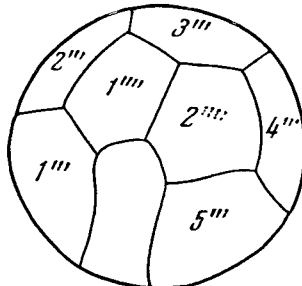
6b



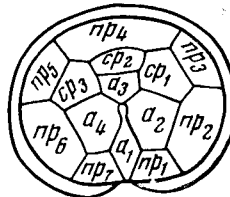
3b



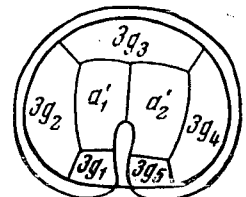
6b



6r



5a



5b

Deflandreales, Palaeoperidinales, Gymnodiniales и Peridinales. Принятая система может вместить все разнообразие ископаемых перидиней, известных не только у нас, но и за рубежом. Так, например, к порядку Palaeoperidinales мы относим сем. Lithoperidiniaceae (перидиней с кремневым панцирем) и сем. Calciodinelliaceae (с известковым панцирем), которые, несмотря на ясный перидиниевый облик и хорошо выраженную табуляцию, до сих пор относили к incerta sedis.

### Историческое развитие

Происхождение и родственные связи перидиней далеко еще не выяснены. Большинство исследователей считает, что исходные формы перидиней были, вероятно, протисты, родственные криптомонадам. По мнению И. А. Киселева (1954), связь между криптомонадами и перидинейми особенно сильно выступает при сравнении более низкоорганизованных представителей указанных групп. Например, наблюдается большое сходство между *Hemidinium* (перидиней) и *Protochrysis* (криptomonеды). Все это послужило основанием для объединения ботаниками классов криптомонад и перидиней в один тип Ruggophyta. В эволюционном развитии этого типа, как и у других жгутиковых водорослей (Киселев, 1950, 1951, 1954), преобладает подвижное состояние и менее выражено неподвижное, свойственное большинству других более высокоорганизованных водорослей (колониальная нитчатая форма). Зоологи (Догель, 1937) рассматривают перидиней как один из отрядов Mastigophora (жгутиконосцев, или флагеллат), образующих группу протистов.

Данных по ископаемым перидинейм, которые могли бы пополнить сведения как о ходе эволюционного развития внутри класса перидиней, так и о связи перидиней с другими группами организмов, пока мало. По-видимому, класс перидиней довольно древний, так как панцири

этих организмов, сохранившиеся в ископаемом состоянии, достоверно известны из отложений ср. юры. Большое количество их обнаружено в меловых отложениях и несколько меньшее — в третичных. Самыми древними родами из современных перидиней, по мнению Дефландра (Deflandre, 1952), являются *Gymnodinium* и *Gonyaulax*, которые обнаружены в юре. Находки ископаемых перидиней с кремневым панцирем, как считает Дефландр, могут служить основанием для подтверждения высказанных ранее мнений о связи перидиней с радиоляриями, а наличие известковистого панциря — о связи перидиней с фораминиферами. Наблюдается также приуроченность некоторых родов к отдельным эпохам, например, к юре — родов *Lithodinia*, *Stenidodinium*, *Nannoceratopsis*, к мелу — родов *Hystrichodinium*, *Wetzelodinium*, *Phanerodinium* и др., к третичным — *Deflandrea*, *Wetzeliella*, *Peridinites*, *Calciodinellum*, *Calcigonellum* и др. (Deflandre, 1952).

### Экология

Перидиней распространены по всему земному шару. Развитие и распределение их в морях и пресных водах зависит от целого ряда факторов, из которых главными являются температура, химизм воды и количество питательных веществ. По отношению к температуре среди морских перидиней различают арктические, бореальные, умеренно тепловодные и тропические виды. Наибольшее количество перидиней и притом наиболее разнообразные развиваются в умеренно теплых и тропических частях мирового океана; значительно беднее они представлены в водах Ледовитого океана. В континентальных водоемах большинство перидиней максимум своего развития достигают в летние месяцы; в зимние и весенние месяцы в большом количестве развиваются только холодолюбивые виды. Что касается влияния химизма воды и содержания питательных веществ, то большинство данных об этом касается перидиней,

Рис. 2—6. *Peridinium wellei* Huitf.-Kass.:

2а — с брюшной стороны, 2б — со спинной стороны, 2в — проекция эпивальвы, 2г — проекция гиповальвы. Названия пластинок по Бючли: г — ромбическая, рг — передние экваториальные, вар — брюшные (вентральные) апикальные (d — правая, g — левая), тар — средние (промежуточные) апикальные (d — правая, g — левая, m — центральная), дар — спинная (дорсальная) апикальная, рст — задние экваториальные, ат — антапикальные (d — правая, g — левая) (Киселев, 1950). 3 — схема табличности у *Peridinium wellei*: 3а — эпивальва, 3б — гиповальва. Названия пластинок по Лефевру: а — ромбическая; а<sub>1</sub>, а<sub>2</sub>, а<sub>3</sub> — апикальные; р<sub>1</sub>, р<sub>2</sub> и т. д. — передние экваториальные; m<sub>1</sub>, m<sub>2</sub>, m<sub>3</sub> — промежуточные; р' р'' и т. д. — задние экваториальные; а'<sub>1</sub>, а'<sub>2</sub> и т. д. — антапикальные; α, β и т. д. — швы эпикальные; α<sub>1</sub>, β<sub>1</sub> и т. д. — швы гиповальвы (Киселев, 1950) 4 — схема табличности у *Peridinium*: 4а эпивальва, 4б — гиповальва. Нумерация пластинок по Кофойду и Суиззи: 1а, 2а, 3а — промежуточные; 1', 2' и т. д. — апикальные; 1'', 2'' и т. д. — передние экваториальные; 1''', 2''' и т. д. — задние экваториальные; 1''''', 2'''' — антапикальные (Киселев, 1950). 5 — схема табличности у *Peridinium*: 5а — эпивальва, 5б — гиповальва. Названия пластинок по И. А. Киселеву: пр<sub>1</sub>, пр<sub>2</sub> и т. д. — передние экваториальные; а<sub>1</sub>, а<sub>2</sub> и т. д. — апикальные ср<sub>1</sub>, ср<sub>2</sub> и т. д. — промежуточные (средние); зд<sub>1</sub>, зд<sub>2</sub> и т. д. — задние экваториальные; а<sub>1</sub>, а<sub>2</sub> — антапикальные (Киселев, 1950). 6 — *Lithoperidinium rossicum* Deflandre, названия пластинок по Кофойду (Deflandre, 1940): 6а — с брюшной стороны, 6б — косо-апикальный вид, 6в — проекция эпивальвы, 6г — проекция гиповальвы

обитающих в пресных водах. Согласно исследованиям Геля, среди пресноводных перидиней преобладают эвритрофные виды, т. е. виды с широким диапазоном приспособляемости, и стенотрофные виды, т. е. виды, требующие определенного химизма воды. Основными факторами, влияющими на распределение перидиней по водоемам, являются Са-органические вещества, фосфор, хлор. Для каждого стенотрофного вида требуется определенная комбинация указанных факторов, из которых один или совокупность двух-трех факторов будет иметь большое значение для развития отдельных видов перидиней в том или другом водоеме. Среди морских перидиней различают две большие группы: неритические и океанические виды. Первые населяют прибрежную часть моря, вторые — открытую часть его. Границы областей обитания перидиней могут колебаться, так как некоторые эвритермные и эвригалитные виды способны проникать в неритическую часть моря и даже образовывать здесь особые разновидности (например, *Ceratium tripos* в Балтийском море). Большинство морских перидиней населяет верхний слой воды — от 0 до 50 м с максимумом в слое 5—40 м. На вертикальное распространение перидиней, кроме интенсивности света как главного фактора, может влиять ряд других факторов, как-то: соленость, температура и др. Приуроченность отдельных представителей перидиней к определенным внешним факторам дает возможность использовать их в качестве показателей режима водоемов, происхождения его вод и т. д.

### Тафономия

При отмирании перидиней, как и другие организмы, опускаются на дно, где часть сохраняется долгое время. Несмотря на большое разнообразие и богатство перидиней в современных водоемах, в ископаемом состоянии они встречаются редко и в небольшом количестве. О причинах плохой сохранности перидиней было высказано несколько предположений. Вначале Дефландр (Deflandre, 1952) полагал, что в морских осадках могли сохраниться только те перидиней, которые имели крепкую оболочку. Более хрупкие формы исчезали сразу после отмирания. Позднейшие находки разнообразных и хорошей сохранности форм перидиней, обладающих как крепкой, так и хрупкой оболочкой, изменили первоначальное мнение. Сохранность перидиней в ископаемом состоянии зависит, по мнению Дефландра, от тех биохимических процессов, какие происходят в первичных илах, в которые попадают перидиней после отмирания. И действительно, наблюдения показали, что в донных осадках пресных озер отсутствуют остатки пери-

диней, тогда как в планктоне они развиты в большом количестве. Об этом же говорят и данные, полученные при изучении донных осадков в ряде озер С. Казахстана (заповедник Боровое). В планктоне исследованных озер (Б. и М. Чебачье, Май-Балык, Щучье), по данным Н. В. Анисимовой (1951), развивались главным образом *Ceratium hirundinella* и *Peridinium* sp.; такие же группы водорослей, как диатомовые и синезеленые, были представлены беднее. Донные осадки этих озер, как показали исследования Н. В. Кордэ (1951), содержали остатки многих групп водорослей (Cyanophyceae, Protozoococcales, Desmidiaceae, Heterocontae, Bacillariales) и животных (Protozoa, Spongia, Cladocera), среди которых перидиней отсутствовали вовсе. Вероятно, в илах этих озер в результате биохимических процессов произошло растворение перидиней. Этим, видимо, можно объяснить отсутствие находок пресноводных перидиней в ископаемом состоянии, так как до сих пор известны перидиней только из морских отложений.

Биохимические процессы, происходящие в морских илах, по-видимому, не всегда и не везде оказывают отрицательное влияние на сохранность перидиней. Кроме того, редкие находки морских перидиней в ископаемом состоянии можно объяснить слабо разработанной методикой их выделения из различных пород. Находки ископаемых перидиней с минерализованным (кремневым или известковым) панцирем, вероятно, можно объяснить наступлением благоприятных условий, способствующих замещению первичной органической оболочки минеральным веществом при диагенетических изменениях вмещающих их осадочных пород.

### Биологическое и геологическое значение

Перидиней вместе с другими водорослями играют большую роль в жизни водоемов — в круговороте кислорода, углерода, фосфора, азота, в питании личинок и мальков рыб, представителей зоопланктона (рачков, аппендикулярий и др.); последние сами служат пищей для рыб и других животных. Некоторые перидиней являются хорошими биоиндикаторами, показателями режима водоема, направления течений, происхождения его вод и т. д. Так, например, И. А. Киселев (1950) указывает, что в Баренцевом море группа *Ceratium tripos* служит показателем атлантических вод, а *C. pentagonum* в Беринговом море — показателем тихоокеанских вод. Присутствие в пресных водах перидиней служит показателем слабого загрязнения водоема органическими веществами и т. д.

Остатки перидиней, обнаруженные во многих странах мира и в пределах СССР в отложениях разного геологического возраста, говорят о возможности использования их для стратиграфических целей.

### Методика изучения

Для выделения перидиней из морских отложений палеогенового возраста был использован метод водно-механического анализа по Сабанину, несколько измененный для целей диатомового анализа (Жузе, 1953), с последующим выделением легкой фракции тяжелой жидкостью уд. веса от 2,3 до 3,0, в зависимости от состава

оболочки. Перидиней с целлюлозной оболочкой выделяются при разделении фракции тяжелой жидкостью уд. в. 2,25—2,30, с кремневым панцирем уд. веса 2,3—2,65; возможно, для выделения перидиней с известковым панцирем требуется уд. вес 3,0. В последнее время применялся метод выделения из пород спор и пыли; дезинтеграция пород проводится кипячением в 5—10%-ной щелочи с последующим отмыванием осадка от последней и выделением легкой фракции тяжелой жидкостью уд. веса 2,25. В качестве тяжелой жидкости используется йодистый кадмий. Из легкой фракции готовятся постоянные препараты в желатин-глицерине.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### ПОДКЛАСС DINOFLAGELLATAE. ДИНОФЛАГЕЛЛАТЫ

Клетки в вегетативном состоянии подвижные, типичной для большинства перидиней монадной структуры, голые или покрытые оболочкой из клетчатки, переходящей у некоторых в панцирь. Клетки более или менее округлые, яйцевидные или пирамидальные, часто сжатые дорсовент-

рально, с двумя бороздами — поперечной и продольной, с двумя жгутами, отходящими на брюшной стороне от места пересечения борозд. Половое размножение встречается редко. У многих форм известны цисты.

### ПОРЯДОК DEFLANDREALES. ДЕФЛАНДРОВЫЕ

Клетки разнообразной формы. Оболочка тонкая, толстая, гладкая, нежно исчерченная или украшенная разнообразными выростами. Имеется внутреннее тело, «окошечко» (Schlüpfloch, Pylom), последнее не всегда заметно или может отсутствовать. Хорошо выраженное «окошечко» может служить важным систематическим признаком для ряда родов. Поперечная борозда делит клетку на две более или менее одинаковые половинки: переднюю (эпивальву) и заднюю (гиповальву). Поперечная борозда иногда заметна только на боковых краях оболочки или не заметна совсем. Продольная борозда не всегда ясно выражена. Кроме переднего (апикального) и задних (антапикальных) рогов, могут быть боковые выросты (рога).

Порядок объединяет два семейства: Deflandraceae (Eisenack, 1954), emend. Vozzhennikova, 1961 и Wetzeliellaceae Vozzhennikova, 1961.

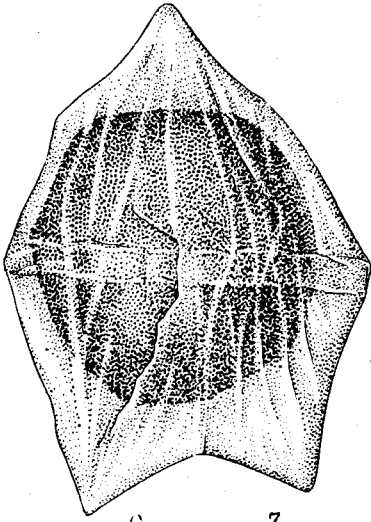
#### СЕМЕЙСТВО DEFLANDREACEAE EISENACK, 1954, EMEND. VOZZHENNIKOVA, 1961

Клетки пятиугольной, ромбовидной, овальной или овально вытянутой формы, с апикальным, антапикальными и реже боковыми рогами. Оболочка (панцирь) плотная, толстая

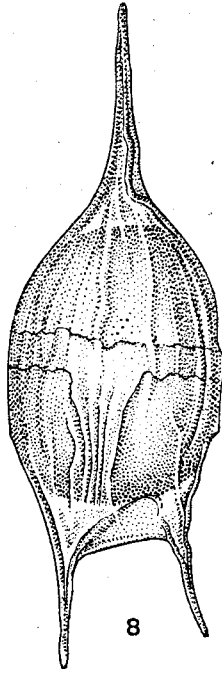
или тонкая, прозрачная или окрашенная в желтый или светло-коричневый цвет, гладкая или зернистая, без шипов или с мелкими шипиками, но без каких-либо выростов. Шарообразное или плоско-овальное внутреннее тело окрашено в светлый или темно-желтый, либо в светлый или темно-коричневый цвет. Поперечная борозда отчетливо заметна на всей оболочке или на боковых ее сторонах. Продольная борозда не всегда заметна. Окошечко (Schlüpfloch, Pylom) разнообразной формы, расположено на эпитеке под апексом. Представлено разнообразными родами.

*Deflandrea* Eisenack, 1938, emend. Alberti, 1959, emend. Vozzhennikova, 1961. Тип рода — *Deflandrea phosphoritica* Eisenack, 1938; н. олигоцен, Прибалтика, Замляндский п-в. Панцирь удлиненно-вытянутой в очертании пятиугольной формы, с крупным шарообразным внутренним телом, с апикальным и двумя антапикальными рогами; последние могут быть очень разнообразны по форме и величине, иногда даже более или менее редуцированы. Панцирь гладкий, мелкозернистый, гиалиновый, светло-желтый. Оболочка внутреннего тела более плотная, темная, мелко- или крупнозернистая. Поперечная борозда неглубокая,

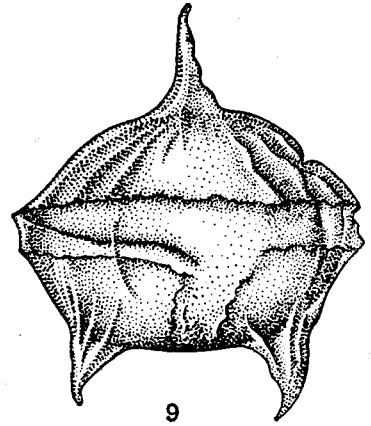




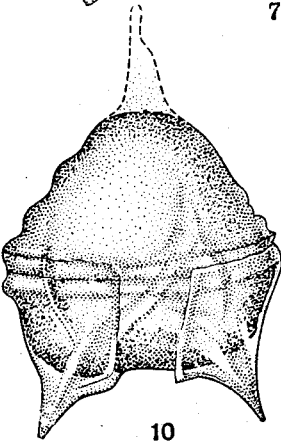
7



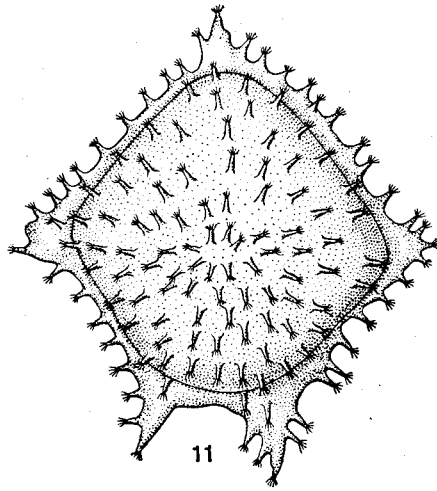
8



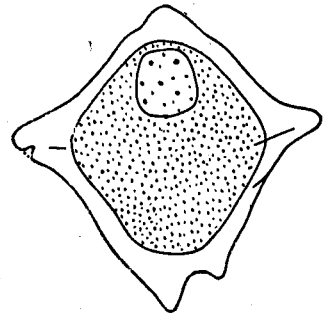
9



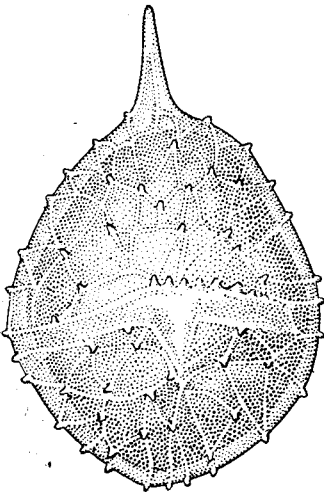
10



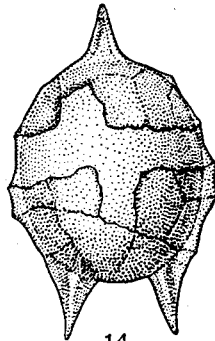
11



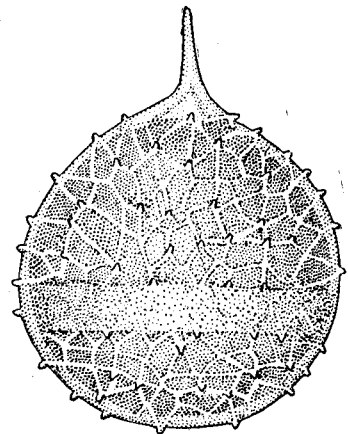
12



13a



14



13b

иногда заметна только на боковых сторонах. Продольная борозда не всегда заметна. Окошечко эллипсоидальное или трапециевидно-округлое, расположено под апексом (рис. 7). Много видов. Широко распространен в палеогене (олигоцен, эоцен) З. Сибири, Европы, Австралии.

*Ceratiopsis* Vozzhennikova, 1963. Тип рода — *C. leptoderma* Vozzhennikova, 1963; палеоцен, З. Сибирь. Клетки овально-удлиненной или яйцевидной формы с длинными апикальными и двумя антапикальными рогами, слегка расходящимися. Поперечная борозда кольцевидная, проходит по экватору или несколько смещена вперед. Продольная борозда на эпивальве не развита, а на гиповальве простирается до заднего края. Оболочка светло-желтая, кожистая, тонкая, нежная, гладкая. Внутренняя полость клетки занята внутренним телом более темного цвета, чем оболочка. Длина клетки с выростами 126,5—177 м, ширина 50,6—60 м, длина апикального рога 34,5—52,9 м, длина антапикальных рогов 20—32 м (рис. 8). Три вида. Палеоген (палеоцен) З. Сибири.

*Cerodinium* Vozzhennikova, 1963. Тип рода — *C. sibiricum* Vozzhennikova, 1963; палеоцен, З. Сибирь. Клетки сферические или линзообразные, с апикальным и двумя широко расставленными антапикальными рогами. Поперечная борозда кольцевидная, продольная, расположена на гиповальве. Ширина борозды варьирует. Оболочка тонкая, нежная, гладкая, прозрачная. Внутреннее тело занимает всю полость клетки, окрашено в более темный цвет, чем оболочка. Длина клетки 70—95 м, ширина 70—80 м. Ширина поперечной борозды 11,5—18,5 м (рис. 9 и 10). Два вида. Палеоген (палеоцен) З. Сибири.

#### СЕМЕЙСТВО WETZELIACEAE VOZZHENNIKOVA, 1961

Клетки пятиугольной, широко ромбоидальной формы с апикальным, антапикальными и боковыми рогами, последние у некоторых видов

хорошо развиты. Оболочка (панцирь) различных толщин и окраски, гладкая или украшена выростами разнообразной формы. Внутреннее тело овально-пятиугольной, четырехугольной формы окрашено в светло- или темно-желтый, либо в светло- или темно-коричневый цвет. Продольная борозда почти всегда заметна. Окошечко разнообразной формы, расположено на эпитеке под апексом. Очень разнообразно и богато представлено многими родами в палеогене.

*Wetzelietta* Eisenack, 1938. Тип рода — *W. articulata* (O. Wetzel) Eisenack, 1954; н. олигоцен, Прибалтика, Замляндский п-в. Клетка несколько уплощена, в очертании ромбовидная до пятиугольной и даже овальная. Имеются короткий апикальный, два боковых и два неодинаковой длины антапикальных рога последние могут быть сильно отклонены назад. Оболочка покрыта щетинками или шипиками. Концы щетинок могут быть соединены, образуя по краю клетки кайму. Поперечная борозда заметна, продольная борозда отсутствует. Полость клетки занята внутренним телом (капсула), форма которого круглообразная до эллипсоидной. Длина клетки 112—196 м, ширина 95—178 м (рис. 11). Много родов. Эоцен и олигоцен З. Сибири и З. Европы.

*Rhombodinium* Gocht, 1954. Тип рода — *R. draco*, Gocht, 1954; ср. олигоцен, С. Германия. Клетки в очертании ромбические до квадратных. Хорошо развиты апикальный и боковые рога, антапикальные рога большей частью редуцированы. Панцирь не разделен на поля или пластинки, гладкий. Щетинки или шипы отсутствуют на нем. Продольная или поперечная борозды незаметны. Панцирь всегда содержит внутреннюю капсулу. Против апикального рога на верхней стороне панциря имеется отверстие от закругленно-прямоугольной до трапециевидной формы. Длина клетки 124—150 м, ширина 126—147 м (рис. 12). Два вида, из которых в СССР известен один. Олигоцен З. Сибири и Германии.

Рис. 7—14.

7 — *Deflandrea phosphoritica* Eisenack, × 600; н. олигоцен. З. Сибирь (Колл. Т. Ф. Возженниковой). 8 — *Ceratiopsis leptoderma* Vozzhennikova, × 750; палеоген (палеоцен), З. Сибирь (колл. Т. Ф. Возженниковой). 9 — *Cerodinium sibiricum* Vozzhennikova, × 750; палеоген (палеоцен), З. Сибирь (колл. Т. Ф. Возженниковой). 10 — *Cerodinium sibiricum* var. a Vozzhennikova, × 750; палеоген (палеоцен), З. Сибирь (колл. Т. Ф. Возженниковой). 11 — *Wetzelietta echinulata* Vozzhennikova, × 600; эоцен, З. Сибирь (колл. Т. Ф. Возженниковой). 12 — *Rhombodinium draco* Gocht, × 500; ср. олигоцен, С. Германия (Gocht, 1955). 13 — *Uvato-dinium nasutum* Vozzhennikova: 13a — с брюшной стороны, 13б — со спинной стороны, × 750; палеоген (палеоцен), З. Сибирь (колл. Т. Ф. Возженниковой). 14 — *Palaeoperidinium cornutum* Vozzhennikova, × 600; палеоген (палеоцен), З. Сибирь (колл. Т. Ф. Возженниковой).

## ПОРЯДОК GYMNODINIALES. ГИМНОДИНИЕВЫЕ

Клетки голые или одетые оболочкой, тонкой или толстой, гладкой или нежно исчерченной, реже разделенной на однородные шестиугольные поля. Оболочка из более или менее плотной пеликулы, либо из клетчатки. Борозды хорошо развиты, редко они едва заметны или развиты нетипично. Поперечная борозда расположена экваториально или смещена к верхнему (переднему) концу, охватывая всю клетку или только ее половину. Продольная борозда не всегда хорошо заметна.

По данным Дефландра (Deflandre, 1952<sub>1,2</sub>), в ископаемом состоянии известны представители трех семейств. На территории СССР пока обнаружены представители одного семейства — Gymnodiniaceae.

### СЕМЕЙСТВО GYMNODINIACEAE SCHÜTT, 1896

Клетки разнообразной формы, голые или одеты плотной оболочкой, состоящей из пеликулы или клетчатки. Поверхность оболочки гладкая, нежно исчерченная или ячеистого строения. Борозды хорошо развиты. Поперечная борозда с  $\frac{1}{2}$ —4 оборотами вокруг клетки. Продольная борозда прямая или спиральная, простирается вдоль всей брюшной стороны от переднего до заднего конца клетки или ограничена пределами почти одной гиповальвы, начинается от поперечной борозды.

По данным Дефландра (Deflandre, 1952<sub>1,2</sub>), ископаемые представители сем. Gymnodiniaceae представлены шестью родами. В настоящее время состав данного семейства значительно изменился, а именно: роды *Deflandrea* Eisenack и *Wetzelia* Eisenack выделены Эйзенком (Eisenack, 1954) в отдельное семейство Deflandraceae Eisenack. Род *Nannoceratopsis* Deflandre вошло в новое, образованное Гохтом (Gocht, 1957) сем. Pareodinidae Gocht.

*Amphidinium* Claparede et Lach-

mann, 1858<sup>1</sup>. Клетки большей частью уплощенные дорсовентрально, реже сжатые с боков, иногда в поперечном разрезе почти круглые. Поперечная борозда расположена близ переднего конца и может быть слегка спиральной, поэтому эпивальва маленькая, в виде пуговицы. Продольная борозда начинается от поперечной борозды, редко поднимается на эпивальву и идет до заднего конца гиповальвы. Оболочка гладкая, исчерченная или ребристая. Два вида. В. мел З. Сибири.

*Gymnodinium* Stejneger, 1878<sup>1</sup>. Оболочка нежная, бесструктурная, гладкая, нередко исчерченная или бороздчатая. Поперечная борозда проходит близ середины клетки, кольцевая или слабо завитая по спирали влево. Концы спирали смещены один по отношению к другому не более чем на  $\frac{1}{5}$  длины клетки. Продольная борозда может быть длинной или короткой; она простирается по всей длине клетки или ограничена пределами гиповальвы. Несколько видов. Мел З. Сибири; в мел З. Европы и Австралии.

*Uvatodinium* Vozzhennikova, 1963. Тип рода — *U. nasutum* Vozzhennikova, 1963; палеоген, З. Сибирь. Клетки шаровидные или округло-яйцевидные, с резко выступающим передним, или апикальным, рогом. Антапикальные, или задние, рога отсутствуют; вместо них развиваются по гиповальве гребневидные или другого вида образования. Поперечная борозда кольцевидная, расположена посредине клетки или несколько ниже, деля в этом случае клетку на две неравные части. Продольная борозда начинается от поперечной борозды, ограничена пределами гиповальвы. Оболочка гиалиновая, плотная, ячеистая. На местах соединения ячеек могут быть крупные шипы. Длина клетки 150—160 м, ширина 131—138 м (рис. 13а, б). Два вида. Палеоген (палеоцен) З. Сибири.

## ПОРЯДОК PALAEOPERIDINIALES. ПАЛЕОПЕРИДИНИЕВЫЕ

Панцирь органогенный или минеральный (кремневый или известковый), толстый или тонкий, гладкий, сетчатый, разделен на поля или же состоит из пластинок, число и расположение которых служит важным систематическим признаком. Внутреннее тело отсутствует, но контуры его заметны по очертаниям внутренней стенки панциря. Окошечко разнообразной формы, иногда слабо заметно или совсем отсутствует. Поперечная борозда хорошо заметна, делит клетку на две более или менее равные

части. Продольная борозда развита, но не всегда хорошо заметна.

К порядку Palaeoperidinales относим семейства Palaeoperidiniaceae Vozzhennikova, Lithoperidiniaceae Deflandre, объединяющие перидинеи с кремневым панцирем, и Calciodiniellaceae Deflandre — с известковым панцирем.

<sup>1</sup> Тип рода пока не установлен.

СЕМЕЙСТВО PALAEOPERIDINIACEAE  
VOZZHENNIKOVA, 1961

Панцирь разнообразной формы, органогенный, гладкий, сетчатый, разделен на поля или состоит из пластинок, с окошечком или без него. У большинства представителей заметны контуры внутреннего тела. Продольная борозда хорошо выражена, поперечная не всегда заметна. Объединяет разнообразных представителей ископаемых Dinoflagellatae, сочетающих в себе признаки современных и древних перидиней. Распространено в палеогене.

*Palaoperidinium* Deflandre, 1934<sup>1</sup>. Условный род, к которому относятся все ископаемые перидиней, имеющие большое сходство с перидинейми, принадлежащими к р. *Peridinium*. Сомнительная или неясно выраженная табуляция панциря не позволяет относить такие перидиней к последнему роду (рис. 14). Много видов. Юра, мел. Палеоген З. Сибири, Европы и Австралии.

*Kisselovia* Vozzhennikova, 1963. Тип рода — *K. ornata* Vozzhennikova, 1963; эоцен, З. Сибирь. Клетки имеют правильно-пятиугольную, слегка уплощенную форму, с очень короткими апикальным и двумя, иногда неодинаковой длины антапикальными рогами. Имеются поперечная и продольная борозды; последняя не всегда заметна. Оболочка гладкая или имеет сетчатый рисунок с шипиками в узловых соединениях или без них. Внутренняя полость клетки занята внутренним телом; при отсутствии последнего заметны его контуры. Длина клетки с выростом 102—160 м, ширина 80—135 м (рис. 15, 16а, б). Два вида. Эоцен З. Сибири.

*Pentagonum* Vozzhennikova, 1963. Тип рода — *P. sibiricum* Vozzhennikova, 1963; палеоцен, З. Сибирь. Клетка в очертании пятиугольная, причем эпивальва имеет вид треугольника, боковые стороны которого в вершине, соединяясь почти под прямым углом, переходят в короткий передний, или апикаль-

ный, рог. Гиповальва имеет вид перевернутой трапеции, на верхнем основании которой расположены задние, или антапикальные, рога, которые широко расставлены и несколько расходящаяся в стороны. Поперечная борозда неширокая, продольная, у некоторых видов не доходит до заднего края гиповальвы. Оболочка плотная, гладкая, бесструктурная. Длина клетки с выростом 120—127 м, ширина 92—99 м (рис. 17а, б). Четыре вида. Палеоген (палеоцен) З. Сибири.

СЕМЕЙСТВО LITHOPERIDINIACEAE DEFLANDRE, 1952

Клетки разнообразной формы. Панцирь целиком кремневый или пропитан кремнеземом, с поперечной бороздой или без нее. Представители этого семейства встречаются исключительно в ископаемом состоянии. Семейство объединяет разные роды. Пока известно четыре рода, из которых два найдены в СССР.

*Lithoperidinium* Deflandre, 1933 (*Peridinites* Lefèvre, 1933). Тип рода — *Lithoperidinium oamaruense* Deflandre, 1933; н. олигоцен, Нов. Зеландия. Кремневый панцирь, состоящий из многоугольных пластинок разделен поперечной бороздой на эпитеку и гипотеку. На эпитеке имеется апикальная пора. На месте пересечения поперечной и продольной борозд находится жгутиковая пора. Формула эпивальвы: 4', 3а, 7", гиповальвы: 5", 2". Около 10 видов (рис. 18). Палеоцен Поволжья, палеоген Нов. Зеландии.

*Jusella* Vozzhennikova, 1963. Тип рода — *Jusella denticulata* Vozzhennikova, 1961; н. олигоцен, Курская обл. Панцирь толстый, сферический или слегка линзообразный, пропитан кремнеземом. Эпивальва почти полушаровидная, значительно больше гиповальвы. Поперечная борозда широкая с гиалиновой каймой по краям. Крупные шипы — поры покрывают весь панцирь. Швы гладкие, светлые. Расположение щитков неясное (рис. 19а, б). Один вид. Н. олигоцен (харьковский ярус) Курской обл.

ПОРЯДОК PERIDINIALES. ПЕРИДИНИЕВЫЕ

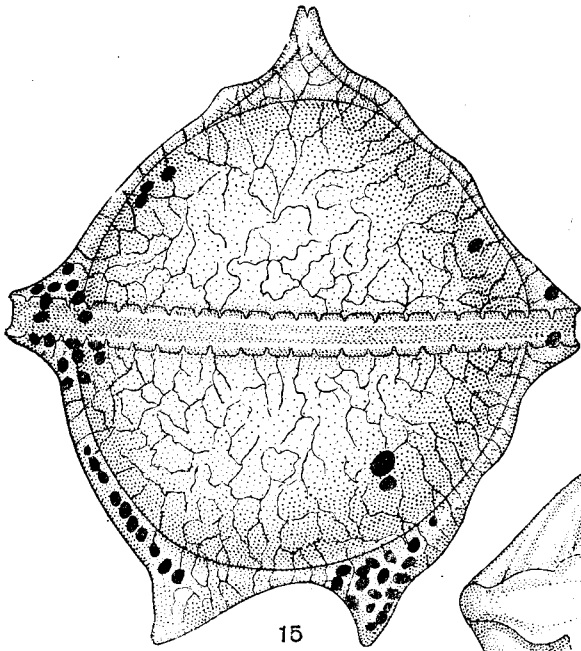
Клетка покрыта кожистым перипластом или панцирем, состоящим из щитков или пластинок, число и расположение которых служат важным систематическим признаком. Линдман и Лефевр у перидиней различают несколько типов вариаций в расположении пластинок и швов и в количестве пластинок, что очень помогает правильному определению современных

перидиней. Большинство представителей этого порядка — теплолюбивые организмы. Известно несколько холодолюбивых организмов (*Peridinium aciculiferum* Lemm.).

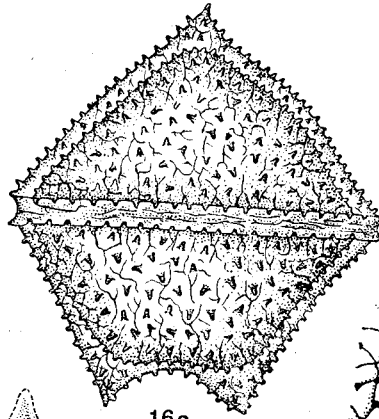
Из этого порядка вне СССР встречены в ископаемом состоянии представители восьми семейств. По данным Дефландра (Deflandre, 1952), известны в ископаемом состоянии: сем. *Peridiniaceae* Engler, 1892 — р. *Peridinium* Ehrenberg, 1832 (восемь видов); сем. *Glenodiniopsidae* —

<sup>1</sup> Тип рода пока не установлен.

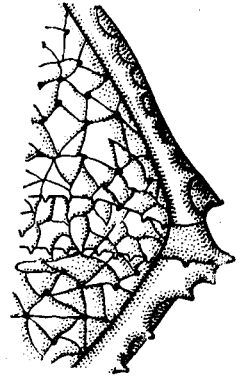




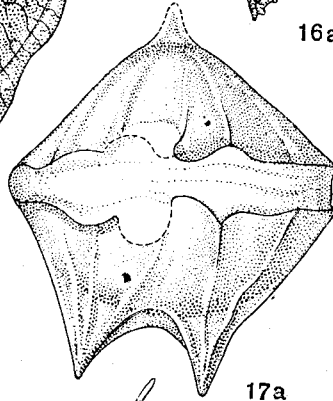
15



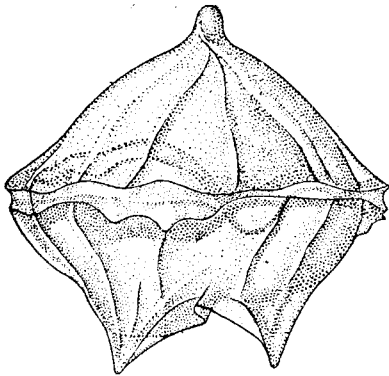
16a



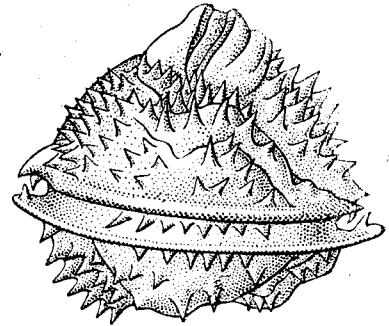
16b



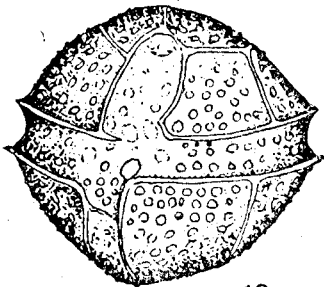
17a



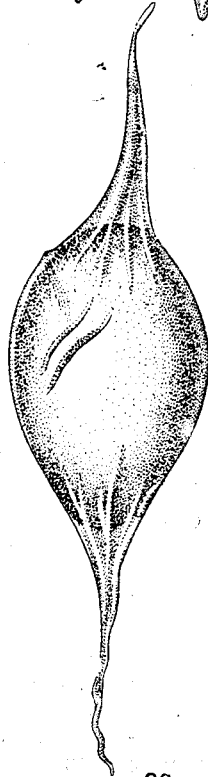
17b



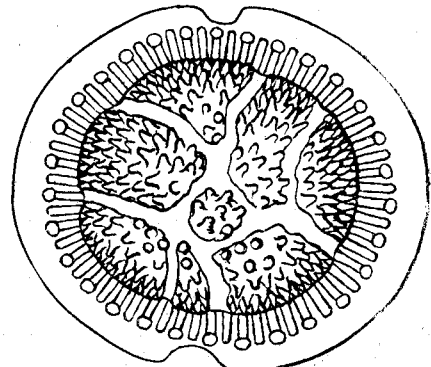
19a



18



20



19b

p. *Cryptarchaeodinium* Deflandre, 1939 (один вид); сем. Glenodinidae — p. *Palaeoglenodinium* Deflandre, 1934; сем. Gonyaulacidae — роды *Gonyaulax* Diesing, 1866 и *Rhynchodiniopsis* Deflandre, 1935; сем. Ceratidae — p. *Ceratium* Schrank, 1793; сем. Ceratocorydae — p. *Cerato-*

*corys* Stein, 1883; сем. Podolampidae — роды *Podolampas* Stein, 1883 и *Blepharocysta* Ehrenberg, 1873; сем. Peridinida — роды *Phanerodinium* Deflandre, 1937, *Dinopterygium* Deflandre, 1935 и *Cteniododinium* Deflandre, 1938.

## ПОДКЛАСС DINOCOCCINAE. ДИНОКОККОВЫЕ

Клетки с характерной коккоидной организацией. Вегетативная стадия в виде неподвижных отдельных или соединенных в неправильные колонии клеток является господствующей,

тогда как подвижная стадия в виде зооспор типа *Gymnodinium* кратковременна. Клетки с хроматофорами и ядром, имеющим типичную для перидиней волокнистую или нитчатую структуру.

## ПОРЯДОК DINOCOCCALES. ДИНОКОККОВЫЕ

Клетки в вегетативном состоянии неподвижные, одиночные или соединенные в колонии. Оболочка клеток сплошная, однородная. При размножении в материнской клетке образуются две неподвижные клетки (аутоспоры) или подвижные зооспоры типа *Gymnodinium*, которые по выходе из материнской клетки тотчас же переходят обратно в неподвижное состояние.

множение делением. В ископаемом состоянии найдено два рода, один из них известен в СССР

*Cystodiniopsis* V o z z h e n n i k o v a, 1963. Тип рода — *C. hyperxantha* Vozzhennikova, 1963; палеоцен, З. Сибирь. Клетки (цисты) удлиненно-эллипсоидные, на обоих концах вытянутые в длинные рога или шипы, изогнутые в одну или в разные стороны. Цвет оболочки от светло-желтого до светло-коричневого. Длина с рогами 150—165  $\mu$ , ширина 35—40  $\mu$ ; длина рогов 35—45  $\mu$ . Один вид (рис. 20). Палеоцен З. Сибири.

## СЕМЕЙСТВО DINOCOCCACEAE PASCHER, 1913

Клетки разнообразной формы. Оболочка из клетчатки, не разделенной на пластинки. Раз-

вне СССР: *Palaeotetradinium* Deflandre, 1934

## ЛИТЕРАТУРА

Анисимова Н. В. 1951. Днатомовые болотных и озерных областей Кокчетавской области Казахской ССР. Тр. Сапропел. лабор. Акад. наук СССР, вып. V.

Возженникова Т. Ф. 1960. Палеоальгологическая характеристика мезокайнозойских отложений Западно-Сибирской низменности. Тр. Ин-та геол. и геофиз. Сиб. отд. Акад. наук СССР, вып. 1.— 1961. К вопросу о систематике ископаемых перидиней. Докл. Акад. наук СССР, т. 139, № 6, стр. 1461—1462.

Догель В. А. 1937. Подцарство Protozoa. Тип простейших. Руководство по зоологии, I.

Жузе А. П. 1950. Принципы днатомового метода. Тр. конф. по спорово-пыльцевому анализу. Изд. Моск. гос. ун-та.

Забелина М. М. 1953. Класс Dinoflagellatae — перидиней или динофлагеллаты. Определитель

низших растений, т. 1. Водоросли. Под общ. ред. Л. И. Курсанова. Госиздат, Сов. наука.

Киселев И. А. 1950. Панцирные жгутиконосцы Dinoflagellata морей и пресных вод СССР (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том Акад. наук СССР, т. 33). Изд-во Акад. наук СССР.— 1951. Криптомадавые и перидиней Европейского севера СССР (Rugophyta). Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова Акад. наук СССР, сер. II — Спорывые растения. Под ред. В. П. Савича. Изд-во Акад. наук СССР.— 1954. Пиропитовые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР, вып. 6. Изд-во, «Сов. наука». Кордэ Н. В. 1951. История озер заповедника «Боровое» в Северном Казахстане. Тр. Сапропел. лабор. Акад. наук СССР, вып. V. Изд-во Акад. наук СССР. Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А., Флеров Б. К., 1937. Курс низших растений. Гос. изд-во

Рис. 15—20.

15 — *Kisselovia major* Vozzhennikova  $\times$  600; эоцен, З. Сибирь (колл. Т. Ф. Возженниковой). 16 — *Kisselovia ornata* Vozzhennikova: 16a —  $\times$  600, 16b — структура оболочки,  $\times$  1250; З. Сибирь (колл. Т. Ф. Возженниковой). 17 — *Pentagonum conicoides* Vozzhennikova: 17a — с брюшной стороны, 17b — со спинной стороны,  $\times$  750; палеоцен (палеоцен), З. Сибирь (колл. Т. Ф. Возженниковой). 18 — *Lithoperidinium rossicum* Deflandre,  $\times$  1000; палеоцен, Поволжье (Кузнецк) (Deflandre, 1940). 19 — *Jusella denticulata* Vozzhennikova: 19a — со спинной стороны, 19b — проекция эпикальвы (?),  $\times$  1050; н. олигоцен (харьковский ярус), Курская обл. (колл. А. П. Жузе). 20 — *Cystodiniopsis hyperxantha* Vozzhennikova,  $\times$  750; палеоцен (палеоцен), З. Сибирь

биол. и мед. лит-ры. Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А. 1945. Курс низших растений. Сов. наука.

Alberti G. 1959. Zur Kenntnis der Gattung *Deflandrea* Eisenack (Dinoflag.) in der Kreide und im Alttertiär Nord- und Mitteldeutschlands. Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, H. 28, S. 93—105.

Conrad W. 1941. Notes protistologiques. XIX. Quelques microfossiles des silex crétacés. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 17, N 36, p. 1—10.

Deflandre G. 1933. Note préliminaire sur un Périдинин fossile, *Lithoperidinium oamaruense*, nov. gen. nov. sp. Bull. Soc. Zool. de France, t. LXVIII, p. 265—273.— 1934. Sur les microfossiles d'origine planctonique, conservés à l'état de matière dans les silex de la craie. C. R. Acad. Sci. CXCIX, p. 966—968.— 1935. Considérations biologiques sur les microorganismes d'origine planctonique conservés dans les silex de la Craie. Bull. Biol., v. 69, p. 213—244.— 1936. Microfossiles des silex crétacés. Première part. Généralités. Flagellés. Ann. de Paléont., v. XXV, p. 151—191.— 1936. Les Flagellés fossiles. Aperçu biologique et paléontologique. Rôle géologique (Actualités scientifiques et industrielles, 335, exposés de géologie 111).— 1937. *Phanerodinium*, genre nouveau de Dinoflagellé fossile des silex. Bull. Soc. franç. Microsc., v. VI, N 3, p. 109—115.— 1938. Microplancton à Dinoflagellés, conservé dans les schistes bitumineux kimmeridgiens d'Orbagnoux (Jura). C. R. Acad. Sci., v. 207, p. 590.— 1939. Sur les Dinoflagellés des schistes bitumineux d'Orbagnoux (Jura). Bull. Soc. franç. Microsc., v. 8, p. 141—145.— 1940. Sur un nouveau Périдинин fossile, à thèque originellement sillicieuse. C. R. Acad. Sci., 211, N 13, p. 265—268.— 1943. Sur quelques nouveaux Dinoflagellés des silex crétacés. Bull. Soc. Geol. Franç., v. 13, N 7/9, p. 499—509.— 1947. *Calciodinium* nov. gen., premier représentant d'une famille nouvelle de Dinoflagellés fossiles à thèque calcaire. C. R. Acad. Sci., v. 224, p. 1781—1782.— 1948. Les Calciodinellidés, Dinoflagellés à thèque calcaire. Le Botaniste, sér. 34, p. 191—219.— 1949. Les Dinoflagellés à thèque minéralisée. XIII Congr. Int. Zool. C. R., p. 210—211. Paris.— 1952. Dinoflagellés fossiles. In: Traité de Zoologie: anatomie, systématique, biologie, t. 1. Phylogénie. Protozoaires: Généralités. Flagellés (prem. fasc.). Paris, p. 319—406. Deflandre G., Cookson J. 1954. Sur le microplancton fossile conservé dans diverses roches sédimentaires Australiennes s'étageant du Crétacé inférieur au Miocène supérieur. C. R. Acad. Sci., N 19, p. 1235—1238.

Ehrenberg C. G. (1836). 1838. Über das Massenverhältnis der jetztlebenden Kieselinfusorien und über ein neues Infusorien — Konglomerat als Polierschiefer in Jastraba in Ungarn. Abh. Kön. Akad. Wiss., Bd. 2, Berlin, Bd. 3, S. 109—136.— 1854. Mikrogeologie. Das Erden und Felsen schaffende Wirken des unsichtbar

kleinen selbständigen Lebens auf der Erde. Leipzig. Eisenack A. 1936. Dinoflagellatae aus dem Jura. Ann. de Protologie, V, Paris, p. 59—63.— 1939. Die Wand und fossiler Dinoflagellaten. Arch. f. Protistenk., Bd. 93, S. 81—86.— 1954. Microfossilien aus Phosphoriten des samländischen Unteroligozäns und über die Einheitlichkeit der Hystrichosphaerideen. Palaeontogr., Abt. A., Bd. 105, Lief. 3—6, S. 49—95.

Gocht H. 1952. Hystrichosphaerideen und andere Kleinbewesen aus Oligozänablagerungen Nord- und Mitteldeutschlands. Z. Geologie, Bd. 1, S. 301—320.— 1955. Rhombodinium und Dracodinium, zwei neue Dinoflagellaten — Gattung aus dem norddeutschen Tertiär. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol. Monatsch., N 2, S. 84—92.

Lefèvre M. 1932. Sur la présence de Périдининs dans un dépôt fossile des Barbades. C. R. Acad. Sci. CXCIV.— 1933. Recherches sur les Périдининs fossiles des Barbades. Bull. Mus. Nat. Hist. Natur., 5, sér. 2, v. 5, p. 415—418.— 1933. Sur la structure de la thèque chez les Périдининs. C. R. Acad. Sci., 197, N 1, p. 81—83. Lejeune-Carpentier M. 1939. L'étude microscopique des silex. Un nouveau Périдинин crétacique: *Gonyaulax Wetzeli*. Ann. Soc. géol. Belg., LXII, p. B 525—529.— 1942. L'étude microscopique des silex. Périдининs nouveaux ou peu connus. Ann. Soc. géol. Belg., LXV, p. B 181—192.— 1951. L'étude microscopique des silex. *Gymnodinium* et *Phanerodinium* (Dinoflagellates) de Belgique. Ann. Soc. géol. Belg., LXXIV, p. B 307—313.

Pastiels A. 1948. Contribution à l'étude des microfossiles de l'Eocène Belge. Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. de Belge, 109, Brüssel, p. 1—77. Paulsen O. 1908. Peridinales. Nordisches Plancton, 18.

Schiller J. 1933—1937. Dinoflagellata (Peridineae), v. 1—11. Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland etc., Bd. X, Abt. 3.

Wetzel W. 1922. Sedimentpetrographische Studien. I. Feuerstein. Neues Jahrb. für Mineralogie, Beilage-Bände, B. 47, S. 39—78. Wetzel O. 1932. Die Typen der baltischen Geschiebefeuerteine beurteilt nach ihrem Gehalt an Mikrofossilien. Ztschr. für Geschiebeforsch., Bd. 8, S. 129—146.— 1932. Die in organischer Substanz erhaltenen Mikrofossilien des baltischen Kreide-Feuersteins mit einem sedimentpetrographischen und stratigraphischen Anhang. Palaeontographica, Bd. 77, S. 141—186.— 1933. Die in organischer Substanz erhaltenen Mikrofossilien des baltischen Kreide-Feuersteins mit einem sedimentpetrographischen und stratigraphischen Anhang. Palaeontographica, Bd. 78, S. 1—110.— 1940. Milropalaeontologische Untersuchungen an der obersten Kreide von Stevns Klint Kridtbut auf der dänischen Insel Seeland und ihrem Feuerstein in geschiebekundlicher Hinsicht. Ztschr. Geschiebeforsch. Flachlandgeol. Leipzig, Bd. 16, S. 118—156.

## ТИП EUGLENOPHYTA. ЭВГЛЕНОВЫЕ ВОДОРОСЛИ<sup>1</sup>

Микроскопические одноклеточные подвижные организмы, снабженные на переднем конце одним или двумя (реже несколькими) жгутами. Имеется также небольшая группа безжгутиковых. Форма клеток очень разнообразна, но преобладает вытянутая в длину. Симметрия тела от почти радиальной до резко дорсовентральной, клетки часто бывают спирально скручены. Роль оболочки играет наружный слой эктоплазмы, называемый перипластом. Поверх

перипласта некоторые эвгленовые выделяют еще слизистые оболочки, а также твердые, обычно инкрустированные солями железа домики. Запасными продуктами являются углевод — парамилон и масло.

В ископаемом состоянии встречаются крайне редко. Из плейстоценовых битуминозных пород о-ва Мадагаскар известны роды *Phacus* Dujardin и *Trachelomonas* Ehrenberg. В меловых кремнях Франции и Германии были встречены жгутиковые одноклеточные организмы, относящиеся к эвгленовым водорослям: роды *Ophiobolus* Wetzel и *Dimastigobolus* Deflandre.

<sup>1</sup> Сокращенный диагноз по Т. Г. Поповой.



# ТИП РНАЕОРНУТА. БУРЫЕ ВОДОРΟΣЛИ<sup>1</sup>

## ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Большая группа растений довольно сложного строения со сложным циклом развития; характерна пигментами бурого цвета, анатомическим строением и способом размножения. Размножение происходит половым и бесполом способом. Половое размножение состоит в слиянии подвижных гамет, одинакового размера у одних форм и разного — у других (женские гаметы крупнее мужских). У наиболее сложных форм происходит оплодотворение неподвижного яйца подвижными сперматозоидами. Продукт слияния сразу развивается в новое растение. Бесполое воспроизведение происходит при помощи зооспор с двумя жгутиками. Зооспоры образуются в одноклеточных зооспорангиях. У диктиотовых бесполое размножение осуществляется при помощи спорангиев, в которых образуются неподвижные тетраспоры.

Бурые водоросли, ассимилируя углекислоту, образуют углеводы, но не крахмал; часто отлагается масло. Бурые водоросли большей частью крупные растения, достигающие 60—70 м длины (*Nereocystis* и *Macrocystis*). За редкими исключениями, они обитатели моря, живут преимущественно на твердых грунтах или камнях, прикрепляясь особыми ризоидами ко дну или к донным предметам. «Корни» бурых водорослей, иногда сильно развитые, служат только для прикрепления — для противодействия срывающим усилиям движущейся воды. Прикрепляются также к двигающимся предметам и животным (днищам судов, раковинам моллюсков, баланусов, к крабам и т. п.).

Бурые водоросли широко распространены в современных морях, как в арктических, так и в умеренных и тропических. Они заселяют литоральную и сублиторальную зоны, но не глубже

20 м. Часть их переносит значительное опреснение воды и встречается в устьях рек. Бурые водоросли — многоклеточные растения, в основе строения которых лежит разветвленная клеточная нить; ее можно проследить если не во взрослом состоянии, то при первых стадиях развития, например в гаметофите. Сложные формы бурых водорослей образуют шнуровидные, шаровидное, корковидное, пластинчатое, трубчатое, плоское, рассеченное, перистое, метловидное и т. п. слоевища. Наиболее известны ламинарии, имеющие вид длинных пластин прикрепленных к шнуру (*Macrocystis*) или к пузырьку на длинном шнуре (*Nereocystis*), а также саргассы в виде листовых пластин с воздушными пузырьками, сидящих на длинных шнурах.

Бурые водоросли делятся на два класса: Phaeosporgae с тремя порядками и Cyclosporgae с одним порядком Fucales. В современных условиях преобладают ламинариевые и фукусовые (из Phaeosporgae). К последним часто относят отпечатки на поверхности наслоения породы, хотя в большинстве случаев они оказывались ходами червей или следами ползания животных.

В ископаемом состоянии бурые водоросли известны в небольшом количестве, например, из следующих порядков: Desmarestiales (*Desmarestia* Lamouroux), Chordariales (*Chordites* Fliche), Laminariales (*Zoophycos* Massalongo, *Lissonia* Bory), Fucales (*Himanthalia* Schimper, *Sargassum* Sternberg, *Cystoseira* Adardh, *Cystoseirites* Sternberg, *Palaeohylidrys* Gardner, *Liasophycus* Eiche). Кроме того, к бурым водорослям условно относят вымершее семейство Prototaxitaceae. Этому последнего семейства касались в своих работах Carruthers, 1872; Hörich, 1916, Kidston a. Lang, 1924; Kräusel a. Weyland, 1934; Solms-Laubach, 1895; Stockman et Willièrè, 1938 и др.

<sup>1</sup> Составили: В. П. Маслов (общая часть) и А. Р. Ананьев (описание родов).

# СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

## ПОРЯДОК FUCALES. ФУКУСОВЫЕ<sup>1</sup>

Слоевиде разнообразной величины и разной формы, большей частью сложного морфологического строения. Ткани сильно дифференцированы, как у ламинариевых. Бесцветные волоски, развиваются в особых углублениях слоевища — криптостомах. Размножение половое, оогамное. Антеридии и оогонии развиваются в специальных, обособленных участках, погруженных в слоевище, — в скафидиях, либо в разбросанных

*Fucus* Tournefort, 1700. Тип рода — *F. vesiculosus* Linné, 1626; современный. Слоевище в виде кустов различной величины, сильно дихотомически разветвленных, с небольшим округлым стволиком, начинающимся небольшой конической подошвой. Ветви плоские, линейные, линейно-клиновидные, кожистые, со средним нервом, воздушными пузырями и воздушными полостями-вздутиями или без них,

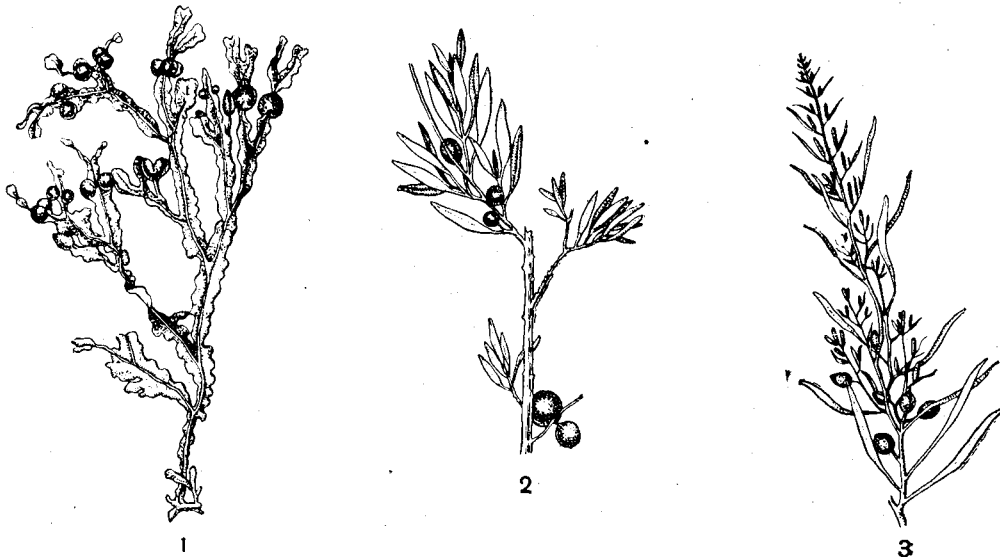


Рис. 1—3.

1 — *Fucus vesiculosus* Linné, соврем. (Киселев, Зинова, Курсанов, 1953). 2, 3 — *Sargassum confusum* Agardh, соврем. (Киселев, Зинова, Курсанов, 1953)

по всему слоевищу или сконцентрированных в определенных местах — рецептакулах. Деление на гаметофит и спорофит отсутствует.

### СЕМЕЙСТВО FUCACEAE DUMORTIER, (1822)

Слоевище обычно крупное, мощное, большей частью правильно разветвленное, может быть разделено на небольшой стволик, начинающийся с конической подошвы, и массу ветвей, плоских, линейных или цилиндрических. На ветвях развиваются воздушные пузыри, воздушные полости (возникающих вследствие разрыва тканей внутри слоевища), рецептакулы и криптостомы. Растения однодомные и двудомные, обычно многолетние.

<sup>1</sup> Сокращенные диагнозы порядка, семейства и современных родов даны по А. Д. Зиновой.

с гладкими волнистыми или зубчатыми краями и большей частью с криптостомами. У крупных форм ветви внизу иногда на  $\frac{1}{2}$  длины оголенные, прутьевидные вследствие разрушения пластинчатой части (рис. 1). Много современных видов. Третичные — ныне. Третичные (криптомактровые слои) Кавказа. Современное распространение — северные моря, Атлантический и Тихий океаны.

### СЕМЕЙСТВО SARGASSACEAE DE TONI, 1891

Слоевище крупное, сильно разветвленное, распадается обычно на короткий стволик, начинающийся подошвой, и на значительное количество ветвей, тонкоцилиндрических, почти нитевидных или сдавленноцилиндрических. У некоторых родов бывают короткие листообразные пластинки с центральной жилкой, с криптостомами или без них. На цилиндрических ветвях

развиваются криптостомы, воздушные пузыри и обычно мелкие, цилиндрические или стручковидные рецептакулы.

*Cystoseirites* Sternberg, 1833. Тип рода — *C. partschii* Sternberg, 1833; миоцен, Трансильвания. Отпечатки, похожие на *Cystoseira* Agardh, сильно ветвящихся кустиков со стволиком и многочисленными ответвлениями, которые несут местные раздувы и стручковидные окончания (рецептакулы?) (табл. XII, фиг. 5). Несколько видов. Триас — третичные. Третичные Кавказа, З. Европы, триас Германии.

*Sargassum* Agardh, 1821. Тип рода *S. vulgare* Agardh, 1821; современный. Слоевидное в виде сильно разветвленных кустиков, со стволиком и конической подошвой. Стволик обычно короткий, толстый, с пучком длинных главных ветвей, отходящих от его вершины. Последние в основании сильно утолщены, выше тонкие, округлоцилиндрические или плоские, узколинейные, обычно сильно разветвленные. Самые нижние веточки на боковых ветвях второго порядка листовидные, часто с криптостомами и с ребром посредине. Вся остальная часть ветви как бы выходит из пазухи листовидных веточек. Воздушные пузыри одиночные, на коротких ножках сидят в пазухах или на месте листовидных веточек, часто с выростами разнообразной формы на своей верхушке (рис. 2—3; табл., XII, фиг. 6). Несколько видов. Третичные — ныне. Третичные Кавказа. Современное распространение — в большинстве морей.

СЕМЕЙСТВО PROTOTAXITACEAE RIA, 1927  
НЕОПРЕДЕЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО  
ПОЛОЖЕНИЯ

Единственный род *Prototaxites* Dawson.

*Prototaxites* Dawson, 1859 (*Nematophycus* Carruthers, 1872; *Nematophyton* Penhallow, 1889; *Cryptoxylon* Kidston, 1897; *Nematoxylon* Dawson, 1863; *Celluloxylon* Dawson, 1881). Тип рода — *Prototaxites logani* Dawson, 1859; н. девон, Канада. Растение первоначально принималось за ствол хвойного дерева и сравнивалось с *Taxus*. Известны только стволоподобные части растения, иногда достигающие крупных разме-

ров (до 1 м в диаметре), образованные сплошным рыхлым сплетением вертикально идущих по «стволу» гифовидных или волосовидных трубочек, различаемых лишь в лупу. Настоящая клеточная ткань и утолщения в стенках, свойственные трахеидам сосудистых растений, отсутствуют. Трубочки у одних форм одинакового диаметра, у других — разного, что создает иногда впечатление зон роста, подобно годичным кольцам высших сосудистых растений. Диаметр маленьких трубочек достигает 1—3—7 м, диаметр более крупных 25—70 м. Загадочна устойчивость трубочек, сохраняющихся в ископаемом состоянии всегда в ненарушенном виде и придающих телу внешний вид древесины. Существует мнение, что их стенки имели твердую конституцию и, быть может, даже состояли из хитина. Среди многочисленных видов особенно стоит *Prototaxites psugmophylloides* из н. девона Германии, тело которого образовано из широких веерообразных рассеченных лопастей, вряд ли имевших в основании крепкий «ствол» (рис. 4). По мнению Хёга (Hoëg), это



Рис. 4. *Prototaxites psugmophylloides* Kräusel et Weyland, 1/4; н. девон, Рейн (Крейзель, 1950)

растение, по-видимому, является паренхима тозным, а не трубчатым, и его следует выделить в особый род *Germanophyton*. Более 13 видов, плохо отличающихся друг от друга. Силур — девон; расцвет в н. и ср. девоне. Н. девон З. Сибири (Торгашино), силур — девон З. Европы и С. Америки.

ПОРЯДОК LAMINARIALES<sup>1</sup>. ЛАМИНАРИЕВЫЕ

Гаметофит и спорофит различаются по морфологическому и анатомическому строению. Гаметофит всегда микроскопический и в ископаемом

состоянии не известен. Спорофит крупных размеров, слоевище его расчленено на основную, стеблевидную и корневидную части. Основная часть слоевища шнуroidная или пластинчатая, разнообразной формы, простая, рассеченная или разветвленная, часто снабженная воз-

<sup>1</sup> По А. Д. Зиновой «Определитель бурых водорослей северных морей СССР», М.-Л., 1953).

душными пузырями. Стеблевидная часть мелких и больших стволиков, простых или разветвленных, иногда достигающих многих метров длины. Корневидная часть в виде конусовидных или дисковидных утолщений на нижнем конце стволика или в виде разветвленных ризоидов сложного анатомического строения. Ткани слоевища сильно дифференцированы: в центре выделяется проводящая ткань, образованная ситовидными трубками, с ходами, выделяющими слизь. Рост происходит в особой зоне, обычно расположенной на границе между основной, пластинчатой, и стеблевидной частями. Зооспоры развиваются на поверхности основной части или на особых придаточных пластинках и окружены парафизами, часто снабженными на своей вершине слизистыми колпачками.

К этому порядку условно относятся следующие роды.

*Angarolaminariopsis* Ananiev, 1956. Тип рода — *A. zinovae* Ananiev, 1956; н. девон, Торгашино. Известна только нижняя часть слоевища, распадающаяся, как у современной ламинарии, на три части: органы прикрепления, короткий стволик и неполно сохранившуюся пластину. Органы прикрепления имеют вид разветвленных ризоидов. Стволик в поперечном сечении круглый, состоит из микроскопически малых гифовидных трубочек. Переход от стволика к пластине не очень резкий. Лентовидная пластина, шириной 2—3 см, сохранилась на отпечатках не полностью; замеренная длина от стволика до обломанной части около 10 см; веро-

ятно, она была значительно большей. Наружный (кóровый) слой образует клеточную ткань из скошеннопрямоугольных клеток и более толстый внутренний слой из изометричных рыхлых клеток. Края пластины цельные или волнисто-зубчатые (табл. XIII, фиг. 3, 4). Н. девон, Торгашино (у Красноярска).

*Jenisseiphyton* Ananiev, 1954. Тип рода — *J. lebedevii* Ananiev, 1954; н. девон, Торгашино. Отпечатки стелющегося трубчатого слоевища, изредка узкодихотомически разветвленного, с лентовидными боковыми выростками. Растущие концы слоевища всегда свернуты в плоскую спираль. Ширина наиболее старых частей слоевища достигает в отпечатках 2—2,5 см, у более молодых до 0,7 см, что при трубчатом строении дает истинный диаметр соответственно 1,3—1,8 и 0,4 см. Общая длина слоевищ достигала, вероятно, нескольких метров. Лентовидные боковые органы расположены равномерно и почти супротивно (мутовчато) по противоположным сторонам трубок, всегда влагалищеобразно опускаясь на последние. У старых слоевищ они распростерты прямолинейно, у юных всегда круто отгибаются кверху и на концах имеют плоские спиральные завитки (рис. 5). Ширина лентовидных боковых органов у основания достигает 5—7 мм, у верхушек — до 2—2,5 мм при общей их длине до 5—7 см. На нижней и верхней сторонах слоевища наблюдаются редкие одиночные выросты, которые можно истолковать как зацепки для его прикрепления. Органы размножения не найдены, проводящая система отсутствует (рис. 5; табл. XII, фиг. 1—4;

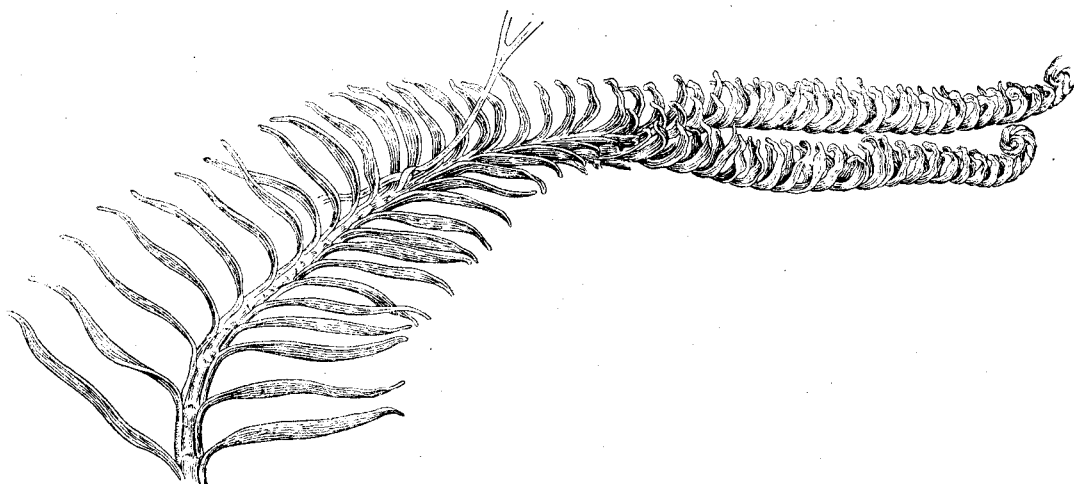


Рис. 5. *Jenisseiphyton rudnevae* (Peresvetov) Ananiev: реконструкция,  $\times 1/4$ ; н. девон, Торгашино у г. Красноярска (колл. А. Р. Ананьева)



табл. XIII, фиг. 1, 2). Один вид. Н. девон Рыбинской, Северо-Минусинской и Тувинской впадин.

Вне СССР: *Drydenia* Fry et Banks, 1955; *Enfieldia* Fry et Banks, 1955; *Hungerfordia* Fry et Banks, 1955; *Nematothallus* Lang, 1937.

#### ЛИТЕРАТУРА

Ананьев А. Р. 1954. О нижнедевонской флоре юго-восточной части Западной Сибири. В кн.: Вопросы геологии Азии, т. I. Изд-во Акад. наук СССР, стр. 287.

Carruthers W. 1872. On the history, histological structure and affinities of *Nematophycus Loganii* Daws. an alga of devonian age. Month. Micr. J., v. 8, p. 160.

Höric h O. 1916. Einige structurbi etende Pflanzenreste aus deutschen Culm und Devon. Jahrb. Preuss. Geol. Landsanst., Bd. 36, N 1, S. 508.

Kidston R. a. Lang W. H. 1924. Notes on fossil plants from the old red sandstone of Scotland. 2.

*Nematophyton forfareense* Kidston sp. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 53, p. 603. Kräusel R. u. Weyland H. 1934. Algen in deutschen Devon. Paläontogr., Bd. 79, S. 131—142.

Solms-Laubach G. 1895. Über devonische Pflanzenreste aus dem Lenneschiefer der Gegend von Gräfrath am Miederheim. Jahrb. K. Preuss. Geol. Landesanst., Bd. 15, S. 84. Stockman F. et Willière Y. 1938. Une couche à *Pachytheca* et à *Protaxites* dans le dévонien inférieur de la Belgique. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg., t. 14, N 55, p. 1—5.

# ТИП ХАНТОРФУТА (HETEROCONTAE). ЖЕЛТО-ЗЕЛЕННЫЕ, ИЛИ РАЗНОЖГУТИКОВЫЕ<sup>1</sup> ВОДОРΟΣЛИ

## ОБЩАЯ ЧАСТЬ

### История изучения

Ископаемые желто-зеленые водоросли *Botryococcaceae* начали изучать в связи с исследованием углей и горючих сланцев в самом конце последней четверти XX в. Давид (David) в 1890 г. отмечал участие в образовании «керосиновых сланцев» (торбанит) сферических тел, отнесенных им к остаткам пресноводных водорослей. Бертран и Рено (Bertrand et Renault, 1892—1893, Renault, 1899) исследовали под микроскопом богхедовые угли Австралии, Америки и Европы, где ими было найдено и описано несколько родов водорослей (*Pila*, *Reinschia*, *Thylax*, *Cladiscotallus*) из описываемой группы. Более поздние исследования М. Д. Залесского (1914—1928<sup>1,2</sup>) показали, что углеобразующая богхед водоросль близка к форме *Botryococcus braunii* Kützing; тех же взглядов придерживался Тиссен (Thissen). Еще Шода (Chodat) считал, что современные боттриококки, скопляясь после смерти на поверхности, являются причиной образования жиров. Бертран подтвердил, что *Pila* является водорослью, близкой к современному *Botryococcus*.

В 1936 г. появились исследования по морфологии современного *Botryococcus braunii* (Blackburn a. Temperley, 1936). Фреми и Данжар (Fremy et Dangeard, 1938) показали, что многочисленные боттриококки из современных озер Швеции и из третичных черных глин Франции принадле-

жат к одному роду. В период с 1924 по 1952 г. ряд исследователей — Джеффри, Брэдли, Уайт (Jeffrey, Bradley, White) пришли к выводу об огромном значении боттриококков в образовании не только богхедов, но и нефтяных сланцев. В СССР углепетрографическими работами, начатыми М. Д. Залесским, установлено также участие водорослей типа *Pila* и *Cladiscotallus* в образовании богхедов разного возраста (Наумова, 1934).

### Общая характеристика и морфология

Тип разножгутиковых лишь недавно выделен из типа зеленых водорослей (Chlorophyta) и представлен немногочисленными микроскопическими представителями (100 родов и 250 видов), в большинстве пресноводными. Они отличаются строением своих подвижных клеток-зооспор, которые имеют по два жгута неравной длины и неодинакового строения. Более длинный жгут, направленный при движении вперед, обнаруживает при соответствующей окраске перисто расположенные отростки. Более короткий жгут, направленный при движении в сторону и даже назад, совершенно гладкий, как жгуты зеленых водорослей. Представители разножгутиковых отличаются желтовато-зеленой окраской хроматофоров, что обусловлено добавочными пигментами — ксантофилом и каротином; в них обычно не отлагается крахмал, а продуктом ассимиляции служит масло. Половой процесс с достоверностью не установлен. Разножгутиковые, большей частью неподвиж-

<sup>1</sup> Составили В. П. Маслов (история изучения, морфология, геологическое значение) и С. Н. Наумова (остальное).

ные формы, в вегетативном состоянии размножаются делением и образуют слизистые колонии. Подобные формы объединяются в порядок Heterocapsales, представителями которых является ботриококкус (*Botryococcus*). Последний образует колонии неправильной формы, где в плотной слизи находятся лишённые жгутиков клетки. Жгутики образуются при размножении зооспор.

Как наиболее типичную и наиболее изученную форму приведем *Botryococcus*. Водоросль образует колонии, основой для которых служит клетка с целлюлозной оболочкой, частично вложенная в коническую или яйцевидную камеру. Стенки, прилегающие непосредственно к клетке, являются продуктом ее выделения и частично окружают ее. Первая такая оболочка называется «наперсток», имеет восковой и кутикулярный характер. «Наперсток» включен в более крупное образование — «чашечку», также образованную клеткой и состоящую из жирового вещества (рис. 1). Колония растет благодаря

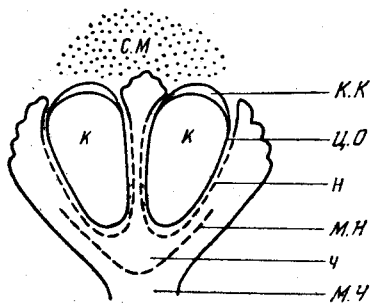


Рис. 1. Схема строения *Botryococcus braunii* Kützing, показывающая две клетки колонии (к),  $\times 3500$  (Blackburn, 1936):

с. м — слизистая масса, к. к. крышка клетки, ц. о — целлюлозная оболочка, н — «наперсток» — кутикулярная оболочка камеры, м. н — материнский «наперсток», следы оболочки материнской камеры, ч — чашечка из жирового вещества, м. ч — чашечка материнской клетки (с видимой слоистостью по краю)

продольному делению клеток на две. Дочерние клетки образуют новые «наперстки» «чашечки» внутри старой «чашечки». При множественном делении образуется округлая или почковидная колония, связанная основаниями «чашечек» или тяжами.

В ископаемом состоянии клетки находятся в разрушенном виде, но основная структура колоний хорошо сохраняется, так как слагается восковым и жировым «скелетом», если вещество

не метаморфизовалось в процессе осадкообразования и углефикации в резиноподобную массу. Эта структура колоний ботриококков выдерживает деминерализацию при помощи мацерации в различных кислотах и щелочах.

Исследования ведутся в прозрачных шлифах. Шлифы делают в вертикальном (перпендикулярном к слоистости) и горизонтальном направлениях.

### Принципы систематики

Тип разножгутовых разделяется на следующие порядки: Heterochloridales, Heterocapsales, Heterococcales, Heterothrichales, Heterosiphonales. В ископаемом состоянии встречаются только представители порядка Heterothrichales (*Botryococcaseae*).

### Геологическое значение

До настоящего времени группой *Botryococcaseae* не пользовались как возрастными указателями, но они являются важными углеобразователями. Их значение в образовании сапропелитов, богхедов и кеннеллевых углей от карбона до третичных отложений широко известно во всем мире. Особенно часто встречаются роды *Pila* и *Cladiscothallus* в углях перми и карбона, а в третичных горючих сланцах — *Botryococcus*.

В последнее время с ископаемыми ботриококковыми водорослями стали связывать нефтеносные осадки как в Америке (*Botryococcus*), так и в СССР и других странах. По-видимому, многие горючие сланцы с битумным содержанием обязаны своим происхождением ботриококковым водорослям как в палеозое, так и в мезозое и кайнозое.

В современном планктоне оз. Балхаш широкое распространение имеет один вид — *Botryococcus braunii*, который после отмирания, скопясь в массе на дне озера, образует сапропель. Подобные отложения в виде горючих ископаемых наблюдаются в палеозое и мезозое. Так большинство ископаемых сапропелевых отложений (богхед и др.) сложены главным образом остатками ботриококка (р. *Pila* и др.).

Таким образом, тип разножгутиковых, в особенности представители сем. *Botryococcaseae*, имеет, кроме научного, и большое практическое значение. Представители других порядков — Heterochloridales, Heterococcales и Heterosiphonales — пока в ископаемом состоянии не известны.

# СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

## ПОРЯДОК HETEROTRICHALES. ГЕТЕРОТРИХОВЫЕ

Клетки исключительно с ослизненной оболочкой, образующие в результате деления слизистые скопления — колонии. Клетки в них большей частью сохраняют пульсирующие вакуоли и иногда «глазки». Жгутиковые стадии бывают только при размножении, причем вегетативная клетка прямо может превращаться в зооспору, выбрасывая жгутики. У некоторых колоний клетки погружены в слизь или сидят на слизистых ножках. Очертание у свободно-плавающих колоний округлое, нередко они соединены слизистыми тяжами в неправильные группы. Колонии, прикрепленные к субстрату, имеют очертания в виде слизистых разветвленных тяжей. Расположение клеток в колонии равномерное, или клетки радиально ориентированы в периферическом слое. Некоторые колонии внутри полые, другие неполые.

### СЕМЕЙСТВО BOTRYOSACCACEAE WILLE, 1909

Слизистые колониальные планктонные неподвижные водоросли, образующие неправильные колонии из клеток, лишенных жгутиков, погруженных в плотную маслянистую слизь. При размножении вырабатываются неравномерной величины зооспоры, снабженные жгутиками. В филогенетическом отношении водоросли этого семейства ведут свое начало от флагеллатоподобных представителей (Heterochloridales), которые имеют строение жгутикового аппарата, сходное с разножгутиковыми.

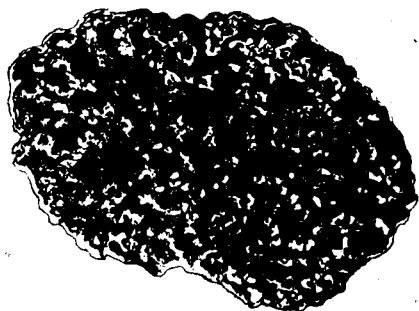
*Pila* Bertrand et Renault, 1892. Тип рода — *P. bibractenis* Bertrand et Renault, 1892; пермь, С. Франция. Колониальная водоросль в виде сфероидальных комочков с небольшой внутренней полостью. Стенки колоний из ряда клеток, вытянутых по радиусу. Стенки клеток состоят из резиноподобного вещества, не растворимого в кислотах и щелочах. В шлифах в проходящем свете цвет светло-желтый. На вертикальных шлифах форма имеет эллипсоидальное очертание вследствие сдавленности по одному диаметру и с очень небольшой полостью внутри. На горизонтальных шлифах — вид округлых или овальных комочков с ячеистой поверхностью тела. Размер колоний около 190—220 м. Колония содержит до 600—700 клеток. Диаметры отдельных клеток около 15—18 м. Виды различаются по размерам клеток. Более шести видов (рис. 2; табл. XVIII, фиг. 6). Палеозой — мезозой, преимущественно в богхедах, кеннеллевых углях

и сапропелитах. Н. и ср. карбон Подмосковного бассейна и Донбасса, юра Иркутского бассейна; карбон Англии, Франции, Германии.

*Reinschia* Bertrand et Renault, 1893. Тип рода — *R. australis* Bertrand et Renault, 1893; пермь, Австралия (Нов. Ю. Уэльс). Колониальная водоросль в виде округлого полого шара, состоящего из одного ряда клеток с большой внутренней полостью и более узким, чем у *Pila*, клеточным кольцом вокруг тела, что ведет к резкому сплющиванию колонии в породах. Цвет колоний светло-желтый. Клетки состоят из резиноподобного вещества, не растворимого в кислотах и щелочах. На вертикальных шлифах колонии резко сплющены по напластованию, отчего имеют вид вытянутого тела с большой полостью внутри. На горизонтальном шлифе имеют более правильные, округлые очертания, с малозаметной внутренней полостью. Контур колонии с наружной стороны мелковыямчатый или шиповатый от выступающих мелких клеток. С внутренней стороны поверхность колонии ровная. Размер колонии около 300 м. Диаметр клеток около 20—30 м. Количество клеток в колонии достигает 400—500 (рис. 3, 4; табл. XVIII, фиг. 7). Карбон — пермь. Карбон Подмосковного бассейна и Башкирской АССР; пермь Австралии, нижняя часть кульма США, Германии, Испании, ср. карбон Шотландии, Англии.

*Thylax* Renault, 1896. Тип рода — *Th. britannicus* Renault, 1896; карбон, Отен (Франция). Колониальная водоросль округлого очертания, с внутренней полостью, соединяющейся с внешней поверхностью. Внешняя поверхность слоевища состоит из одного ряда клеток. Последние призматические; длина больше ширины. Внутренние стенки клеток сильно утолщены по сравнению с боковыми. Внутренняя часть слоевища бурая. На горизонтальном шлифе у центральной полости четыре боковых ответвления, расположенных по радиусу сферы и разделяющих слоевище на несколько сегментов. Боковые ответвления могут делиться еще раз и соединять внутреннюю полость с поверхностью. Молодые особи состоят из двух — четырех клеток того же диаметра, что и взрослые особи. Диаметр слоевища около 42 м, диаметр полости около 32 м, диаметр внешних клеток около 6—7 м. Цвет слоевища желтый. Состоит из жировидного вещества и не подвергается разложению при действии кислот и щелочей. Род отличается не только формой клеток, но





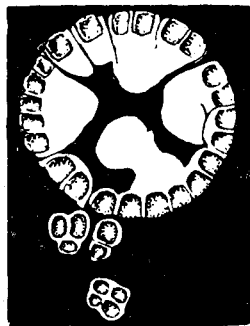
2



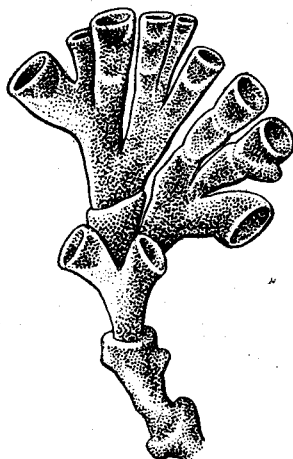
3



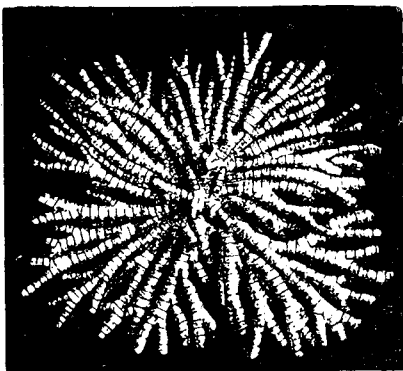
4



5



6



7



8

Рис. 2—8.

2 — *Pila karpinskyi* Zalesky; н. карбон, Подмосковский бассейн (Наумова, 1934). 3 — *Reinschia* sp., вертикальное сечение  $\times 200$ ; угли н. карбона Туймазы (Башкирия) (Наумова, 1940). 4 — *Reinschia australis* Bertrand et Renault, вертикальное сечение,  $\times 150$  (Renault, 1899). 5 — *Thylax britannicus* Renault, 1896, горизонтальное сечение,  $\times 400$ , богхед «Армадаль»: а — клетки, в — внутренняя полость, м, к — молодые колонии (Renault, 1896). 6 — *Cladiscothallus garzevi* Наумова, мацерация,  $\times 550$ ; угли н. карбона, Подмосковский бассейн (колл. С. Н. Наумовой). 7 — *Cladiscothallus keppeni* Renault, 1896, мацерация,  $\times 750$ ; угли н. карбона, Подмосковский бассейн (Renault, 1896). 8 — *Pastillus cellulosus* Zalesky, 1928, вертикальное сечение,  $\times 440$ ; угли пермокарбона, Минусинский бассейн (Залесский, 1928)

особенно внутренней полостью, соединяющей с внешней поверхностью благодаря отверстиям, возможно, расположенным симметрично, что позволяет сравнивать его с некоторыми ныне живущими водорослями (рис. 5). Карбон Подмоскового бассейна, Башкирской АССР, Англии, Франции.

*Cladiscothallus* Renault, 1896. Тип рода — *Cl. keppeni* Renault, 1896<sup>1</sup>; карбон,

<sup>1</sup> Ранее относилась к синезеленым водорослям.

Подмосковский бассейн. Колониальная крупная ветвистая водоросль дискоидальной формы. Состоит из расходящихся из одного центра трубчатых ветвей, многократно дихотомизирующих. Стенки клеток из резиноподобного вещества, не растворимого в кислотах и щелочах. В тонких шлифах цвет светло-желтый. Состоит из тесно сближенных, ясно выраженных клеток, образующих трубчатые ветви. При сильном разложении колония превращается в бесформенную массу. Размеры колоний доходят до

200—300 $\mu$ , длина отдельных клеток около 4—5 $\mu$ , ширина около 2—3 $\mu$  (рис. 6 и 7). Несколько видов. Карбон Подмосковского бассейна и Франции.

*Pastillus Zalesky*, 1928. Тип рода — *P. cellulossus Zalesky*, 1928; в. карбон — пермь, Минусинский бассейн. Сравнительно крупная колониальная водоросль в виде полого шара с ячеистым строением стенок. Цвет колонии желтый. Стенки клеток состоят из резиноподобного вещества, не растворимого в кислотах и щелочах. На вертикальном шлифе колония имеет сильно вытянутое очертание с полостью внутри. Стенки кольца колонии состоят из

нескольких рядов клеток-ячеек (до шести клеток). Последние находятся на разных стадиях развития колонии — от самых молодых (мелких) до самых старых (крупных). Длина колонии достигает 1,4 мм, толщина 70 $\mu$ . Величина отдельных клеток около 7 $\mu$ . В каждой клетке овальное, более темное тельце, до 3 $\mu$  в диаметре, представляющее, вероятно, уцелевшее от разрушения клеточное ядро с прилегающей к нему плазмой или только одно ядро. В других случаях сохранились только клеточные стенки, без содержимого в них, и потому клетки имеют вид ячеек (рис. 8). Один вид. В. карбон — пермь Минусинского бассейна.

#### ЛИТЕРАТУРА

Залесский М. Д. 1914. О природе *Pila*, желтых телец богхеда и сапропеля Ала-Кульского залива озера Балхаш. Изв. Геол. ком., т. 33, № 5, стр. 495—507.— 1928<sub>1</sub>. Изучение микроскопического строения углей Черемховского бассейна. Мат. по общ. и прикл. геол., вып. 92, стр. 1—8.— 1928<sub>2</sub>. Микроскопическое строение угля из нижней пачки пласта «Великан» Черногорских копей Минусинского бассейна. Мат. по общ. и прикл. геол., вып. 92, стр. 1—5.

Наумова С. Н. 1934. Петрографическое исследование углей Бобриковских копей Подмосковского бассейна. Тр. Всес. геол.-развед. объедин., вып. 355, стр. 1.— 1941. Угли «Второго Баку», Сов. геол., т. 9, стр. 82.

Bertran C. E. et Renault B. 1892—1893. *Pila bibractensis* et le boghead d'Autun. Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun, t. 5, p. 151—253.— 1893<sub>1</sub>. Conférences sur les charbons de terre. Les bogheads à algues. Bull. Soc. Belge, géol. etc., t. 7.— 1893<sub>2</sub>. *Reinschia australis* et premières remarques sur le Kerisene shale

de la Nouvelle Galles du Sud. Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun, t. 6, p. 321—425. Bertrand P. 1930. Les charbons d'algues. Congr. Intern. Min. Met., Geol. Apl., Sess. 6 (Liège), sect. géol., 159 p. Blackburn K. B. a. Temperley B. N. 1936. *Bothryococcus* and the algal coals. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 58, pt. 3, N 29, p. 841.

Fremy P. et Dangeard L. 1938. Observations sur le *Botryococcus brauni* Kützing actuel et fossil. Ann. Paleontol., v. 27, p. 117.

Renault B. 1899. Sur quelques microorganismes des combustibles fossiles. Bull. Soc. Industr. Min., sér. 3, t. 13, liv. 4, p. 856—1161.— 1896. Bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinaç. Flore fossile, v. 12. Paris, p. 478—485.

Traverse A. 1955. Occurrence of the oil-forming alga *Botryococcus* in lignites and other tertiary sediments. Micropaleontol., v. 1, N 4, p. 343—349.

# ТИП CHLOROPHYTA. ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

## ОБЩАЯ ЧАСТЬ<sup>1</sup>

Тип Chlorophyta характеризуется зеленым цветом, обусловленным наличием зеленых хромофор с хлорофиллом и другими пигментами. Цвет у некоторых форм (*Trentepohlia*) маскируется маслом с гематохромом. Питание исключительно автотрофное. Размножение половое, бесполое и вегетативное.

Тип хорошо изучен; включает около 360 живущих родов и 5700 видов, к которым нужно прибавить несколько десятков ископаемых форм.

Среди зеленых водорослей встречаются одноклеточные и многоклеточные формы. Наиболее обычный тип многоклеточного строения — простая или ветвящаяся нить из одного ряда клеток. Но в ископаемом состоянии хорошо сохраняются «неклеточные» водоросли из порядка сифоновых (Siphonales) вследствие отложения известковой оболочки на периферии слоевища. Последнее достигает сравнительно больших размеров (до 50 см) и нередко имеет сложную форму, несмотря на примитивное строение из одной или нескольких крупных клеток-полостей со многими клеточными ядрами. На сифоновых водорослях мы остановимся ниже более подробно, так как они имеют важное значение.

Менее ясные ископаемые водоросли близки к Protococcales. Так как зеленые водоросли имеют очень разнообразные структуры, способ роста, местообитание и значение для геологии, ниже более подробно охарактеризованы отдельные порядки, важные для палеонтолога.

### История изучения

Ископаемые зеленые водоросли изучаются уже более столетия, но вначале их известковые

чехлы относили главным образом к животному царству. Первыми исследователями, обратившими внимание на остатки сифоновых водорослей, но считавшие их за животных, были Ламарк, описавший роды *Ovulites* и *Dactylopora*, и Ламуру — роды *Halimeda*, *Neomeris*, *Cymopolia* и т. д. Несколько позднее Аршиак (Archias, 1843) определил органы размножения ацикулярий (сифоновых водорослей) как фораминиферы, и только Мюнье-Шальма (Munier-Chalmas, 1877, 1879) сравнивал все эти известковые остатки с ныне живущими известкотолагающими зелеными водорослями. Ряд исследователей в 40-х и 50-х годах XIX столетия описал известковые чехлы сифоней как остатки животных, и лишь в конце XIX или даже в начале XX в. эти ископаемые были отнесены к водорослям.

Вторая половина XIX в. и особенно 90-е годы изобилуют описаниями и исследованиями ископаемых сифоновых водорослей. Ротплетц, Штоллей, Штейнман, Тула (Rothpletz, Stolley, Steinmann, Toula) включились в это изучение (при этом они чаще считали их водорослями), дали основание для систематики и выработали методику изучения. В 90-х годах XIX в. Штоллеем (Stolley, 1896) было начато изучение отечественных сифоней ордовика Прибалтики.

В самом конце XIX в. Рено и Бертран (Renault et Bertran) начали петрографическое и палеонтологическое изучение углей и богеходов. Им удалось установить участие в образовании углей зеленых водорослей, которые впоследствии частично были отнесены к Xanthophyta. Эти работы были продолжены М. Д. Залесским в 1928 г. и Еловским в 1930 г. на русском материале.

В начале XX в. Шубертом и Ли (Schubert, Lee) были описаны роды *Mizzia* Schubert, 1908

<sup>1</sup> Составил В. П. Маслов.

и *Koninkopora* Lee, 1912. Первый род оказался пермским ископаемым мирового распространения и изучался в СССР А. Н. Карпинским, В. Н. Махаевым и др. Второй род считали остатками мшанок, гастропод и т. п. до тех пор, пока в 1942 г. Вуд (Wood, 1942) не доказал принадлежности конинкопор к сифонейам.

В 20-х годах нашего столетия начал свои исследования Пиа (Pia, 1922, 1925, 1928), изучивший остатки мутовчатых сифоней, в особенности триасового возраста. Благодаря этим работам триас Альп был расчленен при помощи мутовчатых сифоней.

В те же годы Мореллэ (Morellet, 1922) стал изучать сифоней мезо-кайнозоя и описал ряд новых, сложно построенных родов, в дальнейшем (в 1930—1955 гг.) подтвержденных работами нескольких исследователей (Pfeuder, 1927; Favre, 1932; Carozzi, 1952; Elliott, 1957; Endo, 1961; Herak, 1960; Höeg, 1932; Johnson, 1954; Kochansky, 1960; Krivan-Hutten, 1957; Dorr, 1942).

В 30-х годах в СССР были открыты новые сифоней *Calcifolium* из кодиевых (Шведов и Бирина, 1935) и *Beresella* из мутовчатых сифоней (Махаев, 1940; Маслов и Кулик, 1956).

Наконец, в 40-х и 50-х годах в СССР был описан ряд новых родов мутовчатых сифоней как из нижнего палеозоя (включая кембрий), так и из среднего и верхнего палеозоя и из третичных отложений (Вологдин, 1940; Кордэ, 1950, 1957; Маслов, 1935, 1937, 1955, 1960<sup>1,2</sup>, Хворова, 1949; Москаленко, 1952; Ливенталь, 1946; Ализадэ, 1954).

### Принципы систематики

По происхождению Chlorophyta обычно связывают с группой жгутиковых. Простейшие представители зеленых водорослей сохранили в вегетативном состоянии жгутики, но отличаются наличием полового процесса. При раз-

множении зеленых водорослей, лишенных жгутиков, в вегетативном состоянии часто образуются зооспоры и гаметы, снабженные жгутиками, что указывает на связь этих форм со жгутиковыми.

Тип Chlorophyta делится на два класса: собственно зеленые водоросли, или равножгутиковые (Euchlorophyceae, или Isocontae) и сцеплянки (Conjugatae), различающиеся способом размножения. Некоторые ботаники к зеленым водорослям относят харовые водоросли, здесь выделенные в особый тип.

Класс Isocontae (равножгутиковые) чаще всего делится на порядки:

1) Volvocales — вольвоксовые, одноклеточные и колониальные формы со жгутиками в вегетативном состоянии;

2) Protococcales — протококковые, одноклеточные и колониальные формы, в вегетативном состоянии неподвижные;

3) Ulotrichales — улотриховые, многоклеточные, большей частью нитчатые формы;

4) Siphonales — сифоновые, неклеточные формы.

Порядок Volvocales делится на четыре семейства. В ископаемом виде встречены формы, относимые Пиа к роду *Gloecystis* Naegeli.

Порядок Protococcales делится на три семейства: Chlorococcaceae, Hydrodictyaceae и Scenedesmeaceae. Из двух первых семейств известны проблематические ископаемые представители.

Порядок Ulotrichales состоит из восьми семейств. В ископаемом состоянии не известны.

Порядок Siphonales включает два семейства: Codiaceae и Dasycladaceae, имеющих своих представителей с кембрия.

Класс Conjugatae делится на три семейства. Из них, возможно, Desmidiaceae имеют проблематических ископаемых представителей, относимых к группе *Huystrosphaera* seae.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### КЛАСС EUCHLOROPHYCEAE (ISOCONTAE). РАВНОЖГУТИКОВЫЕ

#### ПОРЯДОК PROTOCOCCALES. ПРОТОКОККОВЫЕ <sup>1</sup>

Протококковые представлены одноклеточными и колониальными формами. Они не имеют нитчатого строения и неподвижны в вегета-

тивном состоянии. Клетки у некоторых представителей шаровидные, с твердой оболочкой, дающей реакцию на целлюлозу (а не на пектин, как у вольвоксовых). У водяной сетки (*Hydrodictyon*), как у более высокоорганизованной, клетки крупные, многоядерные, со сложным рассеченным постенным хроматофором

<sup>1</sup> Составила С. Н. Наумова. Описываются только те систематические единицы, представители которых встречаются в ископаемом состоянии.



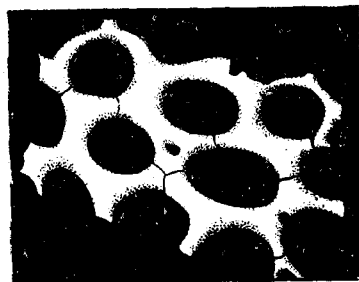


Рис. 1—2.

1 — *Hydrodictyolites carbonis* Elovski: горизонтальный шлиф,  $\times 565$ ; пермокарбон, Минусинский бассейн (Еловский, 1930). 2 — *Pediastrites kidstonii* Zalessky,  $\times 350$ ; нижневолжские горючие сланцы (Залесский, 1928)

со многими пириноидами. Бесполое размножение осуществляется при помощи двужгутиковых голых зооспор, которые образуются в большом количестве в производящей вегетативной клетке. У многих представителей зооспоры заменены апланоспорами — авроспорами; развиваются они, как и зооспоры, путем деления клеточного содержимого на несколько одноядерных участков, где жгутики обычно не образуются, но одеваются целлюлозными стенками еще внутри оболочки материнской клетки. У колониальных форм зооспоры и авроспоры остаются соединенными вместе, тогда как у одноклеточных форм они по выходе из материнской клетки разъединяются. Вегетативное деление клеток наряду с образованием зооспор наблюдается лишь у некоторых представителей протококковых. Половой процесс известен у значительного числа протококковых и представлен копуляцией изогамет. Последние имеют сходное строение с зооспорами, причем зиготы превращаются в покоящуюся спору, либо прямо вырастают в новую особь.

Многие одноклеточные и колониальные представители протококковых остаются соединенными слизью в виде неопределенной формы скопления и имеют слизистый характер.

Протококковые — большей частью пресноводные организмы, некоторые из них обитают вне воды. Развиваются они более обильно в присутствии органических веществ. Часто среди них наблюдаются сапрофиты.

В ископаемом состоянии известны представители сем. Hydrodictyaceae.

#### СЕМЕЙСТВО HYDRODICTYACEAE SONN, 1880

Колониальные планктонные водоросли, состоящие из замкнутого цилиндрического мешка длиной до 1 мм; стенки его образованы крупными (до 1 см) клетками, соединенными концами по три-четыре, создавая сеть с пяти-, шестиугольными ячейками. Оболочка клеток целлюлозная. Размножение — двужгутиковыми зооспорами или двужгутиковыми гаметами. Зооспоры двигаются внутрь материнской клетки и соединяются здесь в новую сетку, выстилающую внутреннюю поверхность материнской оболочки. Тем временем последняя набухает и, наконец, растворяется, благодаря чему молодая колония выходит на свободу. Представители семейства широко распространены в пресных водах, богатых азотистым веществом. Многие формы живут вне воды.

*Hydrodictyolites* Elovski, 1930. Тип рода — *H. carbonis* Elovski, 1930; пермокарбонные угли (пласт «Мощный»), Минусинский бассейн. Водоросль состоит из сетки, которая имеет вид пяти- или шестиугольных смятых петель. В каждом узле сетки сходятся по три клетки; никакой внутренней структуры не заметно. Цвет стенок клеток в проходящем свете красно-бурый. Длина клеток в вертикальном шлифе 30—40  $\mu$ , ширина 5  $\mu$ . Встречаются экземпляры, у которых размер клеток в 4 раза меньше (рис. 1). Один вид. Пермокарбон Минусинского бассейна.

*Pediastrites* Zalessky, 1928. Тип рода — *P. kidstonii* Zalessky, 1928; горючие сланцы

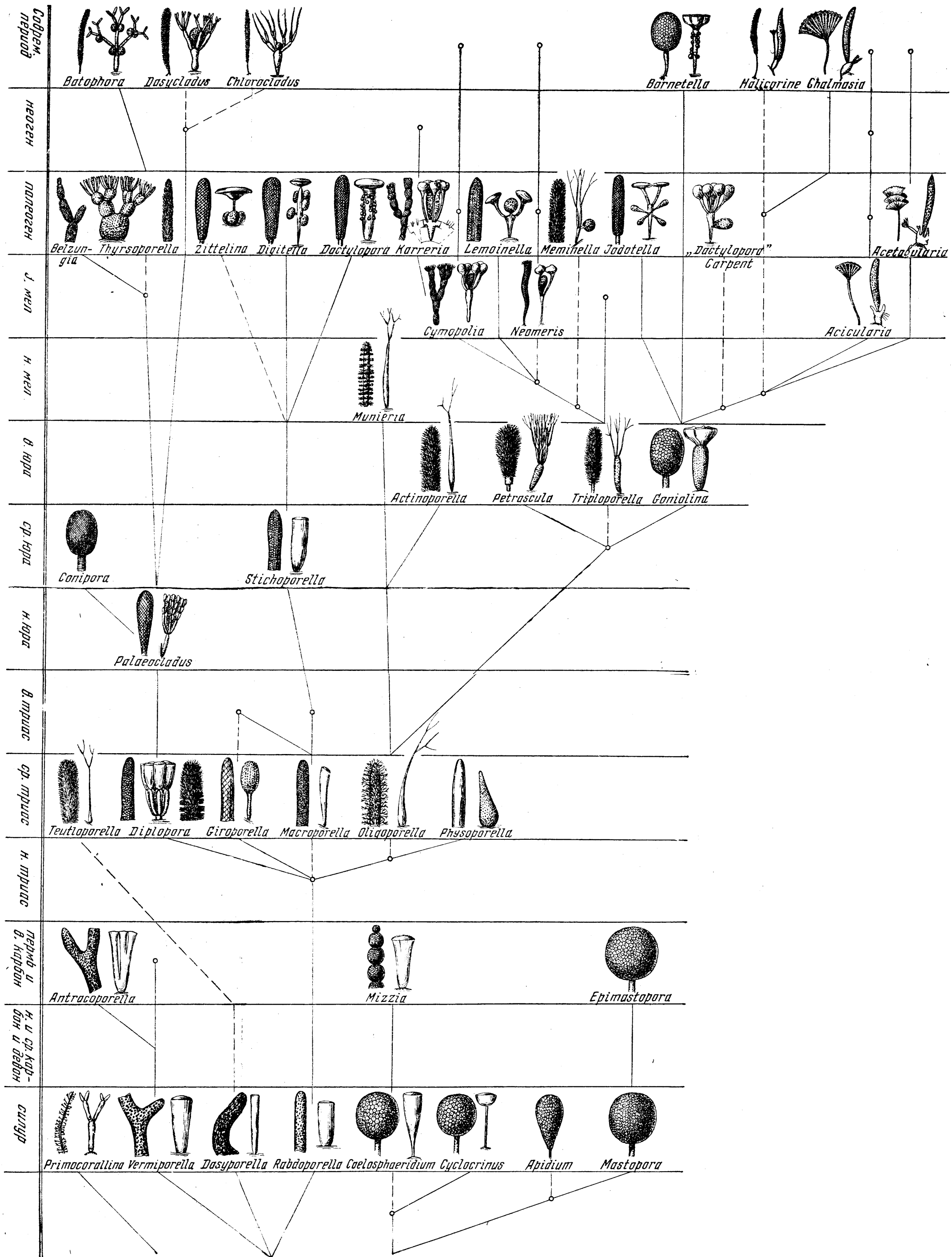


Рис. 3. Схема гипотетического родства некоторых мучовчатых сифоней (Pia, 1920)



нижневолжского яруса, Каширское месторождение, Ульяновская обл. Колониальная водоросль в виде однослойной таблички из полигональных клеток с округленными полостями. Слоевище с большими пробелами или отверстиями овальной формы (длиной 31—40  $\mu$  и шириной около 25  $\mu$ ). Срединные клетки (шириной около 11  $\mu$ ) обычно с тремя лопастями,

соединяющимися с соседними клетками. Краевые клетки, по-видимому, мало отличаются от срединных. Водоросль несколько напоминает современный *Pediastrum clathratum* (Schroeter), водящийся в стоячих водах (рис. 2; табл. XIV, фиг. 1). Один вид. Горючие сланцы нижневолжского яруса Ульяновской обл.

## ПОРЯДОК SIPHONALES. СИФОНОВЫЕ<sup>1</sup>

Водоросли с особым типом строения, называемым неклеточным; у таких водорослей слоевище, нередко достигая крупных размеров и сложного расчленения — имитируя облик вышших растений, по существу, представляет собой одну огромную многоярусную клетку. Только у некоторых представителей внутри слоевища возникают особые целлюлозные выросты оболочки, соединяющие противоположные стенки и придающие слоевищу механическую прочность. Иногда при повреждениях возникают даже перегородки, отделяющие поврежденную часть от здоровой; перегородки обнаружены также при основании органов размножения. Однако при наличии перегородок, когда получаются как бы многоклеточные организмы, многоядерность клеток сохраняется. Известны случаи выделения углекислого кальция в наружной, ослизняющей части оболочки. Известковый чехол сложен кальцитом и, по-видимому, арагонитом. По химическому составу это довольно чистый  $\text{CaCO}_3$  с содержанием  $\text{MgCO}_3$  от следов до 5,5% у современной *Halimeda*, в среднем около 3%.

### Филогения

Характерный отличительный признак сифоней — неклеточное строение слоевища. По-видимому, оно произошло в результате разрастания клетки и дифференцировки ее частей. Сходство такого строения с протококковым, у которых встречаются крупные многоядерные клетки, позволяет считать сифоней произошедшими из протококковых водорослей. Некоторые формы, как сифонокладус, дазикладус, ацетабулярия и др., снабженные перегородками

у основания ответвлений, развились от форм, которые их не имели. Исходными формами сифоновых являются примитивные кодиевые с ветвящейся трубкой или сифоном, как у бриопсиса и вошерии. Более сложные мутовчатые сифоней, несомненно, близки к кодиевым как по способу размножения, так и по анатомии слоевища, которое не достигло типичного многоклеточного строения с правильным делением клеток. Строение слоевища сифоновых надо считать очень архаичным, что подтверждается присутствием примитивных сифоней в н. кембрии и существованием в ордовике довольно сложных форм. В дальнейшем, вплоть до мела, происходили усложнение слоевища и увеличение количества разнообразных форм. Современные живые формы — это лишь остатки вымерших ранее более многочисленных и более разнообразных сифоней.

Для мутовчатых сифоней Пиа (Pia, 1922) составил филогенетическую таблицу (рис. 3). В ней рядом с реконструкцией слоевища против каждой формы помещены отдельные ответвления в более крупном масштабе. Схема Пиа далеко не полная, так как новый материал в нее не вошел, но все же она дает некоторое представление об эволюции мутовчатых сифоней. Как видно из схемы, данные приведены начиная с ордовика<sup>2</sup>, в котором уже существовал ряд родов со сложной структурой слоевища. Более древние кембрийские сифоней не могут быть с уверенностью отнесены к предкам этих родов. Поэтому таблица Пиа ниже ордовика сейчас не может быть дополнена, но выше силура она, естественно, должна быть усложнена и изменена на основании новейшего материала.

### Геологическое значение

Обызвестляющиеся сифоновые водоросли играют роль руководящих ископаемых и породообразователей. Известные с кембрия по

<sup>1</sup> Составили: К. Б. Кордэ (*Edelsteinia*, *Uraloporella*, *Epimastopora*, *Unjaella*, *Cambroporelleae*, *Amguelleae*, *Seletonelleae*, *Vologdinelleae*); Е. Л. Кулик (*Bereselleae*, *Rhabdoporella*); В. П. Маслов (общая часть, *Codiaceae*, *Actinoporella*, *Antropoporella*, *Turkmeniarina*, *Munieria*, *Kopetdangaria*, *Ovulites*, *Koninkopora*, *Acetabularieae*, *Ferganelleae*, *Cateniphicus*, *Paradella*, *Amicus*, *Linoporelleae*, *Triploporella*); Т. А. Москаленко (*Dasycladaceae* — общая часть, *Dasyoporella*, *Vermiporella*, *Cyclocrinus*, *Coelosphaeridium*, *Mastopora*, *Mizzia*).

<sup>2</sup> Силур, показанный на схеме, составленной Пиа в 1920 г., надо понимать в старом объеме, т. е. включающим и ордовик.



современный период, сифоновые водоросли пережили неоднократные периоды расцвета, сменявшиеся периодами депрессий. Пышное развитие мутовчатых сифоней впервые произошло в ордовике и закончилось в готланде. В течение этого времени наблюдается появление ряда высокоразвитых мутовчатых сифоней со сложным известковым чехлом. В особенности многочисленными в то время были мутовчатые водоросли, образовавшие округлые, довольно крупные слоевища, по периферии в различной степени обызвествленные (*Coelosphaeridium*, *Cyclocrinus*, *Mastopora* и т. д.). Они были широко распространены в Прибалтике и в Казахстане, характеризуя мелкое плоскодонное море. В девоне такого изобилия форм не наблюдается, но материал из Кузбасса показал, что усложнение слоевища мутовчатых сифоней и кодиевых продолжалось, и мы просто мало о них знаем. Последние данные о сифоней карбона доказали, что округлые крупные формы продолжают существовать (*Koninckopora*), достигая максимальных размеров в 50 см и распространяясь по всей Восточно-Европейской платформе, территории Англии и США. В перми продолжается развитие мутовчатых сифоней, среди которых мирового распространения достигает р. *Mizzia*. В ср. триасе наблюдается бурный расцвет мутовчатых сифоней в Центр. Европе, где они слагают мощные рифогенные тела и достигают большого разнообразия и сложности известкового чехла. Хорошо изученные отложения триаса Альп дали богатый материал по этим ископаемым. После триаса мутовчатые сифоней уже не достигают такого пышного развития, часть их вымирает, а часть дает принципиально новые известковые чехлы. В частности, с юры оформились роды с обызвествляющимися спорангиофорами (*Acicularia* и др.), широко распространенные в третичное время и почти вымирающие в четвертичной системе. В третичное время, судя по имеющемуся материалу, наибольшего расцвета мутовчатые сифоней достигали в олигоцене. Уменьшение количества их видов к четвертичному времени может быть объяснено климатическими колебаниями в связи с приближением ледникового периода (так как сифоновые водоросли — теплолюбивые формы, приуроченные в настоящее время к тропическим и субтропическим зонам).

Сифоновые водоросли являлись и являются распространенными пороодообразующими организмами. Ныне они живут в субтропиках и тропиках, в мелководных заливах и атолловых лагунах (*Halimeda*), образуя подводные луга. Известковые чехлы их, судя по химическим анализам современных форм, дают чистую

известь. В ископаемом состоянии они могли, конечно, вторично доломитизироваться. Обычно чехлы перекристаллизованы (особенно если они были арагонитовыми) и в шлифе имеют вид крупнокристаллического карбоната с темными полостями, заполненными пелитоморфным (илистым) карбонатом. Исключением из этого правила являются первично кальцитовые чехлы *Calcifolium*, у которого внутренние очень тонкие каналы остаются светлыми на темном фоне (т. е. картина, обратная предыдущей).

Ископаемые сифоновые водоросли (без исключения) являются жителями нормально-соленого моря с глубиной не более 50 м, и таким образом, они служат хорошими указателями фаций. Хотя эти водоросли часто участвуют в рифообразовании (даже в девонских отложениях), сами по себе они не являются указателями на наличие рифа; наоборот, они обычно занимают мелководные участки, без сильного прибоя, который характерен для внешнего края рифа.

В ископаемом состоянии сифоновые водоросли обычно встречаются в виде обломков. Членистые формы (*Mizzia*, *Halimeda* и др.) находят в породе большей частью изолированными члениками, но в более глубоководных или более спокойных водах они иногда встречаются в виде ряда члеников, расположенных друг около друга в прижизненном положении. То же нужно сказать относительно «иголочек» — спорангиофоров *Acicularia*, которые обычно встречаются в форме обломков или изолированных палочек, но находились и описывались в прижизненном положении в виде целых зонтиков. В настоящее время сифоновые водоросли обычно описывают в шлифах, что и дает возможность определить главную массу ископаемого материала. В шлифе мы имеем дело с сечением через чехол водоросли, и расшифровка его представляет ряд трудностей. Поэтому для более ясного представления необходим ряд сечений, из которых можно выделить продольный, осевой и поперечный разрезы, представляющие решающие сечения для определения.

Порядок Siphonales делится на два семейства: *Codiaceae* и *Dasycladaceae*.

#### СЕМЕЙСТВО CODIACEAE ZANARDINI, 1843

Слоевище различной формы: шаровидной, шнуровидной, сплюснутой, не состоящее или состоящее из отдельных члеников. Нити слоевища сплетаются, образуя сложное тело. Иногда частично обызвествляются и образуют чехлы. Семейство небольшое, плохо изученное в ископаемом виде.

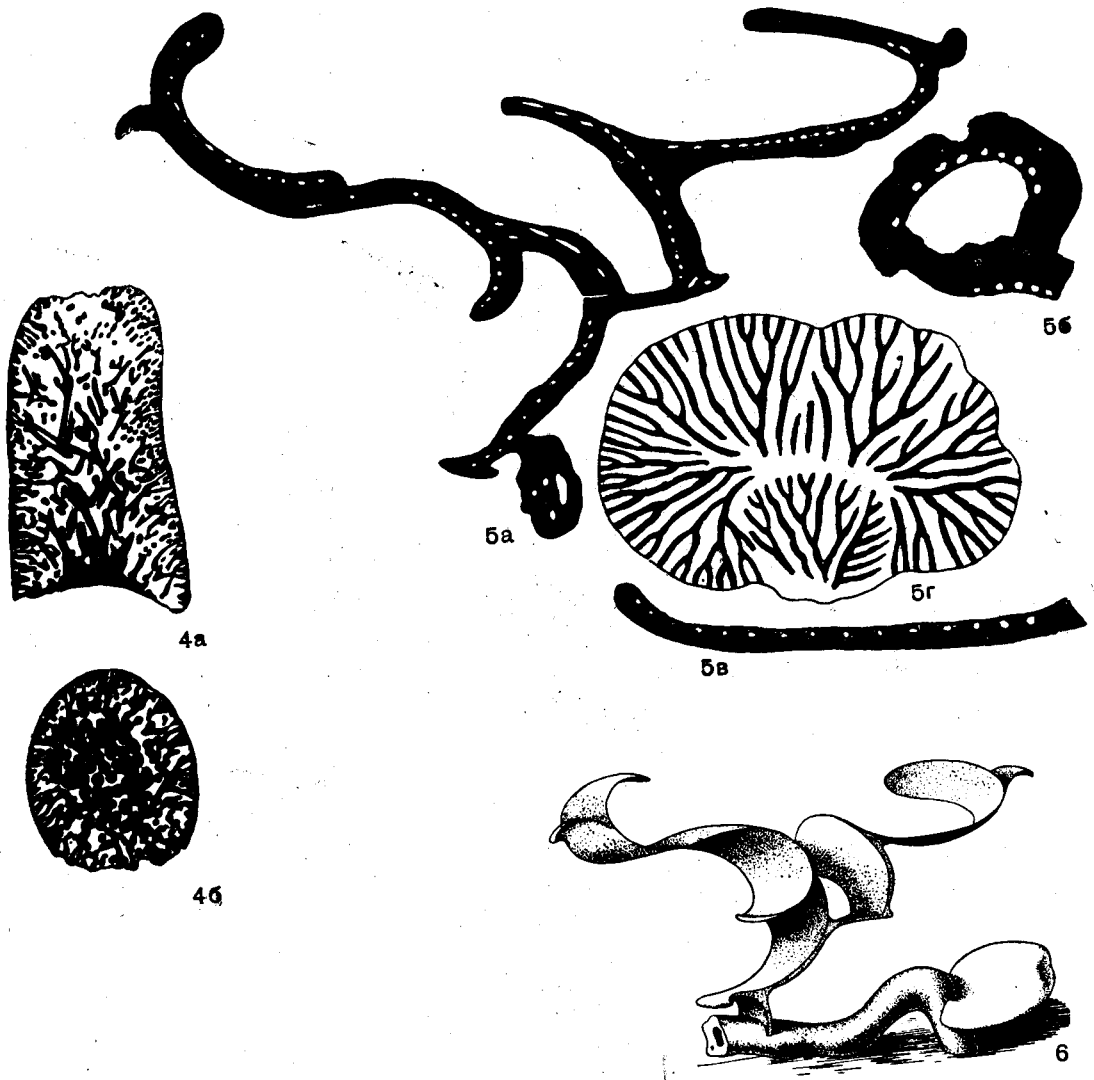


Рис. 4—6.

4 — *Boueina hochstetteri* Toulou: 4a — продольное сечение, 4б — поперечное сечение,  $\times 18$ ; н. мел, Сербия (Pia, 1927). 5 — *Calcifolium okense* Schvatzov et Birina, 5a, 5б — поперечные сечения пластин, 5в — поперечное сечение стержня (белые пятна — каналы); 5г — поверхность выделенной пластины с ветвящимися каналами (черное),  $\times 26$ ; карбон, Подмосковье (колл. В. П. Маслова). 6 — реконструкция известкового чехла *Calcifolium* (Маслов, 1956)

Типичным представителем считается ныне живущий род *Halimeda* Lamougeux, известный также в третичных отложениях Европы и М. Азии. Слоевиде внешне напоминает в миниатюре кактус *Opuntia*. Оно состоит из плоских обызвествленных члеников, соединенных при жизни подвижно в ветвящиеся ряды при помощи необызвествленных участков слоевища. Органы размножения в ископаемом виде не сохраняются. После гибели растения известковые членики отделяются друг от друга. В сечении известкового чехла наблюдаются

многочисленные каналы. В центральной части они толще и расположены более или менее параллельно оси членика. Центральные каналы, ветвясь, переходят в более тонкие, также ветвящиеся каналы периферической части. Последние открываются наружу чехла, перпендикулярно к внешней поверхности. Сохранность обычная — обызвествленная часть светлая, каналы темные вследствие засорения илистым материалом.

Распространение этого рода (Hillis, 1959) связано с теплыми водами и ограничивается

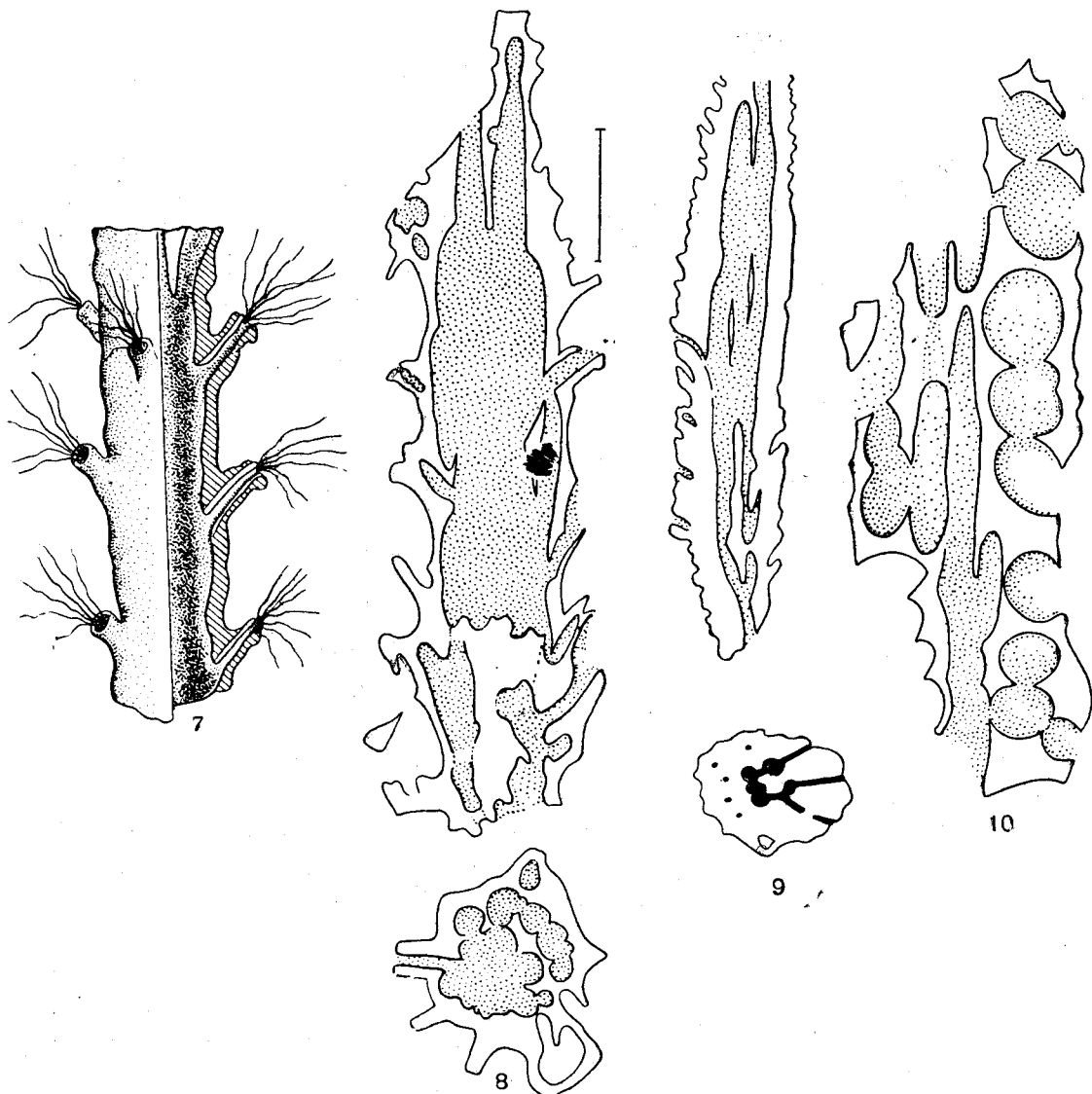


Рис. 7—10.

7 — *Abacella pertusa* Maslov: реконструкция. 8 — *A. pertusa* Maslov: продольное и поперечное сечения,  $\times 17$ ; н. девон, Кузбасс (Маслов, 1956). 9 — *Litanais mira* Maslov: продольное и поперечное сечения,  $\times 15$ ; н. девон, Кузбасс (Маслов, 1956). 10 — *Uva suspecta* Maslov: продольное сечение,  $\times 23$ ; н. девон Кузбасс (Маслов, 1956)

площадью, занятой водой с температурами не ниже  $20^{\circ}$ , т. е. с тропической и субтропической зонами всех океанов и морей. Особенно обильно этими водорослями мелководье коралловых рифов и атоллов сублиторальной зоны с максимальной глубиной 45—65 м. Но некоторые виды распространены от уровня отлива до глубины 80 м. Отмершие членики встречаются и на больших глубинах (до 360 м) в результате сноса их с рифовых поверхностей. В росте и размножении этих растений большую роль играет температурный режим. Разные формы рода плодоносят в разные месяцы года.

*Boueina* T o u l a, 1883. Тип рода — *B. hochstetteri* Toula, 1883; н. мел, Сербия. Анатомическая структура близка к р. *Halimeda*, но внутренние (широкие) каналы ветвятся под более тупыми углами, часто изгибаясь (рис. 4). Несколько видов. В СССР почти не известна.

*Calcifolium* S c h v e t z o v e t B i r i n a, 1935. Тип рода — *C. okense* Schvezov et Birina, 1935; окская свита, Подмосковье. Слоевиде состоит из цилиндрического трубчатого сифона, ответвляющегося тонкие дихотомически ветвящиеся трубки постоянного диаметра. Вокруг

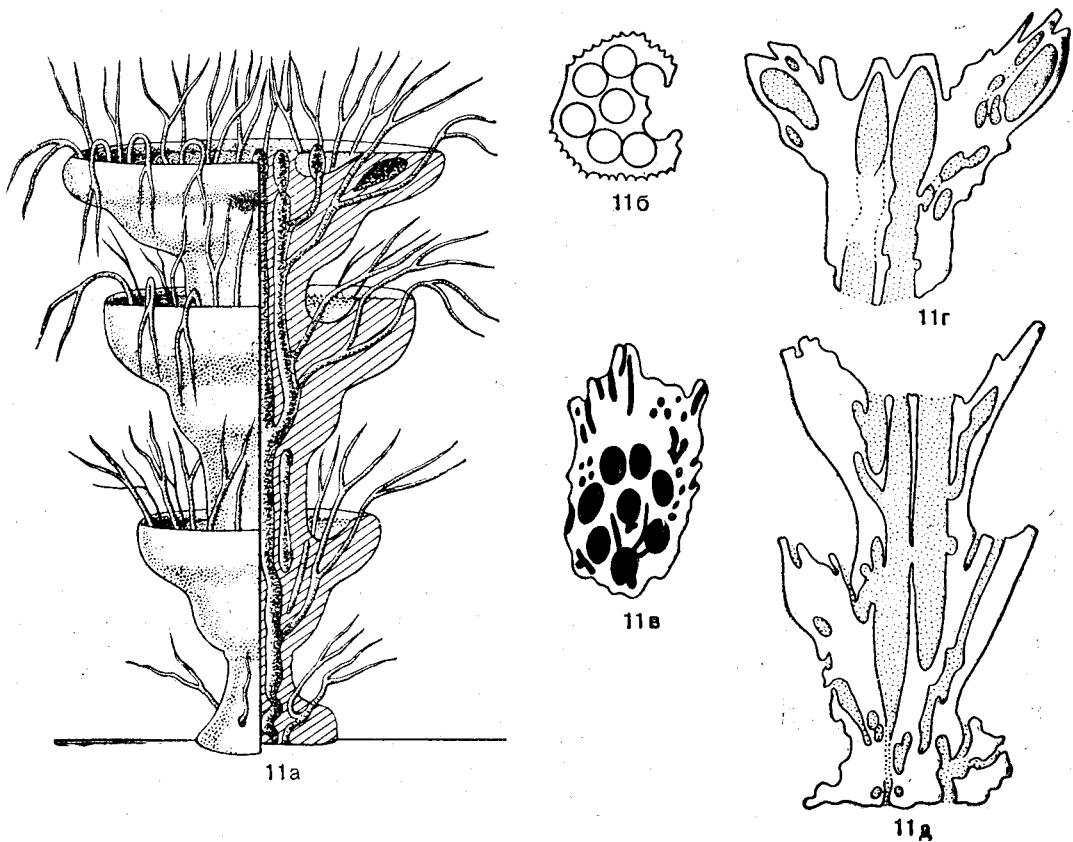


Рис. 11. *Lancicula alta* Maslov:

11а — реконструкция, 11б, 11в — поперечные сечения между чашевидными выступами, 11г, 11д — продольные сечения,  $\times 23$ ; н. девон, Кузбасс (Маслов, 1956)

этих трубок отлагается известковая корка из темного пелитоморфного кальцита, сливающаяся в известковый чехол. На цилиндрическом пустотелом известковом стержне прикреплены тонкие пластинки («листки»), пронизанные вдоль дихотомирующими каналами. Последние или заполняют всю толщу пластинок, или расположены у верхней ее поверхности. Форма пластинок бывает овальной, треугольной, удлиненной, при этом они в разной степени изогнуты. Пластинки образуют ответвления из таких же пластинок. Органы размножения не наблюдались. Примерные размеры: толщина пластинки 70—100  $\mu$ , диаметр мелких каналов 15—20  $\mu$ , угол ветвления их 10—45°, величина пластин до 800  $\mu$ . В шлифах в поперечных сечениях имеют вид полос из темного пелитоморфного кальцита с рядом или несколькими рядами светлых пятнышек-каналов (рис. 5 и 6; табл. XIV, фиг. 5, 6). Два вида. Н. карбон (окская свита, алексинский и веневский горизонты) Урала и Русской платформы.

*Abacella* Maslov, 1956. Тип рода — *A. pertusa* Maslov, 1956; н. девон, Кузбасс. Из-

вестковый чехол прямой, нечленистый, со слабо обызвествленной или необызвествленной внутренней полостью и боковыми каналами, секущими чехол под острым углом. При выходе из чехла каналы образуют короткие индивидуальные известковые трубки, выступающие на поверхности чехла. В сечениях иногда можно наблюдать в центральной полости следы нескольких слабо обызвествленных блокированных цилиндрических сифонов, расположенных плотно друг к другу. В типе рода диаметр последних около 230  $\mu$ , боковые ответвления — 85  $\mu$ , угол ответвления 45°; диаметр всего чехла 1—1,5 мм (рис. 7 и 8). Один вид. Н. девон Кузбасса.

*Litanaia* Maslov, 1956. Тип рода — *L. mira* Maslov, 1956; н. девон, Кузбасс. Известковый чехол нечленистый, прямой или слабо изогнутый, цилиндрический, снаружи скульптурированный, с несколькими каналами в осевой части и боковыми, более тонкими ответвлениями, секущими чехол под острым углом. У типа рода боковые ответвления выходят в воронкообразные углубления, благодаря чему



поверхность чехла усеяна ямками в виде воронок, соприкасающихся друг с другом. В тангенциальном сечении получается картина сетки (у поверхности) или чехла, усеянного точками — сечениями каналов (рис. 9). Два вида. Н. девон Кузбасса.

*Uva Maslov*, 1956. Тип рода — *U. suspecta* Maslov, 1956; н. девон, Кузбасс. Внешняя форма неизвестна, по-видимому, цилиндрическая. Известковый чехол облекает три-четыре центральные цилиндрические, слабо заблокированные полости, или каналы и включает по периферии сферические полости, открывающиеся наружу или соединенные друг с другом. Предполагается, что сферические полости служили вместилищами для спор. В типе рода диаметр центральных каналов 0,2 мм, диаметр всего чехла 1,5 мм, диаметр сферических пустот 0,4 мм при измерении от 0,2 до 0,4 мм (рис. 10). Один вид. Н. девон Кузбасса.

*Lancicula Maslov*, 1956. Тип рода — *L. alta* Maslov, 1956; н. девон (крековские известняки) Кузбасса, окрестности Гурьевска. Известковый чехол массивен и состоит из ряда блюдцеобразных, чашевидных и конусовидных дисков, сидящих друг над другом острым концом вниз и расширенным вверх и соединенных между собой центральным стержнем. В чехле находятся цилиндрические полости — каналы, в центральной части вертикальные, толстые, по периферии — боковые наклонные, изгибающиеся, тонкие. Предполагаемые спорангии (?) овальные, удлиненные, расположены кучкой в центре самого верхнего чашевидного тела на концах центральных сифонов. В верхних чашевидных телах (для облегчения веса?) встречаются бесформенные полости между тонкими каналами. Тонкие каналы, отделяясь от центральных, проходят более или менее параллельно внешней поверхности чашевидного тела и открываются наружу во внутренней части чаши вокруг центрального стержня (рис. 11; табл. XVII, фиг. 2, 4). Несколько видов. Девон Урала, н. девон Кузбасса, в. девон С. Приаралья.

*Mizziella Maslov*, 1956. Тип рода — *M. canaliculosa* Maslov, 1956; предположительный карбон, Югорский п-в. Известковые округлые и субцилиндрические членики со сложной системой внутренних полостей и каналов. От внутренней неправильной полости отходят мелкие каналы, иногда ветвящимися пучками. Обызвествление неравномерное во внутренней части и однородное по периферии. Известковые чехлы толстые: у типа рода 0,2—0,4 мм; величина члеников 2×3 мм, 3×4 мм, толщина

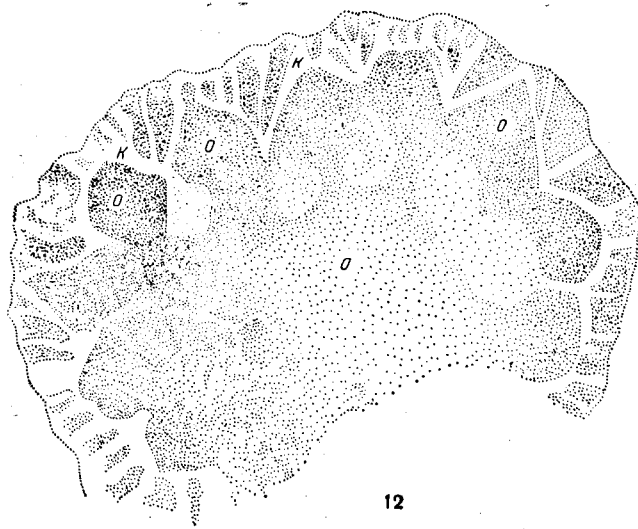


Рис. 12. *Mizziella canaliculosa* Maslov, поперечное сечение известкового чехла:

к — каналы, о — внутренняя полость (Маслов, 1956)

каналов 30—35 μ (рис. 12). Один вид. Карбон (?) Югорского п-ва.

*Lithocodium Elliott*, 1956. Тип рода — *L. aggregatum* Elliott, 1956; н. мел, Ирак. Неправильные наросты, образованные переслаивающимися слоевищами различной толщины. Слоевище состоит из неправильно расположенных нитей без определенной ориентировки. Нити ветвятся на разных высотах. Юра — мел. Мел Туркменской ССР; юра Японии, мел Ср. Востока.

Вне СССР: *Anchicodium* Johnson, 1946; *Ara-bicodium* Elliott, 1957; *Avrainvilleopsis*, Forti, 1926; *Consinocodium* Endo, 1961; *Dimorphosiphon* Höeg, 1927; *Gymnocodium* Pia, 1920; *Halimeda* Lamouroux, 1812; *Hedstromia* Rothpletz, 1908; *Kitakamiania* Ishijima, 1934; *Marinella* Pfender, 1939; *Neoanchicodium* Endo, 1954; *Orthriosiphon* Johnson et Konishi, 1956; *Palaeocodium* Chia-ruggi, 1947; *Palaeoporella* Stolley, 1893; *Permo-calculus* Elliott, 1955; *Platylolithophycus* Johnson et Howell, *Shigaporella* Endo, 1960. Сомнительные кодиевые—*Hikorocodium* Endo, 1951; *She-codium* Konishi, 1954.

#### СЕМЕЙСТВО DASYCLADACEAE (SIPHONEAE VERTICILLATAE) STIZENBERGER, 1860

Одноклеточные водоросли, называемые мутьчатými сифонейми, со сложно расчлененным слоевищем, которое подразделяется на осевую часть клетки, ножку, оканчивающуюся ризоидами, и боковые выросты или ответвления,

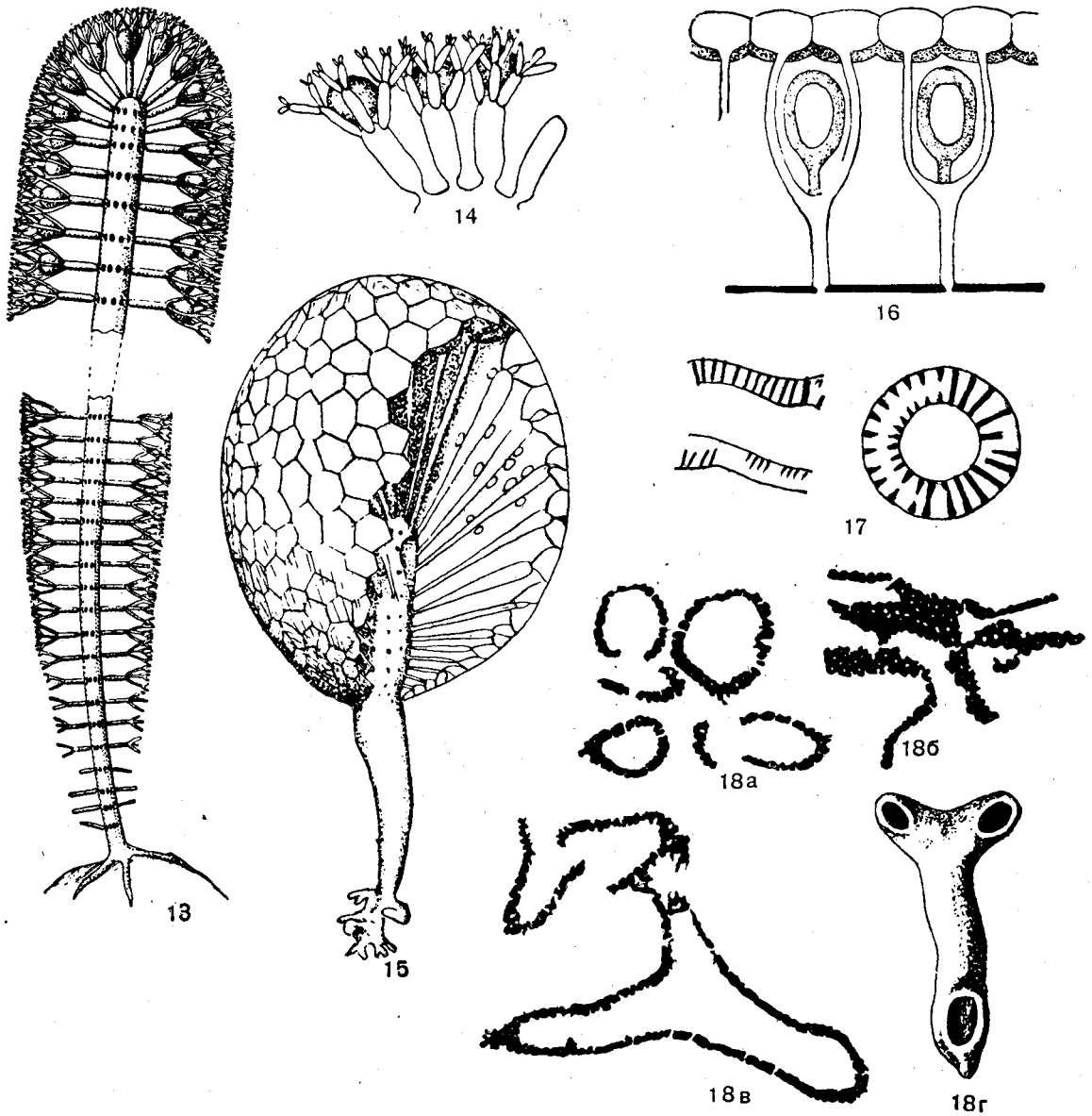


Рис. 13—18.

13 — *Dasycladus clavaeformis* (Rothpletz) Agard.,  $\times 3$ ; соврем. 14 — *Dasycladus*: характер расчленения слоевища на боковые ответвления I, II, III и IV порядков (схема). 15 — *Bornetella capitata* (Harv.) Agard.: корковая часть клетки, образованная вздутыми окончаниями боковых ответвлений (схема). 16 — *Neomeris kelleri* Cramer: продольный разрез через слоевище; показан характер выделения  $\text{CaCO}_3$  вокруг спорангиев и с внутренней стороны коркового слоя (схема). 17 — *Dasyporella* sp.: поперечный и продольный разрезы; везенбергские слои, Прибалтика (Stolley, 1813). 18 — *Vermiporella wesenbergensis* Moskalenko; 18a — поперечные сечения, 18б, 18в — продольные косые сечения, 18г — обломок чехла,  $\times 10$ ; ордовик, Ленинградская обл. (колл. Т. А. Москаленко)

густо покрывающие центральную ось и в некоторых случаях образующие вокруг нее еще корковую часть клетки (рис. 13). По своему внешнему облику они весьма разнообразны. По форме слоевища их можно подразделить на следующие группы.

А. Мутовчатые сифоней с неразветвленной осевой частью:

1) водоросли с палочковидным слоевищем, прямым или искривленным, иногда с легкими пережимами, придающими ему гибкость (*Pri-*

*micorallina*, *Rhabdoporella*, *Dasyporella* — из палеозоя, *Diplopora*, *Macroporella* — из мезозоя);

2) водоросли с четкообразным слоевищем, подразделенным на отдельные членики (сегменты); последние могут быть округлыми, хотя в целом слоевище остается палочковидным (*Mizzia* из перми);

3) водоросли с сильно вытянутым грушевидным слоевищем, обнаруживающим вздутие верхней части и постепенное утонение базальной части, которая переходит в ножку (*Apidium* — из ордовика, некоторые виды современного рода *Bornetella*);

4) водоросли с шаровидным слоевищем; ножка резко отделяется от остальной части (*Cyclocrinus*, *Coelosphaeridium* — из палеозоя, *Goniolina* — из мезозоя, *Bornetella sphaerica* — современная);

5) водоросли с обызвествляющимися спорангиофорами в виде зонтика (*Acetabularia*).

Б. Мутовчатые сифонеи с разветвленной осевой частью:

6) водоросли с разветвлениями, но несегментированным слоевищем (*Vermiporella*, *Anthracoporella* — из палеозоя);

7) водоросли с разветвлениями и сегментированным слоевищем (*Cymopolia barbata* — от мела до современных).

Боковые ответвления, представляющие собой главные ассимилирующие части растения, расположены вокруг оси, как правило, мутовками, хотя это свойство было приобретено водорослями только на более поздних стадиях развития, а у древних представителей не наблюдается никакой закономерности в расположении ответвлений.

Выделяются три типа расположения боковых ответвлений на оси (по Пиа):

1) думотовчатый тип (*Proverticillatae*) — ответвления расположены без видимого порядка;

2) истинномутовчатый тип (*Euverticillatae*) — боковые ответвления расположены мутовками;

3) сложномутовчатый тип (*Metaverticillatae*) — у боковых ответвлений внутри мутовок наблюдается еще особая группировка в пучки.

Боковые ответвления могут быть простыми или сложнорасчлененными. Ответвления, непосредственно отделяющиеся от осевой части, называются ответвлениями I порядка, или первичными ответвлениями. При их повторном делении появляются ответвления II, III и даже IV порядков (рис. 14). Конечные члены ветвления превращаются в тонкие волосовидные, булавовидные или пузыревидные вздутия. В последнем случае утолщение происходит внезапно или постепенно, причем очень часто вздутие

окончания приходят в соприкосновение друг с другом, образуя единый наружный слой — корковую часть клетки (рис. 15).

Характер размножения для многих современных видов остается далеко не изученным. Предполагают, что в процессе эволюции способ размножения не оставался постоянным и что изменение шло в сторону обособления органов размножения. Постоянное отсутствие органов размножения у древних примитивных дазикладаей заставило некоторых исследователей (Pia, 1922) предположить, что образование спор у этих растений происходило непосредственно в осевой части клетки (эндоспоровый тип размножения). В дальнейшем осевая часть клетки становится стерильной и функция воспроизведения переходит к боковым ответвлениям I порядка, каждое из которых становится вместилищем для спор (кладоспоровый тип размножения). Наконец, на последней стадии эволюционного развития дазикладаей появляются обособленные спорангии, занимающие боковое или конечное положение на ответвлениях I порядка (хористоспоровый тип размножения).

Характерным признаком семейства служит инкрустация тела водоросли  $\text{CaCO}_3$ . Известковый скелет играет, с одной стороны, защитную роль, с другой стороны, при обильном разветвлении слоевища он является своего рода механической опоркой для мягких частей тела. У одних представителей известь откладывается вокруг главной оси растения во внешнем, ослизняющемся слое ее оболочки, захватывая и боковые ответвления, в результате чего возникает толстостенный футляр, пронизанный множеством каналов и полостей, в которых были замкнуты мягкие части водоросли. После отмирания организма и сгнивания его мягких частей полости и каналы, оставшиеся на месте, заполнялись осадками, и получался слепок, точно воспроизводивший форму слоевища. У других представителей обызвествление слоевища происходит в меньшей степени. Например, у *Neomeris* выделение  $\text{CaCO}_3$  идет в области корковой части клетки с ее внутренней стороны в виде непрерывного тонкого слоя, который пронизан лишь мелкими отверстиями, служащими местами для прохода через этот слой суженных частей конечных ответвлений (рис. 16). Вокруг спорангиев иногда возникают также шаровидные известковые оболочки, которые в мутовке могут спаиваться друг с другом в единое кольцевое образование.

Ископаемые остатки мутовчатых сифоней встречаются в различных по возрасту отложениях в виде известковых трубочек, часто неправильной формы, и шариков. На таких

ископаемых объектах о форме центральной (осевой) части слоевища можно судить по очертаниям полости, вмещавшей ее. Характер бокового ветвления можно изучить в том случае, если ответвления уже при жизни растения оказывались замкнутыми в известковую оболочку. В этом случае после их сгнивания в оболочке остаются многочисленные узкие вытянутые полости, которые удобнее всего называть каналами, так как они имеют определенную протяженность и могут даже сложно разветвляться. Тогда отверстия, которыми они открываются на поверхность, можно называть порами. Если в слоевище водоросли вздутые окончания боковых ответвлений образуют корковую часть клетки и с внутренней стороны этого коркового слоя выделяется тонкая пленка  $\text{CaCO}_3$ , то после отмирания растения на месте вздутых окончаний боковых ответвлений остаются ячейки.

Присутствие мутовчатых сифоней в осадочных породах предполагает определенную обстановку, в которой происходило развитие этих организмов и соответственно — образование осадков. Их остатки позволяют судить о водном режиме древнего бассейна (о солености, глубинах, движении воды, ее чистоте и т. д.). Мутовчатые сифоней — представители неподвижного морского бентоса; они прикрепляются ко дну и к подводным предметам посредством стеблевидной ножки с ризоидами на конце. Наиболее подходящим субстратом служат каменные твердые участки дна (камни, раковины, твердые выступы, коралловые рифы), защищенные от действия большой волны. Вертикальное распространение сифоней по глубинам зависит от солнечного освещения. Основная масса водорослей размещается в верхней, хорошо освещенной, зоне, характеризующейся небольшими глубинами. Не исключено, однако, что после отмирания эти водоросли могли оказаться отнесенными на более глубокие места. Потребность в солнечном освещении приводит также к расселению сифоней в местах с чистой прозрачной водой. Дазикладацеи — теплолюбивые формы, весьма чувствительные к колебаниям температуры. Большинство современных форм живет при средней годовой температуре воды  $+20^\circ$  и выше.

На протяжении геологического времени развитие дазикладацей происходило неравномерно и области их распространения изменялись. Своего первого расцвета они достигли в ордовике. В этот период они становятся многочисленными и разнообразными и заходят далеко на север, как показывают их находки на Урале, в Прибалтике, на Скандинавском п-ве, в Англии и в Канаде. Сведений о находках остатков

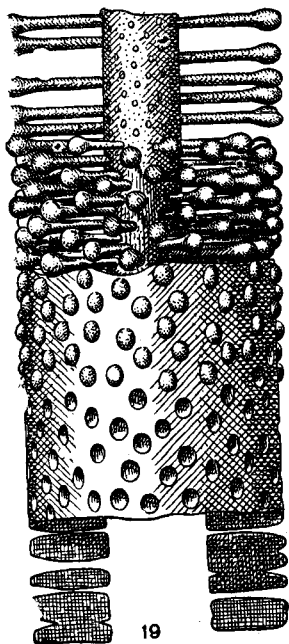
этой группы водорослей в девонских и нижнекаменноугольных отложениях мало. В средне- и верхнекаменноугольных отложениях мутовчатые сифоней снова начинают играть значительную роль и местами являются породообразующими. В это время они широко распространяются на территории Европы, Ср. Азии, Китая. Много родов и видов обнаружено в пермских отложениях, развитых в области Тетиса. Центр развития мезозойских *Dasycladaceae* смещается в южную часть Европы — в Альпы и в область современного Средиземного моря. Особенно благоприятные условия возникают в среднетриасовую эпоху, в течение которой образуются огромные скопления известковых оболочек сифоней, послуживших материалом для формирования классических альпийских водорослевых известняков. В триасе и лейасе повторяется обеднение комплекса сифоновых водорослей. Группа форм кайнозойского типа впервые появляется в мелу, достигает расцвета в третичном периоде и продолжает существовать в настоящее время в низких широтах. В Европе последние представители меловых *Dasycladaceae* угасли в течение третичного времени. Сейчас ареал их распространения ограничен главным образом тропическими и субтропическими морями, и лишь отдельные виды живут в теплых морях умеренного климата.

#### ТРИБА DASYPORELLEAE

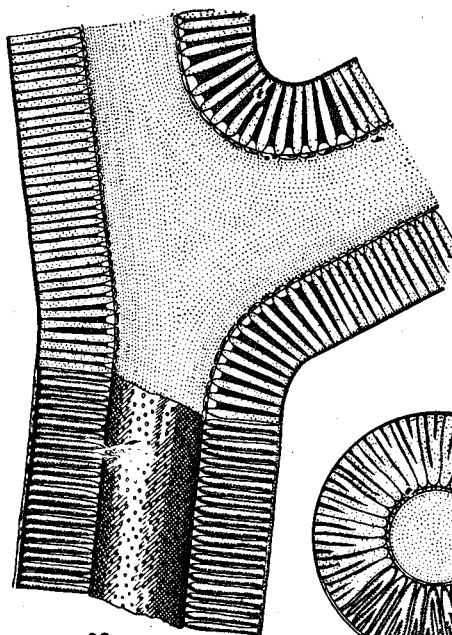
Слоевище цилиндрическое, палочковидное, без сочленений, прямое или искривленное, простое или разветвленное. Осевая часть отделяет от себя многочисленные боковые ответвления, расположенные беспорядочно. Боковые ответвления простые, реже дихотомизирующие, расширяющиеся к периферии. Вокруг них и осевой части клетки в процессе обызвествления образуется известковая оболочка. Репродуктивных органов не обнаружено (возможен эндоспоровый тип размножения). Палеозой, особенно древний.

*Dasyoporella* Stollery, 1893 (*Issinella* Reitlinger, 1954). Тип рода — *Dasyoporella silurica* Stollery, 1893; горизонт поркуни (боркгольмские слои), С. Германия. Слоевище цилиндрическое, более или менее искривленное, но не ветвящееся. Наблюдавшаяся длина обломков известкового чехла — до 15 мм. Общий диаметр чехла ( $D$ ) достигает 3 мм, диаметр полости ( $d$ ) незначителен; отношение  $d/D = 0,4 - 0,5$ . Боковые ответвления простые, тонкие или толстые, расположенные под прямым углом к оси чехла. Известковая оболочка толстая (рис. 17). Несколько видов. Ордовик — девон. Ордовик и





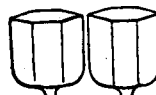
19



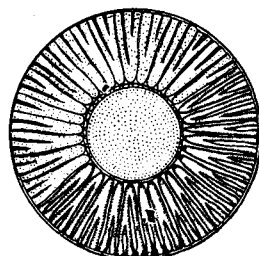
20a



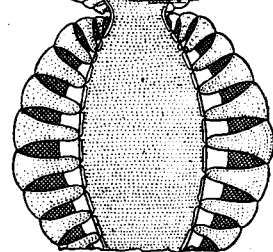
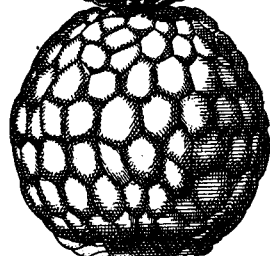
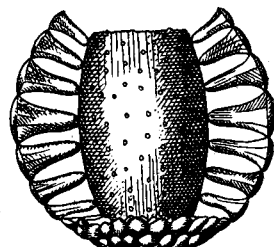
256



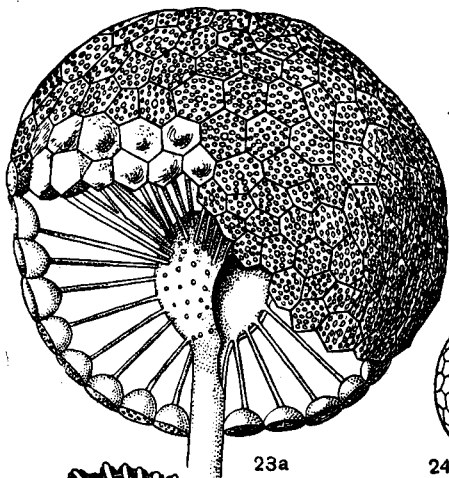
25a



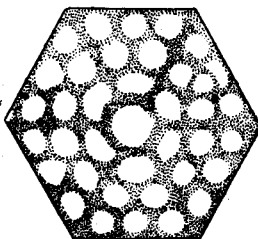
206



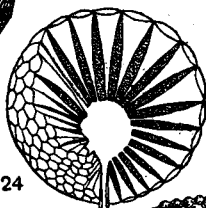
26



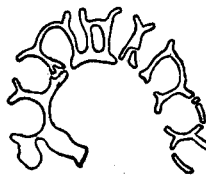
23a



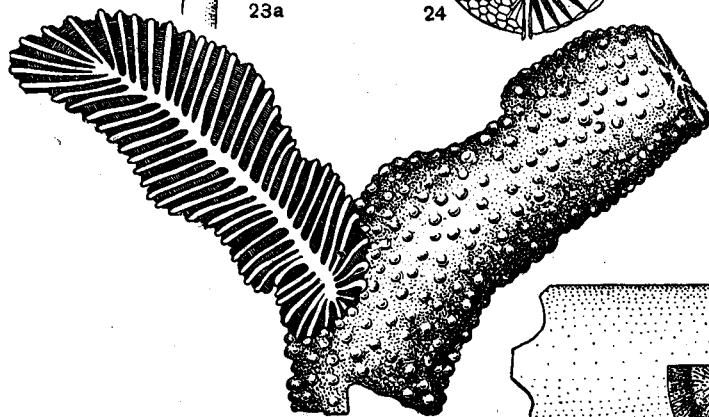
236



24



27



21



28a



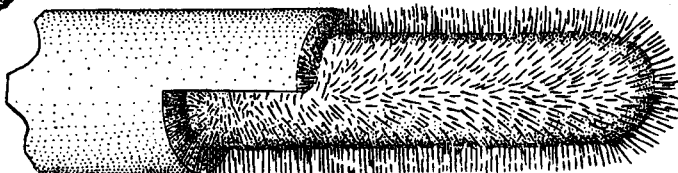
28b



28c



28r



22

силур Прибалтики, девон Казахстана; ордовик Скандинавского п-ва, переотложенные породы ордовика и силура С. Германии.

*Vermiporella Stolley*, 1893 (*Uralella Korde*, 1957). Тип рода — *Vermiporella Stolley*, 1893; переотложенные породы ордовика, С. Германия. Слоевище цилиндрическое, искривленное и разветвленное. Длина слоевища точно не известна, отдельные обломки известковых трубочек достигают длины 15—20 мм у крупных форм. Общий диаметр чехла доходит до 1—1,5 мм, диаметр полости 0,4—1,2 мм; отношение  $d/D=0,5-0,8$ . Боковые ответвления простые, несколько расширяющиеся к внешней поверхности, расположены перпендикулярно к оси чехла. Толщина известковой оболочки различна у представителей разных видов (рис. 18; табл. XIV, фиг. 9). Несколько видов. Ордовик — пермь. Ордовик и силур Прибалтики, Казахстана, С. и Ср. Урала, карбон Приуралья, Донбасса, пермь южной части СССР; ордовик Скандинавского п-ва, переотложенные породы ордовика и силура С. Германии.

*Rhabdoporella Stolley*, 1893. Тип рода — *R. bacillum Stolley*, 1893; ордовик, Прибалтика. Известковый чехол цилиндрический, прямой, пронизанный нормально к поверхности, иногда с расширяющимися к концам прямыми каналами. Толщина чехла иногда изменяется в одном и том же экземпляре, благодаря чему форма центральной ячейки бывает не строго цилиндрической. В поперечном сечении при скрещенных николях в оболочке наблюдается затухание в виде черного креста (рис. 19). Пять видов. Кембрий — н. карбон. Ордовик Прибалтики, фаменский ярус Казахстана, н. карбон (хованские слои?) Камы — Мелекеса; кембрий и силур Швеции, ордовик Германии и Норвегии.

*Antracoporella Pia*, 1920. Тип рода — *A. spectabilis Pia*, 1920; в. карбон, Карнийские Альпы. Известковый чехол цилиндрический, прямой, ветвящийся, пронизанный многочисленными тонкими, тоже ветвящимися под острым углом каналами. Ветвление каналов происходит на разных уровнях (рис. 20; табл. XV,

фиг. 1, 2). Силур — пермь. Силур Казахстана, карбон Донбасса; карбон Альп, пермь (?) Анкары.

*Edelsteinia Vologdin*, 1940. Тип рода — *E. mongolica Vologdin*, 1940; кембрий, З. Монголия. Осевая клетка цилиндрическая, разветвляющаяся, с обильными, неравномерно расположенными боковыми ответвлениями. Боковые ответвления цилиндрические, неветвящиеся, направлены под незначительным углом вверх. Известковая оболочка очень толстая, с узкой центральной полостью, прободена множеством тонких каналов, в местах их выходов на поверхность имеет бугорчатые утолщения (рис. 21). Один вид. Н. кембрий З. Монголии, З. Тувы, З. Саяна.

*Uraloporella Korde*, 1950. Тип рода — *U. variabilis Korde*, 1950; ср. карбон, С. Урал. Осевая клетка неразветвленная, цилиндрическая, часто с местными расширениями и неправильными изгибами. Ответвления волосовидные, неветвящиеся, распределенные перпендикулярно к поверхности осевой клетки. Известковая оболочка тонкая, прободена множеством округлых в сечении не ветвящихся каналов (рис. 22; табл. XVII, фиг. 7). Один вид. Ср. карбон С. Урала.

#### ТРИБА CYCLOCRINEAE

Водоросли с шаровидным, яйцевидным слоевищем или с удлиненным слоевищем, составленным из нескольких шаровидных члеников. Осевая часть клетки шарообразная, округловытянутая или цилиндрическая, переходящая в стеблевидную ножку на нижнем конце. Боковые ответвления отделяются от нее в большом количестве. Расположение их беспорядочное или мутовчатое. По направлению от оси к поверхности боковые ответвления постепенно или внезапно расширяются, смыкаясь утолщенными окончаниями на внешней поверхности в единый корковый слой. Репродуктивных органов не обнаружено (возможно, эндоспоровый тип размножения). Степень обызвествления не одинакова у различных родов. Иногда встречается форма сохранности в виде слепка

Рис. 19—28.

19 — *Rhabdoporella pachyderma* Rothpletz: реконструкция,  $\times 150$ ; в. силур, о-в Готланд (Pia, 1927). 20 — *Antracoporella spectabilis* Pia: реконструкция,  $\times 8$ ; 20a — продольное сечение, 20б — поперечное сечение; в. карбон, Карнийские Альпы (Pia, 1927). 21 — *Edelsteinia mongolica* Vologdin: сечение и внешний вид (схема). 22 — *Uraloporella variabilis* Korde: реконструкция. 23 — *Cyclocrinus porosus* Stolley: 23a — общий вид слоевища: реконструкция,  $\times 7$ , 23б — вид отдельного обызвествленного щитка,  $\times 28$  (Pia, 1927). 24 — *Coelosphaeridium cyclocrinophyllum* Roemer: реконструкция вертикального разреза,  $\times 4$ ; ордовик, Германия (Pia, 1927). 25 — *Mastopora concava* Eichwald (схема): 25a — форма окончания боковых ответвлений, 25б — продольное сечение ячейки (видны утолщения) стенок вблизи устьев. 26 — *Mizzia velebitana* Schubert,  $\times 12$ ; пермь, Динарские Альпы (Pia, 1927). 27 — *Kopetdagaria phaeica* Maslov: разрез через центр.  $\times 14,5$ ; н. баррем. Копет-Даг (Маслов, 1960). 28 — *Ovulites*,  $\times 6$ : 28a — *O. margaritula* Lamarck; 28б — *O. pyriformis* Schwager; 28в — *O. ocherti* Munier-Chalmas; 28г — *O. elongatus* Lamarck (Pia, 1927)

с внутренней поверхности известкового чехла. В этом случае определение рода сильно затруднено. Палеозой, особенно часто — в ордовике.

*Cyclocrinus* Eichwald, 1840 (*Cyclocrinites* Eichwald, 1840). Тип рода — *Cyclocrinites spasskii* Eichwald, 1840; горизонт раквере (б. «везенбергские слои») (ордовик), Эстонская ССР. Слоевидное шаровидное или овальное со стеблевидной ножкой в нижней части; общий диаметр чехла от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров (в среднем 1—3 см). Центральная ячейка шаровидная. Боковые ответвления простые, на концах грибовидно расширяются и их вздутые окончания соприкасаются друг с другом, образуя сплошную корковую часть. Обызвествление слоевища слабое, происходящее главным образом в корковой части клетки вокруг вздутых окончаний боковых ответвлений. В результате выделения  $\text{CaCO}_3$  с внутренней стороны коркового слоя образуется известковая пленка с чашевидными углублениями, в которых помещаются основания вздутых окончаний, а на внешней поверхности последних возникают известковистые щитки, обычно шестиугольной формы. Взаимно соприкасаясь, щитки образуют вокруг слоевища тонкий известковый панцирь. Степень и характер обызвествления щитков, наличие на них круглых, треугольных, прямоугольных и других отверстий служат решающими признаками при определении видовой принадлежности (рис. 23; табл. XIV, фиг. 2). Несколько видов. Ордовик — карбон. Ордовик Прибалтики и Казахстана, карбон СССР; ордовик Скандинавии, переотложенные породы ордовика С. Германии, Польши.

*Coelosphaeridium* Roemer, 1885. Тип рода — *C. cyclocrinophillum* Roemer, 1885; переотложенные породы ордовика, соответствующие иевским слоям Прибалтики, Силезия. Слоевидное шаровидное, величиной от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров (в среднем 1—1,5 см). Осевая часть клетки небольшая, в поперечнике ( $d$ ) составляющая 0,25—0,40  $D$ , грушевидная, шарообразно вздутая на верхнем конце и сужающаяся книзу в стеблевидную ножку. Многочисленные боковые ответвления, расходящиеся от нее по радиусам к периферии, простые, постепенно расширяющиеся по направлению к поверхности, которая образована смыканием окончаний этих ответвлений. Последние под взаимным давлением друг на друга приобретают пяти- или шестиугольные очертания. Обызвествление сильное. Вследствие выделения  $\text{CaCO}_3$  вокруг боковых ответвлений они оказываются замкнутыми в известковый футляр (рис. 24). Несколько видов. Ордовик

Прибалтики, Скандинавии, переотложенные породы ордовика Голландии, С. Германии, Польши.

*Mastopora* Eichwald, 1840 (*Nodulites* Salter, 1857). Тип рода — *Mastopora concava* Eichwald, 1840; иевские слои (ордовик), Эстонская ССР. Слоевидное шаровидное или грушевидное, крупное (точные размеры неизвестны вследствие неполной сохранности ископаемых объектов). Боковые ответвления, возможно, на своем пути разделяются на ответвления II порядка. На всем протяжении они остаются тонкими, утолщаясь только к своим окончаниям, приобретающим форму шестигранных призм. Последние, взаимно соприкасаясь, образуют корковую часть слоевища. Обызвествление слоевища слабое, лишь в области корковой части.  $\text{CaCO}_3$  выделяется в стенках призматических расширений боковых ответвлений, на месте которых у ископаемых экземпляров остаются высокие полые призматические ячейки от 0,1 до 0,3 см в поперечнике; снаружки они свободно открываются (известковых щитков не обнаружено), вовнутрь плавно округляются и оканчиваются маленьким отверстием в середине. Вблизи устья на внутренней стороне ячеек некоторых экземпляров видны пояса утолщения из  $\text{CaCO}_3$  (рис. 25; табл. XIV, фиг. 3, 4). Несколько видов. Ордовик Прибалтики; ордовик и силур Англии, Норвегии, ордовик Америки, переотложенные породы ордовика Польши, С. Германии, Голландии.

*Mizzia* Schubert, 1908. Тип рода — *M. velebitana* Schubert, 1908; пермь, Альпы. Слоевидное удлиненное, составленное из ряда отдельных более или менее шаровидных члеников, соединенных между собой единой осевой частью, вследствие чего на обоих полюсах каждого членика имеется по отверстию (за исключением замыкающих члеников, у которых отверстие лишь на одном конце). Внутреннее строение отдельного членика сходно с внутренним строением *Coelosphaeridium*. Боковые ответвления простые, расширяющиеся к периферии и образующие путем смыкания окончаний корковую часть. В результате выделения  $\text{CaCO}_3$  образуется известковый чехол вокруг слоевища с замкнутыми боковыми ответвлениями. Известковых щитков не обнаружено (рис. 26). Несколько видов. Пермь Крыма, Кавказа, Памира, Альп, Балканского п-ва, Венгрии, Ирана, Японии, С. Америки.

*Kopetdagaria* Maslov, 1960. Тип рода — *K. sphaerica* Maslov, 1960; н. баррем, Копет-Даг, Туркмения. Известковый чехол субсферической формы с широким отверстием. Стен-



ками чехла служит ряд тонкостенных камер. Эти камеры в радиальном сечении бывают двух родов: 1) субсферической формы, с широким отверстием на внутренней или внешней поверхности чехла; 2) субцилиндрической и бочковидной формы, с широкими порами, открытыми наружу и внутрь чехла. Количественно преобладают камеры первого рода. В тангенциальном сечении получается сеть из шестигранных ячеек (рис. 27). Один вид. Баррем Туркменской ССР, мел З. Грузии.

*Ovulites*<sup>1</sup> L a m a r s k, 1816. Тип рода — *O. margaritula* Lamarck, 1816; третичные, Франция. Известковые тельца шаровидной, бочковидной, яйцевидной, колбовидной формы, с простым или ветвящимся широким сквозным каналом, минимум с одним отверстием на каждом конце. По новейшим данным, известковый чехол пронизан многочисленными очень тонкими (10—15 μ) радиальными каналами (рис. 28). Шесть видов. Третичные. Плиоцен Апшерона; эоцен Венгрии, третичные Европы и М. Азии.

*Koninckopora* L e e, 1912 (*Coeloceratioides* Derville, 1931). Тип рода — *Calamopora friata* Koninck, 1842; визе, Бельгия. Известковый чехол удлинённый, цилиндрический или пальцевидный, сетчатый. Конечные ветви расположены беспорядочно, близко друг к другу; часто полигональны, образуют внешний слой. Поры открыты во внутреннюю ячею и сжаты снаружи. Стенки ячеек или обызвествленные промежуточки между ветвями тонки и местами образуют эллиптические полости — возможные спорангии. В этом случае середина стенок ячеек утолщается (утолщения обычно хуже обызвествлены), величина известкового чехла сильно меняется в зависимости от вида и достигает 50 мм длины при диаметре 4 см; обычны более мелкие цилиндры, измеряемые миллиметрами и долями миллиметров (рис. 29; табл. XIV, фиг. 7, 8). Несколько видов. Карбон Урала и Ср. Азии, Бельгии, Франции, Ирландии, Англии, Канады.

*Epimastopora* P i a, 1922. Тип рода — *E. piai* Korde, 1951; в. карбон, С. Урал. Осевая клетка грушевидной или округлой формы. Боковые ответвления округлые в сечении или неправильно-многоугольные, распределяются без особого порядка близко друг около друга. Известковая оболочка тонкая, прободенная многоугольными каналами. В тангенциальном сечении имеет сетчатое строение (табл. XVII, фиг. 6). Несколько видов. Карбон — пермь.

В. карбон С. Урала; пермь Карнийских Альп, США, н. пермь Анкары.

*Unjaella* K o r d e, 1951. Тип рода — *U. ovata* Korde, 1951; в. карбон, С. Урал. Осевая клетка веретенообразной формы или цилиндрическая, неразветвленная, в поперечнике овальная. Ответвления неветвящиеся, перпендикулярные к осевой клетке, шестигранные, редко округлые, располагаются в шахматном порядке. Известковая оболочка тонкая, прободена шестигранными (в сечении) каналами, придающими ей ячеистое строение (табл. XVII, фиг. 8, 9). Один вид. В. Карбон С. Урала.

#### ТРИБА TRIPLOPORELLAE

Известковые чехлы пальцеобразной или кеглеобразной формы с мутовками ответвлений, ветвящихся один раз. На ответвлениях первого порядка развиваются споры. Юра — эоцен.

*Triploporella* S t e i n m a n n, 1880. Тип рода — *T. remesi* Steinmann, 1903; титон, Шрамберг (Германия). Известковый чехол пальцеобразный, с ответвлениями первого порядка, быстро раздувающимися от своего основания и образующими сосискообразные раздувы, в которых помещаются споры. От конца этих раздувов (полостей для спор) отходят короткие ответвления второго порядка (рис. 30, 31). Четыре вида. В. юра — в. мел. В. юра Крыма, Германии, Швейцарии, мел Италии.

#### ТРИБА DIPLOPOREAE

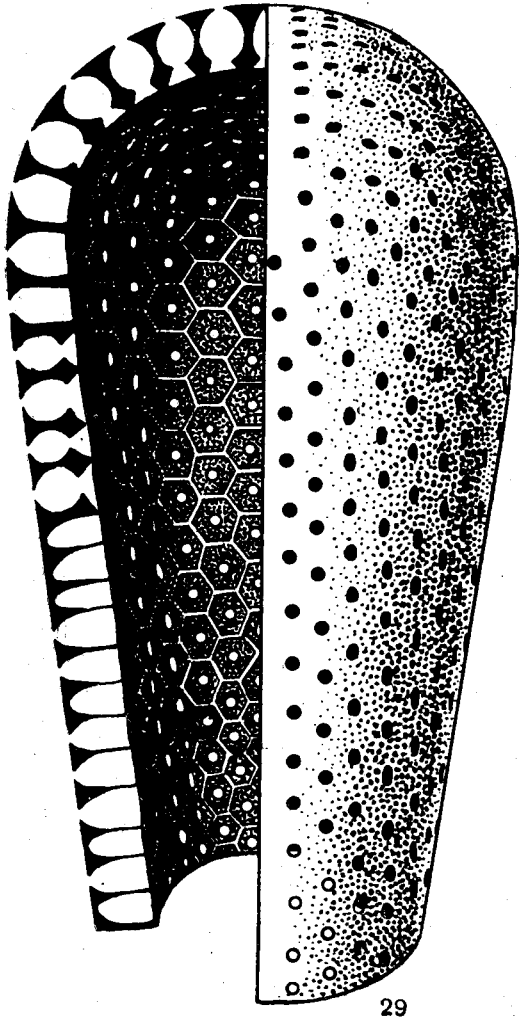
Центральная клетка и ответвления первого порядка, неветвящиеся; форма слоевища близка к цилиндрической. Споры расположены в центральной ячее или частично в ответвлениях. Известковый чехол сложный. Ср. триас — эоцен.

*Actinoporella* A l t h, 1882. Тип рода — *A. podolica* Alth, 1878; в. юра, В. Галиция. Известковый чехол цилиндрический, членистый. Членики образуются благодаря обызвествлению мутовок и отсутствию известки между ними. Каждый членик представляет собой звездчатое кольцо, так как каждое ответвление покрыто на некотором расстоянии индивидуальным чехлом, который обычно близ основания сливается с соседними ответвлениями (рис. 32, 33). Три вида. В. юра З. Украины и Крыма, Швейцарии и Италии.

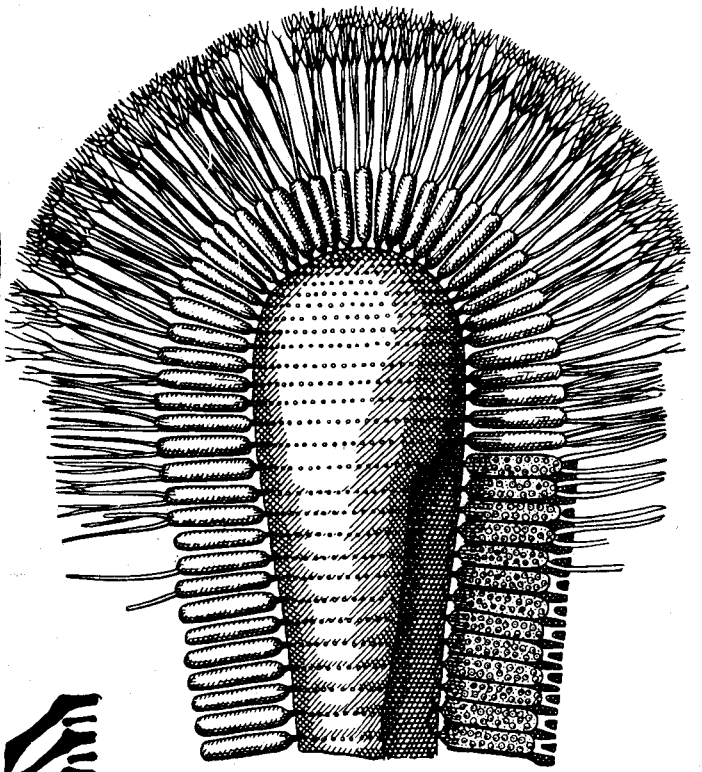
*Munieria* D e e s k e, 1883. Тип рода — *M. baconica* Hantken, 1883; н. мел, Венгрия. Известковый чехол относительно толстый, закрывает почти всю поверхность растения. Осевой

<sup>1</sup> Не смешивать с *Ovulites* Lomax, 1909.





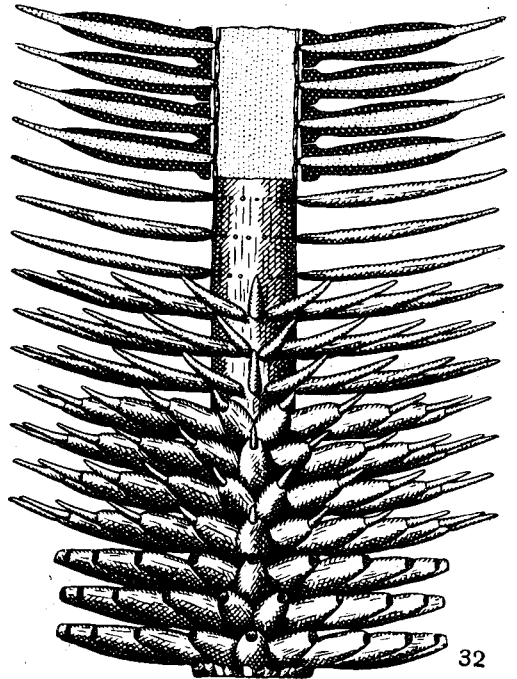
29



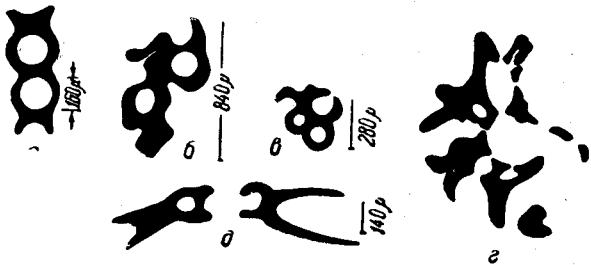
30



31



32



33

канал тонкий, еще более утончается в промежутках между мутовками. Ответвления расположены перпендикулярно к центральной оси, в простых мутовках. Ответвления с частично обызвествленными оболочками, соприкасающимися и сливающимися друг с другом близ осевого канала. Веретенообразная форма чехлов ответвлений объясняется увеличением диаметра канала к внешнему концу. Кроме того, известковые чехлы могут давать внешние утолщения, которые, соприкасаясь друг с другом, образуют замкнутые кольцевые полости, обычно не заполненные цементом породы. Органы размножения неизвестны. Один вид (рис. 34—37). В. юра — н. мел. В. юра Крыма, З. Украины, Швейцарии, н. мел Венгрии.

#### ТРИБА НЕОМЕРЕАЕ

Ответвления в мутовках дают ветвления второго порядка. Спорангии изолированы и расположены на ответвлениях первого порядка. Мел — современные.

*Neomeris* L a m o u g o u x, 1816. Тип рода — *N. dumetosa* Lamougeux, 1816; третичные, Франция. Цилиндрические известковые чехлы с толстой стенкой, в которой наклонно проходят каналы — ответвления от центральной ячеи. От ответвлений первого порядка отходят ответвления второго порядка, которые на поверхности чехла образуют уплощенные окончания. На этих ответвлениях образуются спорангии грушевидной или яйцевидной формы. На тангенциальном срезе спорангии выглядят, как крупные поры, а вторичные ответвления — как мелкие поры вокруг крупных. Около 20 видов (рис. 16 и 38). Мел — современный.

*Turkmeniarina* M a s l o v, 1960. Тип рода — *T. adducta* Maslov, 1960; н. баррем, Копет-Даг, Туркмения. Известковый чехол прямой, цилиндрический. Поры двух типов: простые, наклонные к поверхности чехла и сложные наклонные, отходящие от внутренней поверхности чехла и внезапно переходящие в полусферические расширения, открывающиеся на внешней поверхности чехла. Эти два типа чередуются в мутовке (рис. 39, 40). Один вид. Н. баррем Туркмении.

#### ТРИБА АСЕТАБУЛАРИЕАЕ

Слоевиде несет плодоносный диск или специальные плодоносные мутовки, состоящие из радиально расположенных спорангиофоров. Диски или спорангиофоры частично обызвествляются; элементы их, а иногда и весь диск сохраняются в ископаемом состоянии. Вегетативные части в изолированном от спорангиофоров виде не описывались, и, по-видимому, по известковым остаткам они трудно определяемы. Наоборот, обломки обызвествленных спорангиофоров предоставляют возможность отличать различные формы по величине и расположению полостей для спор. Юра — современные.

*Acicularia* d' A r c h i a c, 1843. Тип рода — *A. pavantina* d' Arghiac, 1843; третичные, Эльзас-Лотарингия. Слоевиде венчается конечным плодоносным диском, образованным известковыми радиальными спорангиофорами. Споры обычно расположены близ поверхности спорангиофора. Вначале они окружены слизистой массой, в дальнейшем эта масса инкрустируется известью и образует твердые сплошные радиальные палочки — «спикулы», обычно выпадающие из диска после гибели водоросли. Спорангиофоры расширены к одному концу и бывают изолированными или связанными попарно в длину известковой перемычкой. Они имеют уплощенное или многоугольное поперечное сечение. Сферические помещения для спор в виде углублений или полостей. Один ныне живущий вид и более 25 ископаемых (рис. 41, 42; табл. XV, фиг. 10). В. юра — ныне. Датский ярус р. Риони, виндабон Крыма, третичные и акчагыл Азербайджана, Красноводска, палеоген Ферганы, Таджикской депрессии, сармат Закарпатья и Молдавии; в. юра Швейцарии и США, датский ярус Индии, третичные З. Европы (зоцен Венгрии, тортон Трансильвании, миоцен Велички, плиоцен Италии), сармат Ирана. Современное распространение — моря у побережий Гваделупы, Мартиники, Кюрасао, Бразилии.

#### ТРИБА ТЕРКЕМЕЛЛЕАЕ

Спорангиофоры обызвествляются в мелкие линзы, диски, шарики, конусы и т. п. Мел — третичные.

Рис. 29—33.

29 — *Koninoporora subcylindrica* Maslov: реконструкция известкового чехла,  $\times 40$  (колл. В. П. Маслова). 30 — *Triploporella remesi* Steinmann: реконструкция,  $\times 8$ ; в. юра, Германия (Pia, 1920). 31 — *Triploporella karabiensis* Maslov: схема строения стенки известкового чехла; кимеридж, Крым (Маслов, 1958). 32 — *Actinoporella podolica* Alth: реконструкция,  $\times 20$ ; в. юра, Галиция (Pia, 1920). 33 — *Actinoporella* (?) *krymensis* Maslov: сечения через фрагменты мутовок известкового чехла,  $\times 25$ : 33а — 33в — поперечные сечения чехлов ответвлений, 33г — горизонтальное косое сечение мутовки, 33д — осевое сечение мутовки; кимеридж, Крым (Маслов, 1958)

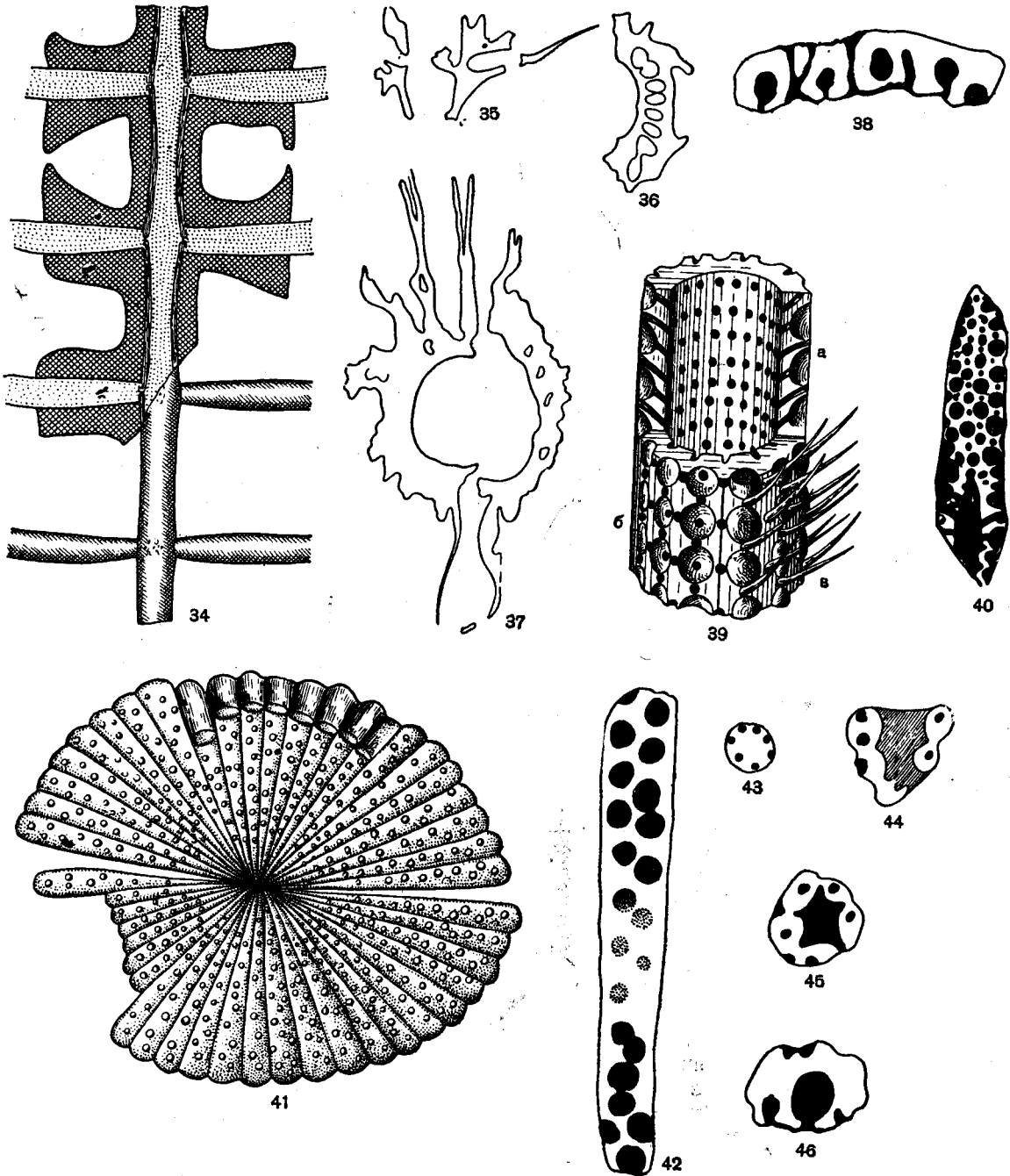


Рис. 34—46.

34 — *Munieria baconica* Hantken: реконструкция,  $\times 30$ ; н. мел, Венгрия (Pia, 1920). 35—37 — *Munieria baconica* Hantken: различные сечения чехла в шлифах,  $\times 30$ : 35 — осевое сечение, 36 — тангенциальное сечение через ответвления, 37 — горизонтальное сечение мутовки; пурбек, Швейцария (Carozzi, 1955). 38 — *Neomeris* sp.: сечение известкового чехла в шлифе,  $\times 56$ ; палеоген, Фергана (Маслов, 1960). 39—40 — *Turkmeniaria adducta* Maslov: 39 — реконструкция, 39а — разрезы известкового чехла, 39б — поверхность его, 39в — поверхность с живыми ответвлениями, 40 — косое сечение обломка известкового чехла (белое) в шлифе,  $\times 35$ ; н. баррем, Копет-Даг (Маслов, 1960). 41 — *Acicularia persica* L. et J. Morellet; наружный вид «зонты»; ср. сармат, Иран (Morellet, 1939). 42 — *Acicularia mediana* Maslov; продольное сечение,  $\times 48$ ; палеоцен (бухарские слои), Таджикистан (колл. В. П. Маслова). 43 — *Terquemella minima* Maslov: центральное сечение,  $\times 50$ ; эоцен (алайские слои), Фергана (Маслов, 1956). 44—45 — *Catellaria* Maslov: 44 — *C. ambia* Maslov: продольное сечение,  $\times 45$ ; 45 — *C. pentagonalis* Maslov: поперечное сечение,  $\times 45$ ; палеоцен (бухарские слои), р. Вахш (Таджикистан) (Маслов, 1955). 46 — *Ollaria cava* Maslov,  $\times 60$ ; палеоцен (бухарские слои), р. Вахш (Таджикистан) (Маслов, 1955).

*Terquemella* (Munier - Chalmas пом. пуда) Morellet, 1913. Тип рода — *Terquemella parisiensis* Morellet, 1913; эоцен, Орм (Франция). Спорангиофоры в виде известковых мелких лепешек и линз овально-округлой формы, несущих близ поверхности ряд сферических полостей (рис. 43). Несколько видов. Третичные. Палеоген Ферганы и Таджикской депрессии; третичные Франции, Индии.

*Catellaria* Maslov, 1955. Тип рода — *C. ambia* Maslov, 1955; палеоген (бухарский «ярус») Таджикская депрессия (р. Вахш). Спорангиофоры в виде чаши или кольцевидного конуса. Полости от спорангий мелкие, сферические, расположены внутри вздутый. Сечение через такой спорангиофор дает или незамкнутое кольцо из периодически раздувающихся стенок, или конус с отверстием в основании и на вершине. Стенки конуса в сечении выглядят как слившиеся четки (рис. 44, 45; табл. XV, фиг. 8, 9). Два вида. Бухарский «ярус» Таджикской депрессии.

*Ollaria* Maslov, 1955. Тип рода — *O. cava* Maslov, 1955; палеоген (бухарский «ярус»), Таджикская депрессия (р. Вахш). Известковые спорангиофоры, более или менее округлые, со сферическими пустотами для спор и с внутренней округлой полостью, которая соединяется с внешней поверхностью или изолирована от нее; род похож на *Terquemella*, но отличается наличием срединной полости, отсутствующей у этого последнего рода (рис. 46; табл. XV, фиг. 11, 12). Два вида. Бухарский «ярус» Таджикской депрессии.

#### ТРИБА FERGANELLEAE

Спорангиофоры известковые, конечные, удлиненные, полые внутри, снаружи скульптурированные. Третичные.

*Ferganella* Maslov, 1955. Тип рода — *F. asiatica* Maslov, 1955; палеоген (бухарский «ярус», Таджикская депрессия) (р. Вахш). Спорангиофоры на внешней поверхности несут ряд поясков в виде утолщений. Споровые полости сферические, расположены кольцами в утолщениях, или полностью погружены, или находятся у внешней либо у внутренней поверхности. Погруженные споровые полости соединены с поверхностью чехла каналами. Внутренняя полость спорангиофора цилиндрическая. Спорангиофор прикреплен к слабее обызвествленному короткому цилиндру; внутренняя полость в этом месте сужена. Этот промежуточный цилиндр с внутренней ячеей в свою очередь связан с центральным сифоном, почти не обызвествленным. Один вид (рис. 47; табл. XV, фиг. 7). Палеоген Таджикской ССР.

#### ТРИБА BERESELLEAE

Известковые чехлы цилиндрической формы, слабо изогнутые, неветвящиеся, с каналами, пронизывающими стенку чехла; обычно расположены группами, образующими различной ширины пояски (мутовочные пояски), разделенные плотными беспоровыми пространствами — промежуточными поясками. Каналы прямые или ветвящиеся. На наружной поверхности чехла часто выходы каналов расположены в шахматном порядке. На внешней поверхности известковый чехол имеет вторую тонкую прозрачную кальцитовую оболочку, закрывающую внешние отверстия каналов. Органы размножения не встречены. Три рода. Карбон Русской платформы, Приуралья, Ср. Азии.

*Beresella* Maschaeв, 1937. Тип рода — *B. erecta* Maslov et Kulik, 1955; московский ярус, Подмосковье. Известковая оболочка, иногда участками слабо расширяющаяся, достигает крупных размеров (свыше 5 мм) и пронизана многочисленными прямыми, довольно толстыми и короткими каналами, образующими пояски из рядов мутовок (мутовочные пояски), разделенные плотными беспоровыми промежуточными поясками. Иногда имеется блокировка (рис. 48; табл. XV, фиг. 4—6). Один вид. От середины окского подъяруса н. карбона до в. карбона на Русской платформе.

*Dvinella* Chvogoвa, 1949. Тип рода — *D. comata* Chvogoвa, 1949; ср. карбон, Подмосковье. Известковый чехол в поперечном сечении округлый или чуть овальный, часто изгибающийся. Чехол пронизан многочисленными ветвящимися каналами, образующими мутовочные пояски; последние разделены беспоровыми промежуточными поясками. Два подрода: *Dvinella* и *Trinodella*. Ср. и в. карбон Русской платформы, Приуралья, Ср. Азии.

Подрод *Dvinella* Chvogoвa. Тип подрода — *D. comata* Chvogoвa, 1949; ср. карбон, Подмосковье. Известковые чехлы часто искривлены, с каналами, однократно ветвящимися в пределах стенки; каналы первого порядка обычно короче каналов второго порядка; диаметр каналов от 2 до 7  $\mu$ , чаще 2  $\mu$ . Один вид (рис. 49; табл. XV, фиг. 3). Ср. и в. карбон Русской платформы, Приуралья, Ср. Азии, Японии (?).

Подрод *Trinodella* Maslov et Kulik, 1955. Тип подрода — *T. bifurcata* Maslov et Kulik, 1955; ср. карбон, Подмосковье. Известковые чехлы иногда изогнутые, с дважды ветвящимися в пределах стенки каналами. Каналы первого порядка длиннее каналов второго и третьего порядков; диаметр каналов около 2  $\mu$ .



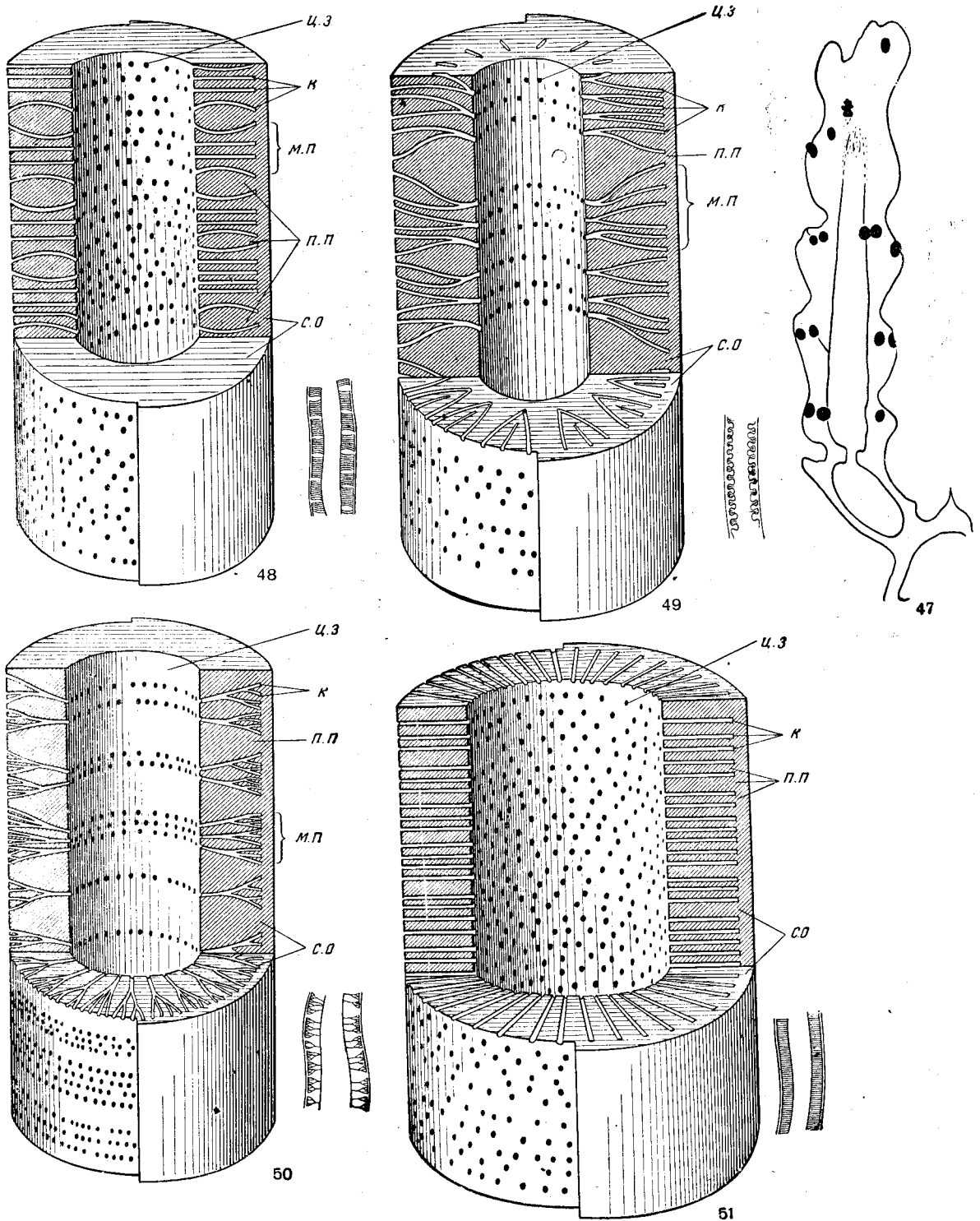


Рис. 47—51.

47 — *Ferganella asiatica* Maslov, × 42; палеоцен (бухарские слои), р. Вахш (Таджикистан) (Маслов, 1955), 48—51 — схема строения известкового чехла (по усредненным размерам) представителей трибы *Bereselleae*; крупные изображения — реконструкции, мелкие — продольные разрезы в шлифах (Маслов и Кулик, 1956): ц. з — центральная зона, к — каналы, м. п — мутовочный пояс, п. п — промежуточный пояс, с. о — стекловатая наружная оболочка; 48 — *Beresella erecta* Maslov et Kulik; 49 — *Dvinella comata* Chvorova; 50 — *Trinodella bifurcata* Maslov et Kulik; 51 — *Samarella setosa* Maslov et Kulik; карбон, Русская платформа

Один вид (рис. 50). Каширский горизонт московского яруса Русской платформы.

*Samarella* Maslov et Kulik, 1955. Тип рода — *S. setosa* Maslov et Kulik, 1955; ср. карбон, Подмосковье. Известковый чехол, в поперечном сечении округлый, слабо изогнутый, пронизан на всем протяжении чехла тесно, неравномерно расположенными прямыми каналами, не образующими мутовочных поясков. От *Dasyoporella* и *Rhabdoporella* отличается наличием внешней прозрачной оболочки, закрывающей наружные отверстия каналов. Один вид (рис. 51). Московский ярус Русской платформы.

#### ТРИБА LINOPORELLEAE

Прямые, неветвящиеся цилиндрические чехлы. Ответвления лишены спорангий. Мезозой.

*Linoporella* Steinmann, 1899 (*Tetraporella* Pchelincev, 1916). Тип рода — *Triploporella capriotica* Oppenheim, 1899; титон, о-в Капри. Первичные ответвления в мутовках ветвятся вторично пучками. Вследствие дальнейшего деления ответвлений образуются дихотомические «ветви» третьего порядка. Указание на существование спорангий на первичных ответвлениях спорны (рис. 52). Два вида. Юра. Ср. Юра Крыма; титон Боснии и о-ва Капри.

#### ТРИБА CAMBROPORELLEAE

Осевая клетка цилиндрическая, округлая или удлинённая, с поверхности покрытая различной формы выпячиваниями, на которых расположены ответвления, иногда сближающиеся в группы. Кембрий.

*Cambroporella* Korde, 1950. Тип рода — *C. tuensis* Korde, 1950; н. кембрий, Тува. Осевая клетка веретенообразной или цилиндрической формы, неветвящаяся. С поверхности несет выпячивания параллелограммоподобные или другой формы, расположенные в шахматном или каком-либо другом порядке. Ответвления булавообразной формы, неразветвленные, собраны в пары или в большем количестве вследствие расположения на соседних краях выпуклостей осевой клетки; между собой не соприкасаются. Известковая оболочка прободена расширяющимися снаруж парными каналами, округлыми в сечении; состоит из двух слоев разной зернистости. Внутренний слой повторяет выпуклости осевой клетки, внешний слой, гладкий с поверхности, заполняет углубления между выпуклостями внутреннего слоя (рис. 53; табл. XVI, фиг. 4, 5). Четыре вида. Н. кембрий Тувы, В. Саян, Кузнецкого Алатау.

#### ТРИБА AMGAELLEAE

Осевая клетка цилиндрическая, неразветвленная, прямая или изгибающаяся. Боковые ответвления простые, с самостоятельной оболочкой. Кембрий.

*Amgaella* Korde, 1957. Тип рода — *A. amganensis* Korde, 1956; ср. кембрий, Якутия. Осевая клетка неразветвленная, цилиндрическая, слегка изогнутая, иногда с выпячиваниями неопределенной формы, в поперечном сечении округлая или местами неправильной формы. Боковые ответвления неветвящиеся, булавообразной формы, расположены почти в шахматном порядке, направлены под углом вверх. Известковая оболочка, отдельная для каждого бокового ответвления, покрывает его по всей длине или частично и имеет цилиндрическую или призматическую внешнюю форму благодаря соприкосновению с соседними оболочками (рис. 54; табл. XVI, фиг. 3). Один вид. Ср. кембрий Якутии.

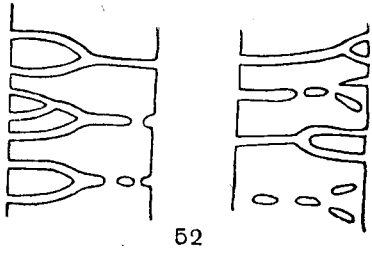
*Siberiella* Korde, 1957. Тип рода — *J. aciculata* Korde, 1956; ср. кембрий, Якутия. Осевая клетка цилиндрическая, неразветвленная, в поперечном сечении округлая. Боковые ветвления неветвящиеся, иглоподобные, утоняющиеся волосовидно, к концам направлены под углом вверх, сближены в пары, расположенные без определенного порядка. Известковая оболочка тонкая, покрывает осевую часть клетки и каждое ответвление в отдельности (рис. 55; табл. XVI, фиг. 2). Один вид. Ср. кембрий Якутии.

#### ТРИБА SELETONELLEAE

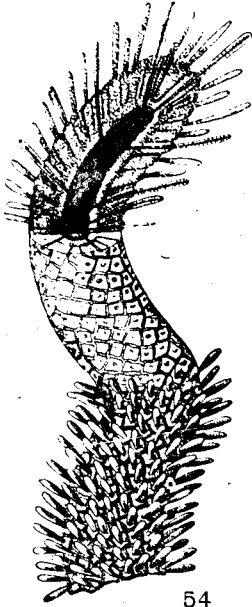
Осевая часть клетки субцилиндрическая или неправильно-пузыревидная, неравномерно разветвленная или образует небольшие выросты, прямая или изогнутая. Ответвления свободные, одинаковой или разной формы на одном и том же талломе, каждое с самостоятельной оболочкой, расположены без определенного порядка. Кембрий.

*Seletonella* Korde, 1950. Тип рода — *S. mira* Korde, 1950; в. кембрий, Казахстан. Центральная часть клетки часто изогнута, с выростами неопределенной формы, замкнутая сверху. Ответвления чаще булавообразной, реже другой формы направлены под углом вверх (рис. 56; табл. XVI, фиг. 8). Один вид. В. кембрий Казахстана.

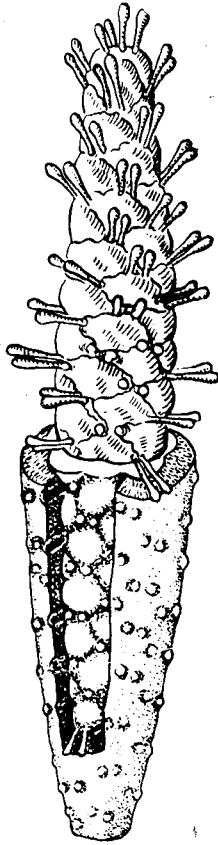
*Mejerella* Korde, 1950. Тип рода — *M. ramosa* Korde, 1950; в. кембрий, Казахстан. Центральная часть клетки неравномерно



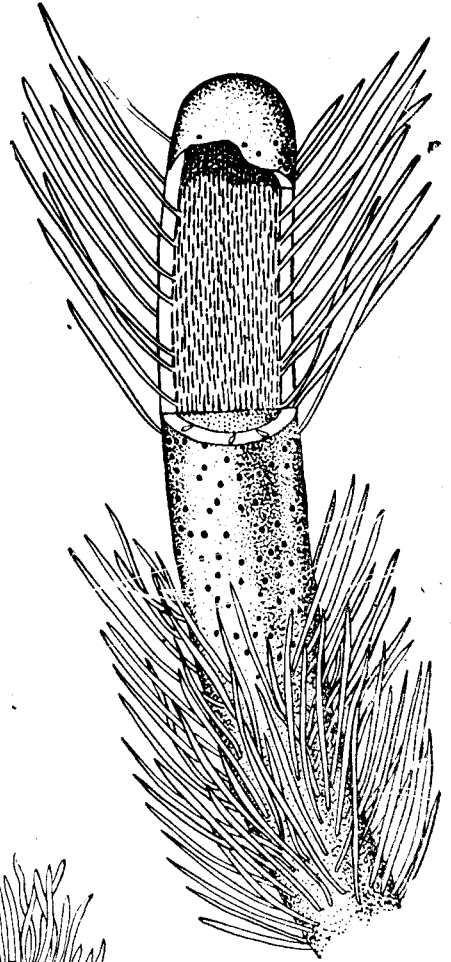
52



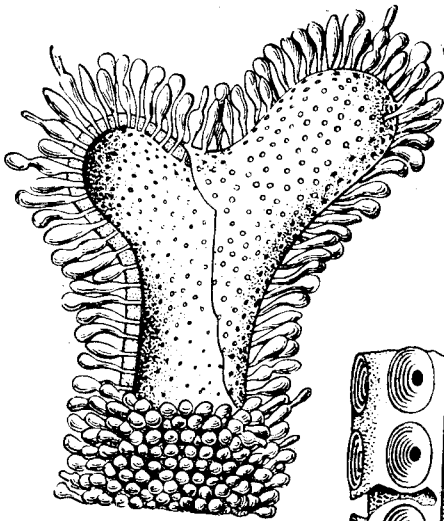
54



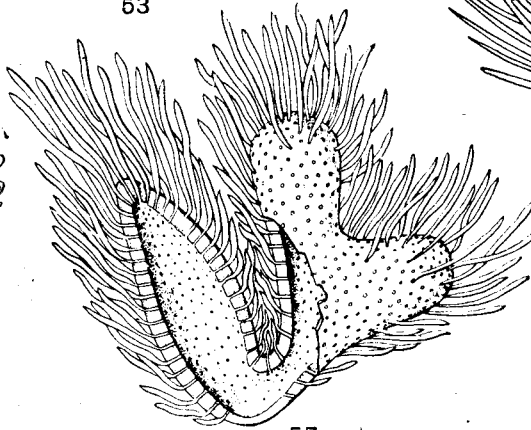
53



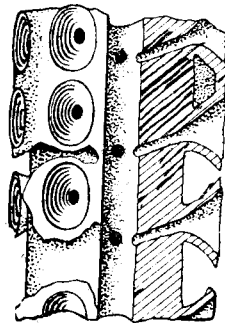
55



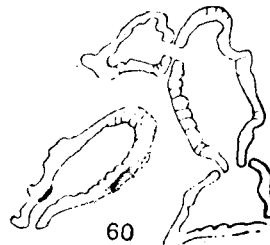
56



57



59



60



58

разветвленная, с выростами неопределенной формы, замкнутая сверху. Ответвления в виде длинных переплетающихся ветвистых трубок,

суженных у основания и направленных вверх. Известковая оболочка тонкая (рис. 57; табл. XVI, фиг. 1). Один вид. В кембрий Казахстана.

## НЕДОСТАТОЧНО ИЗУЧЕННЫЕ СИФОНЕИ

ТРИБА VOLOGDINELLEAE,  
ПРЕДПОЛОЖИТЕЛЬНО ОТНОСИМАЯ К СЕМЕЙСТВУ  
DASYCLADACEAE

Осевая клетка округлая или овально-вытянутая, иногда четковидная. Ветви свободные, каждая имеет самостоятельную оболочку; собраны в мутовки, соприкасающиеся только у основания. Коркового слоя не образуют. Палеозой.

*Vologdinella* Korde, 1957. Тип рода — *V. fragilis* Korde, 1956; н. кембрий, р. Синяя (левый приток Лены). Осевая клетка четковидная, неразветвленная. Боковые ветви лопастевидной формы собраны в мутовки у основания овальных расширений осевой части клетки. Известковая оболочка тонкая (рис. 58; табл. XVI, фиг. 6, 7). Один вид. Н. кембрий бассейна Лены, В. Саян, Кузнецкого Алатау.

## МУТОВЧАТЫЕ ВОДОРΟΣЛИ БЛИЖЕ НЕ ОПРЕДЕЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

*Amicus* Maslov, 1956. Тип рода — *A. fortunatus* Maslov; н. девон, Кузбасс. Известковый чехол прямой, сложной структуры, имеет прямую цилиндрическую центральную ячею с толстой оболочкой. От центральной ячеи мутовками под углом от 90 до 60° отходят боковые тонкие прямые каналы. От середины известковой оболочки эти каналы воронкообразно расширяются к внешней поверхности, при этом более половины воронки выступает из оболочки центральной ячеи и создает индивидуальную для данной воронки тонкую оболочку, которая на выходе образует расширения-площадочки, параллельные внешней поверхности чехла. Эти площадочки могут сливаться с соседними, благодаря чему создаются дополнительные полости, не облекавшие живой организм. В типе рода центральная ячея ступенчато уменьшает диаметр снизу вверх со 140 до 114 μ и имеет диаметр боковых каналов 30 μ; широкое отверстие воронки у выхода 315 μ; внешний диаметр чехла: без конусов 0,9—1 мм; с конусами 1,2 мм; толщина футляра центральной ячеи 250—300 μ (рис. 59; табл. XVII, фиг. 5). Один вид. Н. девон Кузбасса.

*Paradella* Maslov, 1956. Тип рода — *P. recta* Maslov, 1956; карбон, Алайский хребет. Известковые пластины (зонтики?), внутри ко-

торых близ внешних поверхностей с обеих сторон находятся округлые пустоты для спорангиев. Величина и форма пластин и пустот могут быть различными (табл. XVII, фиг. 1). Четыре вида. Н. девон — карбон Кузбасса, Алайского хребта.

*Cateniphycus* Maslov, 1960. Тип рода — *Catena friata* Maslov, 1956; н. девон, Кузбасс. Известковый чехол членистый. Каждый членик имеет вид неправильного мешка с двумя и с большим числом крупных отверстий, которыми при жизни водоросли эти членики соприкасались. Стенки чехла пронизаны мелкими прямыми порами. Внешний диаметр членика от 140 до 400 μ, толщина известковой оболочки 50 μ, ширина отверстий соприкосновения члеников 25—50 μ, ширина пор 1 μ. Один вид (рис. 60; табл. XVII, фиг. 3). Н. девон Кузбасса.

Вне СССР: *Aciculella* Pia, 1927; *Anatolipora* Konishi, 1956; *Apidium* Stolley, 1896; *Archaeoladus* Endo, 1956; *Atractyliopsis* Pia, 1937; *Belzungia* Morellet, 1908; *Bornetella* Munier-Chalmas, 1877; *Briardina* (Munier-Chalmas) Morellet, 1913; *Bröckella* Morellet, 1922; *Callisphenus* Höeg, 1937; *Chalmasia* Solms-Laubach, 1895; *Clavaporella* Kochansky et Herak, 1960; *Clavaphysoporella* Endo, 1958; *Clypeina* Michelin, 1845; *Coelosporella* Wood, 1940; *Conipora*

Рис. 52—60.

52 — *Linoporella capriotica* (Orpenheim); сечение известковой оболочки; юра, о-в Капри; (Steinmann, 1899). 53 — *Cambroporella tuvensis* Korde; реконструкция, × 5; н. кембрий, Тува. 54 — *Amgaella amgaensis* Korde; реконструкция, × 3,5; ср. кембрий, Якутия. 55 — *Siberiella aciculata* Korde; реконструкция, × 4; ср. кембрий, Якутия. 56 — *Seletonella mira* Korde; реконструкция, × 3; в. кембрий, Казахстан. 57 — *Mejerella ramosa* Korde; реконструкция, × 4; в. кембрий, Казахстан. 58 — *Vologdinella fragilis* Korde; реконструкция, × 60; н. кембрий, В. Сибирь. 59 — *Amicus fortunatus* Maslov; реконструкция; н. девон, Кузбасс (Маслов, 1956). 60 — *Cateniphycus friatus* (Maslov) Maslov; сечение члеников по оси (три членика находятся в прижизненном положении), × 40; н. девон, Кузбасс (Маслов, 1956, 1960).



d'Archiac, 1843; *Cylindroporella* Johnson, 1954; *Cymopolia* Lamouroux, 1816; *Dactylopora* Lamarck, 1838; *Descainella* Munier-Chalmas, 1877; *Digitella* Morellet, 1913; *Diplopora* Schafhäütl, 1863; *Discocladella* Pia, 1922, 1936; *Eogoniolina* Endo, 1953; *Eomizzia* Endo et Horiguchi, 1957; *Furcoporella* Pia, 1918; *Goniolina* Orbigny, 1850; *Griphoporella* Pia, 1915; *Gyroporella* Gümbel, 1872; *Holosporella* Pia, 1930; *Indopolia* Pia, 1936; *Jodotella* Morellet, 1913; *Karrerria* Munier-Chalmas, 1877; *Katakamiania* Ishijuma, 1934; *Larvaria* DeFrance, 1822; *Lemoinella* Morellet, 1913; *Macroporella* Pia, 1912; *Meminnella* Morellet, 1913; *Montiella* Morellet, 1922; *Morelletopora* Varma, 1955; *Myrmekioporella* Pia, 1924; *Neogyroporella* Yabe et Toyama, 1949; *Nippophyroporella* Endo, 1959; *Oligoporella* Pia, 1912; *Orioporella* Munier-Chalmas, 1877; *Palaeadasyclus* Pia, 1927; *Parkerella* Morellet, 1922;

*Petrascula* Gümbel, 1873; *Permipora* Elias, 1947; *Phragmoporella* Rezak, 1959; *Physoporella* Steinmann, 1903; *Pseudogyroporella* Endo, 1959; *Pseudoepimastopora* Endo, 1960; *Primocorallina* Whitfield, 1894; *Salpingoporella* Pia, 1918; *Sestrosphaera* Pia, 1920; *Stichoporella* Pia, 1922; *Tersella* Morellet, 1951; *Teutlopora*, Pia, 1912; *Thaumtoporella* Pia, 1927; *Thyrsoporella* Gümbel, 1913; *Trinocladus* Raineri, 1922; *Uragiella* Pia, 1924; *Uteria* Michelin, 1847; *Verticillipora* Rezak, 1959; *Zeapora* Penecke, 1894; *Zittelina* (Munier-Chalmas) Morellet, 1913.

Сомнительные мутовчатые сифонеи: *Callithamniopsis* Whitfield, 1894; *Chaetocladus* Whitfield, 1894; *Palmatophycus* Bouček, 1941; *Pseudovermiporella* Elliott, 1958.

Сомнительные зеленые водоросли: *Buthograptus* Hall, 1861; *Schodackia* Ruedemann, 1942.

## ЛИТЕРАТУРА

Ализаде К. А. 1954. Акчагыльский ярус Азербайджана. Андрусов Н. И. 1887. Eine fossile Acetabularia als Gesteinbildner der Organismus. Ann. Nat. Mus. Wien., Bd. 2(2), S. 77—78.

Вологдин А. Г. 1940. Археоциаты и водоросли кембрийских известняков Монголии и Тувы, ч. I. Тр. Монгольск. эксп., № 34, стр. 18—21.

Кордэ К. Б. 1950<sub>1</sub>. Dasycladaceae из кембрия Тувы. Докл. Акад. наук СССР, т. 63, № 2, стр. 371—374.— 1950<sub>2</sub>. К морфологии мутовчатых сифоней карбона Северного Урала. Докл. Акад. наук СССР, т. 73, № 3, стр. 569—571.— 1950<sub>3</sub>. Остатки водорослей из кембрия Казахстана. Докл. Акад. наук СССР, т. 73, № 4, стр. 809—811.— 1950<sub>4</sub>. Новые роды и виды известковых водорослей из каменноугольных отложений Северного Урала. Тр. Моск. об-ва испыт. природы, т. I, стр. 175—179.— 1953. Наставление по сбору и изучению ископаемых водорослей. Изд-во Акад. наук СССР, стр. 3—24.— 1957. Новые представители сифонниковых водорослей. Мат. к основам палеонтол., вып. 1, стр. 67—75.

Ливенталь В. Э. 1946. Ископаемые остатки известковых водорослей в плиоцене Азербайджана. Докл. Акад. наук СССР, т. 51, № 2, стр. 145—149.

Максимова С. В. 1960. Фациально-экологическая характеристика нижнедевонских отложений р-на Гурьевска (Кузбасс). Мат. геол. нефт. Кузбасса. Изд-во Акад. наук СССР, т. 26—72. Маслов В. П. 1935. Некоторые палеозойские карбонатные водоросли Южного Урала. Тр. Всес. науч.-исслед. ин-та мин. сырья, вып. 72, стр. 3—6.— 1937. Атлас карбонатных пород. Ч. I. Породообразующие организмы, стр. 6—10—1939. Находка зеленых водорослей в палеозое Казахстана. Пробл. палеонтол., т. 5, стр. 290—296.— 1955. О новых формах третичных водорослей. Докл. Акад. наук СССР, т. 103, № 1, стр. 145—149.— 1958. Новые находки водорослей в юре Крыма. Докл. Акад. наук СССР, т. 121, № 2, стр. 354—357.— 1960<sub>1</sub>. Ацикулярии и их значение для стратиграфии СССР. Палеонт. журн., № 3, стр. 115—122.— 1960<sub>2</sub>. Новые водоросли мела Копет-Дага (Туркмения). Докл. Акад. наук СССР, т. 134, № 4, стр. 939—941. Маслов В. П.

и Кулик Е. Л. 1956. Новая триба водорослей (Bereselleae) из карбона Урала. Докл. Акад. наук СССР, т. 106, № 1, стр. 126—130. Махаев В. Н. 1940. Материалы к познанию ископаемых водорослей СССР. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. геол., т. 18, № 5—6, стр. 61—70. Москаленко Т. А. 1952. Мутовчатые сифонниковые водоросли ордовика Прибалтики. Автореф. диссерт. Изд. Ленингр. ун-та, стр. 1—20.

Пчелинцев В. Ф. 1925. Hydrozoa и Dasycladaceae мезозоя Крыма. Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., отд. геол. и мин., т. 55, вып. 4, стр. 69—70.

Хворова И. В. 1949. Новый род мутовчатых сифоней из среднего карбона Московской синеклизы. Докл. Акад. наук СССР, т. 65, № 5, стр. 749—751.

Швецов М. С. и Бирин Л. М. 1935. К вопросу о петрографии и происхождении окских известняков района Михайлово—Алексин. Тр. Моск. геол. треста, вып. 10, стр. 1—86.

D'Archiac E. J. 1843. Description géologique du département de l'Aisne. Mém. Soc. géol. France, v. 5, pt. 2, p. 386.

Carozzi A. 1955. Dasycladaceae du Jurassique Supérieur du Bassin de Genève. Eclog. géol. Helv., v. 48, N 1, p. 32—67.

Dorr M. E. a. Johnson J. H. 1942. The Permian algal genus Mizzia. J. Paleontol., v. 16(1).

Elliott G. F. 1957. New calcareous algae from the Arabian Peninsula. Micropaleontol., v. 3, N 3, p. 227—230. Endo R. 1961. Commemorative volume dedicated to prof. R. Endo. Sci. rep. Saitama Univ. ser. B, 142 p.

Favre J. 1932. Présence d'une nouvelle espèce d'algue siphonnée dans le Valanginien du Jura Central. *Clypeina inopiata* nov. sp. Eclogae géol. Helvetiae, v. 25(1), p. 11—16.

Herak M. a. Kochansky V. 1960<sub>1</sub>. Gymnocodiaceae calcareous algae in the permian of Yugoslavia. Geol. Vest. Zagreb, v. 13 p. 185—195.— 1960<sub>2</sub>.

Calcareous algae of the young paleozoic and mesozoic of Yugoslavia and their application in the stratigraphy. Rep. Intern. Geol. Congr., XXI, Sess. Norden, pt. VI, p. 90—97. Hillis I. W. 1959. A revision of the genus *Halimeda* (order Siphonales). Inst. Marine Sci., v. VI, p. 321—403. Höeg A. 1932. Ordovician algae from the Trondheim area. Skrift. Norks. Vidensk. Akad. Oslo, Math.-Nat. Kl., N 4, p. 63—65.

Johnson J. H. 1954. Cretaceous Dasycladaceae from Gillespie County, Texas. J. Paleontol., v. 28, p. 787—790.—1961. Jurassic algae from the subsurface of the Gulf Coast. J. paleontol., v. 35, N 1, p. 147—151.

Konishi K. a. Rezak R. 1959. Studies of Silurian (Gotlandian) algae. Quart. Colo. school Min., v. 54, N 1, p. 1—163. Kóchanský V. a. Herák M. 1960. On the carboniferous and permian Dasycladaceae of Yugoslavia. Geol. Vestn. Zagreb, v. 13, p. 63—94. Krivan-Hutter E. 1957. Algues vertes des couches éocènes inf. de la Hongrie. Föld. Közl., v. 87, N 4, p. 447—451.

Morellet L. 1922. Nouvelle contribution à l'étude des Dasycladacées tertiaires. Mém. Soc. géol. France, v. 25, fac. 2, mém. N 58, p. 1—35. Muniér-Chalmas E. 1877. Observations sur les algues calcaires appartenant au groupe des siphonées verticillées (*Dasycladées* Harv.) et confondues avec les foraminifères. C. R. Acad. Sci. Paris, v. 85, p. 814—817.—1879. Observations sur les algues calcaires confondues avec

les foraminifères et appartenant au groupe des siphonées dichotomes. Bull. Soc. géol. France, sér. 3, v. 7, N 10, p. 661—670.

Pfender J. 1927. Sur la présence de *Clypeina* Michelin dans les couches de passage du Jurassique au crétacé, en Basse-Provence calcaire; de son identité avec l'organisme A du Purbeckien marin au Salève (Favre et Joukowsky). Bull. Soc. géol. France, sér. 4, N 27, p. 89—90. Pia J. 1922. Einige Ergebnisse neueren Untersuchungen über die Geschichte der Siphoneae Verticillatae. Zschr. f. induct. Abstammungs, Bd. 30, S. 63.—1925. Die Diploporen der Trias von Süddalmatien. Sitzb. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl., Abt. 1, Bd. 135, S. 329.—1928. Die Anpassungsformen der Kalkalgen. Paläobiologica, v. 1, S. 211—224. Pia J. a. Rao K. S. 1937. Dasycladaceen aus Zwischenlagen des Dekkantrapps bei Rajahmundra in Süd-Indien. Sitzb. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl., Bd. 146, S. 227—235.

Solms-Laubach H. 1895. Monograph of the Acetabularieae. Trans. Linnean Roy. Soc. London, ser. 2, Botan., v. 5, pt. 1. Steinmann G. 1893. Ueber silurische Siphoneen. N. J. Min., Geol. u. Paleontol., Bd. II, S. 135. Stolley E. 1896. Untersuchungen über *Coelosphaeridium*, *Cyclocrinus*, *Mastopora* und verwandte Genera des Silur. Arch. Antrop. Geol. Schleswig-Holstein, Bd. I, H. 2, S. 176—282.

Wood A. 1942. The algal nature of the genus *Koninckopora* Lee, its occurrence in Canada and Western Europe. Quart. J. Geol., v. 98, pt. 3—4, p. 205—220.

# ТИП СНАРОРНУТА. ЛУЧНИЦЫ, ИЛИ ХАРОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ<sup>1</sup>

## ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Зеленые, богатые хлорофиллом водные растения с хорошо выраженным осевым побегом, со сложно построенными многоклеточными органами размножения и многоклеточным расчлененным вегетативным телом. От главной оси или стебля отходят мутовки боковых ответвлений, часто называемые листьями. От нижней части стебля внедряются в дно бассейна корневидные отростки или ризоиды. Некоторые части слоевища и органов размножения имеют способность обызвестляться, благодаря чему сохраняются в ископаемом состоянии.

Известны с девона по настоящее время.

### История изучения

Вначале современные хары вследствие их внешнего сходства были отнесены в 1623 г. Баухиным к хвощам. Позднее Линдлей (Lindley) отнес их ко мхам, а Валенберг (Walenberg) — к криптогамовым (тайнобрачным) растениям. Линней в 1745 г. рассматривал их как цветковые растения. В 1843 г. Браун (Braun) и Мигула (Migula) принимали их за водоросли, близкие ко мхам, и помещали их между этими двумя группами. Энглер (Engler) и вслед за ним Филарский (Filarsky) относили их к зеленым водорослям из высокоразвитых Chlogorphyta.

В настоящее время принято считать, что хары представляют естественную группу, не имеющую ясных связей с другими водорослями. Сходство органов размножения у харовых и мхов считается случайным, и никаких родственных связей между ними не устанавливается. Некоторое сходство в сложении слоевища (мутовчатые ответвления) можно найти с мутов-

чатými сифонейми (дазикладовыми), но хары достигли значительно более сложной организации слоевища и органов размножения, чем сифоней. Однако Л. И. Курсанов и Н. А. Комарницкий филогенетически связывают хары с мутовчатými сифонейми

Первое упоминание об ископаемых харах появилось в 1780 г., когда Сольдани (Soldani) изобразил несомненную хару как раковину моллюска. В 1785 г. Дюфурни-де-Вийе (Dufurni-de-Villet) на заседании французской Академии наук изложил детальное описание оогония хар, назвав его «вихрем» или «водоворотом». Ламарк (Lamarck) в 1804 г. описал оогонии хар Парижского бассейна под названием *Gyrogonites medicaginula*, рассматривая их как раковины проблематических моллюсков; истинное их происхождение впервые расшифровал в 1812 г. Леман (Lehman). Броньяр (Brongniart) в 1822 г. переописал гирогонит Ламарка под названием *Chara medicaginula* и добавил два новых вида. Лайелль (Lyell) в 1826 г. описал из олигоцена новый вид *Chara tyberculata* с бугорками на спиралях, который в дальнейшем послужил для выделения нового рода — *Kostogyra*, представленного только ископаемыми остатками. В 1840 г. Соверби (Sowerby) описал оогонии хар из верхнемеловых отложений Центральной Индии.

Зандбергером (Sandberger) в 1849 г. в среднем девоне были найдены несколько иные образования, названные им *Sycidium* и отнесенные к фораминиферам.

В 1856 г. Пандер (Pander) описал округлые тела со спиральной скульптурой в девоне из окрестностей Павловска (близ Ленинграда). Он назвал их трохилисками, считая, что это

<sup>1</sup> Составил В. П. Маслов.

семена Lycopodiaceae. Его материал пересматривал Эренберг, который отверг их растительное происхождение и отнес к фораминиферам (р. *Miliola*). Квенштедт (Quenstedt) в 1861 г. впервые дал изображения трохилисков, считая их близкими к сицидиумам, а в 1867 г. сравнил их со «споропочками» хар. В 1880 г. Траутшольд эти же формы трохилисков рассматривал как яйца рыб.

В 1860 г. Унгер описал хары из верхнемеловых отложений осадков Галиции, а Геер (Heer) в 1865 г. — из пурбекских отложений Швейцарии. В 1869 г. Шимпер (Schimper) в своей «Палеоботанике» перечислил 39 известных в то время видов хар. Штахе (Stache) в 1889 г. выделил из палеогена Триеста новые роды *Kosmogyra*, *Lagynophora*, *Kosmogyrella* и *Cristatella*. В 1873 г. Меек (Meek) описал округлые тела со спиральной скульптурой из н. девона Огайо (США) и отнес их к харам.

А. П. Карпинский (1906) всесторонне исследовал образования, описывавшиеся под родовыми названиями *Sygidium* и *Trochiliscus*. Изучив эти образования в шлифах, он сравнил их со строением и развитием фруктификаций или «оогоний» современных хар и пришел к выводу о принадлежности двух упомянутых групп к Charophyceae. Работа А. П. Карпинского выделяется полнотой исследования и убедительностью доводов, но она не получила должной оценки у иностранных исследователей (Бэлл, Гровс). Бэлл (Bell, 1922) снова пересмотрел вопрос о принадлежности этих тел к харофитам и пришел к выводу о том, что спиральные ленты у трохилисков являются поверхностными следами, а не спиральными клетками харовых, что совершенно не вяжется с фактическим материалом и наблюдениями А. П. Карпинского.

Весеред (Wethered) в 1890 описал из юрских отложений Англии новый вид стержней, которые в 1916 г. Рейд и Гровс (Reid a. Groves, 1921) отнесли к р. *Clavator*, в дальнейшем детально описанным Гаррисом (Harris, 1939).

Пиа (Pia, 1927) в справочнике Хирмера дал следующую классификацию харовых:

## Несомненные Charophyta

### 1. Characeae

*Nitelleae* (*Nitella*, *Tolypella*)?

*Chareae* (*Chara*, *Tolypellopsis*)

*Lagynophoreae* (*Lagynophora*)

Гипотетические роды ископаемых Charophyta (*Characeites*, *Gyrogonites*, *Kosmogyra*, *Kosmogyrella*)

### 2. Palaeocharaceae (Palaeochara)

### 3. Clavatoraceae (Clavator)

Сомнительные Charophyta (*Palaeonitella*, *Trochiliscus*, *Sygidium*)

В 1928 г. В. В. Степановым впервые в СССР были описаны хары из сарматских отложений Украины.

В 1933 г. Гровс (Groves, 1933) дал сводку по харовым водорослям с перечислением известных видов. Пэк (Peck, 1934, 1936), посвятив специальную работу трохилискам и сицидиям девона и н. карбона США, коснулся истории их изучения, характеристики живущих харофитов, морфологии трохилисков и сицидий, методики изучения, терминологии, классификаций харофитов и их распространения по вертикали. По обстоятельности и охвату эта работа относится к одной из наилучших по древним харофитам. В дальнейших работах Пэка в 1934—1957 гг. в области изучения харофитов дано много описаний новых морфологических форм: были выделены новые роды (*Aclistochara* и др.) и виды, а также доказано стратиграфическое значение харофитов с девона по третичный период. В результате многолетних работ Пэка для С. и Ю. Америки выявился ряд комплексов харофитов для девона, карбона, юры, апта, альба, сеноман-турона, палеоцена, эоцена, олигоцена, миоцена и плиоцена.

Монография Гарриса (Harris, 1939), посвященная описанию верхнеюрских известковых остатков родов *Clavator* и *Perimneste*, явилась новой ступенью в познании харофитов с утрикулами. Так как эти ископаемые были найдены в виде плодоношений, сидящих на вегетативных частях, детальное их описание позволило представить себе все растение целиком. Вегетативные части изучались Гаррисом не только по их внешней форме, но и в параллельных сечениях, что важно для определения остатков в шлифах.

В 40-х годах Рашки (Rasky, 1945, 1952) было начато изучение харофитов Венгрии. Эта исследовательница дала монографию по морфологии третичных харофитов с фотографиями, а не с рисунками, как это делалось обычно.

В. П. Маслов (1947) на третичном материале из Киргизии предложил существенно иную методику изучения ископаемых ооспорангиев по сравнению с применявшейся ранее, а именно: делать описание и измерения не только с внешней поверхности, но и в шлифе, проходящем через ось известковой оболочки ооспорангия. Кроме того, В. П. Масловым были установлены местоположение и форма базальной пластинки у *Tectochara merianii* (Unger) Grambast, двуслойность известковой оболочки, особая структура вершины, отличающаяся от таковой боковых стенок ооспорангия, структура основания гирогонита, а также разные типы сохранныости.



Вслед за работой В. П. Маслова в 50-х годах как в СССР, так и за рубежом появился ряд работ, ревизирующих и вновь описывающих ранее известные виды. Медлер (Mädler, 1953) сначала на основании только внешней морфологии и строения вершины выделил ряд новых родов и предложил новые систематику и филогению (Mädler, 1953, 1955). Затем в 1954—1959 гг. Хорн аф Рантцин (Horn af Rantzien), а в 1953—1960 гг. Грамба (Grambast) на основании внешней и внутренней структуры подвергли пересмотру роды Медлера и других более ранних исследователей и изменили всю систему классификации, так что филогения, предложенная Медлером в 1957 г., а также хронологическая эволюция хароидей, предложенная Грамба в 1959 г., устарели так же, как и все другие схемы (Пэк, 1953; Маслов, 1957; Колесников, 1960). Грамба и Хорн аф Рантцин дали очень много нового для систематики и таксономии сем. Characeae, но методика изучения этих исследователей существенно различна. Грамба, кроме детального морфологического описания, выделяет из гирогонита (известковой оболочки ооспорангия) базальную пластинку, считая, что каждый род отличается особой формой этой пластинки (Grambast, 1956<sub>2</sub>). Хорн аф Рантцин приходит к выводу, что толщина пластинки зависит от возраста, и, описывая ее в шлифе, не придает ей особого значения. Анатомическое строение у этого автора основывается на изучении шлифов, чего Грамба не делает.

Оба эти исследователя согласны с мнением Пэка о том, что внешняя орнаментация может присутствовать или отсутствовать у одного и того же вида, вследствие чего сем. Kosmogygaseae (роды *Kosmogyra*, *Kosmogyrella*) Хорн аф Рантцином было уничтожено.

Последние работы Хорн аф Рантцина (1959<sub>1,2,3</sub>) привели к переименованию ряда родов в орган-роды, а их виды — в орган-виды, и лишь те роды, ооспорангии которых были найдены сидящими на вегетативных частях растения, рассматриваются как подлинные роды. Из прежнего обширного рода *Chara* в ископаемом состоянии оставлены лишь единичные виды. Новые роды и виды были описаны из девонских отложений (Рейтлингер и Ярцева, 1958; Самойлова, 1955, 1959). Шокетт (Choquette, 1956) впервые описал из девона С. Америки под названием *Eochara* хароиды с левозавернутыми спиральями; это указывает на то, что исследователи XIX в. не ошиблись, рисуя некоторые «трохилиски» с левозавернутыми спиральями. Вуд (Wood, 1959) дал интересные таблицы измерения ооспорангиев ныне живущих хароидов, что может служить подсобным ма-

териалом для сравнения с современными формами, так как один и тот же размер отвечает нескольким видам, в особенности у р. *Nitella*. Наконец, Тонджиоржи (Tongiorgi, 1956) и Росс (Ross, 1960) положили начало изучению популяций у ископаемых хароидов и сравнению их с популяциями у современных форм.

Из краткого обзора истории изучения ископаемых хароидов становится ясным, что интенсивное изучение и пересмотр существовавших методик и систематики начались лишь с 1947 г. и что мы находимся в периоде становления не только классификации, но также терминологии и методики исследования хароидов.

### Общая характеристика и морфология

Обызвествление захватывает у хароидов как вегетативные части, так и женские органы размножения. Степень обызвествления и сложность вегетативных частей харовых бывают различны. Обычно они состоят из центральной известковой трубки, или «стебля», от которой отходят мутовками «ветви» или «листья» в виде известковых трубок разной длины. Стержни и ветки могут быть покрыты «корой» из ряда дополнительных известковых трубок, расположенных параллельно центральному стержню или спирально охватывая его. Узлы, от которых отходят мутовки ветвей, иногда имеют сложное строение (например, у рода *Clavator*), междоузлиям проще, но порой осложнены разделением периферических трубок на ряд клеток и дополнительными клетками, образующими шипы, розетки и т. п. на поверхности трубок.

Для характеристики женских органов плодородия ниже приводится анатомия известковой оболочки ооспорангия наиболее распространенного рода *Chara*.

Ооспорангий («споропочка») состоит из следующих частей: 1) оболочки, называемой «гирогонитом», сложной спиральными клетками, или «спиральями»; 2) коронулы или коронки — маленького органа на вершине, состоящего из пяти или десяти клеток; 3) обычно короткой клетки, называемой стеблевой клеткой, соединяющей основание ооспорангия со стеблем и не сохраняющейся в ископаемом виде; 4) более или менее эллипсоидального тела — оосферы, занимающей центральную полость ооспорангия и после оплодотворения превращающуюся в ооспору с оболочкой («орешек»). Когда споропочки зрелы и оплодотворены, пять спиральных клеток, образующих оболочку вокруг споры («орешка»), начинают выделять известь. Последняя выпадает внутри клеток, замещая протоплазму, главным образом

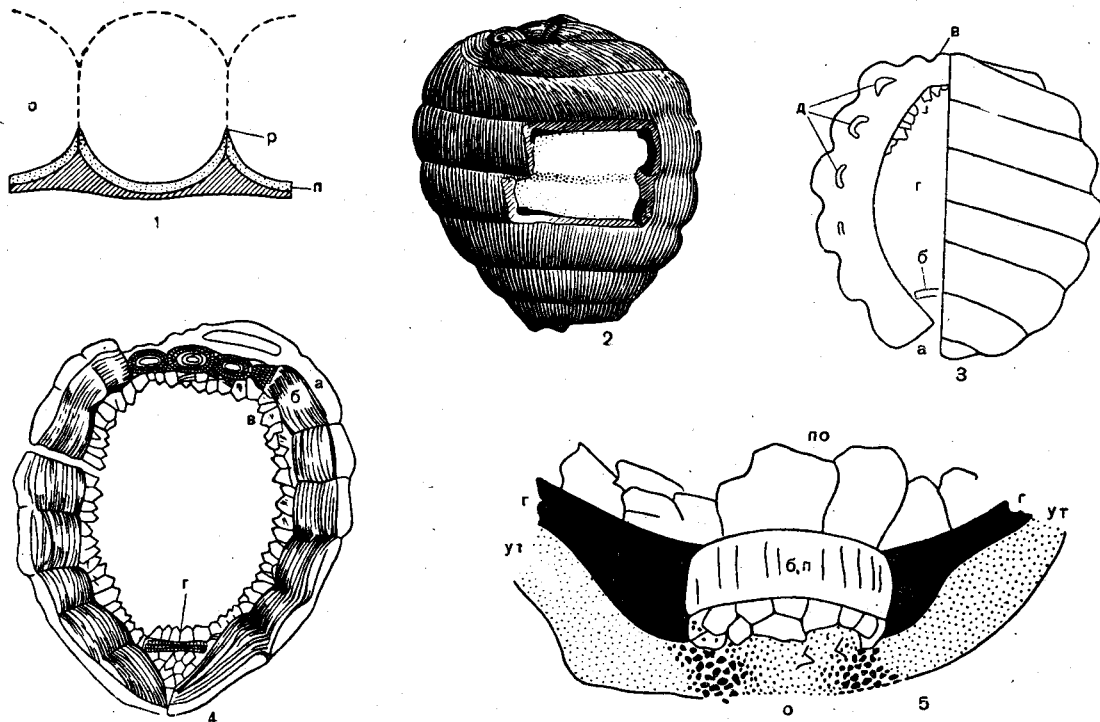


Рис. 1. Поперечное сечение через партекальцины — спиральные известковые ленты («спиральные клетки») современной хары (по Медлеру, 1953):

п — партекальцины, р — ребра в швах; о — обызвествление у некоторых ископаемых форм

Рис. 2—5.

2 — gyrogonite *Tectochara*: наружный вид с изломанным внешним слоем, под которым видны белый слой и пустоты (каналы) от спиральных клеток в виде черных полостей под темным внешним слоем. 3 — схема фоссилизация gyrogonита хары; справа — наружный вид, слева — разрез; 3а — место прикрепления базальных клеток; 3б — базальная пластинка; 3в — основание коронулы; 3г — внутренняя пустота, отвечающая орешку или оогонию, наверху — выкристаллизовавшийся вторичный кальцит; 3д — пустоты от спиральных клеток (по Маслову, 1947). 4 — *Tectochara merianii* var. *acutalis* Maslov: сечение, близкое к основанию,  $\times 42$ : 4а — внешний слой; 4б — внутренний слой со штриховкой; 4в — инкрустации вторичного кальцита, обрастающие внутреннюю поверхность gyrogonита и иногда принимаемые за мембрану (оболочку орешка); 4г — базальная пластинка; третичные отложения, Киргизия (по Маслову, 1947). 5. Схема расположения базальной полости у *Chovanella* в осевом сечении: по — полость, при жизни занятая оосферой; г — внутренняя известковая оболочка (gyrogonит), ут — внешняя известковая оболочка (утрикул), б, п — базальная пластинка, о — базальное отверстие (по В. П. Маслову)

на внутренней, обращенной к ооспоре стороне. Известковое содержание пяти спиральных клеток формирует твердую оболочку, несомненно имеющую защитный характер. Пять клеток вершины ооспорангия, образующие коронку, и единственная базальная, или стеблевая, клетка обычно не обызвествляются. Поэтому когда плод становится сухим и мягкие части отваливаются, ооспорангий легко отделяется, а спиральные клетки приобретают вид плотно прижатых друг к другу лент, валиков или желобков, в зависимости от количества выделявшейся в них известии. В ископаемом состоянии находят спиральные клетки различной толщины, начиная от вогнутых лент *Tolypella* до очень выпуклых шнуров типа *Chara medicaginula*.

Форма спиралей служит одним из видовых признаков (табл. XVIII, фиг. 1—3).

По Медлеру (Mädler, 1953), спиральные клетки оболочки ооспорангия у разных форм имеют различный характер кальцитизации. Поперечные сечения через известковые оболочки дают возможность охарактеризовать поверхность и степень кальцитизации оболочки (рис. 1). Медлер совершенно не касается вопроса механического отщепления отдельных слоев спиральных лент, микроструктуры и строения кальцитовой оболочки. Некоторые авторы (например, Степанов, 1928; Horn af Rantzien, 1959<sub>3</sub>) указывают на присутствие внутри gyrogonита особой пленки, или «мембраны», или скорлупы орешка, которая либо выстилает внутреннюю поверхность из-

вестковой оболочки, либо оторвана от последней. У современных хар «мембрана» служит важным диагностическим видовым признаком, так как несет на своей поверхности различные выступы или поры. В ископаемом состоянии «мембрана» редко сохраняется, но иногда может быть выделена растворением известковой части, так как обычно она не обызвествлена. Может быть, ей отвечает тонкозернистый (в шлифе темный) слой, иногда выступающий с внутренней стороны известковую оболочку гиригонита. Иногда спиральная клетка выделяла два слоя кальцита: наружный прозрачный и внутренний белый, непрозрачный (рис. 2). При фоссилизации коронка и базальные (стеблевые) клетки сохраняются лишь в исключительных случаях. Некоторые авторы принимали вздутые конусы спиральных клеток за коронку.

Обстоятельную сводку морфологии и анатомии женских органов размножения мы находим у Хорн аф Рантцина (1956<sub>2</sub>). Женский орган размножения современных харофитов, согласно этому исследователю, в зрелом виде называется спорофидием; он состоит из оогония, его оболочки (споростегия) и базальных клеток. Оогоний состоит из оосферы и стерильных клеток оогония. Споростегий состоит из узловой клетки (или клетки у основания оогония), спиральных клеток и клеток коронки. После оплодотворения яйцеклетка превращается в зиготу и весь спорофидий внутренне и наружно изменяется, превращаясь в плод. Так же как и спорофидий, этот плод разные исследователи называли по-разному; Хорн аф Рантцин предлагает название ооспорангий. Ооспорангий состоит из ооспоры и оболочки, или спорангиодерма. Ооспора состоит из нуклеуса (орешка), плазмы и оболочки спорины (состоящей из эндо- и эктоспорины; она называется также мембраной). Спорангиодерм состоит из кальцины и споростины (состоящей из эндо- и эктоспоростины). Кальцина или известковая оболочка образована плазмой спиральных клеток. В ископаемом виде спорофидий невозможно отличить от ооспорангия, но, несмотря на это, желательно приблизиться в терминологии к анатомическим названиям живущих харофитов. Фоссилизированную известковую оболочку большинство современных исследователей называет гиригонитом. Этому термину отвечает прежде очень распространенный термин «оогоний», как видим, уже применяемый к живым харофитам в ином смысле.

Терминология отдельных частей гиригонитов очень разнообразна. Перечисляя ее, Хорн аф Рантцин вводит для спиральных кальцитовых лент термины эндокальцина (или по В. П. Маслову — внутренний известковый слой) и эк-

токальцина (или внешний слой). Сохранившуюся мембрану он называет спориной; последняя может сохранить эндо- и эктоспору. Внутренняя часть, отвечающая ооспоре или оосфере, может содержать измененные остатки органического вещества или остаться в виде полости.

Наиболее применимый, по Хорн аф Рантцину, термин для известковых спиральных лент — «известковая спираль» (lime spiral), который имеет множество синонимов (обороты, спиральные клетки, спиральные ленты и т. д.). На русском языке термин «клетки» неудачен; называть клетками обызвествленные части неудобно, поскольку это не клетки, а их выделения. Если же спиральное завивание отсутствует, как, например, у сицидиумов, то мы будем иметь дело не с «лентами», или «ребрами», а с различной формой клеточных выделений. Поэтому рационально ввести особый термин — партекальцина — для обозначения единицы известкового выделения одной клетки.

Ниже приведен список наиболее употребительных терминов и их значение.

Межклеточное ребро (intercellular ridge — Peck, 1934) — валик между партекальцинами. Межклеточные сугуры (intercellular sutures, или fossules, или furrows) — шов между партекальцинами. «Клеточные» и «межклеточные» бугры — выступы в виде валиков, бугров, палочек на партекальцинах. Спиральные каналы — полости внутри спиральных партекальцин у орган-рода *Tectochara*. Апикальная пора — отверстие на вершине. Базальная пластинка (или, по английским авторам, затычка — plug) — пластинка или пробка, закрывающая изнутри базальную пору. Базальная пора, или базальное отверстие. Базальный вырост, или решетчатая клетка основания (cage, claws) — обызвествленные участки узловой клетки в основании ооспорангия.

Фоссилизированные гиригониты в шлифе выглядят следующим образом (рис. 3 и 4). Внутренняя полость, обычно пустая или частично, окружена оболочкой, состоящей из двух слоев различной структуры. В вертикальном сечении по оси оболочка из спиралей образует овал различной формы у разных видов. У основания, где находилось отверстие, иногда присутствует горизонтальная темная известковая пластинка, прикрывающая вход во внутреннюю полость (рис. 3б, 3в, 4г, 5). Эта «базальная пластинка», по наблюдениям В. В. Степанова (1928) и Грамба (1956), имеет пятиугольное очертание.

Грамба (Grambast, 1956) в специальной работе касается формы базальной пластинки, выделяя ее из основания гиругонита. Он считает, что базальная пластинка служит хорошим диагностическим признаком для некоторых родов харофитов. Так, у ископаемых и живущих форм р. *Chara* базальная пластинка имеет форму усеченной пентагональной пирамиды, в некоторых случаях довольно высокой, с плоской верхней и вогнутой нижней поверхностями. У *Tectochara* базальная пластинка тонкая, со слабовогнутой верхней и выпуклой нижней поверхностями. Базальная пластинка *Brachychara* вытянута вверх и уже не имеет формы пластинки, а представляет собой пирамиду, суженную внизу, с острыми ребрами; она часто состоит из двух слоев, легко отделяющихся друг от друга. У р. *Sphaerochara* базальная пластинка представлена низкой призмой, грани которой немного вогнуты. Ее верхняя гладкая, вогнутая или плоская поверхность представляется в виде диска, а нижняя, наоборот, образует пятиугольную звездочку. В гиругоните звездочка находится на уровне внешней поверхности последнего и точно закрывает базальное отверстие. У *Aclistochareae* базальных пластинок не найдено, а у *Nitella* вместо базальной пластинки ниже отверстие закрывается тремя специальными «клетками» разной величины и формы, не зависящими от кальцины. Природа базальной пластинки, несомненно, органическая, но назначение ее неясно. Возможно, что она закрывает отверстие во внутреннюю часть споропочки, образующейся при отрыве ооспорангия от стебля. У девонского орган-рода *Chovanella* базальная пластинка дуговидно выгнута внутрь ооспорангия (рис. 5).

Внутренний слой гиругонита в проходящем свете несколько затемнен, в отраженном он белый. Внутренний слой часто толстый, равномерно-слоистый, с неясной штриховкой в виде выгнутых ясных черточек. У вершины оба слоя иногда утоняются. Внутренний слой имеет здесь вздутые бесструктурные утолщения; внешний слой прикрывает внутренний тонким слоем. У основания гиругонита спиральные ленты или партекальцины постепенно утоняются или внезапно обрываются, образуя воронку, сходящую к отверстию основания (рис. 3а). Вершина гиругонита несколько иного характера, чем боковые спирали, как по внешней форме, так и по внутренней структуре. По-видимому, основание коронки образуют или концы спиральных клеток, или особо выделенная оогонием площадочка (рис. 3в). Обычно на последней имеются вздутя.

При определении ископаемых оогоний хар пользуются следующими признаками.

**Внешние особенности:** внешняя форма и величина гиругонита; количество оборотов спиралей, видимых с одного бока гиругонита; ширина спиралей у «экватора»; угол наклона шва к «экватору»; вздутая плоская или вогнутая поверхность спиральных клеток, а также бугорки на последних (в случае их присутствия); форма вершины гиругонита; отношение длинной оси к короткой (некоторые авторы указывают величину базального от-ростка); отношение длинной оси к расстоянию от вершины до экватора.

**Внутренняя структура:** строение стенки; строение базальной пластинки; толщина спиралей и иногда характер и строение мембраны или оболочки ооспоры; высота и ширина ооспоры или внутренней полости гиругонита; степень сохранности ооспоры.

Величина гиругонитов разных форм хар сильно колеблется. Наименьшие размеры наблюдались у «*Tolypella*» из олигоцена: длина 275—300  $\mu$ , ширина 200—250  $\mu$ . Наиболее крупные формы относятся к «*Kosmogyra*» из нижнетретичных отложений; величина их достигает 1800—2000  $\mu$  в длину и 1000  $\mu$  в ширину.

Колебания в размерах ныне живущих форм значительно меньше, и их величина не достигает размеров указанных крупных третичных форм. Гровс считает, что размер гиругонита как видовой признак не всегда благонадежен.

Доллфус и Фритель (Dollfus a. Fritel, 1928) указывают, что в современных харах один и тот же вид в различной стадии развития (в зависимости от зрелости оогония) дает разный рельеф спиральных клеток, различный наклон их швов, разную форму и разную величину спорангия. Фруктификации у *Chara hispida*, сначала маленькие, овальные, с очень наклонным швом, становятся округлыми, с почти горизонтальным швом. При зрелом состоянии величина оогония увеличивается вдвое, форма становится правильной сферической, швы—горизонтальными. С эволюцией оогония варьирует и рельеф спиралей: вначале они вогнутые со швом в виде желобка, затем спирали делаются плоскими и более или менее выпуклыми, а швы выделяются в виде ребрышек. Доллфус и Фритель так пытаются объяснить постоянное присутствие в одном и том же местонахождении сферических и овальных гиругонитов с вогнутыми, плоскими и выпуклыми спиральными клетками, со швом в желобке или ребре. Между тем этими морфологическими особенностями



почти всегда пользовались исследователи для выделения различных видов.

Внешняя форма разных видов меняется от плоскосферической до цилиндрической. Форма является одним из основных признаков, но значение ее как видового признака оспаривается некоторыми авторами, так как ранние стадии развития женских органов размножения имеют форму, отличную от формы спелого ооспорангия. Спиральные клетки ооспорангиев отличают фруктификацию харовых от всех других групп растений. Количество спиральных клеток у ныне живущих, так же как и у ископаемых хар, равно пяти, за исключением *Palaeochara*, у которой их шесть, и *Eochara*, где их количество достигает 13.

У всех известных ныне живущих и ископаемых видов спиральные клетки завиты налево, т. е. против часовой стрелки, но, как указывает Гровс, иногда на некоторых рисунках ошибочно изображена обратная спираль. У девонских трохилисков завитки спиралей идут по часовой стрелке, что, по мнению некоторых авторов, является аргументом против отнесения этой группы к харовым.

Крутизна спирали или степень завивания спиральных клеток вокруг оогония меняется у разных видов. Измерителем завивания служит количество видимых оборотов спиралей с одного бока споропочки. Число оборотов спиралей постоянно для данного вида, и этому числу придается большое значение при определении ископаемых форм.

Базальное отверстие также имеет различную форму и величину у разных видов и, возможно, может служить признаком, отличающим последние друг от друга. К сожалению, базальное отверстие описывалось исследователями лишь в редких случаях.

Вершина гирогонита имеет особое значение для систематики харофитов. Присутствие открытой поры, вытянутость на вершине концов спиральных клеток, наличие особого образования в виде крышки — все это таксономические признаки.

Форма поверхности спиральных клеток описывается всегда, но не представляет особо важного признака, так как выпуклые, плоские и вогнутые спирали бывают у одного и того же вида. Как увидим ниже, это зависит от степени обызвестления. В шлифе, проходящем через отверстие основания и вершину, т. е. по оси споропочки, можно измерить: 1) количество спиралей, 2) их ширину, 3) толщину различных оболочек, 4) длину и ширину по внешней и внутренней поверхностям гирогонита, 5) ширину отверстия в основании. Так же легко описать пластинку, прикрывающую изнутри базальное

отверстие. В шлифе отчетливо видна величина основания коронулы. Кроме того, обязательно нужно приводить описание внешней формы.

Встречается несколько форм сохранности хар, а именно: 1) пустотелые гирогониты с частично пустыми спиральными клетками (рис. 2, 3) — сравнительно редкая форма сохранности; 2) пустотелые гирогониты с целиком заполненными кальцитом полостями спиральных клеток; 3) целиком или частично заполненные карбонатом гирогониты с тремя слоями, причем внутренний слой занят вторичным кальцитом, внутренняя пустота заполнена лишь частично по стенкам (рис. 3, 4); 4) гирогониты перекристаллизованные.

При первом случае фоссилизации мы видим пустотки в виде плоских или дугообразных трубок. От внутренней полости гирогонита полости партекальцин (спиральных клеток) в отраженном свете отделены белой оболочкой (см. рис. 2).

Изучение ломаных экземпляров показало, что при удалении внешнего слоя или внешнего вместе с частью внутреннего слоя спиралей (этот слой часто легко отделяется в виде сегментов спиралей) получается как бы обратный слепок с внешней структуры, и спирали выглядят вогнутыми. Это легко понять, если посмотреть на структуру стенок гирогонита в шлифе (рис. 4), где видно, что внутренняя часть спирали (внутренний слой) имеет вогнутые поверхности или вогнутые и выпуклые поверхности и штриховку.

Если гирогониты с сохранившимися внешними слоями имели кремово-желтый цвет, то, лишенные внешнего слоя, они приобретали белую окраску, часто исчерченную спиральными полосами (см. рис. 2). Внутренний слепок также белый, а в случае, когда вторичный кальцит примыкает непосредственно к оболочке, ядро просвечивает и резко отличается от экземпляров с оболочкой. Таким образом, цвет не может служить существенным признаком, и введение его в диагноз, как это делали некоторые исследователи, не оправдано. Естественно, что все стадии сохранности, последовательно лишенные слоев и оболочек, отличаются друг от друга размерами. Внутренний слепок имеет наименьшую величину. Если принять во внимание, что внутренний слой воспроизводит все детали спиральных клеток и в том числе основания коронулы, легко впасть в ошибку, описав в качестве особого вида одну из стадий сохранности. Поэтому нужно особенно осторожно относиться к гирогонитам с вогнутыми спиральными клетками, которые могут оказаться всего лишь внутренним слоем оболочки ооспорангия.

При третьем способе фоссилизации, когда существует внутреннее ядро из вторичного кальцита, при удалении оболочки из спиралей получается внутренний слепок, воспроизводящий на своей поверхности внутреннюю поверхность оболочки. В результате на ядре отпечатываются швы между спиральями в виде узких тонких спиральных ребрышек.

Некоторые ископаемые харофиты (*Clavatoraceae*), кроме гирогонита, имеют еще одну внешнюю известковую оболочку вегетативного происхождения. «Листья», окружающие плодоношение, в этом случае плотно его окутывают и, сливаясь, образуют «мешок», или утрикул, разнообразной формы и с различным внешним рельефом, характерным для данного вида. Часто внутри утрикула развивается обычная кальцина, так что получается двойная известковая оболочка, состоящая из утрикула и гирогонита, каждая с самостоятельной и различной поверхностью.

### Принципы систематики

Вегетативные части редко дают возможность судить о мелких систематических единицах, так как стержни хрупки, плохо сохраняются в ископаемом состоянии и малоразнообразны. Поэтому только гирогониты позволили охватить всю группу и выделить ряд групп высших и низших порядков. Морфология гирогонита, количество клеток, характер их и расположение отличают ископаемых харофитов друг от друга. Выделяемые порядки различаются между собой направлением завивания клеток оболочки или отсутствием его. Семейства отличаются структурой гирогонита — количеством оболочек, спиральных клеток, формой гирогонита и т. п.

Сейчас харофиты разделяются на два порядка:

1) *Trochilisciales* — с многочисленными удлиненными клетками, спирально завернутыми по часовой стрелке, — группа, вымершая в палеозое;

2) *Charales* — с относительно малым количеством вытянутых клеток, завернутых по спирали против часовой стрелки. Большая часть этого порядка вымерла в палеозое, мезозое и кайнозое, и сохранилось только подсемейство *Characeae*, собственно хары, или лучницы, широко известные в современных пресных водах.

Первый порядок еще мало изучен и поэтому не расчленен на более мелкие группы. Несомненно, количество партекальцин и характер вершины послужат для выделения ряда орган-родов. К порядку *Charales* относится ряд семейств, для выделения которых главное значение имеют количество спиралей и строение вершины гирогонита.

Вымершее семейство *Palaeocharaceae* Bell., 1922, характерное для палеозоя, имеет от 6 до 13 спиралей, завернутых влево.

Вымершее сем. *Clavatoraceae* Reid et Groves, 1916, характеризуется оогонием с тремя оболочками различного строения (юра — мел). Внутренние оболочки близки к обычным харам или лагинофорам, у внешней наблюдается ряд незакрученных грубых вытянутых валиков. Может быть, к этому семейству относятся *Sycidium* и *Chovanella*, пока оставленные вне порядков и семейств.

Самое обширное семейство *Characeae* включает ряд групп, часть которых вымерла. Спиральные клетки (в числе пяти) у ооспорангиев этого семейства завернуты против часовой стрелки. Гирогониты имеют притупленную или заостренную вершину. Разделение на подсемейства или группы производится по характеру строения этой вершины.

На вершине гирогонита подсемейства *Characeae* (исключая представителей орган-группы *Raskyelleae* Grambast) можно различить следующие элементы строения: 1) зону смыкания концов партекальцин, которые сходятся тем или иным способом у апикального полюса; 2) уменьшение или увеличение ширины и толщины партекальцин у полюса, причем в случае увеличения толщины возникают вершинные бугры, образующие розетку; 3) уменьшение ширины партекальцин на периферии вершины; 4) уменьшение толщины партекальцин на периферии вершины, в результате чего может получиться депрессия в виде кольцевой бороздки вокруг центральной вершины (центральной части зоны смыкания партекальцин). При изменении направления партекальцин и их расширении получается пирамидальное возвышение в центре вершины, или носик.

Многие исследователи (Мэдлер, Пэк и др.) придавали большое значение отверстию на вершине. На основании этого отверстия и структуры вершины было выделено особое подсемейство *Aclistocharoideae*, просуществовавшее несколько десятилетий. Однако систематическое значение этого признака не подтвердилось. Так, по данным Грамба, у некоторых гирогонитов известковая оболочка на вершине иногда обламывается, в результате чего возникает правильное круглое отверстие с зубчиками или без них; при этом спирали утончаются и иногда выклиниваются на краю отверстия. Наличие такого отверстия Мэдлер считал характерным признаком подсем. *Aclistocharoideae* (рис. 6). Между тем и у современной *Chara vulgaris* Linné после прорастания ооспорангия на вершине известковой оболочки получается такое же круглое отверстие (рис. 7), отличающееся от отверстия

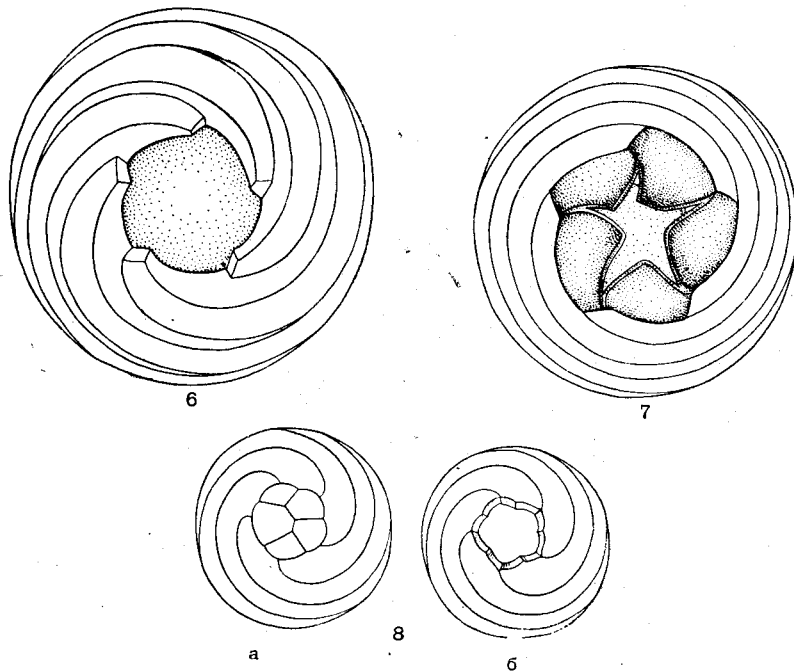


Рис. 6—8.

6 — *Tectochara merianii* Grambast с отверстием на вершине,  $\times 50$ ; миоцен, Лион (Франция) (Grambast, 1956). 7 — *Chara vulgaris* Linné: вид вершины с отпавшей известковой оболочкой, образующей зубчатое отверстие, через которое видна звездчато разорванная мембрана,  $\times 100$  (Grambast, 1956). 8 — *Raskyella peckii* L. et N. Grambast: вид вершины: а — с целой крышечкой, состоящей из пяти вершинных партекальцин, б — с отпавшей крышечкой (Grambast, 1955)

в мембране. Только один орган-род *Raskyella* имеет вершину с крышечкой, образованной пятью особыми верхушечными партекальцинами, которые, отваливаясь, создают розетковидное отверстие, легко отличимое от отверстий остальных родов харофитов (рис. 8).

Хорн аф Рантцин (1959,) разделил третичные харофиты сем. Characeae по строению вершины их гирогонитов на ряд морфологических групп, или, как он назвал, «типов».

1. Хароидный тип. На периферии вершины происходит заметное уменьшение ширины и различное уменьшение толщины партекальцин, но видимая кольцевая депрессия отсутствует. Центр вершины слабо обызвествлен, и розетка отсутствует (род *Chara* s. str., орган-роды *Charites*, *Psilochara*, *Obtusochara*, современные роды: *Lychnothamnus*, *Nitella*, *Tolypella*) (рис. 9—11).

2. Тектохароидный тип. На периферии вершины осуществляется заметное уменьшение ширины и толщины партекальцин, но видимая кольцевая депрессия отсутствует. Центр вершины сильно обызвествлен и образует розетку (орган-роды *Tectochara*, *Nodosochara*,

*Grambastichara*, *Maedlerisphaera*) (рис. 12, 13).

3. Бревихароидный тип. На периферии вершины осуществляется различное уменьшение ширины и образуется заметная кольцевая депрессия, уменьшающая толщину партекальцин на периферии вершины. Центр вершины сильно обызвествлен и образует розетку (орган-роды *Croftiella*, *Pekichara*, *Brevichara*, *Grovesichara*) (рис. 14, 15).

4. Сферохароидный тип. На периферии вершины, как правило, осуществляется слабое уменьшение толщины партекальцин, но кольцевая депрессия отсутствует. Ширина партекальцин, чаще всего, постоянная. Центр вершины слабо обызвествлен и не образует розетки (орган-роды *Sphaerochara* и *Maedleriella*).

5. Аклистохароидный тип. На периферии вершины осуществляется различное, как правило, слабое уменьшение ширины партекальцин или же при отсутствии такого уменьшения — и заметное уменьшение толщины спиралей

без заметной кольцевой депрессии на периферии вершины. Центр вершины слабо обызвествлен и не образует розетки (орган-роды *Rhabdochara*, *Harrisichara*, *Raskyaechara*, *Praechara*) (рис. 16, 17).

6. Рашкиеллоидный тип. На периферии вершины происходит заметное уменьшение ширины и толщины партекальцин и выклинивание их. Центр вершины занят пятью отдельными вершинными партекальцинами, более тонкими, чем спиральные партекальцины, и, как правило, расположенными в виде розетки (орган-род *Raskyella*) (рис. 18).

7. Лагинофороидный тип. Зона смыкания на вершине неизвестна. Партекальцины с увеличенной толщиной на периферии, в центре вершины принимают вертикальное положение и образуют выступающую шейку вокруг узкого центрального канала. Форма гирогонита графеновидная (род *Lagynophora*). К этим типам следует добавить ряд морфологических типов более древних, чем третичный.

8. Порохароидный тип. Зона смыкания на вершине осуществляется партекальцинами без заметного уменьшения их

РИС. 9—18. НАРУЖНЫЙ ВИД ГИРОГОНИТОВ И ООСПОРАНГИЕВ

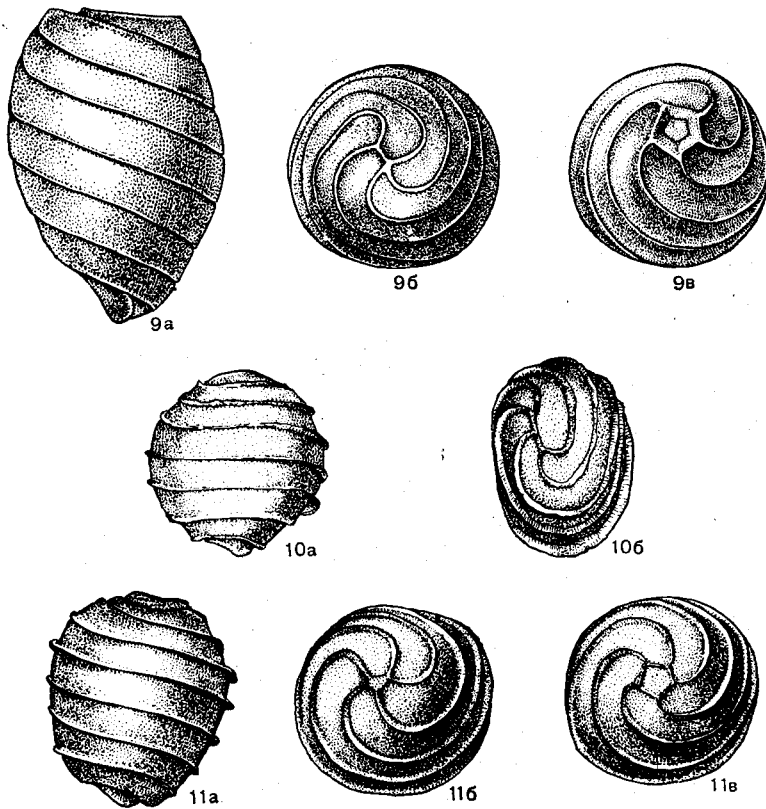


Рис. 9—11.

9 — *Lychnothamnus barbatus* (Meyen) Leonhardi, соврем., × 52: 9a — вид сбоку, 9б — сверху, 9в — снизу. 10 — *Nitella monodactyla* Braup, соврем., Боливия, × 70: 10a — вид сбоку; 10б — вид сверху. 11 — *Tolypella nidifica* (O. Müller) Leonhardi, соврем., Польша, × 65: 11a — вид сбоку; 11б — вид сверху; 11в — вид снизу (Horn af Rantzien, 1959)

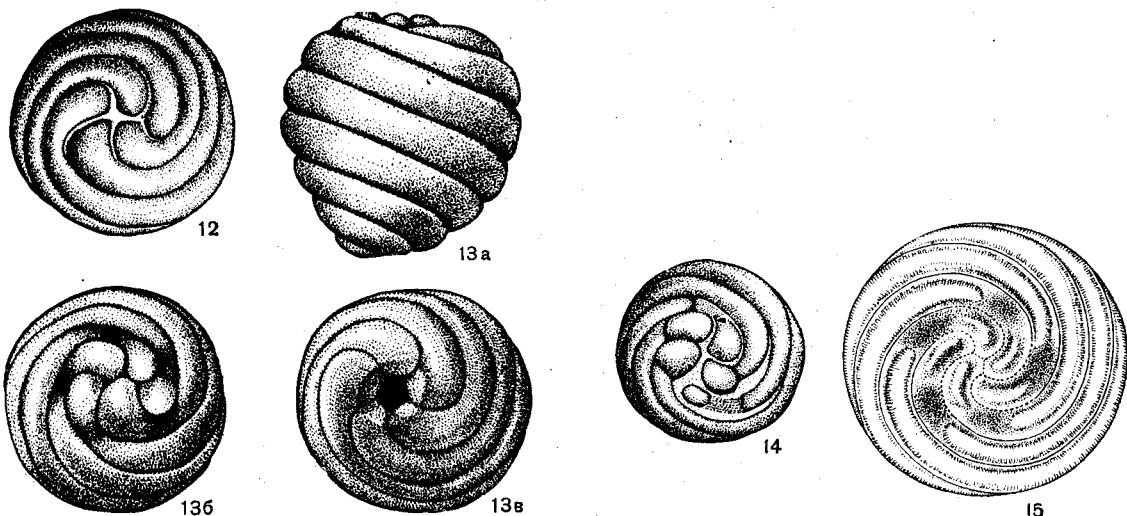


Рис. 12—13.

Рис. 14—15.

12 — *Grambastichara tornata* (Reid et Groves) Horn af Rantzien: вид сверху, × 70; эоцен, Англия. 13 — *Tectochara diluviana* (Mädler) L. Grambast, × 30: 13a — вид сбоку; 13б — вид снизу, × 70; меловый отложения, 3. Германия (Horn af Rantzien, 1959)

14 — *Croftiella escheri* (Unger) Horn af Rantzien, × 33; олигоцен, Швейцария (Horn af Rantzien, 1959). 15 — *Grambastichara micraginula* (Lam.) Grambast: вершина, × 32; олигоцен, Франция (по Grambast, 1956)



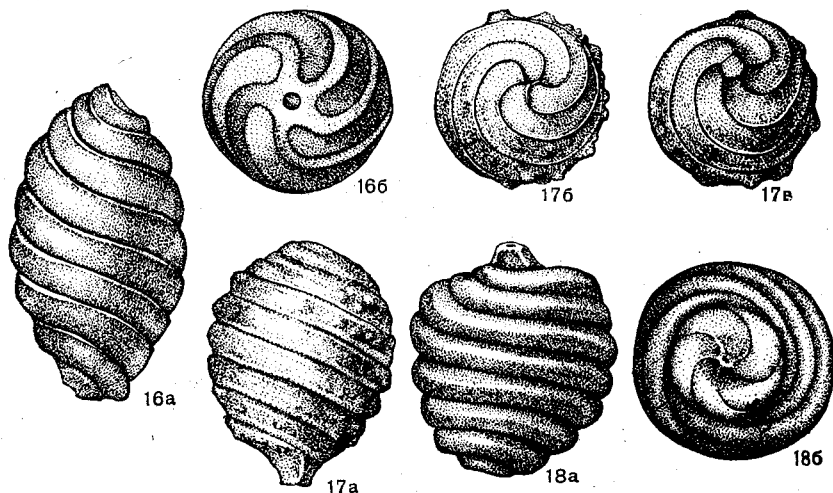


Рис. 16—18.

16 — *Praechara rotata* (Peck),  $\times 60$ ; 16a — вид сбоку; в. юра, США. 17 — *Harrisichara vasiiformis* (Reid et Groves) L. Grambast,  $\times 35$ ; 17a — вид сбоку; 17b — вид сверху; эоцен, Англия (по Horn et Rantzen, 1959). 17b — вид снизу; 18 — *Latochara collina* Peck,  $\times 60$ ; 18a — вид сбоку; 18b — вид сверху; свита Моррисон (в. юра), США (по Peck, 1958)

ширины и толщины вокруг открытой поры (орган-роды *Porochara*, *Stellatochara*, *Clavatorites*).

9. Латохароидный тип. На периферии вершины уменьшаются ширина и толщина партекальцин и возникает глубокая кольцевая депрессия. В центре вершины партекальцины, расширяясь, поднимаются вверх и образуют пирамидальное возвышение (орган-род *Latochara*) (рис. 18).

Ревизия «видов» и «родов» ископаемых харофитов, предпринятая сначала Мэдлером, затем Грамба и продолженная Хорн аф Рантцином, нарушила всю прежнюю систему классификации ископаемых харофитов и лишила возможности просто определять большинство харофитов (мезо-кайнозойского времени) без их детального анализа и ревизии прежних описаний. Но совершенно очевидно, что выделение новых орган-родов и орган-видов из прежнего (ископаемого) рода — *Chara* — и уничтожение некоторых родов и видов с неустойчивыми признаками (*Kosmogrya* и др.) совершенно необходимы и прогрессивны для создания более дробной системы, более чуткой к стратиграфическим изменениям, чем ранее существовавшая.

Ниже мы предлагаем рабочую классификацию принятую в настоящем издании, которая в дальнейшем, с притоком новых фактов, должна будет исправляться.

## Тип Charophyta

Порядок Trochiliscales Mädlер 1952.

Семейство Trochiliscaceae Karpinsky, 1906

Орган-род *Trochiliscus* Karpinsky, 1906

Орган-подрод *Eotrochiliscus* Croft, 1954

» » *Karpinskya* Croft, 1954

Порядок Charales Mädlер, 1952

Семейство Clavatoraceae Reid et Groves, 1916

Род *Clavator* Reid et Groves, 1916

» *Perimneste* Harris, 1939

» *Lagynophora* Stache, 1880

Орган-род *Anomalochara* Maslov, 1961

» » *Atopochara* Peck, 1937

» » *Clavatorites* Horn et Rantzen, 1954

» » *Flabellochara* Grambast, 1959

» » *Stellatochara* Horn et Rantzen, 1954

» » *Nodosclavator* Maslov, 1961

Семейство Palaeocharaceae Bell, 1922

Орган-род *Palaeochara* Bell, 1922

» » *Eochara* Choquette, 1956

Семейство Characeae L. Richard, 1815

Триба Nitelleae Leonhardi, 1863

Род *Nitella* (Agarth, 1824) Braun, 1897

» *Tolypella* (Braun, 1849) Leonhardi, 1863

Триба Chareae Leonhardi, 1863

Род *Chara* Linneus, 1754

- Род *Lamprothamnus* (Braun, 1876)  
Nordstedt, 1882
- » *Lychnothamnus* (Ruprecht, 1846)  
Leonhardi, 1863
- » *Protochara* Womersley et Ophel,  
1947

- Орган-род *Obtusochara* Mädlер, 1952
- » » *Psilochara* Grambast, 1959
- » » *Charites* Horn af Rantzien,  
1959

#### Орган-группа Tectochareae

- Орган-род *Grambastichara* Horn af Rantzien, 1959
- » » *Maedlerisphaera* Horn af Rantzien, 1959
- » » *Nodosochara* Mädlер, 1955
- » » *Tectochara* L. et N. Grambast, 1954

#### Орган-группа Brevichareae

- Орган-род *Brevichara* Horn af Rantzien, 1956
- » » *Croftiella* Horn af Rantzien, 1959
- » » *Grovesichara* Horn af Rantzien, 1959
- » » *Peckichara* L. Grambast, 1957

#### Орган-группа Sphaerochareae

- Орган-род *Maedleriella* L. Grambast, 1957
- » » *Microchara* L. Grambast, 1959
- » » *Sphaerochara* Mädlер, 1952 emend. Horn af Rantzien, 1959
- » » *Stephanochara* L. Grambast, 1959

#### Орган-группа Aclistochareae

- Орган-род *Harrisichara* L. Grambast, 1957
- » » *Praechara* Horn af Rantzien, 1954 (non Birind)
- » » *Raskyaechara* Horn af Rantzien, 1959
- » » *Rhabdochara* Mädlер, 1955
- » » *Porochara* Mädlер, 1955

#### Орган-группа Raskyelleae

- Орган-род *Raskyella* L. et N. Grambast, 1954

#### Орган-группа Latochareae

- Орган-род *Latochara* Mädlер, 1955

Харофиты ближе не установленного систематического положения

- Орган-род *Sycidium* Karpinsky, 1906
- » » *Chovanella* Reitlinger et Iarzeva, 1958

Чтобы разобраться в синонимике родов и их типов, можно пользоваться работой Хорн аф Рантцина (1956<sub>1</sub>), в которой произведены раз-

бор и ревизия родовых названий, синонимов и таксономии как современных, так и ископаемых харофитов.

### Историческое развитие

Многие исследователи современных форм считают, что харовые водоросли являются близкими родственниками сифоновых, на что указывает мутовчатое расположение боковых ветвей и «листьев» у харовых. Но развитие слоевища в целом и органы размножения у харовых значительно эволюционировали и усложнились, по-видимому, еще в глубокой древности.

Можно предполагать гипотетические связи в историческом разрезе в следующем виде.

Основной ствол Siphonales, существующий от н. кембрия до наших дней (по достоверным остаткам), в кембрии (?) отделяет группу водорослей, эволюционирующих до девона в основную вымершую группу, от которой (в силуре?) отходит вымершая ветвь Trochilisciales, известная от девона до карбона. В девоне отделяется группа, переходная к дожившей до наших дней ветви Charales. Потомком не известной нам переходной группы можно считать Clavator — представителя семейства, дожившего как реликт до третичного времени. Отметим, что внезапное развитие харовых в девоне совпадает с обеднением сифоней, достигавших в силуре пышного развития.

### Экология и тафономия

Современные хары живут на дне пресных луж, прудов, озер и заливов, часто образуя густые заросли. Иногда они целиком заполняют все дно водоема и вытесняют всякую другую растительность. Через несколько лет вся колония может умереть, давая место другим водным растениям; но и в эти несколько лет хары успевают выделить известь в огромном количестве. Общеизвестны отложения известняков и мергелей, происшедших благодаря жизнедеятельности этих водорослей. Так, в третичных отложениях найдены пластиы с огромным количеством фруктификаций хар. Обызвествляющиеся вегетативные органы хар, по объему во много раз превышающие органы размножения, дают главную массу карбонатного детритуса, но обычно сохраняются хуже. Роберг (Roberg) предложил для пород, сложенных целиком обломками хар, термин х а р а ц и т. В СССР такие харацинты найдены в третичных отложениях Киргизии и Тувы. Во многих случаях хары найдены в морских отложениях, что связывают с заносом легких пустотелых оогоний речными водами, а в отдельных случаях — с существо-

ванием хар в опресненных морских заливах. Согласно последним данным, некоторые хары живут в воде, богатой известью, в солоноватоводных условиях, реже в морской воде. По данным Фромана (Froment), pH солоноватоводных бассейнов, в которых живут современные *Chara polyacantha* Braun, *Ch. hispida* Linné, *Ch. aspera* Willd.), колеблется от 7 до 8. *Ch. crinita* Wallr. встречается в соленых прибрежных водах Средиземного моря, Ла Манша, Атлантического океана и редко в пресных водах, хотя изобильна в солоноватоводных каналах, вырытых за зоной галечника у берега моря. С этой точки зрения нужно иначе, чем ранее, объяснить находки хар в третичных отложениях с морской фауной (например, бухарский «ярус» Таджикской депрессии, сармат Закавказья и Одессы) не как случайный занос оогоний токами воды, а в случае массовых находок как произрастание в солоноватоводных литоральных условиях.

Таким образом, нужно признать, что хары сами по себе не могут служить критерием солености воды по следующим причинам: а) пустотелые или заполненные органическим веществом оболочки плодов хар могут быть занесены потоком пресной воды из пресных озер, который, проникая в глубь морского водоема,

мог осаждал их вдали от берега; б) некоторые виды приспособлялись к солоноватоводным и соленым условиям и могли жить в морских условиях; в) мы не знаем, в каких условиях жили ископаемые виды, что необходимо устанавливать дифференцированно по другим данным.

В девонских отложениях Псковской и Ленинградской областей трохилиски и сицидиумы встречаются в глинах с остатками рыб. Возможно, эти отложения являются осадками солоноватоводного бассейна. В некоторых случаях глины гипсоносны (Изборск). В С. Америке трохилиски встречены вместе с кораллами и другой морской фауной открытого моря. Таким образом, девонские харофиты жили в открытых мелких участках моря и в заливах — в прибрежных условиях. Харофиты не могли жить на глубинах более 20—30 м, но в более глубокие участки бассейна плоды хар могли заноситься волнением или течениями.

Харофиты служат стратиграфическими указателями, причем разные роды характерны для различных систем. Для расчленения пресноводных остатков третичного возраста в Парижском бассейне роль возрастных указателей играют разные виды.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ<sup>1</sup>

### ПОРЯДОК TROCHILISCALES. ТРОХИЛИСКОВЫЕ

Партекальцины (спиральные ленты) закручены вправо (по часовой стрелке). Содержит один род.

*Trochiliscus* Pander, 1855, emend. Karpinsky, 1906 (*Chara* Meek, 1873; *Moellerina* Ulrich, 1888; *Calcisphaera* Williamson, 1880). Тип орган-рода — *Trochiliscus ingriscus* Karpinsky, 1906; ср. девон, Ленинградская обл. Известны только гиригониты в виде полой эллипсоидальной или сферической известковой скорлупы, созданной спирально закрученными вправо (по часовой стрелке) партекальцинами, образующими на внешней поверхности спиральные ребра в количестве от 7 до 11. Отверстие имеется на обоих полюсах (рис. 19—20). Крофт (Croft, 1952) выделяет два подрода: *Eotrochiliscus* с одной порой и *Karpinskya*, с пуговицеобразным окончанием спиральных клеток на вершине. Это образование Пек считает окаменевшей коронкой. Более 16 видов. Девон Европейской части СССР, Канады, Германии, Франции, Англии.



Рис. 19—20.

19 — *Trochiliscus bulbiformis* Karpinsky, × 36: 19a — вид сбоку; 19b — вид сверху; девон, Павловск (Карпинский, 1906). 20 — *Trochiliscus podolicus* Croft: вид сбоку, × 80; н. девон, Подолия (Croft, 1952)

<sup>1</sup> Деление на роды и орган-роды см. стр. 234—235.

## ПОРЯДОК CHARALES. ХАРОВЫЕ

Гирогониты и ооспорангии со спиральными клетками, закрученными влево (против часовой стрелки). Делится на три семейства.

### СЕМЕЙСТВО CLAVATORACEAE PIA, 1927

Гирогонит с пятью спиральными лентами заключен во внешнюю известковую оболочку — «мешок», или утрикул (*utriculum*). Известковый стебель двуслойный. Внешний слой образован 6—12 клетками, располагающимися между мутовками листьев. Узлов мутовок корковых клетки могут уменьшать свою длину в несколько раз. Кортикальные клетки «стебля» и «веточек» образуют группы палочковидных выростов. Несколько родов.

*Clavator* Reid et Groves, 1916, emend. Haggis, 1939 (*Chara maillardi* Saporta). Тип рода — *C. reidi* Groves, 1916; юра, Англия. «Стебли» сильно обезветвлены, состоят из междоузлий и раздувающихся узлов, откуда берут начало мутовки из шести одинаковых «листьев» (рис. 21a). «Ветви» перемежаются с «листьями». Междоузлия из центрального цилиндра, окруженного 12 корковыми трубками, состоящими из чередующихся длинных и коротких клеток (рис. 21г); последние дают начало клеткам с шипами (игольчатыми клетками; рис. 21e), образующими розетку, закрывающими часть поверхности стебля. Перед узлом шесть из 12 корковых клеток становятся шире, а чередующиеся с ними другие шесть клеток сужаются и исчезают. Корковые клетки образуют сплошную кору от узла к узлу. «Листья» простые, образованы серией длинных и коротких клеток. Короткие клетки дают начало игольчатым клеткам, которые покрывают поверхность «листа». Оогонии зарождаются в обособленных рядах на спинной стороне из двух по одному на каждое сочленение. Стенка оогония состоит из двух кальцитовых слоев, из которых внутренний образует ооидный гирогонит из пяти длинных, спирально закрученных клеток, как у современных хар, иногда похожий на гирогонит *Laginophora*, и внешний слой грушевидной формы, гладкий или снабженный бугорками. Все это заключено во внешний грубый известковый «мешок», образованный десятью длинными клетками. Антеридии не кальцифицируются (рис. 21л; табл. XVIII, фиг. 4—5). Три вида. Мел Узбекистана; юра Англии, мел США.

*Perimneste* Haggis, 1939. Тип рода — *P. horrida* Haggis, 1939; в. юра (пурбек), Англия. «Стебли» окружены корой из шести рядов клеток, несущих шипы. Узлы дают начало 18 ли-

стьям в трех мутовках, по шесть листьев в каждой. Одна мутовка из листьев, направленных вверх, является корковой, а две другие, состоящие из коротких листьев, чередуются друг за другом, причем одна направлена вниз, другая — вверх. Листья не имеют коры, несут несколько простых шиповатых листочков в мелких мутовках (рис. 22). Органы размножения располагаются у основания коротких листьев, растущих вверх. Спорофидиумы окружены в зрелом состоянии листовыми сегментами, несущими антеридии. Внешняя поверхность ооспорангия обезветвляется и состоит из 9 или 13 спиральных клеток. Стенки антеридия обезветвляются. Ископаемый антеридий похож на те же органы современных хар (рис. 22). Монотипный. Н. мел Узбекистана; юра Англии.

*Anomalochara* Maslov, 1961. Тип органа — *An. polymorpha* Maslov, 1961; н. олигоцен, Измаил. Утрикулы мелкие, более или менее округлые, несущие на поверхности многоугольные ямки, или эти ямки покрывают верхнюю часть утрикула; в нижней части имеются выступающие округлые ребра с широкими ложбинками между ними, либо ямки совсем отсутствуют. В основании наблюдается узкое отверстие (рис. 23). Гирогониты и вегетативные части неизвестны. Один вид. Н. олигоцен Измаильского района.

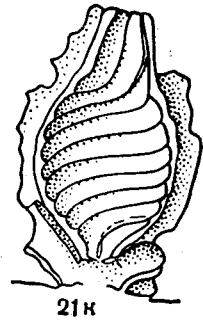
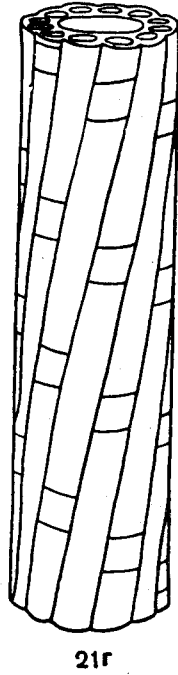
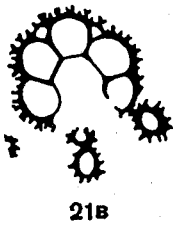
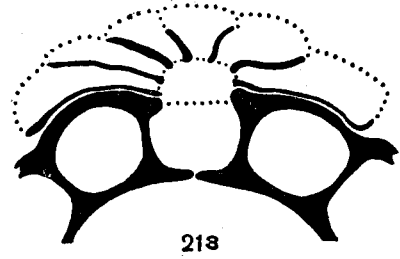
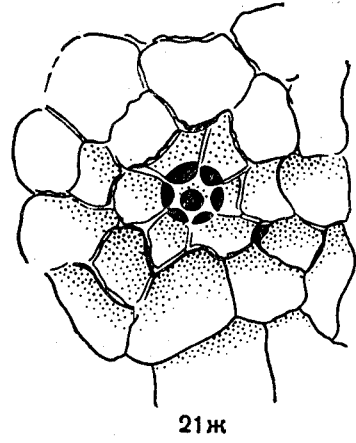
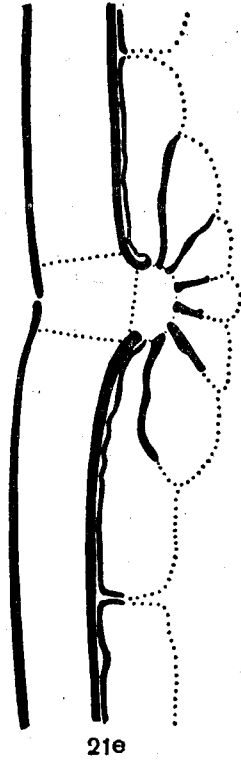
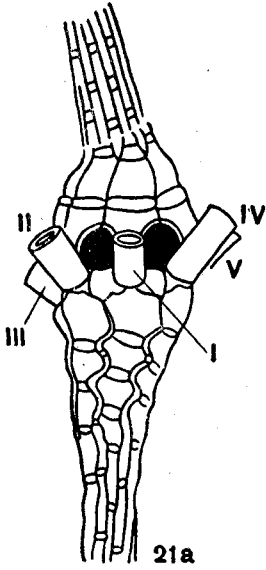
*Atopochara* P e s k, 1936. Тип органа — *At. trivoltis* Peck, 1936; апт, США. Утрикул более или менее округлый, с трехлучевой симметрией. Радиусы образованы короткими вертикальными бороздами, отходящими от базального отверстия и доходящими до экваториальной зоны, от которой отходят вверх многочисленные левозавернутые спиральные многоугольные углубления, протягивающиеся до отверстия на вершине. Гирогонит крупный, округлый, плотно прилегающий к утрикулу с заостренной вершиной и узкими ребрами из пяти левозавернутых партекальцин. Сбоку видно 13—14 витков. На вершине и в основании маленькие отверстия. Вегетативные части неизвестны (рис. 24). Несколько видов. Альб — апт. Н. мел Узбекистана, Украины, США, Венгрии.

Вне СССР: род *Laginophora* Stache, 1880; орган-роды: *Flabellochara* Grambast, 1959; *Clavatorites* Horn af Rantzien, 1954.

### СЕМЕЙСТВО PALAEOCHARACEAE PIA, 1927

Оогонии, похожие на оогонии р. *Chara*, но с шестью (до 13), вместо пяти, партекальцинами (спиральными лентами), закрученными влево.





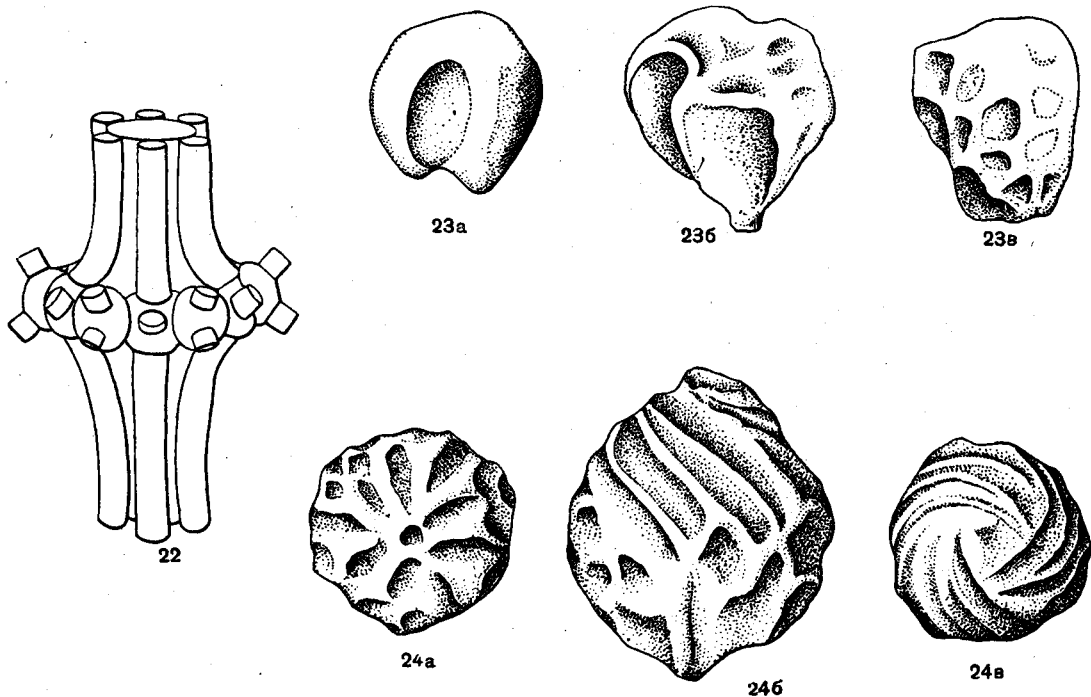


Рис. 22—24.

22 — *Perimneste horrida* Harris: часть стебля с узлом, основанием листьев и кортикальными клетками, внешний вид,  $\times 11$ ; пурбек (в. юра), Англия (Harris, 1939). 23 а, б, в — *Anomalochara polymorpha* Maslov: вид сбоку разных экземпляров,  $\times 115$ ; н. олигоцен, Измаильская обл. (Маслов, 1961). 24 — *Atopochara trivoltis* Peck,  $\times 33$ ; 24а — вид сверху; 24б — вид сбоку; 24в — вид снизу; н. мел, Техас (Peck, 1936)

Вне СССР: *Palaeochara* Bell, 1922, *Eochara* Choquette, 1956.

#### СЕМЕЙСТВО CHARACEAE RICHARD, 1824

Оогонии с пятью спиральными клетками. Подразделяются на две трибы — *Characeae* и *Nittelleae* — и ряд искусственных групп (см. выше).

#### Триба CHARACEAE

Стебли с «корой» из известковых трубок, окружающих центральный известковый стержень, или трубку. На вершине оогония при жизни водоросли развивается коронка из пяти клеток. Вершина хароидного типа. Третичные и современные.

*Chara* L i n n é, 1753 (*Gyrogonites* Lamarck, 1804; *Characias* Rafinesque, 1815; *Charopsis*

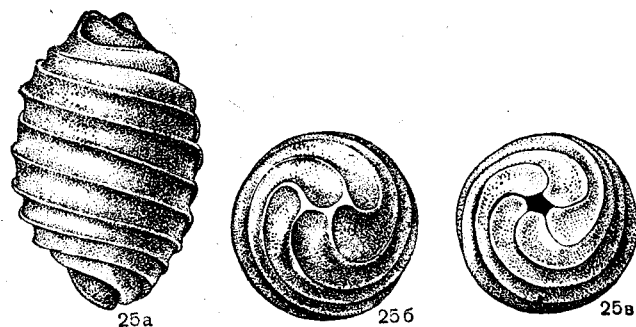


Рис. 25. *Charites strobilocarpa* (Reid et Groves) Horn af Rantzien,  $\times 60$ :

25а — вид сбоку, 25б — вид сверху, 25в — вид снизу; эоцен, Англия (Horn af Rantzien, 1959)

Рис. 21. *Clavator reddi* Harris:

21а — внешний вид узла стебля («листья» пронумерованы I—V, иглы удалены),  $\times 8$ ; 21б — сечение по оси участка, аналогичного предыдущему,  $\times 8$ ; 21в — поперечное сечение междуузлия,  $\times 15$ ; 21г — внешний вид междуузлия с перемыкающимися длинными и короткими клетками внешней коры,  $\times 15$ ; 21д — поперечное сечение междуузлия,  $\times 12$ ; 21е — схема строения внешней коры, продольное сечение, налево — центральная клетка, направо — клетка с «иглами»,  $\times 45$ ; 21ж — вид с поверхности на розетку клетки с «иглами»; 21з — поперечное сечение через такую розетку и через коровые клетки (необычествляющиеся, но предполагаемые стенки клеток нарисованы пунктиром),  $\times 45$ ; 21и — строение ооспорангия с несколькими оболочками,  $\times 45$ ; 21к — внутренний вид ооспорангия и сечение через его оболочку,  $\times 45$ ; 21л — «мешок», или утрикул, внешняя оболочка, включающая ооспорангий; внешний вид,  $\times 45$ ; 21м — схема строения утрикула и гиригонита в продольном сечении; белые продолговатые пятна — клетки (?), по которым гиригонит легко отделяется от внешних оболочек, возможно, что он отвечает пустотам в гиригонитах некоторых третичных хар,  $\times 45$ ; пурбек (в. юра), Англия (Harris, 1939)

Kützing, 1843). Тип рода — *Chara tomentosa* Linné, 1753; поздне третичные, Германия. Гирогонит овальный, вытянутый по оси, со спиральными лентами, плоскими или вогнутыми, шириной 40—50  $\mu$  на экваторе и 20—50  $\mu$  на вершине. Базальная пора воронкообразная, базальная пластинка тонкая, с вогнутой или плоской верхней поверхностью. В шлифе в вертикальном (осевом) сечении каждая спираль ограничена от соседних прямыми линиями, и при хорошей сохранности в шлифе видна штриховка параллельно внешней и внутренней поверхностям. Третичные и современные отложения.

*Charites* Horn af Rantzien, 1959. Тип орган-рода — *Chara molassica* Straub, 1952; тортон, Германия. Диагноз гирогонита отвечает р. *Chara*, но вегетативные части неизвестны (рис. 25). Несколько видов. Третичные 3. Европы и Юга Европейской части СССР.

### ТЕКТОХОРОИДНАЯ ГРУППА

*Tectochara* Grambast, 1954. Тип орган-рода — *Chara Meriani* Heer (not Unger), 1855; олигоцен-миоцен, Швейцария. Гирогониты яйцевидные, приплюснуто-сферические, эллиптические или кубаревидные, с закругленной вершиной тектохароидного типа, с пятью левозавернутыми, сильно обызвествленными спиральями. Вершина иногда приплюснута, основание несколько вытянутое, напоминающее конус. Обыз-

### ХАРОФИТЫ НЕОПРЕДЕЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

*Chovanella* Reitlinger et Jarzeva, 1958. Тип орган-рода — *Ch. kovalevi* Reitlinger et Jarzeva, 1958; фаменский ярус, Тульская обл. Утрикул (?) кубаревидный или яйцевидный, часто похож на головку мака с отверстиями на обоих полюсах. Вершина гладкая; в центре ее выступ в виде короткой трубки, через которую проходит вершинная пора. Основание несколько вытянуто или немного заострено. От него отходят от пяти до восьми вертикальных ребер, образующих лепестковидный орнамент, доходящий до гладкой уплощенной или закругленной вершины. Основание, более толстое, чем остальная часть оболочки, включает базальную полость, прикрытую сверху выпуклой кверху базальной пластинкой. Базальная пора круглая. Известковая оболочка двуслойная (темный внутренний слой, возможно, относится к гирогониту, который с внешней поверхности не описан). Внутренняя полость сферическая. Три вида (рис. 26). Фаменский ярус Полесья и Тульской обл.

вествление сильное, с четкой вершинной розеткой. «Спелые» партекальцины плоские или сильно выпуклые, у некоторых видов с поверхностным орнаментом и внутренним каналом. На периферии вершины спирали становятся уже (половина экваториальной ширины) и тоньше, чем у экватора, образуя периферическую зону «погружающихся» спиралей, без ясной кольцевой депрессии. В центре вершины спирали толще и шире, чем у экватора, и образуют розетку со вздувающимися концами спиралей, которые соединяются по зигзагообразной линии. Базальная пора находится в основании пятиугольного кратерообразного углубления с резкими границами; она тонкая, дисковидная (рис. 2—4). Несколько видов. Палеоцен — плиоцен Юга СССР и Франции.

Вне СССР: род *Tolypella* (Braun) Leonhardi, 1849; орган-роды: *Obtusochara* Mädler, 1952; *Psilochara* Grambast, 1959; *Grambastichara* Horn af Rantzien, 1959; *Maedlerisphaera* Horn af Rantzien, 1959; *Nodosochara* Mädler, 1955; *Brevichara* Horn af Rantzien, 1956; *Croftiella* Horn af Rantzien, 1959; *Peckichara* Grambast, 1957; *Maedleriella* Grambast, 1957; *Microchara* Grambast, 1959; *Sphaerochara* Mädler, 1952; *Stephanochara* Grambast, 1959; *Harrisichara* Grambast, 1957; *Praechara* Horn af Rantzien, 1954; *Raskyaechara* Horn af Rantzien, 1959; *Rhabdochara* Mädler, 1955; *Porochara* Mädler, 1955; *Raskyella* Grambast, 1954; *Latochara* Mädler, 1955; *Charaxis* Harris, 1939; *Characeites* Tuzson, 1914.

*Sycidium* Sandberger, 1849. Тип рода — *S. reticulatum* Sandberger, 1849; ср. девон, Эйфель. Более или менее сферические и эллиптические тела (утрикулы?) с внешней известковой оболочкой, с поверхности разделенной на различное количество меридиональных долей, возможно, не более 20, обычно 16 или 18, в виде вертикальных бороздок или ребер, подразделенных поперечными бороздами или ребрами так, что получаются 11—18 вертикальных серий углублений и возвышений (по Карпинскому — поля). Между соседними сериями эти скульптурные элементы расположены по горизонтали или в шахматном порядке. Тела имеют маленькое базальное и крупное апикальное отверстия. Известковая оболочка часто двуслойная. Ооспоровая мембрана (?) спелого ооспорангия обычно сжата. Несколько видов (рис. 27). Ср. девон — н. карбон Европейской части СССР, Англии, Франции, Германии, Китая, С. Африки, С. Америки.

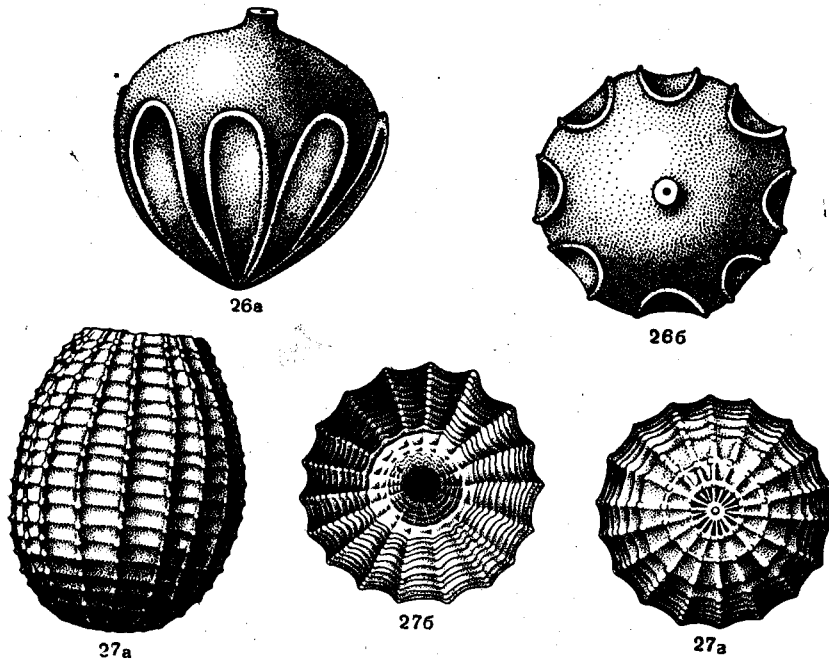


Рис. 26—27.

26 — *Chovanella maslovi* Iarzeva,  $\times 100$ : 26a — вид сбоку, 26b — вид сверху, в. фамен, Полесье (Рейтлингер и Ярцева, 1958). 27 — *Sycidium melo* Sandberger,  $\times 36$ : 27a — вид сбоку, 27b — сверху, 27в — снизу, девон, Павловск (Карпинский, 1906)

## ЛИТЕРАТУРА

Грамм И. П. и Преображенский А. К. 1953. Остатки оригинальных харофитов из нижнемеловых отложений южного Узбекистана. Докл. Акад. наук Узб. ССР, № 1, стр. 27—29.

Дёмин В. М. 1956. Харовые водоросли из пестроцветных отложений Донской луки. Уч. зап. Ун-та Ростова н/Д, т. 34, вып. 7, стр. 53—54.

Карпинский А. П. 1906. О трохилисках. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 27. Колесников Г. М. 1960. О стратиграфическом значении ископаемых харофитов. Ботан. журн., т. 45, стр. 104—109.

Маслов В. П. 1947. Ископаемые хары. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. геол., т. 22, вып. 3, стр. 73—87.— 1956. Ископаемые известковые водоросли СССР. Тр. ИГЕМ, вып. 160, стр. 169—176.— 1957. К вопросу о классификации и филогении харофитов. Докл. Акад. наук СССР, т. 113, № 3, стр. 678—680.— 1961. Не являются ли сидидии и хованеллы трикулами харофитов? Докл. Акад. наук СССР, т. 38, № 3, стр. 677—680.— 1963. Введение в изучение ископаемых харовых водорослей. Тр. ГИН АН СССР, вып. 82.

Пандер Х. И. 1856. Monographie der fossilen Fische des silurischen System des russisch-baltischen Gouvernement. St.-Petersburg.

Рейтлингер Е. А. и Ярцева М. В. 1958. Новые харофиты верхнефаменских отложений Русской платформы. Докл. Акад. наук СССР, т. 123, стр. 1113—1116.

Самойлова Р. Б. 1955. Об озерско-хованских трохилисках. Докл. Акад. наук СССР, т. 103, № 5, стр. 909—911.— 1959. Новые данные по изучению трохилисков. Вопр. континент. толщ, стр. 136—138. Степанов В. В. 1928. Ископаемые харовые водоросли из сарматского моря. Зап. Одесск. об-ва естествозн., т. 44, стр. 347—360.— 1948. Споробруньки викопних харових водоростей. Тр. Одесск. гос. ун-та, т. 2, вып. 2/94, стр. 25—37.

Шайкин И. М. 1956. Знаходка харових водоростей у верхньому карбони окраїн Донбасу. Допов. Акад. наук УРСР, № 3, стр. 287—289.— 1960. О харовых водорослях в триасе Русской платформы. Тр. ВНИГНИ, вып. 29, стр. 31.

Bell W. A. 1922. A new genus of Characeae. Trans. Roy. Soc. Canada, ser. 3, v. 16, sect. 4, p. 159—168.

Choquette 1956. A new devonian Charophyte. J. paleontol., v. 30, N 6, p. 1371—1374. Croft W. N. 1952. A new Trochiliscus (Charophyta) from the Devonian of Podolia. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Geol., v. 1, p. 180—220.

Dollfus G. F. et Fritel P. 1928. Catalogue raisonné des Characées fossiles du Bassin de Paris. Bull. Soc. géol. France, sér. 4, t. 19, N 7-8, p. 243—261.

Grambast L. et N. 1953. Révision de quelques Charophytes tertiaires du Bassin de Paris. C. R. Soc. géol. France, N 13—14, p. 289—291.— 1954. Sur la position systématique de quelques Charophytes tertiaires. Rév. gén. botan. France, v. 61, N 722, p. 665—669.—



1955. Les Raskyelloideae, sous-famille fossile des Characeae. C. R. Acad. Sci. Paris, t. 241, p. 999.— 1956<sub>1</sub>. La plaque basale des Characées, C. R. Acad. Sci., t. 242, p. 2585—2587.— 1956<sub>2</sub>. Sur le genre *Tectochara*. C. R. Som. Soc. géol. France, N 8, p. 113—114.— 1956<sub>3</sub>. Le genre *Gyrogona* L. (Characeae). C. R. Som. Soc. géol. France, N 14, p. 278—280.— 1956<sub>4</sub>. Sur la déhiscence de l'ospore chez *Chara vulgaris* L. et la systématique de certaines Characeae fossiles. Rev. gen. botan., t. 63, p. 1—6.— 1957. Ornementation de la gyrogonite et systématique chez les Charophytes fossiles. Rev. gen. botan., t. 64, N 761, p. 339—360.— 1959<sub>1</sub>. Extension chronologique des genres chez les Charoideae. Edit. Technic. Paris, p. 3—12.— 1960. Description et signification stratigraphique de deux Charophytes d'origine saharienne. Rev. micropaleontol., v. 2, N 4, p. 192—198.— 1959<sub>2</sub>. Tendances évolutives dans le phylum des Charophytes. C. R. Acad. Sci., t. 249, p. 557—559. Groves J. 1933. Charophyta. Fossilium catalogus. 2. Plantae. Ed. W. Jongmans, pt. 19, Berlin, p. 1—60.
- Harris T. M. 1939. British Purbeck Charophyta. London, p. 1—83. Horn af Rantzien H. 1954. Revisions of some pliocene Charophyta gyrogonites. Botan. Notiser, v. 107, fasc. 1, p. 1—32.— 1956<sub>1</sub>. An annotated check-list of genera of fossil Charophyta. Micropaleontol., v. 2, N 3, p. 243—256.— 1956<sub>2</sub>. Morphological terminology. Botan. Notiser, v. 109, fasc. 2, p. 212—259.— 1957. Nitellaceous Charophyte gyrogonites in the Rajamahal series (Upper Gondwana) of India. Stockh. contr. geol., v. 11, p. 1—29.— 1959<sub>1</sub>. Recent Charophyte fructifications and their relations to fossil Charophyte gyrogonites. K. Svens. Vet. Akad. Archiv Botan., ser. 2, 4(7), p. 165—332.— 1959<sub>2</sub>. Morphological types and organ-genera of tertiary Charophyte fructifications. Stockh. contr. geol., v. IV (2), p. 1—197.— 1959<sub>3</sub>. Comparative studies of some modern, cenozoic and mezozoic Charophyte fructifications. Stockh. contr. geol., v. V (1), p. 1—16. Horn af Rantzien H. a. Olsen S. 1949. A suggested staitingpoint for the nomenclature of Charophyta. Subot. Tidskr., v. 43, p. 98—106.
- Mädler K. 1953<sub>1</sub>. Charophyten aus dem Nordwestdeutschen Kimmeridge. Geol. Jb., Bd. 67, S. 1—46.— 1953<sub>2</sub>. Ein neues System der fossilen Charophyten. Flora, Bd. 140, H. 17. Abb. Lems. 474 S.— 1955. Die taxonomischen Prinzipien bei Beurteilung fossiler Charophyten. Paleontol. Ztschr., Bd. 29, N 1-2, S. 103—108. Mittre V. 1952. Charophyte remains of the Jurassic of Rajmahl, Hills. Behar. Curr. Sci., v. 21, N 5, 5 Abb. 41 p.
- Papp A. 1951. Charophytenreste aus dem Jungtertiär Osterreichs. Sitrb. Osterreich. Acad. Wiss., Math.-Nat. Kl., Abt. 1, Bd. 160, H. 3-4, S. 279—293. Papp A. u. Manolossos N. 1953. Charophytenreste aus dem Jungtertiär Griechenlands. Ann. géol. pays héllen, v. 5, p. 88—92. Peck E. R. 1934. The North American Trochiliscids. J. Paleontol., v. 8, p. 83.— 1936. Structural trends of the Trochiliscaceae. J. Paleontol., v. 10, N 8, p. 1—764.— 1938. A new family of Charophyta from the lower cretaceous of Texas. J. Paleontol., v. 12, N 2, p. 173—176.— 1953. Fossil Charophytes. Botan. Rew., v. 19, N 4, p. 209—227. Pia J. 1927. Thallophyta in Hirmer M. «Handbuch Paleobotanik». Leipzig, S. 88—93.
- Rao S. a. N. 1939. The fossil Charophyta of the Decan intertrappeans near Rajahumandry. Mem. Geole Surv. India, v. 30, N 2. Rasky K. 1945. Fossile Charophyten Fruchte aus Ungarn. Budapest. Ungar. Nat. Mus. (Nat. Mon. 2), S. 1—14.— 1952. Fruits fossiles de Charophyta en Dunantul Transilvanie. Rap. Ann. Inst. de géol. Hongrie, 1949, p. 41—46. Reid C. a. Groves J. 1921. The Charophyta of the Lower Headon Beds of Hordl (Hordwell) Cliffs (South Hampshire). Quart. J. Geol. Soc. London, v. 77, N 305, p. 175—192. Ross C. A. 1960. Population study of Charophyte species. J. Paleontol., v. 34, N 4, p. 717—726.
- Sandberger G. 1849. Eine neue Polypengattung aus dem Eifel. N. J. Min., Geol. u. Paleontol., S. 447—448. Stache G. 1889. Die Liburnische Stufe. Abh. K. K. Geol. Reichanst. Wien, Bd. 13, S. 1—170.
- Thomas L. A. 1949. Pennsylvanian Charophyta in Jova. Proc. Jova. Acad. Sci., v. 56, N 233. Tongiorgi M. 1956. Contributo allo studio dei Bacini ligniferi della Toscana. Bol. Soc. geol. ital., v. 75, N2, p. 1—19.
- Wang Shui, Chang Shan-Jean. 1956. On the ossurence of *Sicidium melo* var. *pskowensis* Karpinsky from the devonian of Northern Szechuan. Paleontol. Sin., v. 4, N 3, p. 381—386. Wood R. D. 1959. Gametangial constants of extant Charophyta for use in micropaleobotany. J. Paleontol., v. 33, N 1, p. 186—194.

# ТИП RHODOPHYTA. КРАСНЫЕ, ИЛИ БАГРЯНЫЕ ВОДОРОСЛИ<sup>1</sup>

## ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Rhodophyta — морские организмы, за исключением отдельных представителей нескольких родов. Слоевиде различной формы, многоклеточное, почти всегда прикреплено к субстрату. Клетки имеют оболочку, которая у некоторых форм на наружных слоях инкрустируется известью ( $\text{CaCO}_3$  с большим или меньшим количеством  $\text{MgCO}_3$ ). При значительном обызвествлении водоросль становится твердой и хорошо сохраняется в ископаемом виде (Coccolithaceae). Пигменты хромофоров включают обычный хлорофилл вместе с ксантофиллом, каротином, красным фикоэритрином и иногда фикоцианином. Живые растения окрашены в красный, пурпурный, фиолетовый или бурый и зеленый цвета. Глубоководные формы обычно чисто-красные. Иногда встречаются относительно глубоководные формы водорослей багряных, зеленых и других цветов. Простейшие из них образуют одноклеточные разветвления. Крупные красные водоросли распространены на всем земном шаре, они изобилуют в средних и низких широтах и предпочитают смягченный свет. Каменные багрянки (нуллипоры) распространены в современных морях (*Lithothamnium*) от 73°5' ю. ш. до 79°66' с. ш.

Багряные водоросли имеют большое значение для геолога и литолога. Не говоря о том, что в меловых и третичных отложениях каменные багрянки («литотамнии», «нуллипоры») слагают рифы и пласты известняков, ископаемые формы (соленопоры) встречаются начиная с кембрия и являются стратиграфическими указателями

и сплошь да рядом породообразователями на значительных пространствах. Их присутствие связывается с чистой, хорошо аэрированной морской водой и глубиной не более 130 м. Живут в литоральной и sublиторальной зонах, главным образом на глубине от 0 до 60 м. Многие из них обитают в приливно-отливной зоне.

Среди багряных водорослей встречаются формы, ведущие паразитический образ жизни на других водорослях. Более известны эпифитные виды, широко распространенные и в ископаемом состоянии. Обычно багряные водоросли прикреплены к донным предметам или к подводным скалам. Мягкие грунты неблагоприятны для развития багряных водорослей. Тем не менее в ископаемом виде они встречаются в песчаниках и других обломочных породах, что, по-видимому, связано с поселением их на живших здесь и не сохранившихся других водорослях или же с заносом с подводных камней и скал.

### История изучения

История изучения ископаемых багряных водорослей связана с описанием каменных багряных водорослей, которое вначале проводилось в отрыве от изучения современных форм, а затем, с середины XIX в., постепенно начало связываться с последними. Основные роды кораллин (*Corallina*, *Amphiroa*, *Jania*) были описаны Ламуру (Lamouroux) в 1816 г., а *Melobesia* — им же в 1812 г. из современного материала, при чем эти роды были отнесены к животным<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Составили: К. Б. Кордэ (роды *Komia*, *Petschoria*), В. П. Маслов (остальное).

<sup>2</sup> В числе известковых полипов Ламуру поместил кроме перечисленных, зеленые водоросли *Halimeda Neomeris*.

Из мела Франции и Австрии Гольдфусом (Goldfuss) в 1826 г. была описана как полипняк *Nullipora palmata*, оказавшаяся литотамниумом. Между тем род *Lithothamnium* позднее, в 1837 г., был описан по живому материалу Филиппи (Philippi) как багряная водоросль. В дальнейшем некоторое время ископаемые каменные багряные водоросли описывались как полипняки-нуллипоры. *Nullipora* из палеогена Франции была описана в 1840—1847 гг. Мишеленом (Michelin) и в 1854 г. Мийэ (Millet). В 1847 г. те же багряные водоросли описывались и как литотамнии тем же Мишеленом из третичных осадков Франции и Реуссом (Reuss) в 1848 г. из тортона Германии. Унгер (Unger) в 1847 г. нашел в юре Австрии р. *Corallina*, но возможно, что на самом деле найденные остатки не относятся к этому роду. Таким образом, в середине XIX в. уже намечалась некоторая увязка ископаемых кораллинациевых с современными, однако геологи продолжали иногда называть эти организмы нуллипорами. В 1856 г. Массалонго (Massalongo) — из мела Италии, а в 1866 г. Вателэ (Vatelet) — из палеогена Франции описали *Corallinites*, по-видимому, не относящиеся к водорослям.

Дальнейшее изучение ископаемых форм протекало по линии дополнения макроскопических описаний микроскопическим изучением их анатомического строения. Мы отметим лишь главные этапы, не останавливаясь на многочисленном описательном материале. В 1878 г. Дыбовский впервые описал *Solenopora* из ордовика Прибалтики как полипняк. Позднее этот род стали рассматривать как представителя древних багряных водорослей, что вызвало большую дискуссию (Brown, 1894) в конце XIX и в начале XX в. В 1871 г. из неогена Италии Гюмбелем (Gümbel) был описан *Lithophyllum*, ранее известный только из современных морей. В 1891 г. Ротплетц (Rothpletz) предложил выделить древние формы литотамний с изолированными спорангиями, отличающими их от форм с сорусами — концептаклами (как у современного *Lithothamnium*). Несколько позже эти древние формы получили родовое название *Archaeolithothamnium* Foslie. Ротплетц описал также значительное количество ископаемых форм литотамниев, дав одну из первых сводок описанных форм этих водорослей.

Только в начале XX в. Лемуан (Lemoine, 1911, 1917, 1937) окончательно перешла на микроскопический метод изучения каменных багряных водорослей, пересмотрела некоторые прежние описания и в 1928 г. выделила новый род *Mesophyllum*. После нее исследователи стали базироваться главным образом на микроскопических признаках, не ограничиваясь

одними макроскопическими определениями.

С 1925 г. и в СССР появляются работы, посвященные багряным водорослям (Пчелинцев, 1925; Маслов, 1929, 1935, 1936, 1950, 1952, 1956<sup>1,2</sup>; Кречетович, 1936; Моисеев, 1944; Корда, 1951). Необходимо отметить, что некоторыми советскими исследователями были найдены совершенно новые багряные водоросли, отнесенные к порядкам, в которых ранее не были известны обызвестляющиеся формы. Благодаря этому расширилось количество ископаемых семейств. Особенно богатый материал дал в. палеозой, в котором найдено несколько родов, имеющих стратиграфическое значение.

### Общая характеристика и морфология

Клетки багряных водорослей класса Florideae соединены друг с другом порами, представляющими утоненные места в оболочке, пронизанные тонкими отверстиями, заполненными протоплазмой. Эти поры в ископаемом виде сохраняются очень редко. Единичная пора образуется всегда при делении клетки посредине вновь возникающей перегородки и называется «первичной» порой. Кроме того, между рядом расположенных нитей клеток образуются «вторичные» поры. Часто вследствие растворения так называемой «закрывающей пленки» поры бывают широкими. Порами в ископаемых соленопорах пытались воспользоваться для систематики этих окаменелостей, но так как перекристаллизация и изменение известкового скелета водоросли в течение геологического времени приводит к полному отсутствию пор или к образованию ложных «пор», не имеющих отношения к жившей водоросли, от этого пришлось отказаться.

Слоевище багряных водорослей в простейшем случае представляет простую или ветвящуюся клеточную нить, прикрепленную к субстрату особой подошвой из стелющихся нитей. Более сложные формы имеют многочисленное слоевище, состоящее из ряда ветвящихся и срастающихся друг с другом нитей. У некоторых представителей в центре слоевища можно видеть центральную, или осевую, нить, которая обычно состоит из ряда более крупных клеток. От осевой нити отходят короткие ветвящиеся боковые нити, которые или остаются свободными, или срастаются своими ответвлениями в сплошную кору. У других форм осевой нити нет, а посредине слоевища проходит пучок одинаковых нитей с короткими боковыми ответвлениями, сливающимися в сплошную плотную кору. Эти различия в структуре могут наблюдаться у близких форм; например, у *Batrachospermum* есть

осевая нить, а у *Hemalion* имеется пучок нитей. Нити багряных водорослей отличаются верхушечным ростом, но боковые ответвления скоро перестают расти, и их конечные клетки образуют длинные волоски. В ископаемом состоянии последние не наблюдались.

Существуют особенно важные для палеонтолога формы багряных водорослей с плотным строением, при котором клетки слоевища, тесно срастаясь друг с другом, образуют как бы растительную ткань высших растений. Часто в такой ткани можно проследить отдельные нити, но иногда эта возможность теряется. В подобном слоевище можно различить дифференцировку клеток: периферические мелкие клетки, образующие ассимилирующую кору, и внутренние, более крупные клетки, имеющие механическое значение и отчасти служащиеместилищем для питательных веществ.

Размножение багряных водорослей происходит бесполом, половым и вегетативным (малохарактерным) способом. Ни в одном случае не возникают подвижные элементы. Бесполое размножение осуществляется спорами, образующимися в спорангиях. Споры пассивно переносятся водой. У более простых форм формируются моноспоры (*Bangiales*), у более сложных представителей — тетраспоры. Последние образуются по четыре в спорангии и у разных форм расположены различно, что служит систематическим признаком для классификации современных представителей, но лишь частично может быть применено к ископаемым формам. Тетраспоры могут быть расположены: 1) по углам тетраэдра; 2) в одном ряду, причем вытянутый тетраспорангий делится на четыре клетки, расположенные друг над другом; 3) крестообразно, когда клетка делится сначала в горизонтальном, а затем каждая половинка — в вертикальном направлении. У нитчатых простейших форм тетраспоры расположены одиночно или группами, на укороченных ветвях, у сплошных форм — в полушаровидных подушечках (нематемиях или сорусах) или в особых углублениях — «концептаклях» (см. рис. 1).

У некоторых форм (*Seratiaceae*) встречаются полиспоры, которые образуются в числе десяти и более в спорангиях, развивающихся там же, где и тетраспорангии. Кроме того, у некоторых форм существуют параспоры, обычно находящиеся у самой верхушки слоевища, нередко в виде четок. Выводковые почки (у *Melobesia*) представляют видоизмененные вегетативные ветви, отламывающиеся от слоевища и дающие новые растения.

Половое размножение оогамное, сложное, органы его имеют важное значение для систематики живых форм и непригодны для систематики

ископаемых представителей, так как не сохраняются и почти не описаны палеонтологами.

Мужские органы — антеридии и женские — карпогоны обычно развиваются на разных экземплярах. У кораллинацевых мужские и женские органы заключены в концептакли, которые по мере роста растения зарастают вегетативной «тканью» и поэтому в ископаемом виде редко встречаются.

### Принципы систематики

Классификация современных форм базируется преимущественно на органах размножения. В ископаемом материале можно видеть следы органов размножения обычно только в тех случаях, когда оболочка этих органов обывествляется. Поэтому палеонтолог может руководствоваться главным образом анатомическим строением слоевища. Сравнение этого строения со строением современных форм не всегда приводит к отнесению описываемой формы к определенной группе даже высшего порядка, так как разные далекие друг от друга современные формы могут иметь близкую анатомическую структуру. Поэтому в палеонтологическом материале имеются систематические единицы, условно отнесенные к *Florideae*, но имеющие пока самостоятельное значение или занимающие неопределенное систематическое положение.

Современные водоросли из сем. *Cogallinaceae*, сохраняющие свою анатомическую структуру в ископаемом виде и имеющие такое большое значение для геологов, делятся на роды главным образом на основании структуры их органов размножения. Последние не всегда сохраняются в ископаемом виде, а половые органы сохраняются как редкое исключение. Поэтому Лемуан (Lemoine, 1911, 1917) в свое время посвятила специальные исследования анатомическому строению этих водорослей для доказательства возможности определения родов по различиям в структуре слоевища и установления отдельных форм по их анатомической структуре.

Каменные багряные водоросли образуют корки, бугры или желваки различной величины, а также ветвящиеся бугристые сталактитовидные наросты на донных предметах, или, наконец, членистые гибкие кустики (собственно кораллины). Размеры их колеблются от микроскопически малых до величины человеческой головы. Анатомические различия родами *Cogallinaceae* сводятся не только к органам размножения, но и к структуре и взаимному расположению клеточных нитей. Анатомическое строение слоевища кораллинацевых водорослей производит впечатление многоклеточ-



ной ткани. Последняя возникает в результате тесного соприкосновения параллельно залегающих клеточных нитей. Взаимное расположение нитей и положение клеток в соседних нитях определяют ту или иную структуру «ткани», которая бывает двух родов: 1) базальная или срединная «ткань», так называемый гипоталлий (*hypothallium*); 2) внешняя, или периферическая, «ткань», или периталлий (*perithallium*), включающая корковый слой у поверхности слоевища. У некоторых родов мелобезиевых иногда присутствует особая срединная «ткань», или так называемый мезоталлий (*mesothallium*, рис. 10б). Расположение соседних нитей, когда их поперечные перегородки сливаются в сплошные линии, а клетки в соседних нитях расположены на одном уровне, называется «рядовым», а клетки одного уровня — «рядами клеток».

У корковых мелобезиевых форм в базальной «ткани», или гипоталлии, клеточные нити расположены параллельно субстрату; в этом случае употребляется термин «стелющийся гипоталлий». Когда корка очень тонка, гипоталлий существует один, обычно же нити гипоталлия, поднимаясь кверху, на некотором расстоянии от начала нити образуют второй слой корки, или периталлий. Относительная толщина этих двух слоев бывает различной у разных видов. Гипоталлий сохраняет свою толщину неизменной с момента появления периталлия, но с ростом водоросли и разрастанием периталлия он может исчезнуть. Периталлий растет в течение всей жизни водоросли, однако его толщина не переходит определенных границ, характерных для каждого вида. У форм с вертикально стоящими корками гипоталлий находится в середине (срединный гипоталлий), а периталлий — с двух сторон, окружая первый. В формах цилиндрических, ветвистых, бугристых или образующих сосочки, в середине находится гипоталлий, нити которого параллельны оси цилиндра или бугра. Эти нити, изгибаясь под прямым углом или резко сменяясь более мелкими клетками, переходят в периферические нити периталлия, которые расположены перпендикулярно к оси цилиндрической или конической части слоевища. В этом случае при сечении последней перпендикулярно оси периферические нити разрезаются вдоль и наискось, а осевые — поперек их главного направления.

По анатомическому строению слоевища кораллинацевые можно разбить на несколько групп. В первой группе клетки в соседних нитях размещены беспорядочно (рис. 10а). Гипоталлий образован ползущими по субстрату нитями, периталлий в принципе образован также клетками, не ориентированными в ряды (р. *Lithothamnium*). Вторая группа отличается

тем, что клетки соседних нитей периталлия и гипоталлия находятся на одном уровне, а поперечные перегородки нитей сливаются как бы в одну линию, вследствие чего слоевище кажется состоящим из клеток, расположенных рядами, или в виде правильной сети, или концентрически. В первом случае в вертикальном сечении получается более или менее правильная сетка из четырехугольных ячеек (рис. 5), во втором случае в вертикальном сечении получается структура в виде ряда насаженных друг на друга веерообразных рядов клеток (рис. 7). Для *Lithophyllum* характерны и тот и другой случай, при этом особой резкой границы в величинах клеток периталлия и гипоталлия нет. Второй случай является единственной структурой для всех членистых кораллинов (*Cogallinae*), причем клетки гипоталлия, всегда срединного (базального не бывает), во много раз длиннее (до 100 м длины при ширине 5—20 м) клеток периталлия. Третья группа имеет, кроме гипоталлия и периталлия с ориентированными в ряды клетками, еще промежуточную «ткань», мезоталлий, отличающуюся от первых характером и размером клеток, но также с рядовым расположением их. К этой группе принадлежит *Mesophyllum* (табл. I, фиг. 1). К четвертой группе относится род *Archaeolithothamnium*, в корковых формах которого гипоталлий не имеет рядового расположения клеток, как у *Lithothamnium*, тогда как клетки периталлия расположены в ряды, как у *Lithophyllum*. Ветвистые же формы *Archaeolithothamnium* по анатомической структуре одинаковы с *Lithophyllum* и могут отличаться от него лишь органами размножения.

Вымершая группа соленопор по структуре «ткани» напоминает первую и вторую группы, но отличается крупностью клеток и толщиной нити, которые значительно больше, чем у мелобезиевых.

Еще один признак характерен для «ткани» соленопор и мелобезиевых: размеры клеток и толщина их стенок иногда периодически изменяются в толстом периталлии. Вследствие утолщения известковых стенок и поперечных перегородок и уменьшения величины клеток получаются «сгущения», или полосовидные затемнения «ткани» периталлия. В этом случае говорят о «зонах роста», которые часто (но не всегда) встречаются у *Lithothamnium* и у *Solenopora*, но редки у *Lithophyllum*<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Зоны роста, возможно, являются результатом сезонных колебаний условий произрастания. *Lithophyllum* — по преимуществу субтропическое и тропическое растение, здесь сезонные колебания в водных условиях менее резки, чем в умеренных и холодных морях, в которых обитает *Lithothamnium*.

Так как органы размножения в современных формах играют первенствующую роль для определения родов, мы обратимся к их рассмотрению по новейшей литературе и одновременно сравним с остатками этих органов, наблюдаемых в ископаемом материале.

развиваются тетраспоры, которые прикрыты сверху «крышей» концептакля, частично образованной нависающими со всех сторон стерильными нитями, так же как и у *Amphiroa* и *Lithophyllum*. Наблюдается лишь одно отверстие для выхода спор (рис. 1). *Lithophyllum* имеет

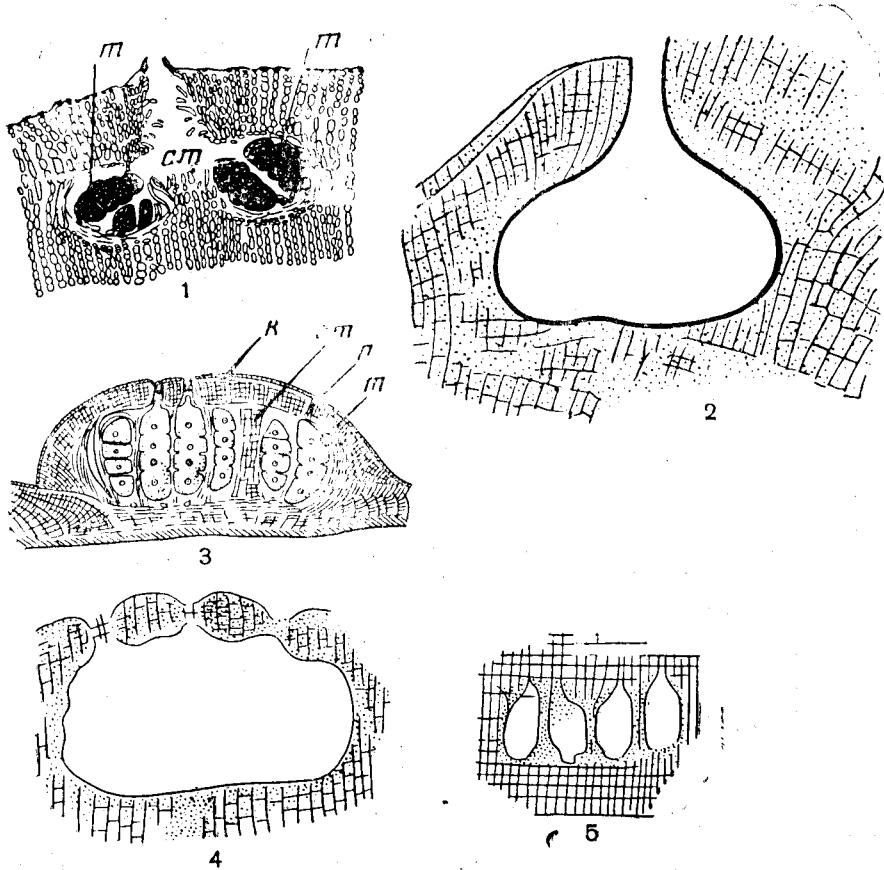


Рис. 1—5.

1 — концептакль современного *Lithophyllum*: т — тетраспоры, ст — стерильные нити (Fritsch, 1945). 2 — *Lithophyllum albanense* Lemoine: концептакль в вертикальном сечении,  $\times 150$ ; тортон, Украина (колл. В. П. Маслова). 3 — сорус современного *Lithothamnium* в вертикальном сечении: п — поры, к — крыша, от — стерильные нити, т — тетраспоры (Fritsch, 1945). 4 — *Lithothamnium saxorum* Lemoine: сорус в вертикальном сечении,  $\times 130$ ; тортон, Украина. 5 — *Archaeolithothamnium irinae* Maslov: спорангии в вертикальном сечении,  $\times 180$ ; тортон, Украина (колл. В. П. Маслова)

Рассмотрим два наиболее важных подсемейства каменных багряных водорослей: *Melobesioidae* и *Corallinoideae*. Собственно род *Melobesia* образует тонкие, обычно однослойные эпифитные корочки в виде диска или веерообразно расходящегося пучка нитей. Иногда наблюдаются корковые клетки, а также два или три ряда клеток в корочке. Волоски и поры в ископаемом виде, естественно, не сохраняются. Концептакли со спорами у *Melobesia* обычно образованы плодоносящими и стерильными нитями, но последние отсутствуют у некоторых современных видов. Из плодоносящих нитей

много общего с *Melobesia*, но образует более толстые многослойные корки с отчетливым гипоталлием или базальной, обычно стелющейся частью и периталлием, или периферической частью слоевища. Клетки обычно ориентированы в ряды (по Лемуан), но это не всегда наблюдается на современном материале (Fritsch, 1945).

Происхождение и образование спорных концептаклей *Lithophyllum* хорошо изучено по современным водорослям. Клетки зарождающегося концептакля, как правило, делятся на клетки основания («стебля») и клетки зародыша спо-

рангия. Спорангии расположены по периферии концептакля (рис. 1, т), а центральная часть обычно занята стерильными нитями (рис. 1, scm), которые в ископаемом виде никогда не сохраняются, но основание их несколько приподнято над периферической частью. «Крыша» спорового концептакля образована стерильными нитями, выстилающими также местонахождение тетраспор, сохраняющимися в ископаемом состоянии в виде внутренней оболочки

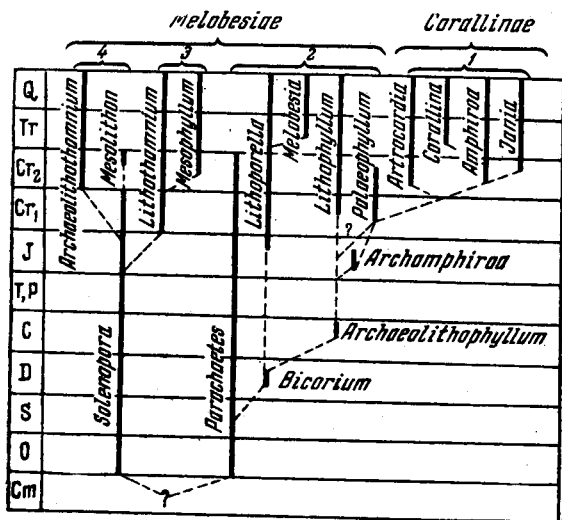


Рис. 6. Схема гипотетической эволюции каменных багряных водорослей Corallinales (по В. П. Маслову)

и образующими «крышу» с относительно широким отверстием в виде перевернутой воронки в середине перекрытия концептакля (рис. 2). Таким образом, в вертикальном разрезе, проходящем через центральную пору, концептакли *Melobesia* и *Lithophyllum* обычно имеют перевернуто-сердцевидный профиль. Тетраспоры в ископаемом виде не встречаются.

У *Lithothamnium*, *Phymatholithon* и *Epilithon* споровых концептаклей нет, тетраспоры соединены в сорусы<sup>1</sup>, которые образуются следующим образом. Плодоносящие и стерильные нити развиваются бок о бок из базального слоя клеток эпителия и покрываются корковыми клетками. Конечная клетка плодоносящей нити, сильно увеличиваясь в размере, образует тетраспорангий, конечные же клетки стерильных нитей, сильно вытягиваясь, приподнимают компактную покрывку из корковых клеток, образуя таким образом крышку над сорусом.

<sup>1</sup> Здесь приняты последние взгляды Фритча. Многие авторы и сейчас называют сорусы этих родов споровыми концептаклями, что расходится с их онтогенезом.

Верхняя часть оболочки молодого тетраспорангия образует выступ в виде трубки, растворяющей клетки «крыши» соруса и продырявливающей ее, образуя выходной канал или отверстие для тетраспор над каждым спорангием. У *Lithothamnium* сорусы возвышаются над окружающими частями, тетраспоры заключены в особую оболочку (рис. 3). В ископаемом виде стерильные нити сохраняются редко, оболочка же от тетраспор наблюдалась неоднократно, так же как и многочисленные отверстия в «крыше» соруса. Последний не имеет общей оболочки, как споровые концептакли. По свидетельству современных альгологов, старые сорусы *Lithothamnium* имеют вид углублений или зарастают тканью. В ископаемом виде сорусы *Lithothamnium* обычно имеют четкие границы и напоминают «пустоты в слоевище» (рис. 4).

У *Phymatholithon* «крыша» соруса вогнута. У *Archaeolithothamnium* и *Sporolithon* [последний относится Фосли (Fosly) к тому же *Archaeolithothamnium*] сорусы выглядят иначе; здесь каждая тетраспора окружена оболочкой и отделена от соседней одним или несколькими слоями стерильных нитей, сохраняющихся в ископаемом виде. Границы соруса неопределенны, и тетраспоры, обычно сгруппированные по нескольку штук вместе, как бы вкраплены в слоевище (рис. 5).

Кораллины резко отличаются от мелобезиевых членистым строением обызвествленных частей и вегетативными клетками, сильно удлиненными в срединном гипоталлии в центре членика.

У кораллин споровые концептакли развиваются на поверхности члеников, они похожи на концептакли *Melobesia* и *Lithophyllum* и в ископаемом виде почти не встречаются.

*Lithothamnium*, в отличие от *Lithophyllum*, имеют клетки, не ориентированные в ряды, так же как и *Archaeolithothamnium*, что позволило Лемуан определять эти водоросли в отсутствие концептаклей и сорусов, которые назывались всеми прежними исследователями ископаемых водорослей концептаклями. Когда же были встречены сорусы в «ткани» с ориентированными в ряды клетками, Лемуан создал особый род *Mesophyllum*, к которому нужно отнести, по видимому, виды, описанные Лемуан как *Lithophyllum vignyense* Lemoine и *L. koritze* Lemoine (первый вид даже с оболочками от тетраспорангиев).

Таким образом, в ископаемых остатках можно различать по анатомической структуре ряд родов каменных багряных водорослей: *Archaeolithothamnium*, *Lithothamnium*, *Lithophyllum*,

*Mesophyllum*, *Melobesia*, *Corallina*, *Amphiroa*, *Arthrocardia*, *Jania* и т. д. Но нужно оговориться, что объем некоторых из этих родов следует считать более широким, чем у современных багряных водорослей. Так, в ископаемом материале мы не можем отличить *Lithothamnium* от *Epilithon*. Последний, если бы он встретился в ископаемом виде, вошел бы в род *Lithothamnium*. То же можно сказать относительно *Hildebrandia*.

Коснемся еще одного вопроса, который тоже важен для ископаемых кораллинациевых. Современные паразиты из этого семейства представлены двумя видами: *Choraeonema* Thureti (Thureti et Born.) — она же *Melobesia* Thureti et Born., 1878; *Choraonema* Thureti, 1910; *Endosiphonia* Thureti, 1883 и *Chaetolithon deformans* (Solms). Вегетативные части этих растений целиком погружены в слоевища *Corallina*, и только концевые выставляются наружу. Ветвящиеся эндофитные нити сложены удлиненными клетками, которые переходят в две или три мелкие клетки. Последние могут рассматриваться как сокращенные (редуцированные) ответвления, сравнимые с корковыми клетками мелобезий.

Даже для наилучше сохранившихся водорослей, фоссилизирующих свою клеточную структуру и живших сравнительно недавно, мы встречаем ряд пока не преодолимых препятствий, не позволяющих приблизить их исследование к уровню знаний современных форм. Все же остатки, то скудные, то порой довольно обильные, позволяют нам видеть не только структуру слоевища, но и органы размножения исчезнувших древних форм, что дает ключ к пониманию генетических взаимосвязей и к правильной классификации ископаемых багряных водорослей. Еще раз подчеркнем, что отличия между *Melobesia*, *Lithophyllum* и *Lithothamnium*, ясные в деталях размножения, в вегетативных частях представляют значительные трудности. На этот счет у разных авторов для определения некоторых современных видов водорослей существуют разные мнения. Корковые виды у двух последних родов, по-видимому, сильно изменчивы под влиянием внешней среды (субстрата, глубины, активности сверлящих моллюсков и т. д.), что ставит под вопрос понимание объема вида.

Таким образом, для ископаемых форм исключительно и наиболее важными признаками являются внутреннее строение слоевища, величина и расположение нитей и клеток в них и лишь в немногих случаях — внешняя форма желвака, или корки, или кустика. Между тем даже ископаемые формы описывались по их внешнему виду, что исключало, конечно, оп-

ределение отдельных кусков (фрагментов) слоевищ. Вместе с тем определение именно последних весьма важно, так как в осадках чаще встречаются обломки водорослей, чем целые слоевища на месте произрастания. Отказаться от определения таких фрагментов геолог не может, так как нередко они являются единственными находками. Поэтому описание микроструктуры водорослей зачастую является единственным правильным путем их изучения; описания же без микроструктуры багряных каменных водорослей как ископаемых, так и современных, бесполезны.

Наиболее труден вопрос о сравнении ископаемых *Corallinae* с ныне живущими водорослями, которые различаются ботаниками по особенностям сочленений и морфологии членика. Так как в ископаемом виде сочленения мы не видим (или видим очень редко), особенно в шлифах, то сравнение морфологии ископаемых объектов с морфологическими признаками современных форм чрезвычайно сложно. Более того, если у мелобезиевых мы часто наблюдаем органы размножения в ископаемом виде, то у корраллиновых они никогда не сохраняются.

В настоящей работе принята следующая классификация:

- Т и п R h o d o p h y t a
- Класс Bangioideae (соврем.)
  - Класс Florideae
    - Порядок Nematinales (соврем.)
      - » Gelidales (соврем.)
      - » Cryptonemiales
    - Сем. Corallinaceae
      - Подсем. Melobesioideae
        - » Corallinoideae
        - » Solenoporoideae
    - Порядок Gigartinales
      - Сем. Phyllophoraceae
        - » Ungdarellaceae
    - Порядок Rhodymeniales
      - » Ceramiales

### Историческое развитие

Немейц (Nemejč, 1950) касается проблемы происхождения багряных водорослей с хорошо развитым клеточным ядром, которые резко отличаются от остальных водорослей (кроме синезеленых) отсутствием жгутиковой стадии.

У багряных водорослей сложной анатомической структуры достигли половые органы. Одна из важных особенностей слоевища — первичный тип ветвящихся нитей. Более сложные слоевища багрянок являются результатом более или менее правильного переплетения этих



ветвящихся нитей. Мы не знаем ни одной формы одноклеточной багряной водоросли, представляющей ясную предковую форму, от которой произошли нитчатые багряные водоросли. Между тем мы должны констатировать значительную древность сложных форм с массивным слоевищем (кембрий). Древность багряных водорослей, их высокая специализация в органах размножения и сложность слоевища во многих случаях напоминают развитие высших растений. Нередко исследователи считали, что эта группа, возможно, не имела никаких связей с «карионтами» (растения и животные со жгутиковой стадией) и что она является более отдаленным потомком непосредственно синезеленых водорослей, также лишенных жгутиковой стадии. Отмечалось также, что многие формы *Cyanophyta* (например, *Trichodesmium erythraeum*, живущий в огромных количествах в Красном море) снабжены похожим красным пигментом, известным у багряных водорослей. Немец считает, что высказанная гипотеза абсолютно лишена конкретного обоснования. Наблюдаются большие различия не только цитологического характера, но и в морфологии слоевища и в репродуктивных процессах. Кроме того, нам неизвестны промежуточные типы. Наоборот, похоже, что багряные водоросли стоят значительно ближе к другим «карионтам», чем это принято считать в настоящее время. Очень возможно, что *Rhodophyta* специализировались в особых и необычных жизненных условиях (адаптация при жизни в среде с уменьшенной световой радиацией в более глубоких частях моря, до развития других групп водорослей, в ранние периоды геологического времени). Конечное отсутствие жгутов (если они существовали) в репродукционных клетках может рассматриваться как редукция, похожая на процесс, наблюдающийся у других групп водорослей, например у диатомовых и конъюгат или грибов. «Только таким путем можно понять, — пишет Немец, — курьезную изоляцию багряных водорослей в системе растений в связи с их обычно высокой организацией» (Nemejč, 1950).

Как указывалось выше, остатки багряных водорослей известны с кембрия. Но эти древние формы (соленопоры) отличаются от современных и вымирают к третичному периоду. Формы, близкие к современным мелобезиям (литотамниям), появляются в девоне, а собственно мелобезиевые и кораллиновые получают развитие с мела. Таким образом, предположительные родственные связи мы можем установить в историческом аспекте для каменных багряных водорослей (кораллинациевых), которые выделяют известь в стенках клеток.

Гипотетическое развитие каменных багряных водорослей из группы *Corallinaceae*, с учетом находок последних лет, может быть представлено в следующем виде (рис. 6). От общего предка в кембрии отделились две группы соленопор: *Solenopora* и *Parachaetetes*. Первый род, наиболее примитивный, дожил до н. мела. В датском ярусе ему аналогичен р. *Mesolithon*. От *Solenopora*, вероятно, в юре, отделяются *Lithothamnium* и затем *Archaeolithothamnium*. Возможно, от *Lithothamnium* в в. мелу (?) отделяется р. *Mesophyllum*. Таким образом, эта ветвь соленопор дала две генетические группы: 1) археолитотамниевые — *Archaeolithothamniae* и 2) литотамниевые — *Lithothamniae* (с р. *Mesophyllum*) (рис. 6).

Вторая ветвь развивается от *Parachaetetes*, у которой в девоне появляется р. *Bicorium*. Вероятно, от него или от общего предка в карбоне отделился *Archaeolithophyllum*, описанный Джонсоном (Johnson, 1956). По-видимому, непосредственно от *Bicorium* развивалась *Lithoporella*, известная с юры, от которой в третичное время в свою очередь отделилась *Melobesia*. *Archaeolithophyllum* дал в н. мелу *Lithophyllum*, а в юре, возможно, от него же (?) отделилась *Archamphiroa* и в н. мелу — *Palaeophyllum* (возможно, через ту же *Archamphiroa*). *Palaeophyllum* можно рассматривать как предка всей группы кораллиновых — членистых багрянок.

Таким образом, из второй ветви соленопор возникли две группы или трибы: литофилловые — *Lithophylleae* с *Melobesia*, *Lithoporella* и *Palaeophyllum*; и кораллиновые — *Corallinaceae* с *Arthrocardia*, *Amphiroa*, *Corallina* и *Jania*.

Как видим, рассмотрение исторического развития *Corallinaceae* приводит нас к группировке иного характера по сравнению с делавшейся ранее на основании внешней формы слоевища: *Corallinae* относились к членистым, а *Melobesiae* — к нечленистым. Группа *Lithophylaceae* (нечленистая) как по своему развитию, так и по анатомическому строению слоевища (рядовое расположение клеток и органов размножения, споровые концептакли) стоит ближе к *Corallinae*, чем к другим двум группам. Намечающаяся группировка на четыре трибы недавно выдвинута В. П. Масловым (1956) и принята Джонсоном.

#### Значение багряных водорослей как родообразователей и указателей возраста

Соленопоры в палеозое и мезозое совместно с другими живыми организмами играли роль родообразователей, но самостоятельной породы не образовывали. Кораллинациевые

начиная с мела становятся породообразователями и в некоторых случаях приобретают первостепенное значение. В меловых породах встречаются осадки, сложенные почти исключительно мелобезиевыми. В третичных и современных отложениях корковые формы мелобезиевых не только почти нацело слагают породу, но и строят рифовые биогермы. Литофиллум и литотамниум образуют разные формы слоевища, в зависимости от вида и условий обитания. Так, *Lithophyllum incrustans* Foslie в современных морях образует толстые корки, плотно прилегающие к субстрату в скалистых заводях у берегов. *Lithophyllum expansum* Philippi, живущий в Средиземном море, прикрепляет свои корки только в центре и образует многочисленные плоские лопасти с острыми однослойными краями. *Lithothamnium lichenoides* Foslie и *L. glaciale* Kjellm. (северные формы) дают на корковом основании короткие и прямые выросты или бугры различной величины. У *Lithothamnium calcareum* Aresch. выросты ветвятся и образуют кустики, похожие на кораллы. Корковые формы мелобезиевых достигают большого развития в теплых морях, но и в умеренных и полярных некоторые виды литотамний и литофиллума создают сублиторальные банки. Широко распространенный в Англии и С. Франции *Lithothamnium calcareum* (Pall.) Aresch. дает массу известковых обломков, слагающих пляжный песок. Этот песок употребляется на известкование почв. Поэтому для литолога мелобезиевые кайнозоя приобретают исключительное значение.

Большое значение багряные водоросли имеют для генезиса третичных отложений Украины. В возвышенностях Толтр и Медобор «литотамнии» образуют рифогенные массивы в сарматских и торгонских осадках. В Ополе (Львовский район) в том же тортоне багряные водоросли создают включения в виде желваков — так называемых «булл», достигающих крупных размеров (до 30 см в диаметре). В эоценовых и датских известняках Абхазии багряные водоросли также имеют породообразующее значение; их структуры заметны на выветрелой поверхности породы. Изучение этих водорослей дает возможность исследователю восстанавливать режим бассейна и окружающую обстановку.

В тропиках мелобезиевые вместе с другими известковыми водорослями, кораллами и фораминиферами строят мощные известковые тела — так называемые «коралловые рифы». В них кораллы часто играют подчиненную роль, в то время как каменные багряные водоросли имеют первостепенное значение в качестве цементирующих и породостроящих организмов. При бурении на о-ве Фунафути остатки

известковых багряных водорослей были встречены в изобилии до глубины 300 м. В то же время некоторые формы в условиях чистой и светлой воды субтропиков известны на значительных глубинах (до 0,5 км). Мелобезиям для постоянного роста необходима хорошо аэрированная вода, поэтому они часто встречаются в зонах сильного течения или прибойя.

По наблюдениям Бертольда, известковая оболочка клеток кораллинациевых наиболее толста у тех экземпляров, которые хорошо освещены. В известии кораллинациевых обычно присутствует некоторое количество магнезии, причем у глубоководных форм количество магния больше, чем у мелководных. У немногочисленных форм известь отлагается в виде арагонита. У *Corallina squamata* отложение кальция и магния происходит больше зимой, чем весной, но отношения количеств этих двух элементов непостоянны.

Известковые багряные водоросли по максимальному количеству содержащейся в них магнезии не сравнимы ни с одним другим организмом. По данным анализов современных *Corallinaceae*, количество углекислого магния колеблется в них от 4 до 36%; он находится в современных багряных водорослях в виде изоморфной легкорастворимой примеси к  $\text{CaCO}_3$  и не образует доломита. В ископаемом виде, естественно,  $\text{MgCO}_3$  может рассматриваться как источник доломитизации. Из современных родов наиболее богат углекислым магнием *Goniolithon* — 20,61%, за ним следуют *Amphiroa* — 17,52%, *Porolithon* — 15,28%, *Lithophyllum* — 14,81%, *Melobesia* — 14,44%, *Archaeolithothamnium* — 13,09%, *Lithothamnium* — 12,30%, *Corallina* — 11,09% и *Tenarea* — 11,80% (средние данные по Виноградову, 1935).

Количество углекислого магния в кораллинациевых пытались связывать с возрастом водоросли (молодые и старые части), с формой и температурой воды. Четкой связи не уловлено, но в теплых морях большинство форм богаче  $\text{MgCO}_3$  и отдельные формы содержат его до 36%, в то время как в холодных морях нет видов, которые содержали бы более 13,19%  $\text{MgCO}_3$ .

Интересно указание Каминской о повышенном (по сравнению с другими организмами) содержании титана в современном *Lithothamnium*.

Каменные багряные водоросли во многих случаях служат руководящими ископаемыми, часто характерными для узких стратиграфических горизонтов. Но их изучение только начато и связано с литологическим изучением в шлифах, так как макроскопически видимые обломки встречаются реже. Изученный в настоящее время материал показывает, что для

палеозоя СССР играет роль ряд форм соленопор (Cryptonemiales) и багряных водорослей из порядка Gigartinales и Rhodymeniales (?). Совершенно твердо можно указать как на руководящую форму для ордовика на *Solenopora spongoides* Dybowsky. Роды *Donezella* и *Ungdarella* встречены в карбоне и широко распространены от Донбасса до Урала. К нижней части карбона приурочена соленопора *Parachaetetes palaeosicum* (Maslov), обнаруженная на Ср. и С. Урале. В в. триасе описана форма *Parachaetetes marii* (Moiseev), еще не проверенная в других точках. Для юры характерна *Solenopora jurassica* Nicholson, описанная В. Ф. Пчелинцевым из известняков Крыма. Для мела Кав-

каза известны три вида: *Palaeophyllum* (сеноман — *P. caucasicum* Maslov, альб — *P. elegans* Maslov и в. сеноман — н. турон — *P. tesalii* Maslov), которые в дальнейшем, вероятно, приобретут руководящее значение. Для датского яруса Кавказа руководящее значение имеют *Lithophyllum densum* Lemoine и *Mesolithon lithothamnoides* Maslov. Больше всего встречено багряных водорослей (кораллинациевых) в третичных отложениях юга СССР, многие из которых являются руководящими для ярусов. Несколько видов встречается в гельветском и бурдигальском ярусах З. Европы. *Lithophyllum ramosissimum* (Reuss), по-видимому, является тортонским ископаемым.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### КЛАСС BANGIOIDEAE. БАНГИЕВЫЕ

Примитивные одноклеточные водоросли, пластинчатые или нитевидные, без пор между клет-

ками. Бесполое размножение преимущественно моноспорами. В ископаемом виде неизвестны.

### КЛАСС FLORIDEAE. ФЛОРИДЕИ

Многоклеточное слоевище разнообразной формы, большей частью сложного анатомического строения. Клетки сообщаются друг с другом посредством плазматических нитей. Бесполое размножение моноспорами, тетраспорами или полиспорами. Половое размножение известно у большинства форм и представляет собой сложный процесс. Органы размножения развиваются или на поверхности, или внутри слоевища.

Имеется чередование гаметофита и спорофита, обычно сходных по своему строению.

Класс Florideae делится на шесть порядков: Nemalionales, Gelidiales, Cryptonemiales, Gigartinales, Rhodymeniales, Ceramiales. Наиболее важный для палеонтолога порядок Cryptonemiales включает так называемые «каменные багрянки» или «нуллипоры», или «литотамнии».

### ПОРЯДОК CRYPTONEMIALES. КРИПТОНЕМОВЫЕ

Слоевище различной формы и анатомического строения, нитевидное, корковидное, ветвистое и т. п. Тетраспорангии крестовидные или зоннальные. Органы размножения развиваются на поверхности слоевища или в концептаклях, либо в сорусах. Морские формы. Порядок включает 12 современных семейств. В ископаемом виде большое значение имеет сем. Corallinaceae, а сем. Solenoporaceae, выделенное Пиа, возможно, является подсемейством тех же Corallinaceae. Представители известны с мела.

#### СЕМЕЙСТВО CORALLINACEAE HARVEY, 1849

Слоевище одно- или многослойное, частично или полностью пропитано известью, имеет форму нитей, пленок с буграми, ветвистых ку-

стиков, членистых кустиков и т. п. В многослойном корковом слоевище различают гипоталлий, состоящий из горизонтальных или наклонных нитей, и периталлий, образованный вертикальными нитями. У кустистых форм в центральной части «веточки» или членика расположен срединный гипоталлий с продольными нитями, которые, загибаясь на 90°, переходят наружу в периталлий. Самая внешняя часть последнего иногда при уплотнении и утолщении стенок клеток образует тонкий корковый слой. У некоторых родов между гипоталлием и периталлием различают мезоталлий.

Органы размножения развиваются в концептаклях и в сорусах, которые или погружены в слоевище, или выступают на его поверхности. Тетра- и биспорангии делятся зонально, иногда



окружены парафизами. У членистых форм промежутки между члениками не обызвествляются и сложены длинными клетками гипоталлия.

#### ПОДСЕМЕЙСТВО MELOBESIOIDEAE

Слоевиде мелобезиевых нечленистое, прикрепленное, эпифитное и редко паразитическое, обызвествляется целиком, за исключением органов размножения, которые фоссилизируются довольно редко. Слоевиде сложено нитями клеток, образующих одно-или многослойные корки, корки с выступами и веточками. Часты случаи обволакивания посторонних предметов или разрастания слоевища во все стороны и образования свободно катающихся желваков. Последние иногда образуются в симбиозе с другими обволакивающими организмами. С мела.

*Lithothamnium Philippi*, 1837 (part. *Nullipora spongites* Kützing, 1841). Тип рода — *Nullipora palmata* Goldfuss, 1826; мел, Франция. Слоевиде корковое, бугристое или ветвистое, состоит из стелющегося или срединного гипоталлия, с клетками, не ориентированными в ряды. Поперечные перегородки расположены на разных уровнях. Периталлий также не ориентирован в ряды, но часто зонален, т. е. плотность «ткани» (величина клеток и толщина стенок) периодически изменяется от основания к периферии слоевища. Тетраспоры расположены в сорусах со многими отверстиями в крыше. В ископаемом виде тетраспоры иногда сохраняют свою оболочку. Концептакли с антеридиями и карпоспорами открываются одной порой и в ископаемом виде не сохраняются. Часто наблюдаются зоны роста (рис. 4). Более 60 ископаемых видов. С н. мела. Датский ярус, эоцен и чокрак Абхазии, З. Грузии, палеоген Крыма, тортон и сармат Украины; мел Карпат и Франции, третичные Европы, Азии, С. Африки и Америки. Современное распространение — во всех морях.

*Archaelithothamnium* (Rotpletz) Fossile, 1891 (*Sporolithon* Heydrich). Тип рода — *Lithothamnium nummiliticum* Gümbel, 1871; эоцен, Германия. Слоевиде корковое, бугристое или ветвистое, с гипоталлием и периталлием. Гипоталлий стелющийся или срединный, с клетками, не ориентированными в ряды, как у *Lithothamnium*. Периталлий может иметь клетки неориентированные или же ориентированные в ряды; в последнем случае поперечные перегородки нитей расположены на одном уровне. Спорангии или тетраспоры вертикально вытянуты, овальные или бутылковидны, собраны в сорусы внутри периталлия, в виде рядов обычно продолговатых пустот, отделенных друг

от друга одной или несколькими стерильными нитями. Вверху спорангии имеют одну пору. Споры в ископаемом виде не сохраняются. При отсутствии спорангиев определение рода затруднительно (рис. 5). Более 40 ископаемых видов. С мела. Датский ярус Абхазии, палеоген Ферганы, тортон Украины, сармат Каратау и Украины; мел З. Европы, Индии, третичные З. Европы, Америки, С. Африки и Японии. Современное распространение — тропики и субтропики Тихого океана.

*Lithophyllum Philippi*, 1837 (part. *Nullipora*, *Spongites* Kützing, 1841). Тип рода — *Lithophyllum incrustans* Philippi, 1837; современный. Слоевиде корковое или ветвистое, состоит из клеток, которые в гипоталлии и периталлии ориентированы в ряды. Поперечные перегородки слиты в сплошные линии. В гипоталлии ряды расположены концентрически, в периталлии — параллельно внешней поверхности. Вследствие этого гипоталлий всегда имеет «верное» строение. Органы размножения — концептакли — в сечении имеют форму перевернутого сердца с одним отверстием на вершине, часто с оболочкой и с тетраспорами; последние не сохраняются в ископаемом виде. Не зонален. Более 50 ископаемых видов (рис. 7; табл. XIX, фиг. 2). С мела. Тортон Украины, датский и сенонский ярусы З. Грузии, эоцен Абхазии; мел и третичные Франции, Испании, Германии, Карпат, третичные Японии, Индии, Америки и С. Африки. Современное распространение — теплые моря Тихого и Атлантического океанов.

Подрод *Dermatholithon* Foslie, 1900. Тип подрода — *Lithothamnium postulatatum* Lamouroux, 1812; современный. Слоевиде многослойное из прямых, чаще из косых клеток, как у *Lithophyllum*, но по строению аналогичное таковому у *Melobesia*, почему вначале этот подрод относился к р. *Melobesia*. Споровые концептакли полупогруженные, полусферически-конические (рис. 8). Около десяти ископаемых видов. С третичного периода. Тортон Украины; третичные о-ва Мартиника. Современное распространение — Средиземное море, о-в Тимор, Антильский архипелаг.

*Mesophyllum* Lemoine, 1928. Тип рода — *Lithothamnium paronai* Raineri, 1920; мел, Африка. Слоевиде корковое, с клетками, ориентированными в ряды, как у *Lithophyllum*, и с сорусами, как у *Lithothamnium*. Зонален. Часто имеет срединную «ткань», или мезоталлий, отличающийся размерами и формой клеток от гипоталлия и периталлия (табл. XIX, фиг. 1). Около десяти ископаемых видов.



Мел—третичные. Тортон Украины; мел Карпат, Австрии, третичные З. Европы, С. Африки, США.

*Melobesia* Lamougeux, 1812. Тип рода — *M. farinosa* Lamougeux, 1812; современный. Слоевище одно- или двуслойное; присутствуют гипоталлий в виде одного ряда наклонных клеток и периталлий в виде одного ряда прямых клеток. Споровые концептакли выступают на поверхности слоевища в виде бугорков, имеют коническую или полусферическую форму и открываются одной апикальной порой. Тетраспоры не сохраняются в ископаемом виде (рис. 9). Несколько ископаемых видов. Фосли выделяет подрод *Lithoporella*, известный в ископаемом виде в олигоцене. Несколько видов. Тортон Украины; третичные Африки и США. Современное распространение — теплые моря Тихого и Атлантического океанов.

*Mesolithon* Maslov, 1955. Тип рода *M. lithothamnoides* Maslov, 1955; датский ярус, Абхазия. Образует корки, стелющиеся или торчащие над дном и состоящие из трех видов ткани: гипоталлия, мезоталлия и периталлия. Гипоталлий, стелющийся или срединный, состоит из нитей клеток, похожих на нити *Lithothamnium*, без ориентировки по рядам или в невыдержанных рядах. Гипоталлий постепенно переходит в мезоталлий, представленный беспорядочно расположенными многогранными неправильными полигональными клетками, отличающимися по размерам от клеток гипоталлия. Возникает картина ткани высших растений. Проследить отдельные нити, как и в гипоталлии, нельзя, но иногда здесь встречаются отдельные, как бы внедрившиеся нити, видимые на коротком отрезке. Толщина мезоталлия различна. Периталлий сложен нормальными нитями клеток, как у *Lithothamnium*, при этом лишь самые периферические кортикальные (корковые), обычно мелкие клетки могут находиться в рядах, параллельных внешней поверхности. У остатков этого рода наблюдаются особые оптические свойства: при параллельных николях они плеохроируют, в скрещенных — затухают волной. Органы размножения в виде удлинённых изолированных спорангий находятся в мезоталлии и расположены своей длинной осью перпендикулярно внешней поверхности (рис. 10а,б). Монотипный. Датский ярус р. Риони (Абхазия).

*Palaeophyllum* Maslov, 1950. Тип рода — *P. elegans* Maslov, 1950; альб, З. Закавказья. Слоевище ветвистое, состоит из срединного гипоталлия и периталлия. Клетки ориентиро-

ваны в ряды, в гипоталлии сильно выпуклые вверх, в периталлии — параллельные внешней поверхности. Поперечные перегородки слиты в линии. Клетки гипоталлия длинные, в виде тонких, сильно или слабо извитых, часто перепутанных трубок. Длина этих клеток постепенно уменьшается от центра к периферии. Иногда наблюдается чередование рядов с короткими и длинными клетками. Стенки клеток тонкие, нежные, поперечные перегородки толстые. Периталлий сложен прямоугольными клетками со значительно более толстыми и короткими стенками. Органов плодоношения не наблюдалось (рис. 11). Три вида. Альб — н. сенон З. Закавказья.

*Bicorium* Maslov, 1956. Тип рода — *B. kusbassense* Maslov, 1956; девон, Кузбасс. Слоевище корковое, обызвествленное, состоит из гипоталлия (?) и периталлия (?), которые по анатомическому строению сильно отличаются друг от друга. Гипоталлий (?) слагается одним или несколькими рядами стелющихся параллельно субстрату нитей с бочковидными клетками. Периталлий (?) трехслойный, с хорошо обызвествленными параллелепипедальными клетками, напоминающими клетки *Melobesia*, *Dermatholithon* или *Lithoporella*. Органы размножения неизвестны (табл. XXI, фиг. 5а—в). Один вид. Девон Кузбасса.

#### ПОДСЕМЕЙСТВО CORALLINOIDEAE

Ветвистые членистые гибкие кустики, после отмирания рассыпающиеся на отдельные членики. Сложены срединным гипоталлием из длинных клеток и периталлием из коротких клеток. Все клетки ориентированы в ряды. С мела.

*Corallina* (Tournefort, 1770) Lamougeux, 1816. Тип рода — *C. officinalis* Linné, 1745; современный. Ветвление слоевища дихотомическое, трихотомическое и перистое. Клетки срединного гипоталлия разной длины, при этом ряды с более длинными клетками чередуются с рядами укороченных клеток. Поперечные перегородки клеток слиты в выпуклые вверх дугообразные линии. Переход гипоталлия в периталлий обычно постепенный, с уменьшением длины клеток в одном и том же ряду. Концептакли на концах члеников, в ископаемом виде не встречены (рис. 12). Четыре ископаемых вида. С мела. Юрские находки кораллин спорны, а найденные остатки похожи на другие водоросли. Эоцен Карпат, апт Пириней, эоцен Ирана, олигоцен Месопотамии, миоцен Мартиники, третичные США. Современное распространение — моря субтропиков и тропиков.

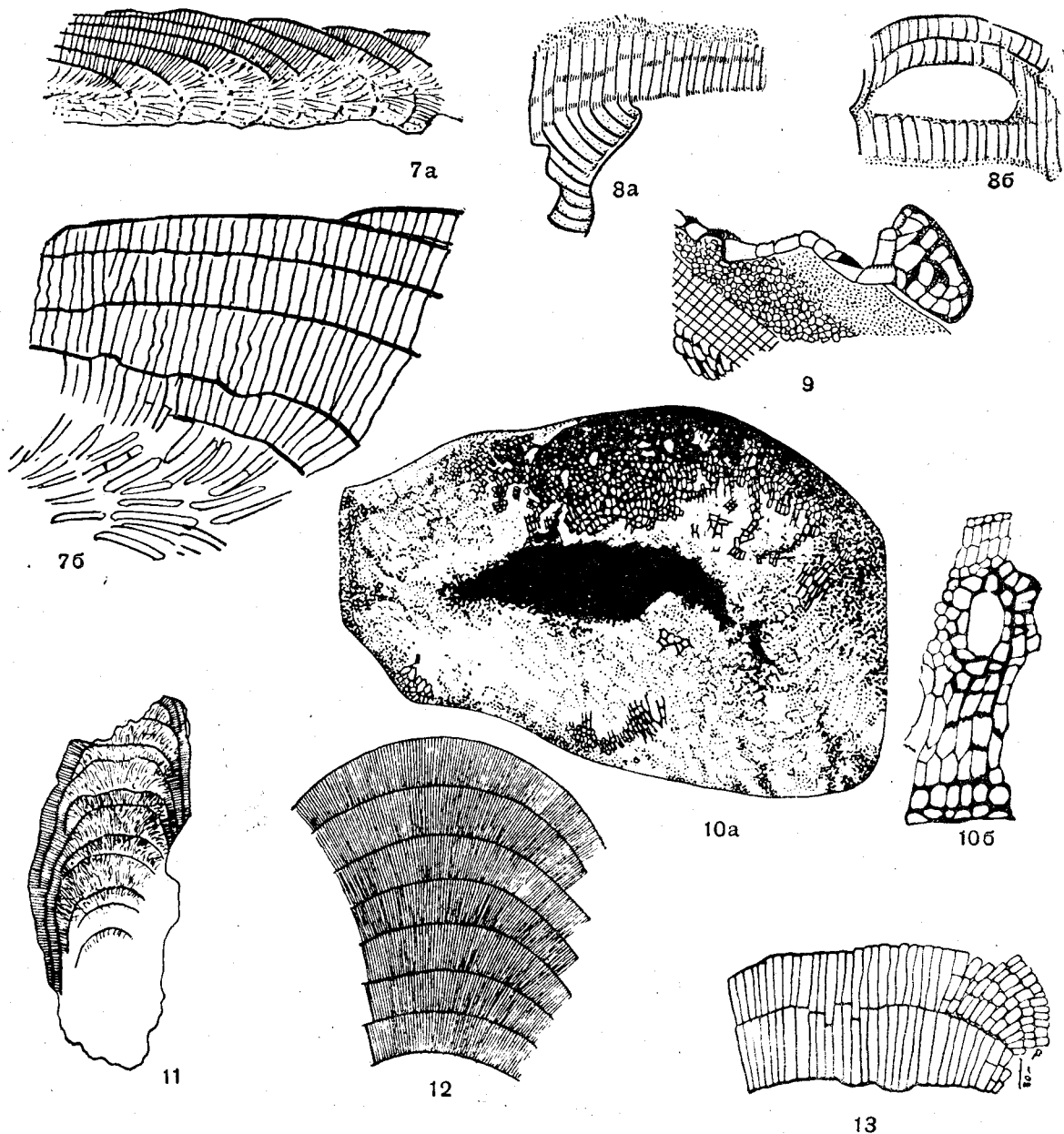


Рис. 7—13.

7 — *Lithophyllum carpathicum* Lemoine: сечение, вертикальное к коре; 7a — общий вид слоевища,  $\times 40$ , 7b — деталь строения (внизу — гипоталлий, вверху — периталлий),  $\times 315$ ; тортон, Украина (колл. В. П. Маслова). 8 — *Lithophyllum (Dermatholithon) ucrainicum* Maslov: 8a — косое сечение корочки, 8b — вертикальное сечение через концептакль,  $\times 120$ ; тортон, Украина (колл. В. П. Маслова). 9 — *Melobesia parasitica* Maslov (наверху покрывает корочку литогамниума),  $\times 98$ ; тортон, Украина (колл. В. П. Маслова). 10 — *Mesolithon lithothamnoides* Maslov: 10a — косое сечение корочки,  $\times 32$ , 10b — вертикальное сечение,  $\times 100$ ; датский ярус, Абхазия (колл. В. П. Маслова). 11 — *Palaeophyllum elegans* Maslov: вертикальное сечение,  $\times 38$ ; альб, Э. Грузия (колл. В. П. Маслова). 12 — *Corallina cossmani* Lemoine: гипоталлий в вертикальном сечении,  $\times 60$  (Lemoine, 1917). 13 — *Jania mengaudi* Lemoine: переход гипоталлия в периталлий в вертикальном сечении; примерно  $\times 170$  (Lemoine, 1917)

*Amphiroa* Lamouroux, 1816. Тип рода — *Corallina ephedrae* Lamarck, 1802; современный. Членики входят друг в друга своими концами, как шарниры. Срединный гипоталлий сложен рядами клеток разной длины; при этом ряд укороченных клеток чередуется через два-три ряда длинных или в иных соотношениях: через два ряда длинных — два ряда коротких и т. д. Концептакли по боковым поверхностям. Остальное, как у *Corallina*. Семь ископаемых видов. С мела (?), достоверны с эоцена. Эоцен Карпат и Нов. Гвиней, плиоцен Целебеса, третичные США. Современное распространение — моря субтропиков и тропиков.

*Jania* Lamouroux, 1816. Тип рода — *J. gibbosa* Lamouroux, 1816; современный. Дихотомическое ветвление. Срединный гипоталлий состоит большей частью из одинаково длинных клеток, образующих немного выпуклые, в середине плоские ряды. Поперечные перегородки слиты в линии, которые нарушаются внезапными удлинением клеток. Смена гипоталлия периталлием происходит внезапно через быстрое деление длинных клеток гипоталлия на короткие или при помощи резкого поворота нити на 90°. Концептакли расположены как на вершинах веток, так и в развилке между двумя члениками, в ископаемом виде не встречены (рис. 13). Около шести ископаемых видов. С конца в. мела. Датский ярус и в. сенон 3. Грузии, эоцен Карпат, в. тортон п-ва Тарханкут (Крым), сармат Молдавии; эоцен Испании, Франции, Месопотамии, н. миоцен Целебеса, третичные о-ва Мартиники. Современное распространение — субтропики и тропики Атлантического океана.

Вне СССР: *Arthrocardia* Decaisne.

#### ПОДСЕМЕЙСТВО SOLENOPOROIDEAE MASLOV, 1956

Желвачковые слоевища, иногда бугристые, реже корковые и ветвистые, сложены крупно-

клеточными нитями, плотно прижатыми друг к другу. По организации клеток и анатомической структуре похожи на основные роды мело-безиевых *Lithothamnium* и *Lithophyllum*. Органы размножения похожи на *Archaeolithothamnium* или на *Lithothamnium*. Менее десяти родов. Силур — в. мел.

*Solenopora* Dybovska, 1878. Тип рода — *S. spongoides* Dybovska, 1878; ордовик, Прибалтика. Слоевище образует желваки, часто бугристые, и наросты на дне. Клетки не ориентированы в ряды и имеют ширину от 20 до 60 м. Поперечные перегородки прямые выпуклые кверху или книзу, часто исчезают. Присутствуют небольшой гипоталлий и мощный периталлий, в котором очень редко встречаются спорангии, как у археолитотамниума (рис. 14; табл. XIX, фиг. 3, 4). Около 40 видов. Ордовик Прибалтики.

*Parachaetetes* Deninger, 1906 (*Petrophyton* Yabe, 1912; *Solenophyllum* Maslov, 1935). Тип рода — *Parachaetetes tornquisti* Deninger, 1906; бат, Сардиния. Аналогичен *Solenopora*, но поперечные перегородки нитей в периталлии расположены на одном уровне, часто сливаясь в сплошные линии и образуя концентрические ряды клеток. Проблематические концептакли в виде овальных уплощенных мешков. Размеры клеток близки к соленопорам (рис. 15). Несколько видов. Силур — мел. Карбон Урала, триас Кавказа, мел Абхазии; карбон и юра 3. Европы, мел Японии.

Вне СССР: *Lithocaulon* Meneghini, 1857; *Metasolenopora* Yabe, 1912; спорные *Solenoporella* Rhothpletz, 1908; *Solenomeris* Douvillé, 1924 (фораминифера?); *Pseudolithothamnium* Pfender, 1936; *Goldsonia* Shreck, Twenhofel, 1939.

## ПОРЯДОК GIGARTINALES. ГИГАРТИНОВЫЕ

Слоевище многослойное и многорядное, различного морфологического и анатомического строения. Бесполое размножение тетраспорами; тетраспорангии зонально или крестовидно разделенные, одиночные или рассеянные в коровом слое, либо собранные группами внутри слоевища или в нематетиях на поверхности слоевища.

Включает ряд семейств: *Cruoriaceae*, *Phylloporaceae*, *Furcellariaceae*, *Solieriaceae*, *Rhodophyllidaceae*, *Gigartinaceae* и вымершее сем.

*Ungdarellaceae*. В ископаемом виде встречаются представители *Phylloporaceae* и *Ungdarellaceae*.

#### СЕМЕЙСТВО PHYLLOPORACEAE NÄGELI, 1847

Слоевище цилиндрическое, плоское или пластинчатое, простое, иногда вильчатое или неправильно разветвленное. Внутренняя часть состоит из нескольких рядов плотно соединенных клеток, коровый слой образован одним или несколькими рядами мелких клеток, иногда

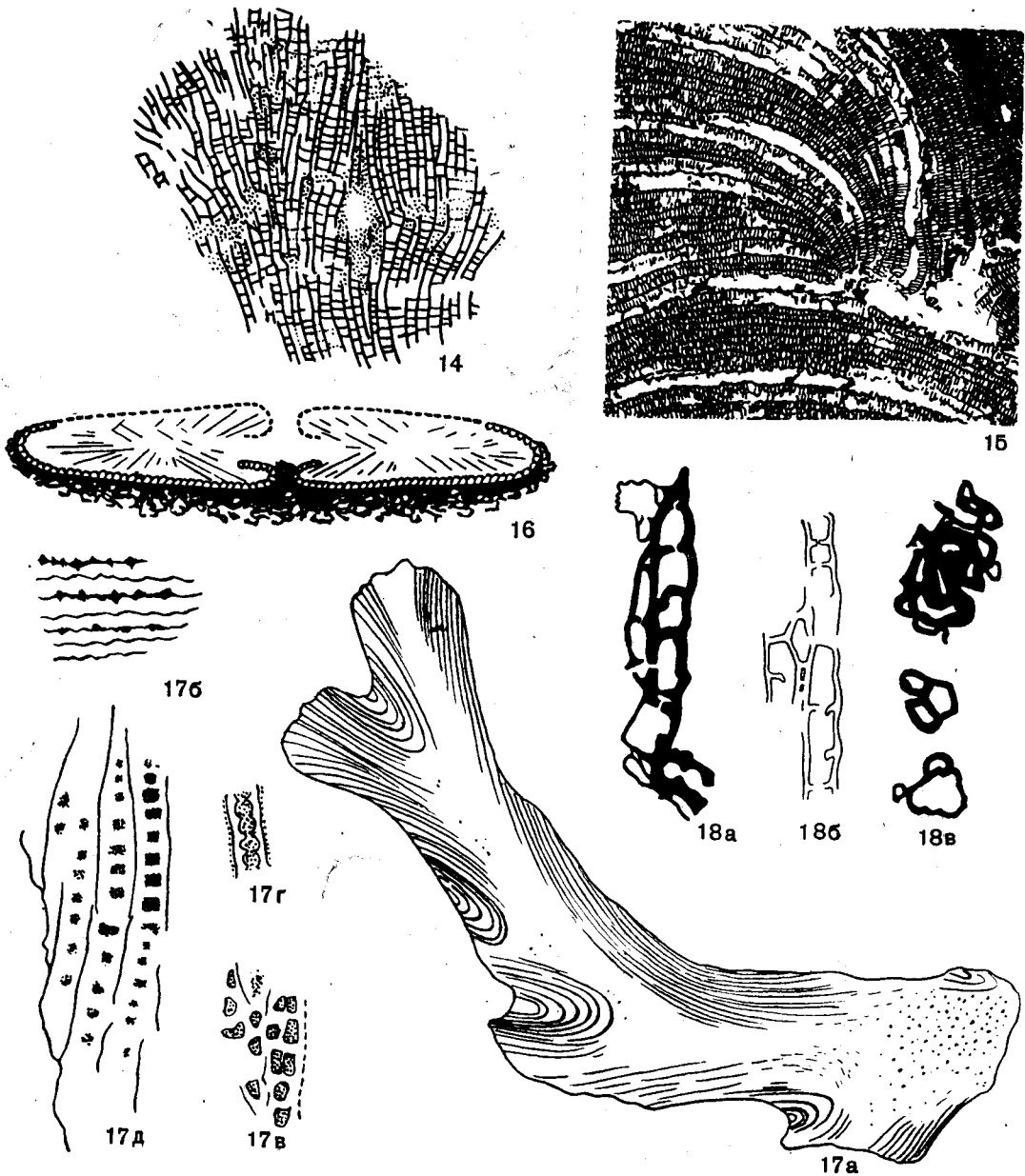


Рис. 14—18.

14 — *Solenopora nexa* Maslov: вертикальное сечение,  $\times 35$ ; н. карбон, Каратау (Казахстан) (колл. В. П. Маслова). 15 — *Parachaetetes palaeozoicus* (Maslov): периталлий в вертикальном сечении,  $\times 25$ ; карбон, Урал (колл. В. П. Маслова). 16 — *Stenogrammites pseudocostata* Kretschetovitch: поперечное сечение слоевища (схема), черным показана терригенная масса ила, проникшая по разрыву внешнего кортикального слоя; нижневолжский ярус, Горьковская обл. (Кречетович, 1936). 17 — *Undgarella uralica* Maslov: 17а — продольное сечение слоевища,  $\times 30$ , 17б — 17д — разные формы фоссилизации клеточных нитей,  $\times 100$ ; в. карбон, Урал (колл. В. П. Маслова). 18 — *Donetzella lutugini* Maslov,  $\times 60$ : 18а, 18б — продольные сечения нитей разной сохранности, 18в — поперечные сечения слоевища (Маслов, 1929)



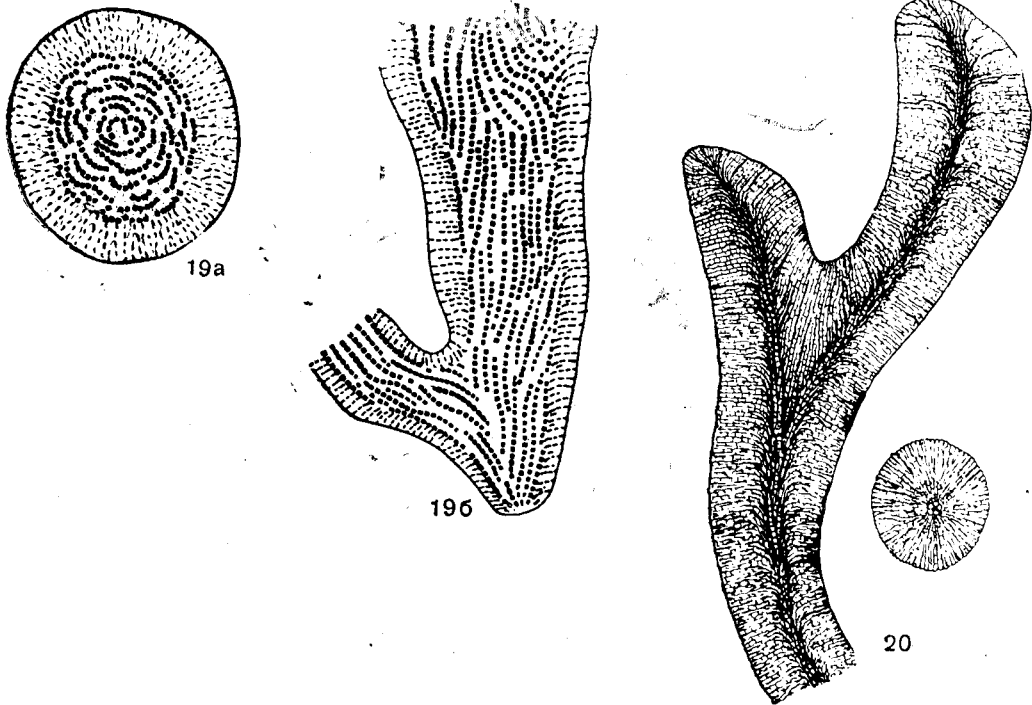


Рис. 19—20.

19a, б — *Petschoria elegans* Korde, реконструкция; в. карбон, С. Урал (колл. В. А. Варсанюфевой).  
20 — *Komia abundans* Korde, реконструкция; ср. карбон, С. Урал (колл. В. А. Варсанюфевой)

соединенных в радиально расположенные ряды. Тетраспорангии развиваются в нематемциях, расположенных на поверхности слоевища. Цистокарпы округлые, погружены в слоевище.

*Stenogrammites* Kretschetovitsch, 1936. Тип рода — *S. pseudocostata* Kretschetovitsch, 1936; нижневолжский ярус, Горьковская обл. Водоросль образует необыкновенный кустик из многочисленных дихотомически разветвленных с основания слоевищ. Сегменты разной длины. Ширина сильно меняется с возрастом, наибольшая у мест раздваивания слоевища. Сегменты сплющены с цельными краями, то резко загнутыми, то плоскими. Посередине более широких сегментов тянется «средняя жилка», образовавшаяся благодаря продольному разрыву наружного слоя водоросли; она встречается лишь в некоторых сегментах, не ветвится и на вершине некоторых сегментов переходит в щель клиновидной или яйцевидной формы. В клиновидных щелях и на поверхности края сегментов (на ребрах или бородавчатых возвышениях) можно видеть горизонтальные пучки разветвленных клеточных нитей, напоминающие нематемции. По-видимому, слоевище при жизни было в поперечном разрезе не пло-

ским, а округлым. Оно состояло из слоя корковых мелких, плотно прилегающих друг к другу клеток, представлявших собой конечные клетки центральных разветвленных нитей, расположение которых подчинялось фонтанообразному типу<sup>1</sup> (рис. 16; табл. XX, фиг. 4). Род ближе всего стоит к *Thamnocladus* White из девона. Один вид. Пермь — юра. Пермь Кузбасса, юра Горьковской обл.

#### СЕМЕЙСТВО UNGDARELLACEAE MASLOV, 1962

Слоевище ветвящееся, цилиндрическое или уплощенное, состоящее из клеточных нитей, рыхло или плотно расположенных в центре и плотно прижатых близ внешней поверхности. Обызвествление стенок клеток или участков между нитями создает в сечении слоистую структуру. Близко к *Phyllophogaseae*. Карбон. Три рода.

*Ungdarella* Maslov, 1950. Тип рода — *U. uralica* Maslov, 1950; карбон, З. Приуралье. Слоевище обызвествленное, цилиндрическое ветвящееся, сложенное клеточными нитями разной структуры. Базальный гипоталлий состоит

<sup>1</sup> Фонтанный тип не характерен для *Stenogramma*.

из переплетающихся нитей, местами напоминающих переплет корзинки, как у гипоталлий некоторых соленопор. Срединный гипоталлий обычно не сохраняется (по К. Б. Кордэ, состоит из одной клеточной нити). Периталлий состоит из нитей, которые отходят под острым углом к периферии, имеют толстые известковые стенки и тонкие поперечные перегородки, по-видимому, с центральной порой. Перегородки чаще не сохраняются. Встречаются разные степени сохранности водоросли: 1) стенки клеток обычно тонкие и темные; 2) стенки клеток толстые и светлые, а внутренняя пустота темная (рис. 176—г). В последнем, наиболее частом случае слоевище «плеохроирует», а в скрещенных николях затухает волной. Поперечные сечения нитей дают фигуры в виде неправильных овалов. Нити идут близ центра параллельно оси слоевища, постепенно отклоняясь к периферии под острым углом и обрываясь у поверхности обызвествленной части слоевища. В результате получается своеобразная концентрическая слоистость, напоми-

нающая строение слоевища у современного рода *Ahnfeltia* Fries (рис. 17а; табл. XX, фиг. 1, 2). Два вида. В. карбон Урала и С.-В. Русской платформы.

*Petschoria* Korde, 1951. Тип рода — *P. elegans* Korde, 1951; в. карбон, С. Урал. Таллом разветвленный, нечленистый, в поперечнике округлый. Гипоталлий сильно развит из продольных нитей, сросшихся между собой боковыми клеточными стенками. Периталлий слабо развит из неветвящихся нитей, перпендикулярных гипоталлию и образующих кору (рис. 19; табл. XXI, фиг. 1). Один вид. В. карбон С. Урала.

*Komia*<sup>1</sup> Korde, 1951. Тип рода — *K. abundans* Korde, 1951; ср. карбон, С. Урал. Таллом сильно разветвляющийся, нечленистый. Гипоталлий из небольшого пучка продольных нитей. Периталлий из дихотомически ветвящихся нитей, образующих мощную кору (рис. 20; табл. XXI, фиг. 2—4). Один вид. Ср. карбон С. Урала.

#### БАГРЯНЫЕ ВОДОРОСЛИ НЕОПРЕДЕЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ, ВОЗМОЖНО ИЗ СЕМ. RHODOMELACEAE HARVEY, 1849

*Donezella* Maslov, 1929. Тип рода — *D. lutugini* Maslov, 1929; карбон, Донбасс. Слоевище многоклеточное, дорсовентральное, состоит из ветвящихся нитей клеток. Клетки удлинненно-цилиндрические, бочковидные, субквадратные, с обызвествляющимися стенками и перегородками. В последних находится центральная пора. Тетраспорангии со спорами, расположенными крест накрест. Ответвления от главного стержня часто заканчиваются булавовидными клетками, в которых наблюдаются поры, пронизывающие оболочку. Прикрепление к субстрату осуществляется путем образования более или менее сложной подошвы.

Монотипен (рис. 18а—в; табл. XX, фиг. 3). Карбон (с самых верхов н. карбона до самых низов в. карбона) Донбасса, Урала и Русской платформы.

Вне СССР: порядок Nemalionales, сем. Gymnocodiaceae, роды *Gymnocodium* Pia, 1927, *Permotaculus* Elliott, 1955.

В зарубежной литературе известны отпечатки багряных водорослей, которые относятся к семействам Delesseriaceae из порядка Ceramiales (р. *Delesserites* Sternberg, 1833), Sphaerococcaseae из порядка Gigartinales (*Sphaerococites* Sternberg, 1833).

#### ЛИТЕРАТУРА

Виноградов. 1935. Химический элементарный состав организмов моря, ч. I. Биохим. лабор. Акад. наук СССР, т. 3. Л.

Дыбовский В. Н. 1879. Хететиды силурийских формаций Прибалтики. Изв. СПб. мин. об-ва, т. 14, стр. 124—125.

Кордэ К. Б. 1951. Новые роды и виды известковых водорослей из каменноугольных отложений Среднего Урала. Тр. Моск. об-ва испыт. природы, отд. геол., т. I, стр. 175—182. Кречетович Л. М. 1936. *Stenogrammites pseudocostatus* gen. et sp. nov. — новая ископаемая водоросль из юрских отложений Горьковского края. Пробл. палеонтол., т. I, стр. 251—263.

Маслов В. П. 1929. Микроскопические водоросли каменноугольных известняков Донецкого бассейна. Изв. Геол. ком., № 10, стр. 115—133. — 1935. Некоторые палеозойские карбонатные водоросли Южного Урала. Тр. Всес. ин-та мин. сырья, вып. 72, стр. 6—17. — 1936. *Archaeolithothamnium* из сарматских отложений Каратау. Тр. Геол. ин-та Акад. наук СССР, т. 5, стр. 119—121. — 1937. Атлас карбонатных пород, ч. 1, стр. 10—12. — 1950. Значение багряных водорослей для стратиграфии СССР. Докл. Акад. наук СССР, т. 70, № 1, стр. 75—78. — 1952. Карбонатные желваки органического происхождения. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. геол., т. 27, вып. 4, стр. 28—45. —

<sup>1</sup> Не смешивать с *Comia* Zalessky, 1930.

1956. Новая девонская багряная водоросль из Кузбасса и вопросы эволюции Corallinaceae. Докл. Акад. наук СССР, т. 110, № 2, стр. 280—283.— 1956<sub>2</sub>. Ископаемые известковые водоросли СССР. Тр. ИГЕМ, вып. 160, стр. 1—300.— 1962. Ископаемые багряные водоросли СССР и их связь с фациями. Тр. ГИН, вып. 53, стр. 1—222. Моисеев А. С. 1944. Водоросли, губки, гидроидные полипы и кораллы верхнего триаса Кавказского хребта. Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, сер. геол.-почв., вып. 11, стр. 15—28.

Пчелинцев В. Ф. 1925. Hydrozoa и Dasycladaceae мезозоя Крыма. Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., отд. геол.-мин., т. 55, вып. 4.

Радченко Г. П. 1955. Руководящие формы ископаемых растений. В кн.: Атлас руководящих форм ископаемой флоры и фауны пермских отложений Кузбасса, Госгеолиздат.

Brown A. 1894. On the structure and affinities of the genus *Solenopora*, together with descriptions of new species. Geol. Mag. dec. 4, № 1, p. 145—151. London.

Delepine G. 1932. Description de *Solenopora* sp. de la zone d'Etroeungt. Ann. Soc. géol. Nord., v. 57, p. 237—239.

Fritsch F. E. 1945. The structure and reproduction of the algae. I. Cambridge.

Howe M. A. 1919. Tertiary calcareous algae the islands of St. Bartholomew, Antigua and Anguilla. Carnegie Inst. Washington Pub., N 291, p. 9—19.— 1934. Eocene marine algae (Lithothamniae) from the Sierra Blanca limestone. Bull. Geol. Soc. Amer., v. 45, p. 507—518.

Ishijima W. 1932. Phylogenetic relation between the genera of the Corallinaceae. J. Geol. Soc. Tokyo, v. 39, p. 692—701.— 1938. New species of calcareous algae from several tertiary and later limestones from various localities of the Ryukyu islands. Japan. J. Geol. a. Geogr., v. 15, N 1—2, p. 13—16.

Johnson J. H. 1954. Fossil calcareous algae from Bikini atoll. Geol. Surv., prof. pap., N 260-M, p. 537—544.— 1955. Early tertiary Coralline algae from Trinidad. Eclog. Geol. Helv., v. 48, N 1, p. 69—78.— 1956. Ancestry of the Coralline algae. Japan. palaeontol., v. 30, N 3, p. 563—567.

Lemoine P. 1911. Structure anatomique des Melobesiés. Application à la classification. Ann. Inst. océanogr. Monaco, v. 2 (1), p. 215.— 1917. Contribution à l'étude des Corallinacés fossiles. 1. Généralités sur la structure des Corallinacés. Bull. Soc. géol. France, sér. 4, t. 17, p. 233—240.— 1937. Les algues calcaires du calcaire pisolithique, leurs enseignements stratigraphiques. Bull. Soc. géol. France, v. 6 (7), p. 287—288.

Nemejc F. 1942. Eine Kalkalge aus der Gruppe der Solenoporaceae im böhmischen Devon, Studia Botan. Cehica, v. 5, fasc. 1—2, p. 47—58.— 1950. The natural systematic of plants. Sborn. Narod. Mus. Praze, v. 6, N 3, Geol., Pal. 2, p. 40—41.

Peterhans E. 1929. Étude de l'algue Jurassique *Parachaetetes*. Eclog. géol. Helv., v. 22, p. 41—43.— 1929<sub>1</sub>. Les algues Jurassiques *Solenoporella* et *Pseudochaetetes*. Bull. Soc. géol. France, sér. 4, v. 29, N 1-2, p. 3—10.— 1929<sub>2</sub>. Algues de la famille des Solenoporacées dans le Malm du Jura balois et soleurois. Mém. Soc. paléontol. Suisse, v. 49 (1), p. 1. Pfender J. 1926. Melobesiés dans les calcaires crétacés de la Basse-Provence. Mém. Soc. géol. France, v. 3 (42), N 6, p. 1.— 1930. Les Solenopores du Jurassique Supérieur en Basse-Provence calcaire et celles du Bassin de Paris. Bull. Soc. géol. France, v. 30, 149 p. Pia J. 1930. Neue Arbeiten über fossile Solenoporaceae und Corallinaceae. N. J. Min., Geol. u. Paleontol., Ref. III, S. 122—147.

Raineri D. R. 1920. Algae fossili Corallinaceae della Libia. Atti. Soc. Italiana Sci. Nat., v. 59, fasc. 2, p. 137—148.

## ВОДОРΟΣЛИ НЕОПРЕДЕЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ<sup>1</sup> (ALGAE INCERTAE SEDIS)

В этот раздел выделены органические остатки растений, систематическое положение которых не совсем ясно, но которые сближаются с водорослями. Обычно такая неуверенность обусловлена плохой сохранностью этих остатков или малым количеством материала и недостаточной изученностью. В данном разделе эти остатки расположены по родам или условным семействам.

*Chabakovia* Vologdin, 1939. Тип рода — *Ch. ramosa* Vologdin, 1939; ср. кембрий, Ю. Урал. Слоевиде кустистое, из дихотомически ветвящихся нитей. Ветвление происходит на равных или разных расстояниях друг от друга, либо периодически повторно на одном уровне. «Клетки» пузыревидные, одинакового или разного размера, иногда увеличивающиеся к дистальным концам нитей (рис. 1). Один вид. Ср. кембрий Ю. Урала.

*Dendractis* Re is, 1923. Тип рода — *D. compacta* Re is, 1923; третичные, Пфальц (Германия). Известковые трубки неравномерной толщины, торчащие пучком вверх, неправильно ветвящиеся. Трубки значительно изменяют свой диаметр в зависимости от ветвления и от перетяжек (блокировки), которые так интенсивны, что создают в шлифе впечатление перегородок. В поперечном сечении трубки неправильно-овальные ( $d = 40-90 \mu$ ). Два вида (рис. 2; таб-

лица XXII, фиг. 1) (Reis, 1923). Четвертичные Алтая; третичные Германии.

*Epiphyton* В о г п е т а п п, 1886. Тип рода — *E. flabellatum* Vogelpapp, 1886; н. кембрий, Сардиния. Торчащие известковые кустики нитей, прикрепленные основанием к субстрату и достигающие нескольких сантиметров. В шлифе нити непрозрачны или малопрозрачны, сложены пелитоморфным карбонатом и не дают представления о внутренней структуре. При сильном просвечивании обнаруживаются светлые поперечные просветы, которые некоторыми исследователями принимаются за клетки. Ветвление нитей дихотомическое, иногда серийное и периодическое, причем нити оканчиваются на одной высоте. Густота нитей, длина их и сечения различны. Органы размножения неизвестны. Около 15 видов. Систематическое положение этого рода, так же как и двух последующих, неясно. Большинство исследователей относится к синезеленым; К. Б. Кордэ считает, что это багряные водоросли, состоящие из однорядных нитей, сложенных клетками с обильными поперечными перегородками (рис. 3). Н. — ср. кембрий. Н. кембрий В. Сибири, Кузнецкого Алатау, В. Саяна, Тувы, ср. кембрий В. Сибири, Кузнецкого Алатау, Ю. Урала; н. кембрий Антарктики, Италии, Франции.

*Ivanovia* Ch v o g o v a, 1946. Тип рода — *I. tenuissima* Chvogo va, 1946; ср. карбон Подмосковья. Крупные волнистые широкие листообразные известковые пластины с гладкими поверхностями толщиной около 0,5 мм и разной величины (до 100 см<sup>2</sup>). Пластины образованы наружным известковым чехлом и внутренней полостью. Чехол около 60  $\mu$  толщиной.

<sup>1</sup> Составили: А. Р. Ананьев (*Thamnocladus*); К. Б. Кордэ (*Chabakovia*, *Palaeogirvanella*, *Protonemaphycus*, *Razumovskia*); В. П. Маслов (*Dendractis*, *Epiphyton*, *Ivanovia*, *Manchuriophycus*, *Microcodiaceae*, *Microcodium*, *Nannoconus*, *Nuia*); Г. П. Радченко (*Staurofucus*, *Martjanovskia*); М. Сенкевич (Parka).



слагается неясными цилиндрическими клетками (?) диаметром 23  $\mu$ . Ширина центральной полости 350—400  $\mu$ . Один вид (таблица XXII, фиг. 4). Это ископаемое может быть отнесено как к бурым водорослям (Хворова, 1946), так и к багряным или сифонейм (если считать «клетки» порами). Карбон Подмосковья.

*Manchuriophycus* Endo, 1933. Тип рода — *M. yamamotoi* Endo, 1933; формация Нань-шань синийской системы, с.-в. Китай. Стержни неизвестковые, цилиндрические и субцилиндрические, обычно сплюснутые, дихотомирующие, гладкие с поверхности, без складок и неровностей, внутри пустые, обычно длинные, прямые, выступают над поверхностью осадка. У типа рода в кварцевых стенках цилиндра наблюдались тонкие (6  $\mu$ ), редко ветвящиеся субпараллельные нити. Внутренняя полость от 4 до 10 мм в диаметре. Три вида (таблица XXII, фиг. 5). Ордовик р. Лены; докембрий с.-в. Китая.

#### СЕМЕЙСТВО MICROCODIACEAE MASLOV, 1956

Вымершая группа известковых водорослей, образующая агрегаты из микроскопических известковых члеников — пирамид, призм или конусов, соединенных своими гранями в корочки, радиально лучистые желвачки или цилиндры с центральной полостью. Известковые членики не зависимы друг от друга. Членики, произраставшие изолированно, имеют вид неправильных усеченных конусов, перевернутых вершиной вниз. При образовании агрегатов (колоний?) и соприкосновении друг с другом членики приобретают вид многогранных пирамид. Величина члеников неодинакова в одном агрегате. Отдельные членики образованы одним кристаллом карбоната, при хорошей сохранности имеют внутреннюю полость, или канал, и оболочку. Иногда сохраняются в изолированном виде. Членики рассматриваются как отдельные клетки и спорангии, а весь агрегат — как колония или слоевище. Членики были расположены, как эпифиты, на других неизвестковых водорослях, образуя сферические и цилиндрические колонии, или нарастали в виде подушечек и корочек на твердом субстрате. Семейство включает роды *Microcodium*, *Nuia*, *Nannoconus*. Ордовик — четвертичные отложения.

*Microcodium* Glück, 1914 (*Limnocodium* Andres, 1952). Тип рода — *Microcodium elegans* Glück, 1914; миоцен, Ю. Германия. Розетки или вытянутые неправильно-цилиндрические ветвящиеся сложные образования, состоящие из ряда усеченных конусов, призм или пирамид, тесно прилегающих друг к другу и окружаю-

щих центральную полость; иногда образуют наросты в виде полусферических подушечек или корочек. Каждый членик — конус или призма — состоит из внутренней полости и известковой корки. В осевом сечении такой членик выглядит в виде двух известковых скоб или в виде петли, иногда открытой на вершине и в основании конуса. Членики могут быть прямыми, изогнутыми в пологую дугу, длинными и короткими в одной и той же колонии. При отмирании организма и медленном захоронении известковый «скелет» рассыпается на отдельные членики. При быстром или прижизненном захоронении комплекс члеников захороняется целиком. По-видимому, клетки могли жить отдельно, образуя изолированные членики. Обнаружены предположительные органы размножения в виде ряда камер внутри членика (спорангий?). В дальнейшем известковый чехол легко перекристаллизовывается и становится похожим на шестоватые крустификационные структуры минерального происхождения (рис. 4—6; таблица XXII, фиг. 2, 3). Систематическое положение спорно (Favre, 1938; Glück, 1914; Rutte, 1954; Маслов, 1956). Прободенные насквозь членики говорят о вероятности обызвествления ответвлений центрального сифона, как у мутовчатых водорослей; в то же время замкнутые с одной стороны оболочки члеников и как будто намечающиеся поперечные деления внутренней полости этих элементов на мелкие клетки, может быть, свидетельствуют о спорообразовании, как у синезеленных или багряных водорослей. Мел-третичные. Палеоген Ферганы и Таджикской депрессии; маастрихт Аквитании, датский ярус Швейцарии, ю.-з. Франции, лютецкий ярус Италии, третичные Африки, Италии, н. эоцен Швейцарии, миоцен Германии, США, Киренаики.

*Nuia* Maslov, 1954 (*Bogutschanophycus* Korde, 1954). Тип рода — *Nuia sibirica* Maslov, 1954; ордовик (устькутская свита), В. Сибирь. Известковые неправильные пустотелые прямые и изогнутые, иногда ветвящиеся цилиндрики, сложенные агрегатом тонких светлых призм или пирамид с очень тонкой полостью. Длина палисадно расположенных призм варьирует, вследствие чего границы цилиндров неровны и не всегда отчетливы. Наблюдалось двукратное нарастание призм с одной или с разных сторон цилиндра, благодаря чему получалось двуслойное строение цилиндра (Маслов, 1954). Органов размножения не наблюдалось. Диаметр цилиндров около 0,2—0,3 мм, внутренней полости — 0,05—0,1 мм, длина призм 0,05—0,1 мм. Один вид (рис. 7—9). Ордовик (устькутская свита) В. Сибири.

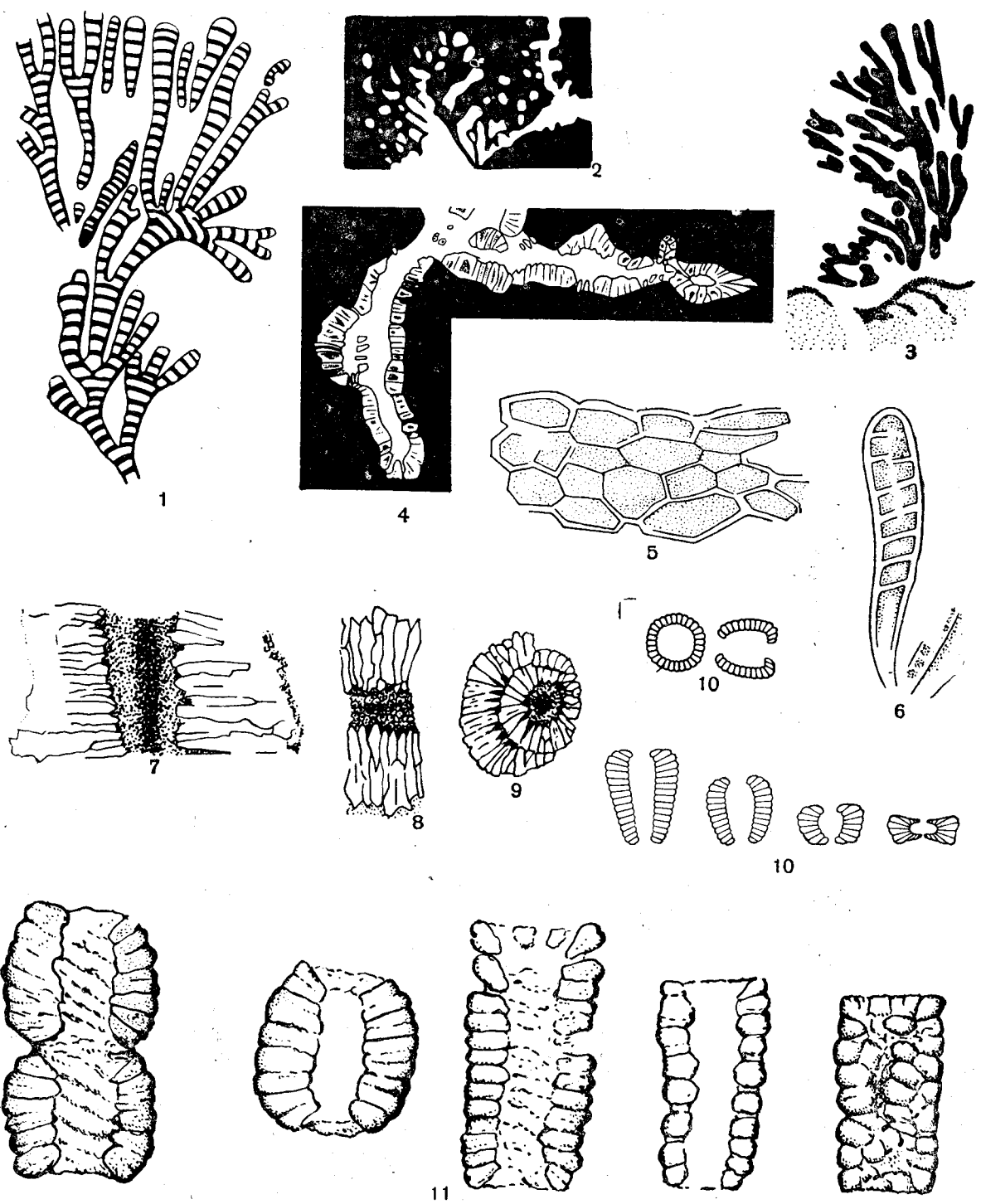
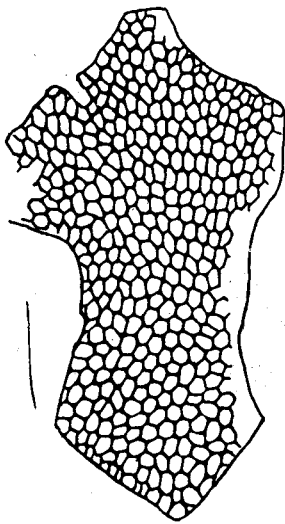


Рис. 1—11.

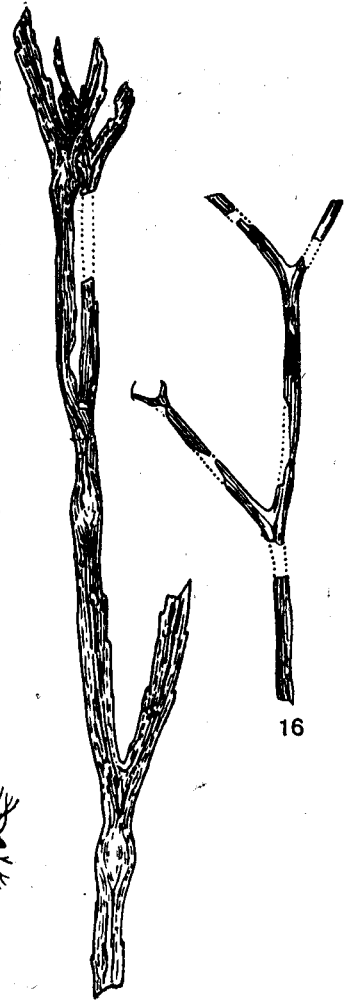
1 — *Chabakovia ramosa* Vologdin; схематическое изображение. 2 — *Dendractis* sp.: белые полости,  $\times 12,5$ ; четвертичные, Алтай (колл. В. П. Маслова). 3 — *Epiphyton* sp.,  $\times 18$ ; н. кембрий, Тува (колл. В. П. Маслова). 4—6 — *Microcodium serpentoforme* Maslov; третичные, Фергана (колл. В. П. Маслова): 4 — продольное сечение колонии, окружающей центральную полость (белое), вокруг находится темный пелитоморфный карбонат,  $\times 18$ ; 5 — поперечное сечение колонии,  $\times 37,5$ ; 6 — отдельный «спорангий» (?) в продольном сечении,  $\times 36$ . 7—9. *Nuia sibirica* Maslov; ордовик, р. Нюя: 7, 8 — продольные сечения колоний вокруг центральной полости (темное); 9 — поперечное сечение двуслойной колонки. 10—11 — *Nannoconus* Kamptner: схематические изображения разных «видов»; мел, З. Европа: 10 — примерно  $\times 1000$ , 11 — примерно  $\times 2500$



12

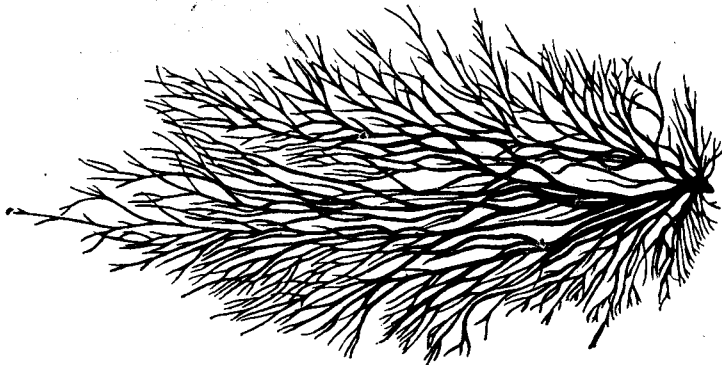


13



14

16



15

Рис. 12—16.

12 — *Parka decipiens* Fleming: схематическая зарисовка,  $\times 1$ ; девон, Англия (Don a. Hickling, 1911). 13 — *Protonemaphycus antiquus* Korde,  $\times 3$ ; ордовик, р. Ангара (колл. К. Б. Кордэ). 14 — *Staurofucus mirabilis* Radczenko,  $\times 1$ ; н. карбон (н. вize), Кузбасс (колл. Г. П. Радченко). 15 — *Thamnocladus clarkeri* White,  $\times 1/5$ ; девон, шт. Нью-Йорк (White, 1902). 16 — *Martjanovskia angarica* Radczenko: отпечатки,  $\times 2$ ; в. карбон, р. Кондома (Кузбасс) (колл. Г. П. Радченко)

*Nannoconus* К а м р т н е г, 1938<sup>1</sup>. Тип рода — *Lagena colomi* Lapparent, 1925; н. мел (баррем), Прованс. Мелкие (18—30  $\mu$ ) цилиндрические конусовидные или бочковидные известковые тела с внутренней продольной полостью. Известковая оболочка сложена радиально расположенными вокруг полости клиновидными члениками. Ширина внутренней полости (канала) агрегата около  $\frac{1}{3}$  ширины всего образования. Несколько видов (рис. 10 и 11). Титон — апт. Апт Закавказья; неоком Альп, Антильских о-вов, Италии, Балеарских

о-вов, Мексики, Прованса, Румынии, С. Африки. Дефландр относит этот род к кокколитофоридам. Структура известкового чехла похожа на микродиум, что, может быть, говорит о родственной близости к последнему.

*Palaegirvanella* Краснопорејева, 1937. Тип рода — *P. erbiensis* Краснопорејева, 1937; кембрий, Кузнецкий Алатау. Колонии округлые, одиночные или собранные в группы, с внутренней частью, заполненной неветвящимися, неправильно изгибающимися, непрозрачными, сплошными известковыми нитями, расположенными без определенного порядка. Один вид. Кембрий Кузнецкого Алатау.

<sup>1</sup> Систематическое положение нанноконусов спорно.

*Parka Fleming*, 1831. Тип рода — *P. decipiens* Fleming, 1831; н. девон, Великобритания. Отпечатки. Тело растения состоит из плоского, дорсовентрально построенного многоклеточного и многослойного слоевища, развивавшегося посредством краевого роста. Форма слоевища чечевичеобразная, изменчивых очертаний: округлая, овальная, лопастная и даже неправильная. Размер слоевища в поперечнике достигает 5—7 см. Слоевище состоит из мелких овально утолщенных, соприкасающихся между собой дисков диаметром 2—3 мм, создающих на отпечатках спинной стороны впечатление ячеистой структуры. В ячейках содержатся многочисленные кутикуляризованные споры. Является ли описанное слоевище целым растением или только его частью, до сих пор не установлено (Edwards, 1921). Один вид (рис. 12; таблица XXII, фиг. 6). Силур — н. девон. Н. девон Казахстана; силур — н. девон Шотландии и Англии.

*Protonemaphycus* Korde, 1954. Тип рода — *Nematophycus antiquus* Korde, 1954; ордовик. В. Сибирь. Колония подушкоподобная, редко дерновинная из свободных, не переплетающихся между собой и изредка ветвящихся многократно развивающихся нитей, покрытых каждой тонким влагалищем (рис. 13); участвует в образовании колонкоподобных строматолитов (Кордэ, 1954). Ордовик В. Сибири.

*Razumovskia* Vologdin, 1939. Тип рода — *R. uralica* Vologdin, 1939; ср. кембрий, Ю. Урал. Слоевище нитчатое, в виде пленочек, стелющееся по субстрату, отсылающее вверх отростки варьирующей длины. Нити ветвящиеся или простые, клеточного строения. Слоевище в шлифе выглядит как темная, почти непрозрачная пленка (Вологдин, 1940). Три вида. Н. кембрий Якутии, Кузнецкого Алатау, ср. кембрий Ю. Урала.

*Staurafucus* Radczenko, 1956. Тип рода — *S. mirabilis* Radczenko, 1956; визе, Кузбасс. Отпечатки крупных, вытянутых в длину слоевищ, вильчато разветвляющихся под небольшим углом через более или менее значительные промежутки поочередно в двух вза-

имно перпендикулярных плоскостях (т. е. крестообразно), в связи с чем все слоевище имеет кустистый характер. Доли слоевища параллельно-крайние, непластинчатые. Поверхность слоевища на отпечатках выпуклая, не несет никакой скульптуры, кроме слабозаметной срединной темной полоски, возможно, указывающей на наличие в талломе групп проводящих клеток. На отдельных участках разветвлений слоевища иногда бывают заметны небольшие пузыреобразные вздутия. Один вид (рис. 14). Визе Кузбасса.

*Thamnocladus* White, 1902. Тип рода — *T. clarkei* White, 1902; в. девон, шт. Нью-Йорк (США). Отпечатки. Слоевище кустистое, многократно неравномерно-вильчато разветвленное на постепенно утоняющиеся части. Иногда разветвления принимают нечетко выраженный перистый характер (рис. 15). Наиболее старые части слоевища имеют небольшую ширину (до 5—7 мм). Анатомическое строение водоросли точно не установлено, за исключением тонкой продольной штриховки, напоминающей структуру «стволов» у *Prototaxites* (White, 1902). Наличие среднего ребра на разветвлениях точно не доказано. Три вида. Девон. Н. девон Торгашина (З. Сибирь); ср. девон Германии, в. девон С. Америки.

*Martjanovskia* Radczenko, 1956. Тип рода — *M. angarica* Radczenko, 1956; в. карбон, Тунгусский бассейн. Отпечатки некрупных слоевищ (?) довольно редко и незакономерно дихотомически разветвляющихся под широким углом. Разветвления (доли или сегменты) слоевища (?) плоские, лентовидные, лишены срединной полоски, несут на отпечатках слабо выраженные продольные ребрышки или морщинки. Чаще всего разветвление слоевища (?) происходит под углом 40—50°, но иногда на одном и том же экземпляре наблюдается дихотомирование под разными углами — от 40 до 70°. Ширина разветвлений (долей) слоевища (?) у разных экземпляров одного вида изменяется в больших пределах (рис. 16). Два вида. В. карбон и н. пермь Кузнецкого, Минусинского и Тунгусского бассейнов.

#### ЛИТЕРАТУРА

Вологдин А. Г. 1940. Археонаты и водоросли кембрийских известняков Монголии и Тувы. Тр. Монгольск. ком., № 34, стр. 6—22.

Кордэ К. Б. 1954. Кембрийские водоросли из окрестностей с. Богучаны на р. Ангаре. В кн.: Вопросы геологии Азии, т. 1. Изд-во Акад. наук СССР, стр. 531—553.

Маслов В. П. 1954. О нижнем силуре Восточной Сибири. В кн.: Вопросы геологии Азии, т. 1. Изд-во Акад. наук СССР, стр. 526 (сноска).— 1956. Ископаемые известковые водоросли СССР. Тр. ИГЕМ, вып. 160.

Хворова И. В. 1946. О новом роде водорослей из среднекаменноугольных отложений Подмосковного



бассейна. Докл. Акад. наук СССР, т. 53, № 8, стр. 741—744.

Colom G. 1948. On the distribution and lithological importance of *Nannoconus* limestones in the Western Mediterranean. Rept. 18 Sess. Int. Geol. Congr., London, pt. 10, p. 83—91.

Edwards W. N. 1921. Note on *Parka decipiens*. Ann. Mag. Nat. Hist. R. 9, pt. 7, p. 442. Endo R. 1933. *Manchyrriophycus* nov. gen. from Sinian formation of Manchuria. Japan. J. Geol.-Geogr., v. II, N 1—2, p. 43—48.

Favre J. 1938. Decouverte de *Microcodium elegans* dans le gompholithe du Haut-Jura Neuchatelois. Abh. Schweiz. paleontol., Geol., Basel, Bd. 60, S. 39—46.

Glück H. 1914. Eine neue gesteinsbildende Siphonie (Codiaceae) aus marinen Tertiär von Süddeutschland. Mitt. Badisch. Geol. Land. Ges., Bd. 7, S. 1—24.

Kamptner E. 1938<sub>1</sub>. *Nannoconus steinmanni* nov. gen. etc. Paläont. Ztschr., Bd. 3, S. 188—198.—1938<sub>2</sub>. Einige Bemerkungen über *Nannoconus*. Paläont. Ztschr., Bd. 20, N 2.

Lapparent I. 1925. Sur les pretendus «embryons de Lagenas». C. R. Soc. géol. France, p. 222.

Pia J. 1927. Thalophyta. In: Hirmer «Handbuch der Paläobotanik». München—Berlin.

Reis O. M. 1923. Kalkalgen und Seesinterkalke aus dem rheinpfälzischen Tertiär. Geol. Jahrb., Bd. 36, S. 103. Rutte E. 1954. Zwei neue Vorkommen von *Microcodium elegans* (Chlorophyceae) im Tertiär Südwestdeutschlands. Palaeontol. Ztschr., Bd. 28, N 3—4, S. 145—154.

White D. 1902. Description of a fossil alga from Chemung of New York etc. New York Stanf. Mus. Bull., N 52, p. 593—605.

ТАБЛИЦЫ  
I—XXII  
К РАЗДЕЛУ  
«ВОДОРΟΣЛИ»

## СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

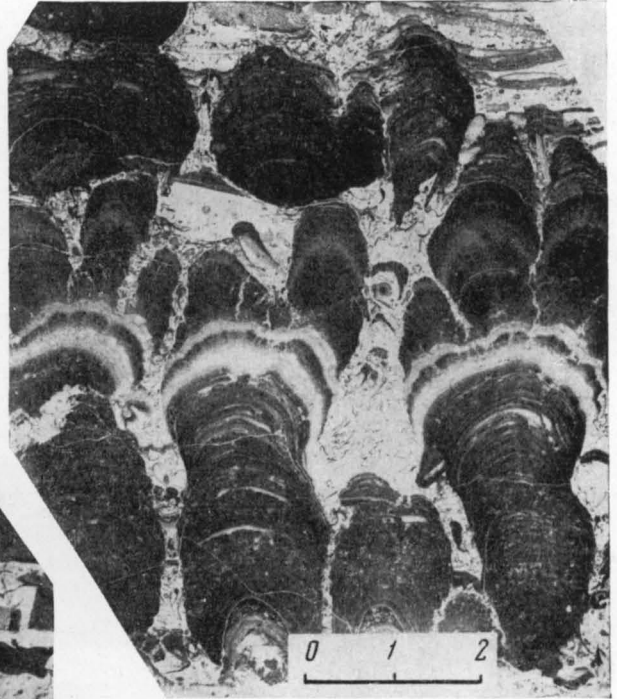
### ТАБЛИЦА I

(Примеры строматолитов)

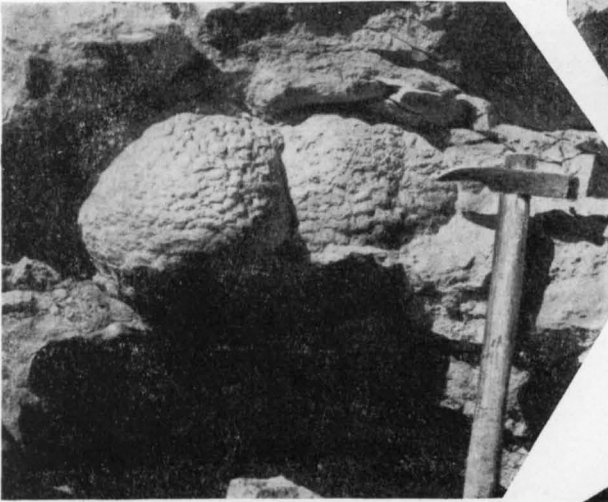
- Фиг. 1. *Collenia*: псевдостолбчатая, зернистая в вертикальном сечении, шлиф,  $\times 2$ ; ордовик (устькутская свита), устье р. Нюя (Якутия) (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 2. *Collenia*: столбчатая, зернисто-сгустковая со стержневидной структурой, пришлифовка; ордовик (устькутская свита), низовья Ангары (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 3. Вид «караваев» строматолитов в песчано-карбонатных красноцветях; ордовик (устькутская свита), верхнее течение Ангары (фото В. П. Маслова)
- Фиг. 4. *Conocollenia* сгустковая: вид сверху на строматолит, выступающий из породы; ордовик, р. Нюя
- Фиг. 5. *Globuloella botomensis* Korde,  $\times 100$ ; н. кембрий, р. Ботома (приток р. Лены) (Кордэ, 1958)



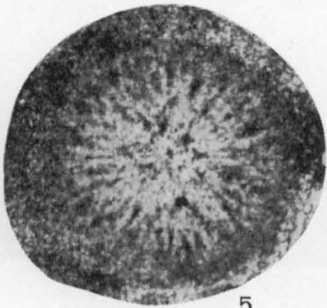
1



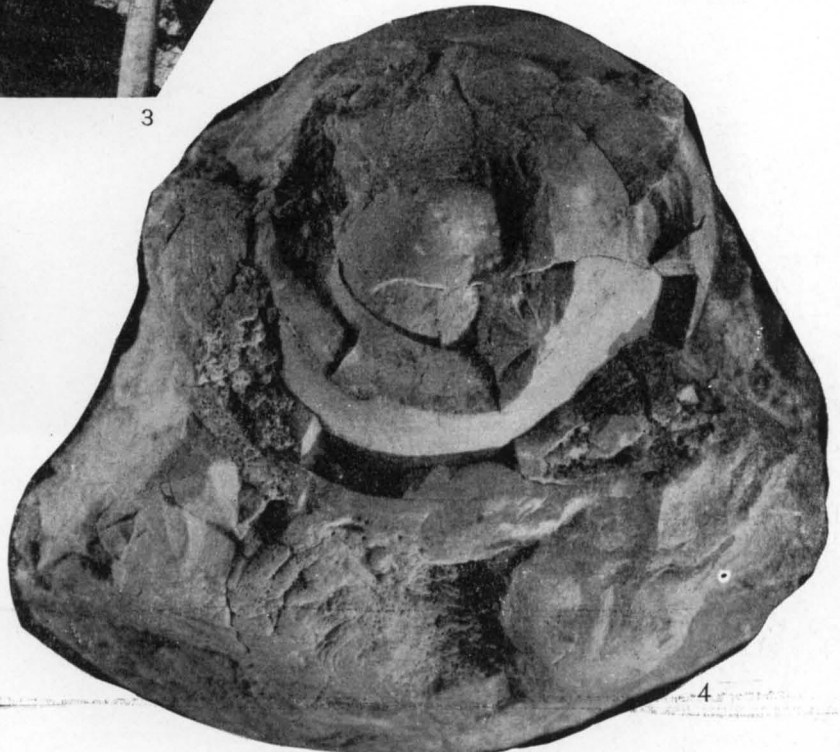
2



3



5



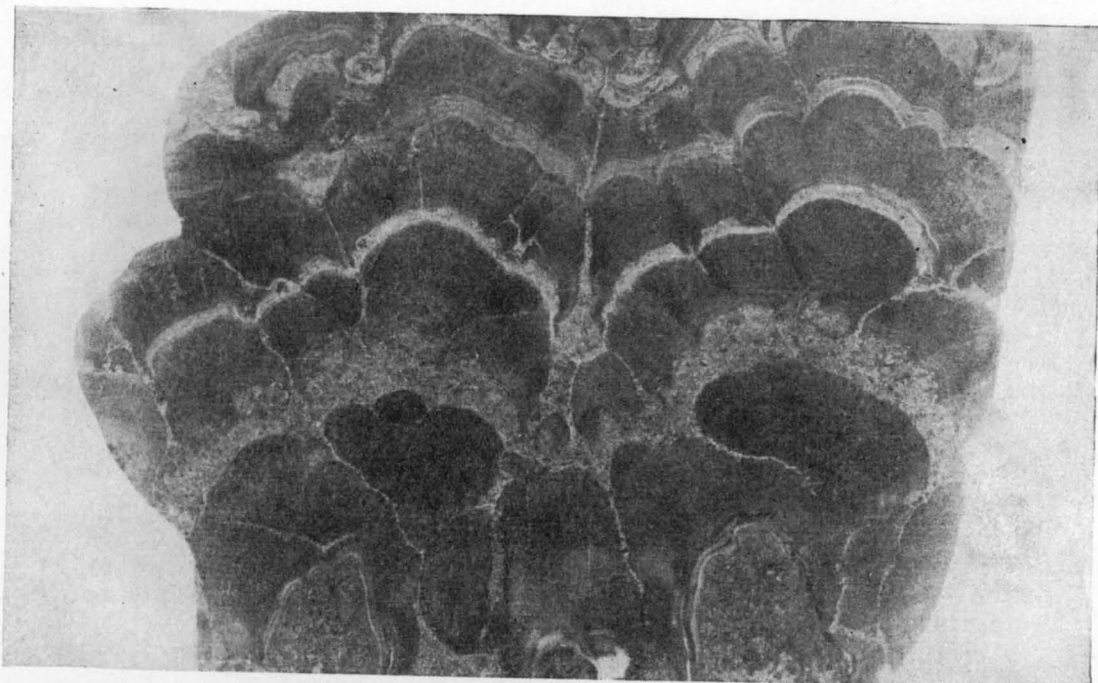
4



## СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

### ТАБЛИЦА II

- Фиг. 1. *Collenia*: веерообразная, зернисто-стержневая; прослойки со сгустовой структурой; вертикальное сечение, шлифовка; ордовик (устькутская свита), верхнее течение Ангары (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 2. *Crustella*: стержневая, пористая; вертикальное сечение корки, шлифовка, ордовик (устькутская свита), верхнее течение Ангары (колл. В. П. Маслова)



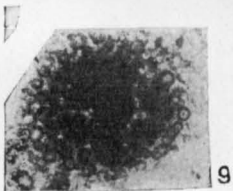
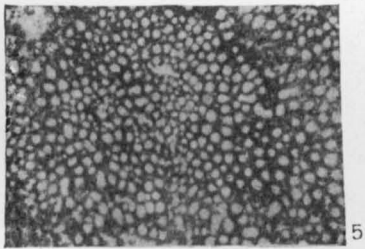
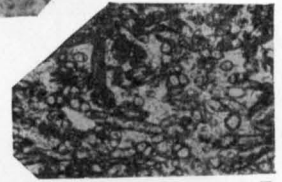
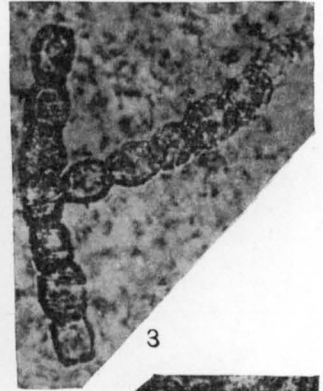
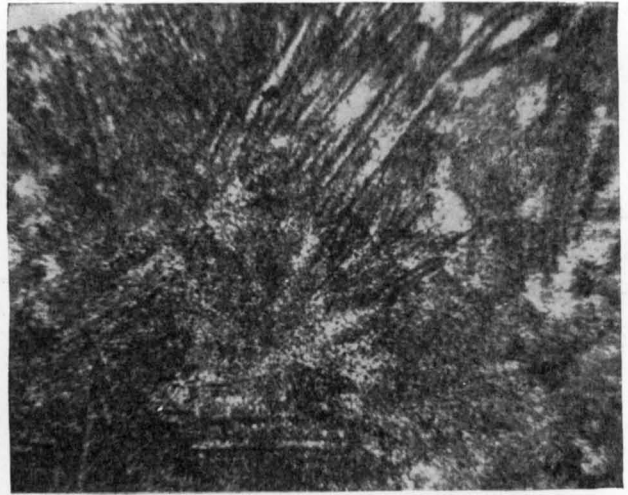
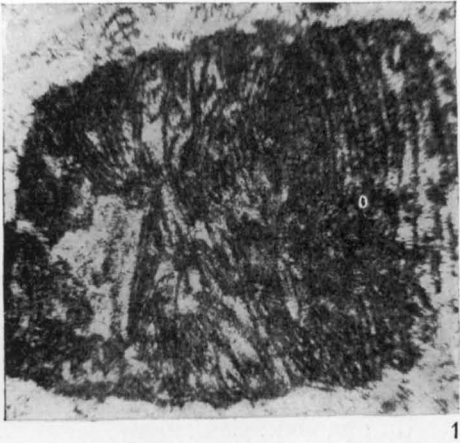
2

## СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

### ТАБЛИЦА III

- Фиг. 1—2. *Stipulella fascicularis* Maslov: 1— $\times 90$ ; 2— $\times 180$ ; карбон, Подмосковный басс. (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 3. *Hapalosiphon* sp. cf. *confervaceus* Borzi; строение нити,  $\times 625$ ; эоцен, Терфильд, С. Америка (Bradley, 1931)
- Фиг. 4—5. *Zonotrichites lissaviensis* Bornemann: продольное и поперечное сечения нитей,  $\times 35$ ; триас, Германия (Bornemann, 1886)
- Фиг. 6—7. *Ternithrix compressa* Reis: 6 — продольные, 7 — поперечные сечения нитей,  $\times 25$ ; третичные, Германия (Reis, 1923)
- Фиг. 8. *Rivularialithus herbidus* Maslov,  $\times 90$ ; миоцен, р. Риони, З. Грузия (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 9. *Aphanocapsites granulatus* Maslov,  $\times 30$ ; н. карбон, Подмосковье (колл. В. П. Маслова)



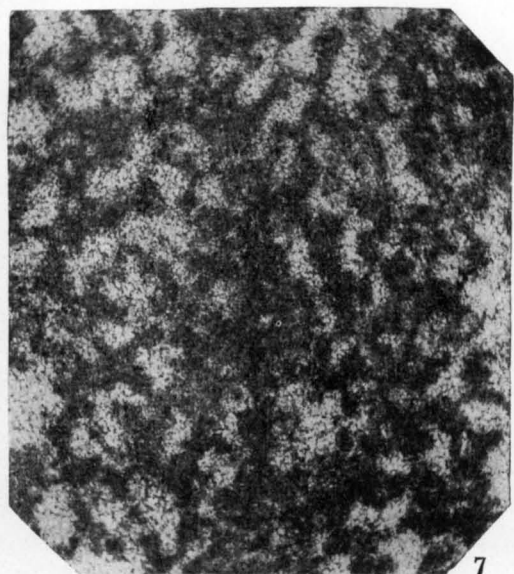
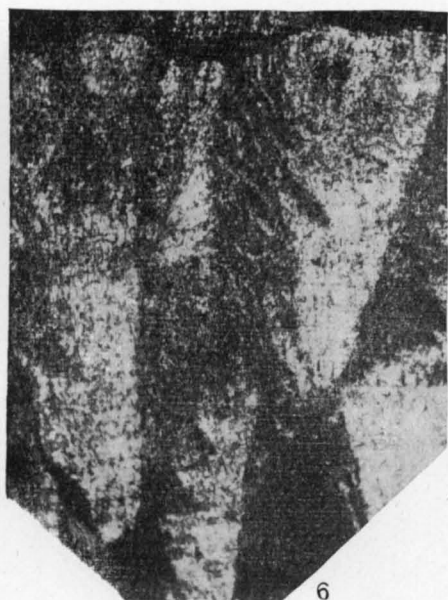
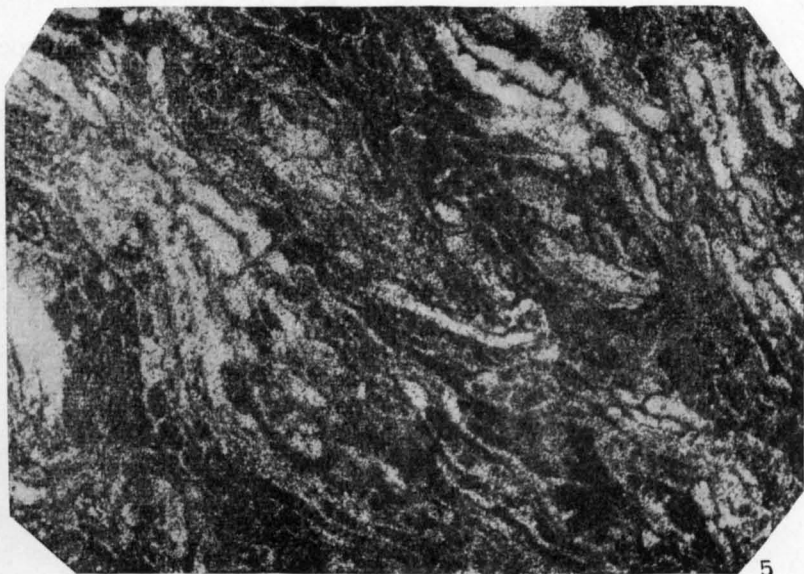
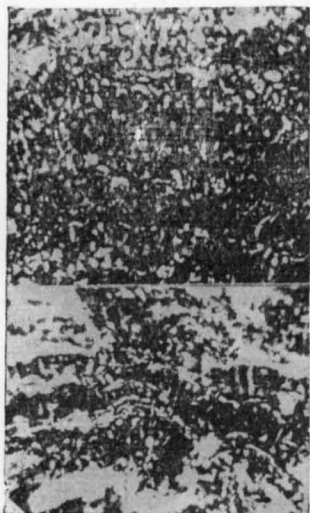
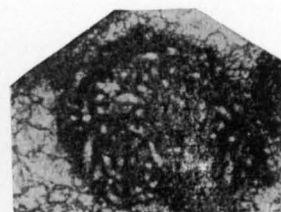
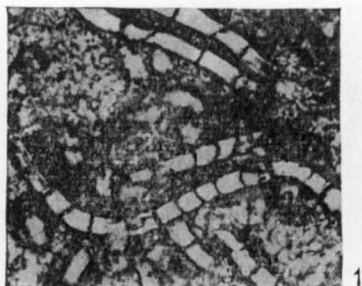




## СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

### ТАБЛИЦА IV

- Фиг. 1—2. *Symploca jurassica* Frémy et Dangeard, ×50; юра, Нормандия (Frémy et Dangeard, 1935)
- Фиг. 3. *Girvanella ducii* var. *kasakiensis* Maslov, ×45; ордовик, Семизбугу, Казахстан (Маслов, 1956)
- Фиг. 4. *Bevoacstria conglobata* Garwood: продольное сечение колонии, ×50; н. карбон, Англия (Garwood, 1931)
- Фиг. 5. *Coactilum straeleni* (Lecompte): ×90; в девон, Москва (Маслов, 1956)
- Фиг. 6. *Actinophycus obrutchevi* Korde: микроструктура слоев строматолита, продольное сечение, фото со шлифа, ×20; в. кембрий, р. Ангара (Кордэ, 1955)
- Фиг. 7. *Dictyophycus pseudotubulatus* Korde: микроструктура слоев строматолита, фото со шлифа, ×60; в. кембрий, р. Ангара (Кордэ, 1955)

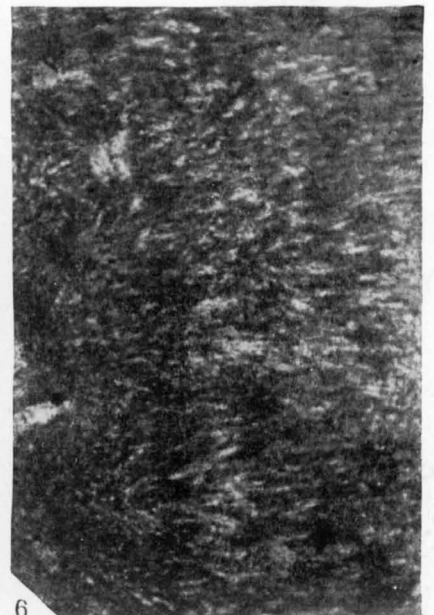
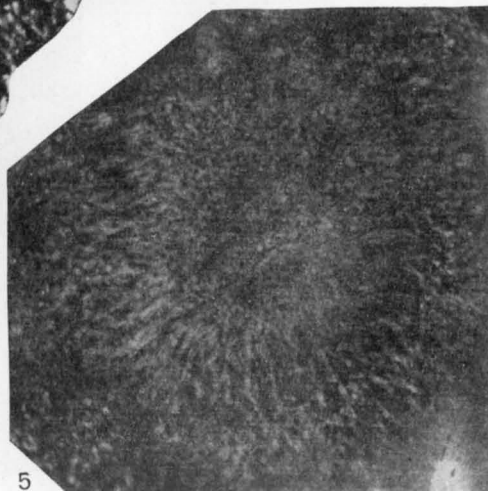
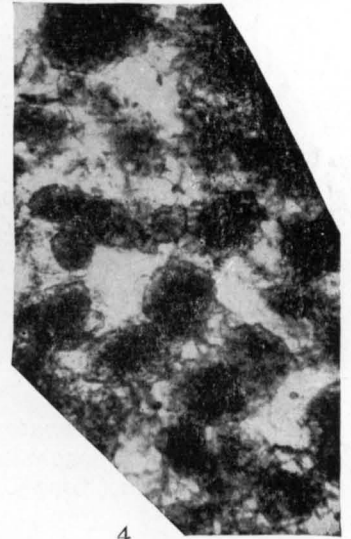
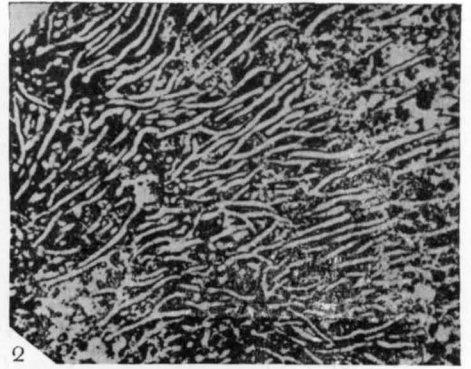
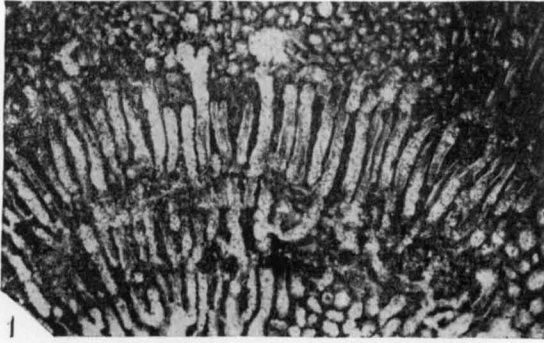


## СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

### ТАБЛИЦА V

- Фиг. 1. *Garwoodia gregaria* (Nicholson) Wood: продольное сечение колонии,  $\times 50$ ; н. карбон, Ю. Шотландия (Wood, 1941)
- Фиг. 2. *Ortonella furcata* Garwood: продольное сечение,  $\times 50$ ; карбон, Англия (Hirmer, 1927)
- Фиг. 3. *Ortonella kershopensis* Garwood: желвачок с естественными границами,  $\times 46$ ; н. карбон, Кузбасс (Маслов, 1956)
- Фиг. 4. *Palaeomicrocystis cambrica* Korde: расположение колоний в слоях строматолитов, фото со шлифов,  $\times 20$ ; н. кембрий, р. Лена (Кордэ, 1955)
- Фиг. 5—6. *Palaeoleptophycus varsanofievae* Korde: фото со шлифов: 5 — поперечное сечение колонии,  $\times 60$ . 6 — продольное сечение колонии,  $\times 60$ ; в. кембрий, р. Ангара (Кордэ, 1955)



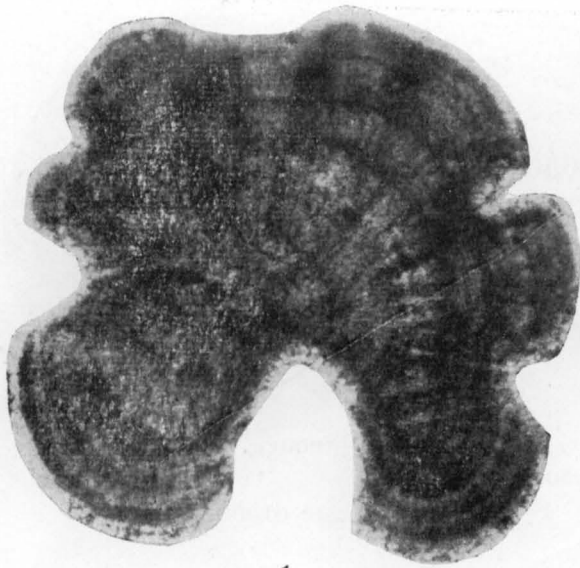




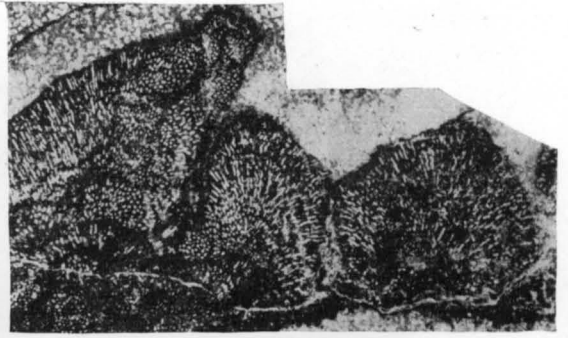
## СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

### ТАБЛИЦА VI

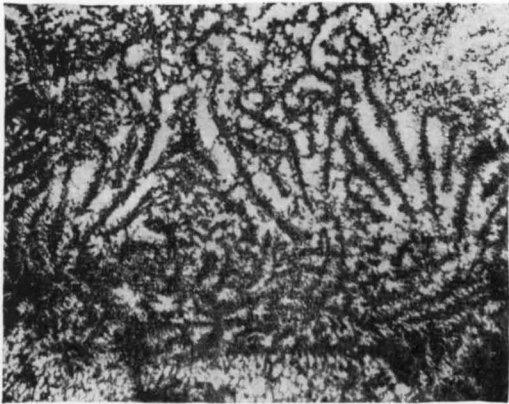
- Фиг. 1. *Poecilophycus multiformis* Korde: продольное сечение колоний,  $\times 60$ ; в. кембрий, р. Ангара (Кордэ, 1955)
- Фиг. 2. *Pycnoporidium lobatum* Yabe et Toyama: продольное сечение,  $\times 5$ ; в. юра, провинция Тоза, Япония (Yabe et Toyama, 1928)
- Фиг. 3. *Rothpletzella gotlandica* (Rothpletz): продольное сечение,  $\times 110$ ; силур, В. Альпы (Wood, 1948)
- Фиг. 4. *Renalcis granosus* Vologdin: сечение колонии,  $\times 30$ ; ср. кембрий, р. Амга (Кордэ, 1955)
- Фиг. 5. *Spongophycus angaricus* Korde: микроструктура наслоений строматолита, фото со шлифов,  $\times 30$ ; в. кембрий, р. Ангара (Кордэ, 1955)
- Фиг. 6, 7. *Stereophycus borissiaki* Korde: 6 — продольное сечение строматолита, фото со шлифов,  $\times 4$ . 7 — микроструктура слоев строматолита, видны нить и клетки,  $\times 300$ ; в. кембрий, р. Ангара (Кордэ, 1955)
- Фиг. 8. *Thaumatophycus furcatus* Korde: микроструктура слоев строматолита, продольное сечение, фото со шлифов,  $\times 20$ ; в. кембрий, р. Ангара (Кордэ, 1950)



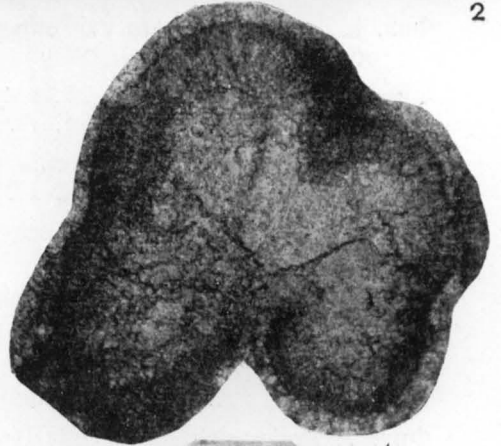
1



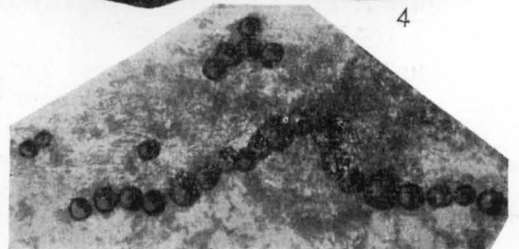
2



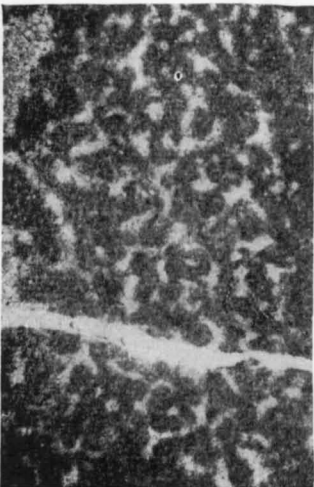
3



4



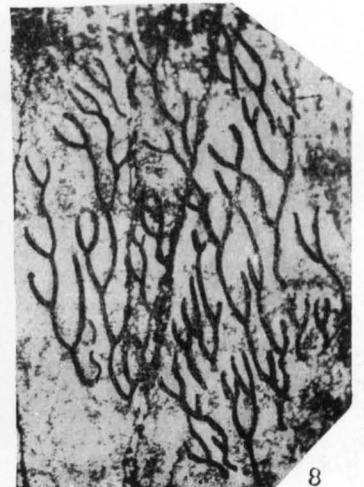
7



5



6



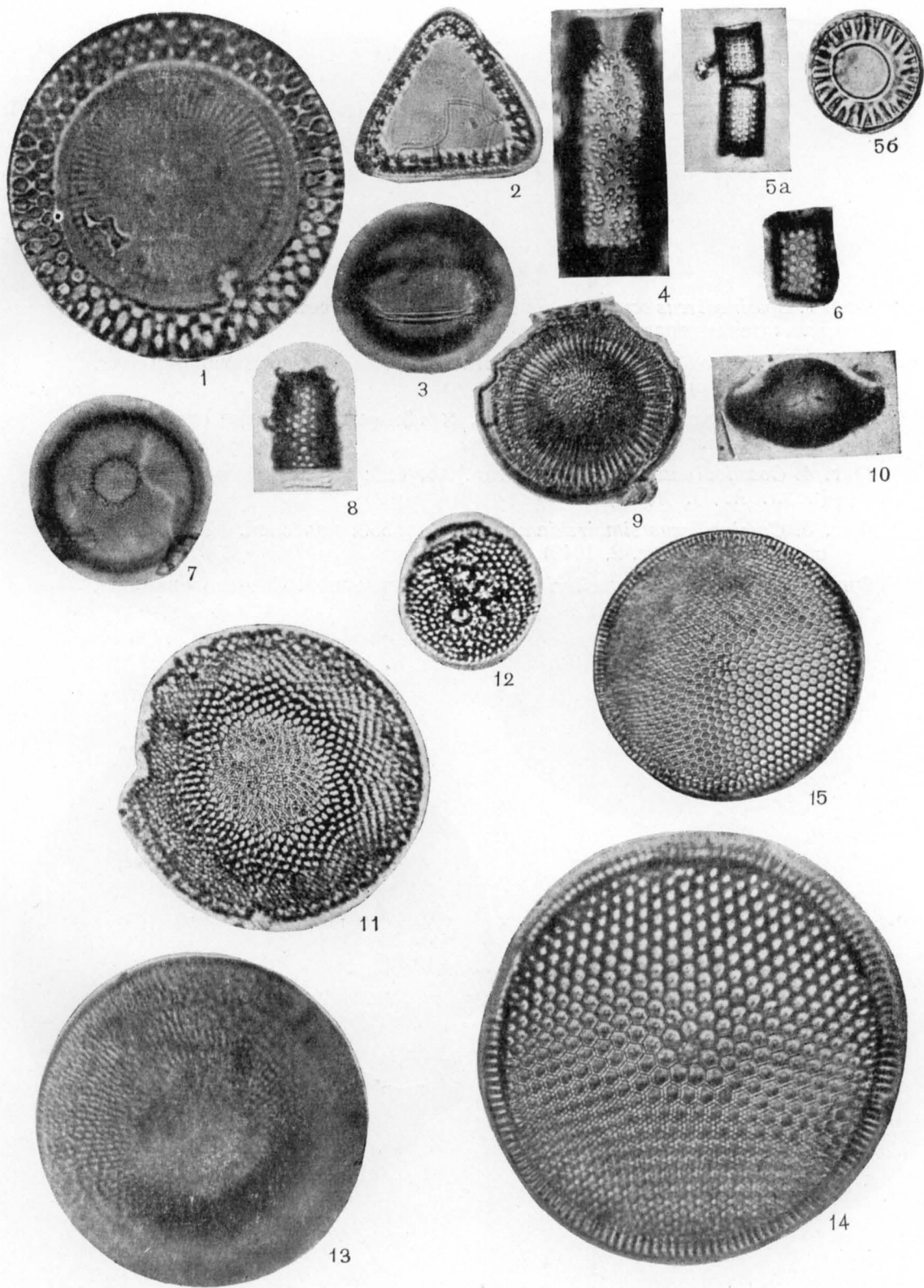
8

## ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

### ТАБЛИЦА VII

- Фиг. 1. *Melosira sulcata* var. *siberica* Grun., ×900; палеоцен, Ульяновская обл. (Диат. ан., т. 2, 1949)
- Фиг. 2. *Melosira antiqua* Moiss., ×900; в. миоцен — н. плиоцен, Баргузинская впадина (колл. А. Моисеевой)
- Фиг. 3. *Melosira arctica* Dickie (спора), × 600; ледниковые отложения, Берингово море (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 4. *Melosira goretzkyi* Tschermis. ×1000; миоцен, Украина (колл. Е. А. Черемисиновой)
- Фиг. 5. *Melosira miocaenica* Tschermis.: а—с— вид с пояска, б — вид со створки, ×1500; миоцен, Украина (колл. Е. А. Черемисиновой)
- Фиг. 6. *Melosira miocaenica* f. *curvata* Tschermis., ×1000; миоцен, Украина (колл. Е. А. Черемисиновой)
- Фиг. 7. *Podosira stelliger* (Bail) Mann, ×750; четвертичные, Тихий океан (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 8. *Stephanopyxis turris* var. *cylindrus* Grun., ×450; палеоцен, Поволжье (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 9. *Stephanodiscus niagarae* Ehrenberg, ×600; плиоцен, Армения (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 10. *Thalassiosira gravida* Cl.: спора, ×450; четвертичные, Охотское море (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 11. *Thalassiosira gravida* Cl.: спора со створки, ×600; четвертичные, Охотское море (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 12. *Porodiscus splendidus* Grev., ×280; олигоцен, Украина (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 13. *Porosira antiqua* Jousé, ×1000; н. плиоцен, Камчатка (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 14. *Thalassiosira antiqua* Jousé, ×1000; н. плиоцен, п-в Шмидта, С. Сахалин (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 15. *Thalassiosira excentrica* Cl., ×750; четвертичные, Охотское море (колл. А. П. Жузе)



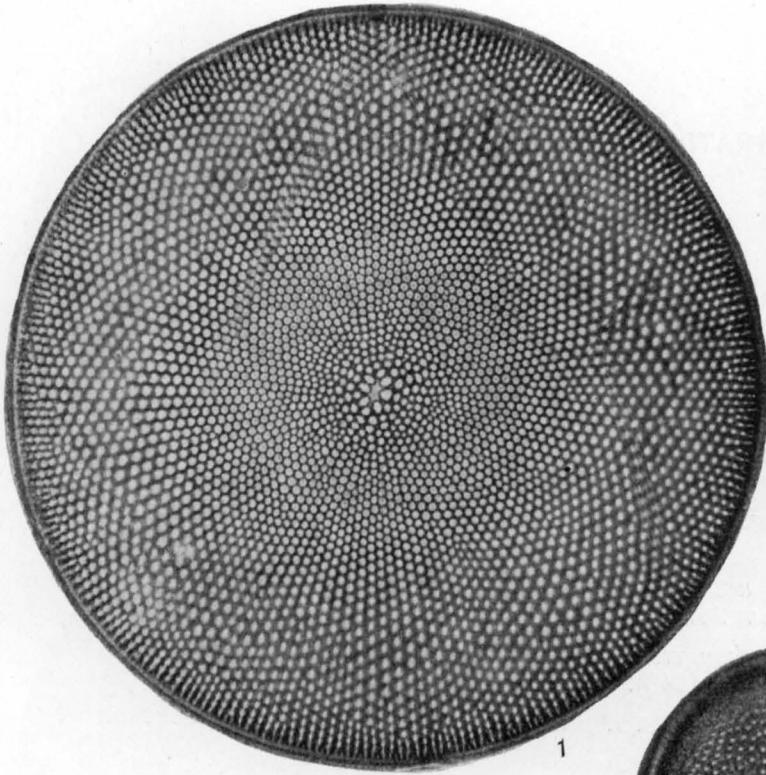




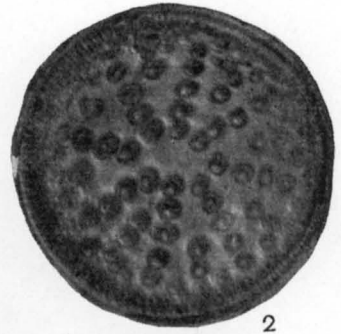
## ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

### ТАБЛИЦА VIII

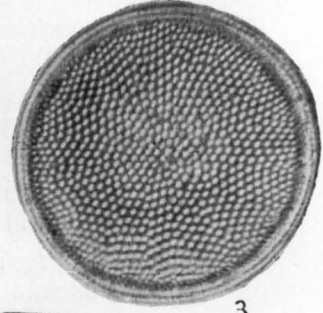
- Фиг. 1. *Coscinodiscus oculus-iridis* Ehrenberg,  $\times 600$ ; четвертичные, Курило-Камчатская впадина (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 2. *Coscinodiscus elegans* Grevill.,  $\times 900$ ; миоцен, Сахалин (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 3. *Actinocyclus curvatus* Grun.,  $\times 600$ ; межледниковые отложения, Охотское море (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 4. *Cosmidiscus intersectus* (Grun.),  $\times 600$ ; миоцен, Дальний Восток (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 5. *Coscinodiscus simbirskianus* Grun.,  $\times 550$ ; палеоцен, Ульяновская обл. (Диаг. ан., т. 2, 1949)
- Фиг. 6. *Craspedodiscus moelleri* A. S.,  $\times 500$ ; н. эоцен. Свердловская обл. (Диаг. ан., т. 2, 1949)



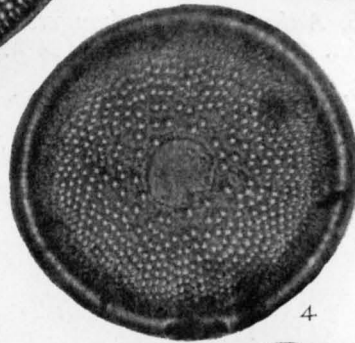
1



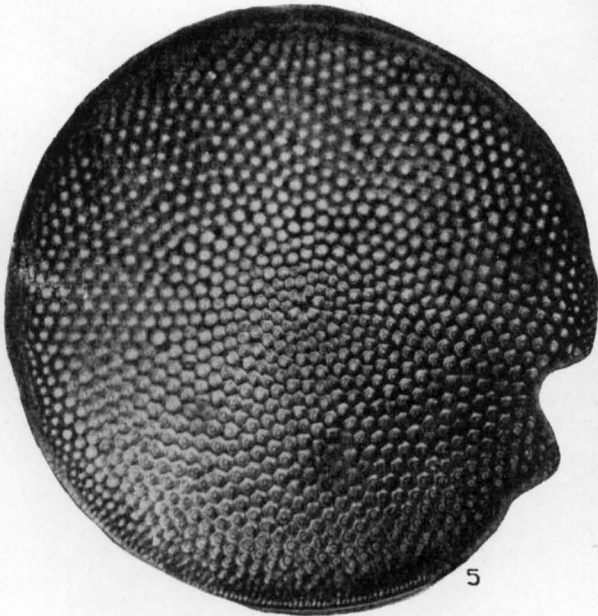
2



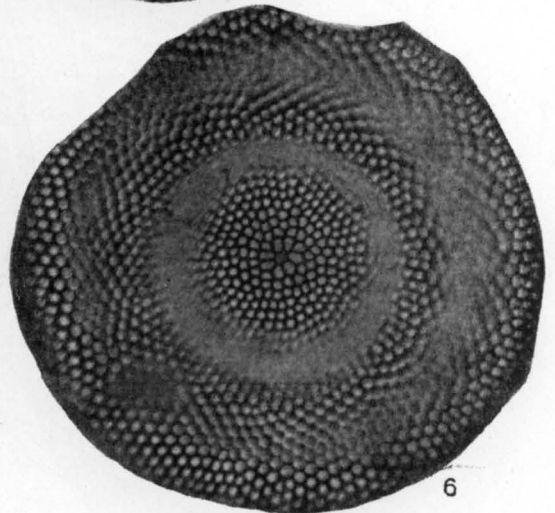
3



4



5



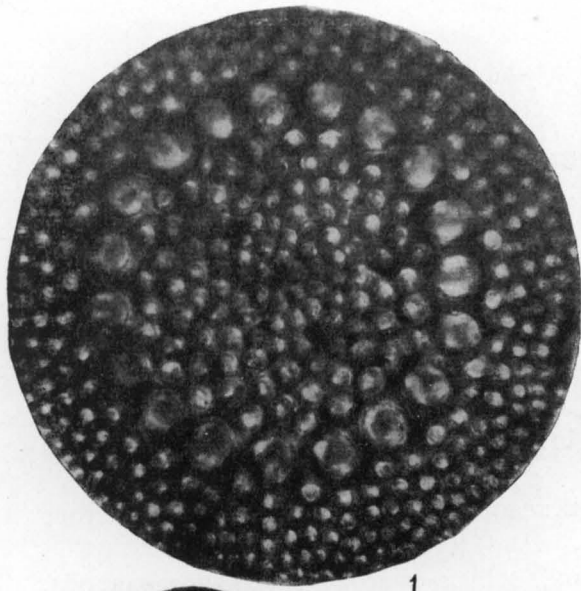
6

## ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

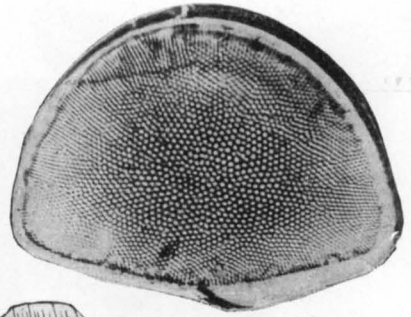
### ТАБЛИЦА IX

- Фиг. 1. *Brightwellia hyperborea* Grun.,  $\times 1000$ ; в. эоцен, Свердловская обл. (Жузе, 1955)
- Фиг. 2. *Hemidiscus cuneiformis* Wallich.: а — створки,  $\times 650$ ; б — схема панциря; четвертичные, Атлантический океан (а — Lohman, 1942; б — Cipp, 1943)
- Фиг. 3. *Lepidodiscus elegans* Witt,  $\times 600$ ; н. эоцен, Пензенская обл. (Диат. ан., т. 2, 1949)
- Фиг. 4. *Actinoptychus undulatus* Ralfs,  $\times 600$ ; четвертичные, с.-з. часть Тихого океана (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 5. *Aulacodiscus archangelskianus* Witt,  $\times 500$ ; палеоцен, Пензенская обл. (Диат. ан., т. 2, 1949).
- Фиг. 6. *Aulacodiscus septus* A. S. f. *pentagona* Jousé в. мел, Свердловская обл. (Жузе, 1949)
- Фиг. 7. *Rhizosolenia hebetata* f. *hiemalis* Grun.,  $\times 900$ ; четвертичные, Охотское море (колл. А. П. Жузе)

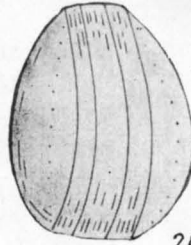




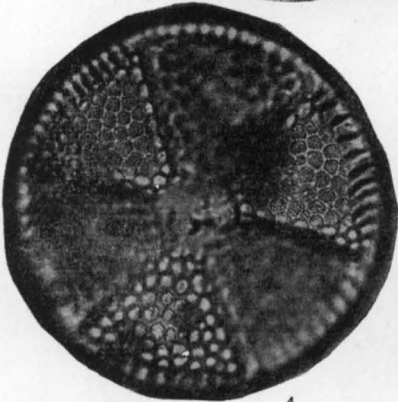
1



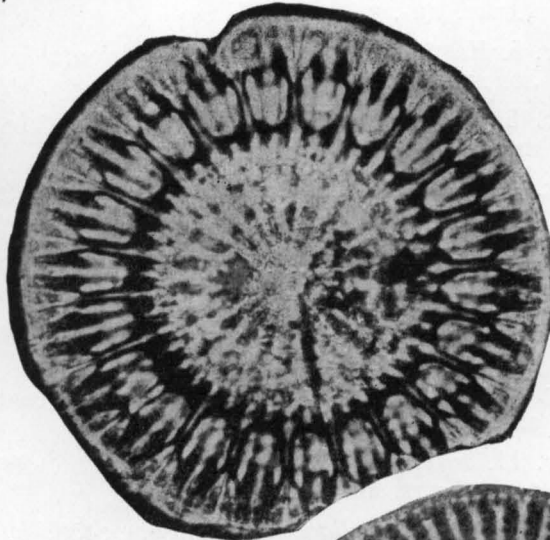
2а



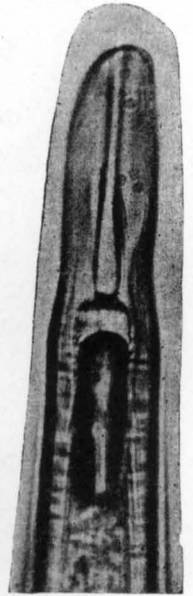
2б



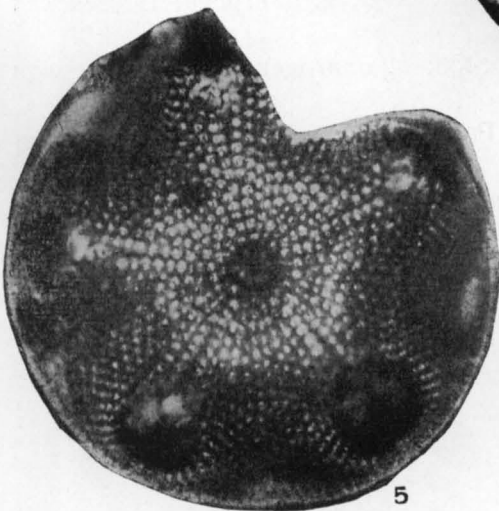
4



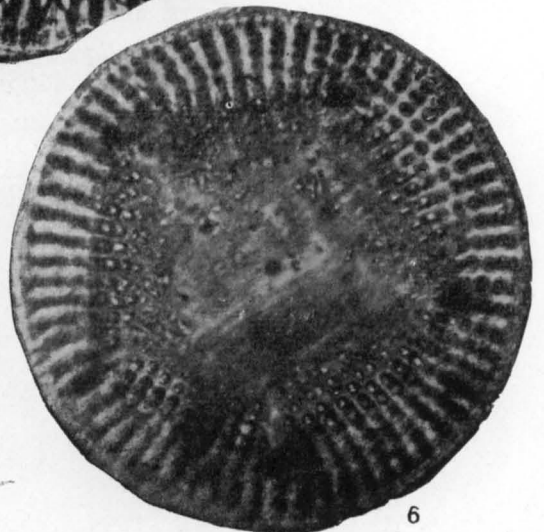
3



7



5



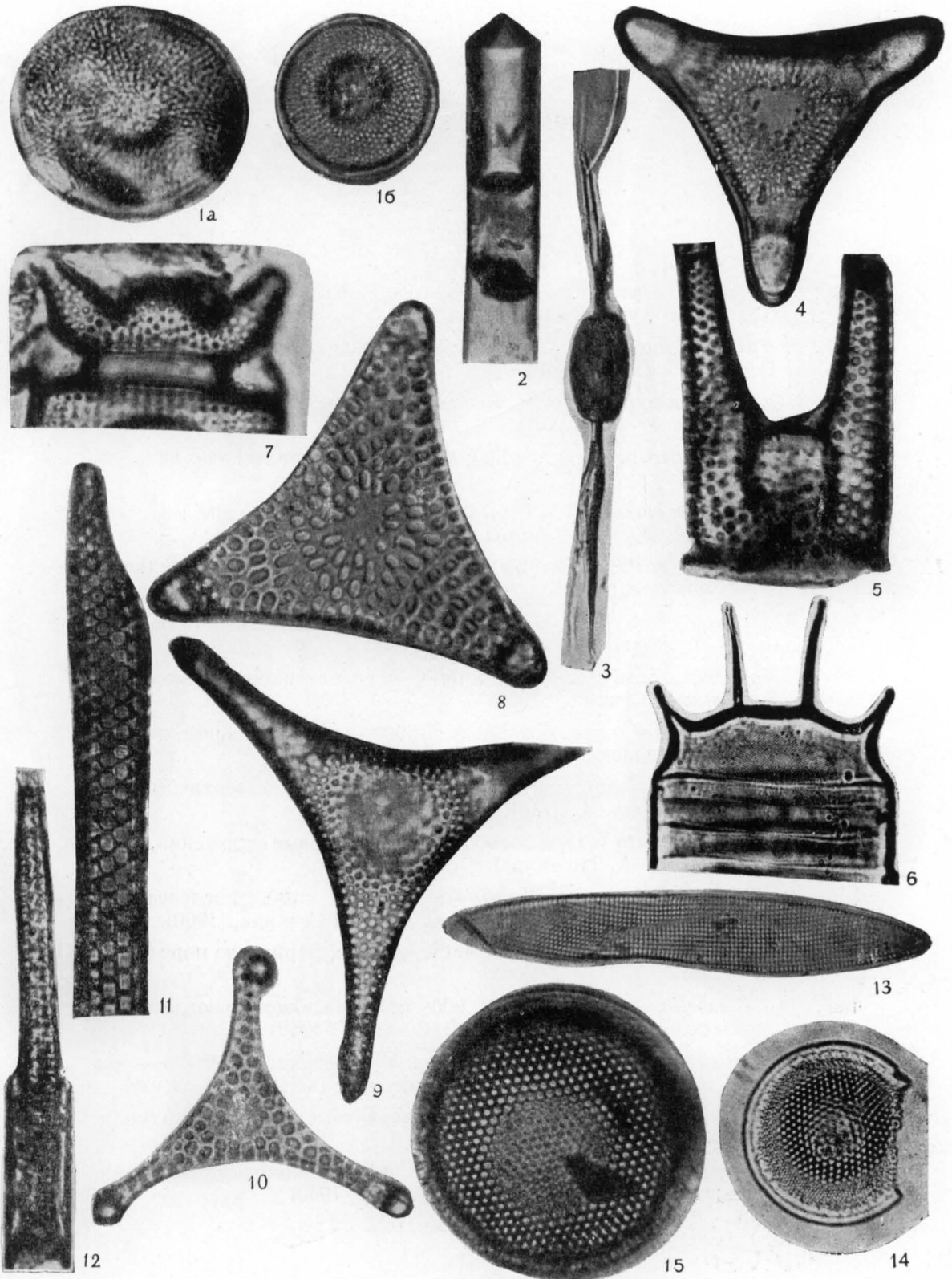
6



## ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ

### ТАБЛИЦА X

- Фиг. 1а, 1б — *Bacterosira fragilis* Grun: споры,  $\times 1000$ ; четвертичные, Охотское море (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 2. *Rhizosolenia setigera* Bright: спора,  $\times 900$ ; четвертичные, Берингово море (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 3. *Chaetoceros furcellatus* Bail.: спора,  $\times 800$ ; четвертичные, Берингово море (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 4. *Triceratium weissii* Grun.,  $\times 600$ ; палеоцен, Ульяновская обл. (Диаг. ан., т. 2, 1949)
- Фиг. 5. *Hemiaulus polymorphus* var. *frigida* Grun.,  $\times 750$ ; палеоцен, Свердловская обл. (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 6. *Biddulphia mobiliensis* Bail.,  $\times 400$ ; соврем., Черное море (Прошкина-Лавренко, 1955)
- Фиг. 7. *Biddulphia aurita* Breb. et Godey,  $\times 900$ ; четвертичные, Охотское море (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 8. *Trinacria pileolus* Ehr.,  $\times 900$ ; палеоцен. Свердловская обл. (Диаг. ан., т. 2, 1949)
- Фиг. 9. *Trinacria excavata* Heib.,  $\times 450$ ; эоцен, Свердловская обл. (Диаг. ан., т. 2, 1949)
- Фиг. 10. *Trinacria arites* A. S.,  $\times 600$ ; палеоцен, Ульяновская обл. (Диаг. ан., т. 2, 1949)
- Фиг. 11. *Puxilla gracilis* Temp. et Forti.,  $\times 900$ ; н. олигоцен, Пензенская обл. (Диаг. ан., кн. 2, 1949)
- Фиг. 12. *Puxilla oligocenica* Jousé,  $\times 450$ ; н. олигоцен, восточный склон С. Урала (Жузе, 1955)
- Фиг. 13. *Trachsphyenia australis* P. Petit,  $\times 600$ ; н. плиоцен, С. Сахалин (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 14—15. *Thalassiosira zabelinae* Jousé,  $\times 900$ ; плиоцен, Камчатка (А. П. Жузе, 1954)

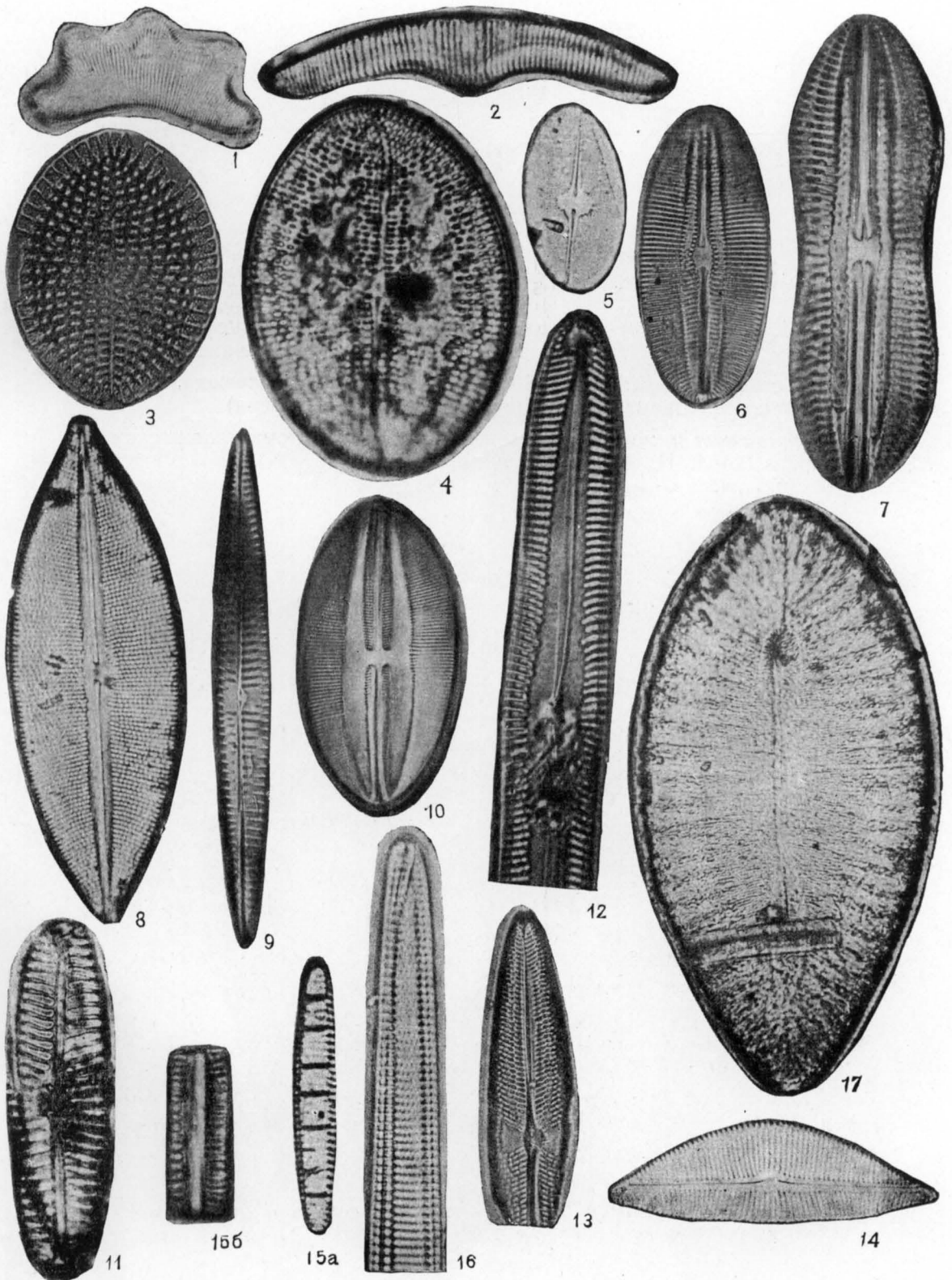


## ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

### ТАБЛИЦА XI

- Фиг. 1. *Eunotia triodon* Ehr., ×900; послеледниковые отложения, оз. Эльгытхын (А. П. Жузе и Сечкина, 1960)
- Фиг. 2. *Eunotia luna* Ehr., ×900; послеледниковые отл., оз. Эльгытхын (А. П. Жузе и Сечкина, 1960)
- Фиг. 3. *Cocconeis scutellum* Ehr., ×500; четвертичные, Охотское море (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 4. *Cocconeis dirupta* Greg., ×900; в. плиоцен, Курильские о-ва (колл. В. П. Жузе)
- Фиг. 5. *Achnanthes maxima* A. Cl., ×1000; послеледниковые отл., оз. Эльгытхын (А. П. Жузе и Сечкина, 1960)
- Фиг. 6. *Diploneis smithii* Cl., ×600; четвертичные, Берингово море (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 7. *Diploneis subcincta* Cl., ×1000; четвертичные, Берингово море (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 8. *Navicula gravei* Seczkina, ×1000; послеледниковые отложения, оз. Эльгытхын (Сечкина, 1956)
- Фиг. 9. *Navicula directa* var. *incus* A. S., ×600; послеледниковые отложения, бухта Провидения (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 10. *Navicula hennedyi* var. *luxiosa* A. Cl., ×600; четвертичные, Берингово море (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 11. *Pinnularia lata* W. Sm., ×600; послеледниковые отложения, дельта Амура (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 12. *Pinnularia major* var. *hyalina* Skabitsch., ×1000; послеледниковые отложения, оз. Эльгытхын (А. П. Жузе и Сечкина, 1960)
- Фиг. 13. *Trachyneis aspera* Cl., ×600; четвертичные, Берингово море (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 14. *Cymbella turgida* Cl., ×900; послеледниковые отложения, оз. Эльгытхын (А. П. Жузе и Т. В. Сечкина, 1960)
- Фиг. 15. *Denticula semina* Simon. et Kanaya: а — створка, ×1000, б — вид с пояска, ×900; четвертичные, Охотское море (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 16. *Nitzschia marina* Grun., ×600; четвертичные, Тихий океан (колл. А. П. Жузе)
- Фиг. 17. *Surirella capronii* Bréb., ×900; послеледниковые отложения, оз. Эльгытхын (А. П. Жузе и Т. В. Сечкина, 1960)







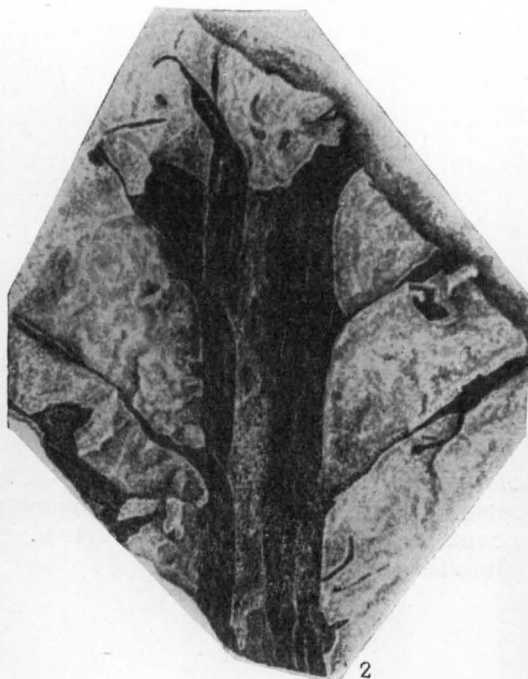
## БУРЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

### ТАБЛИЦА XII

- Фиг. 1—4. *Jenisseiphyton rudnevae* (Peresvetov) Ananiev: отпечатки участков слоевища,  $\times 1$ ; н. девон, Торгашино (колл. А. Р. Ананьева)
- Фиг. 5. *Cystoseirites filiformis* (Sternberg): отпечатки слоевища,  $\times 2/3$ ; в. сармат, с. Шрома, Кавказ (колл. П. А. Мчедlishвили)
- Фиг. 6. *Sargassum* sp.: отпечатки слоевища,  $\times 1/2$ ; криптоактровые слои, Кавказ (колл. П. А. Мчедlishвили)



1



2



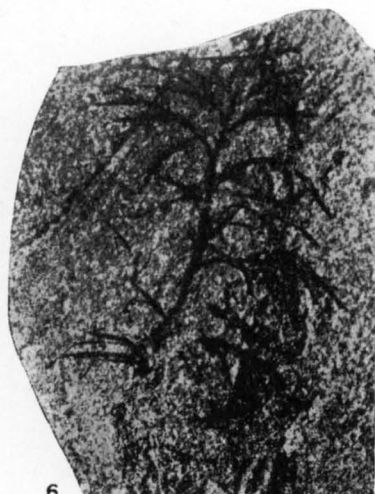
3



5



4

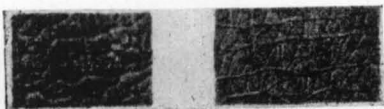


6

## БУРЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

### ТАБЛИЦА XIII

- Фиг. 1—2. *Jenisseiphyton rudnevae* (Peresvetov) Ananiev: участки слоевища: 1 — более старая часть растения,  $\times 1$ ; 2 — юный участок в стадии роста; н. девон, Торгашино (колл. А. Р. Ананьева)
- Фиг. 3—4. *Angarolaminariopsis zinovae* Ananiev: 3а —  $\times 1$ ; 3б — клеточное строение внутреннего слоя,  $\times 11,5$ ; 3в — клеточное строение наружного корового слоя пластины,  $\times 11,5$ . 4 —  $\times 1,1$ ; н. девон, Торгашино (колл. А. Р. Ананьева)

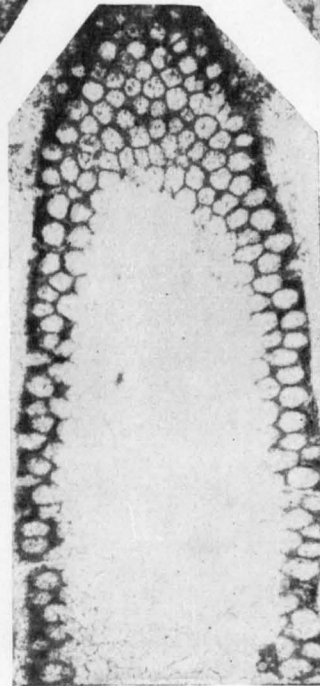
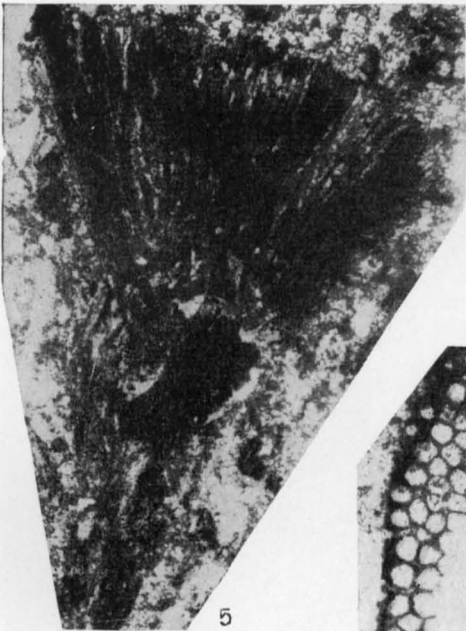
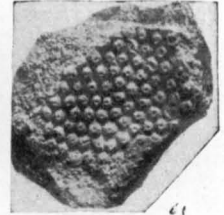
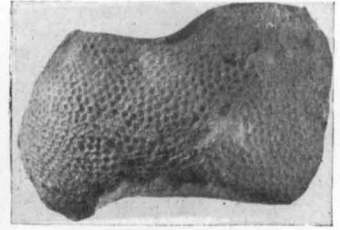
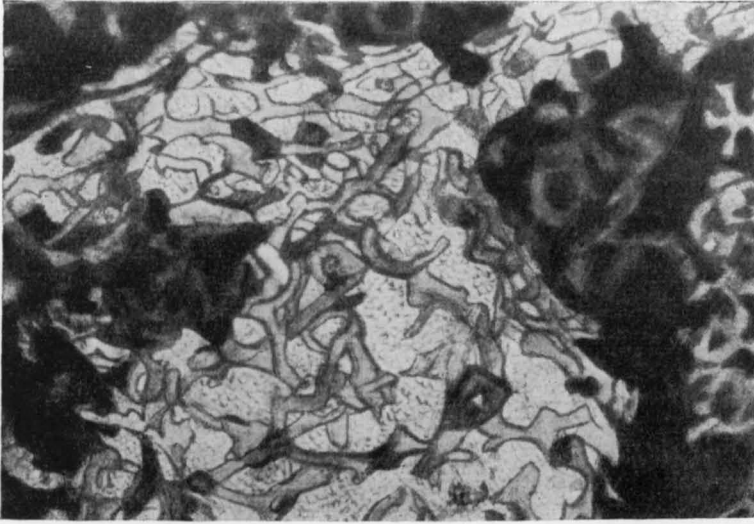




## ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

### ТАБЛИЦА XIV

- Фиг. 1. *Pediastrites kidstonii* Zalessky,  $\times 350$ ; нижневолжские горючие сланцы (по Залесскому, 1928)
- Фиг. 2. *Cyclocrinus* sp.,  $\times 4$ ; внешний вид; ордовик Прибалтики (колл. Т. А. Москаленко)
- Фиг. 3—4. *Mastopora concava* Eichwald: внешний вид части известкового чехла: 3— $\times 4$ ; 4— $\times 2$ ; ордовик Прибалтики (колл. Т. А. Москаленко)
- Фиг. 5. *Calcifolium punctatum* Maslov: плоскостное сечение,  $\times 50$ ; карбон, Бахово (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 6. *Calcifolium okense* Schvezov et Birina: поперечное сечение ветвящихся пластинок вместе со стержнем, который на фото имеет вид черной петли,  $\times 50$  (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 7—8. *Koninckopora* sp.: поперечное и тангенциальное сечения,  $\times 46$ ; карбон Ср. Азии (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 9. *Vermiporella fragilis* Stolley,  $\times 2$ ; ордовик Прибалтики (колл. Т. А. Москаленко)

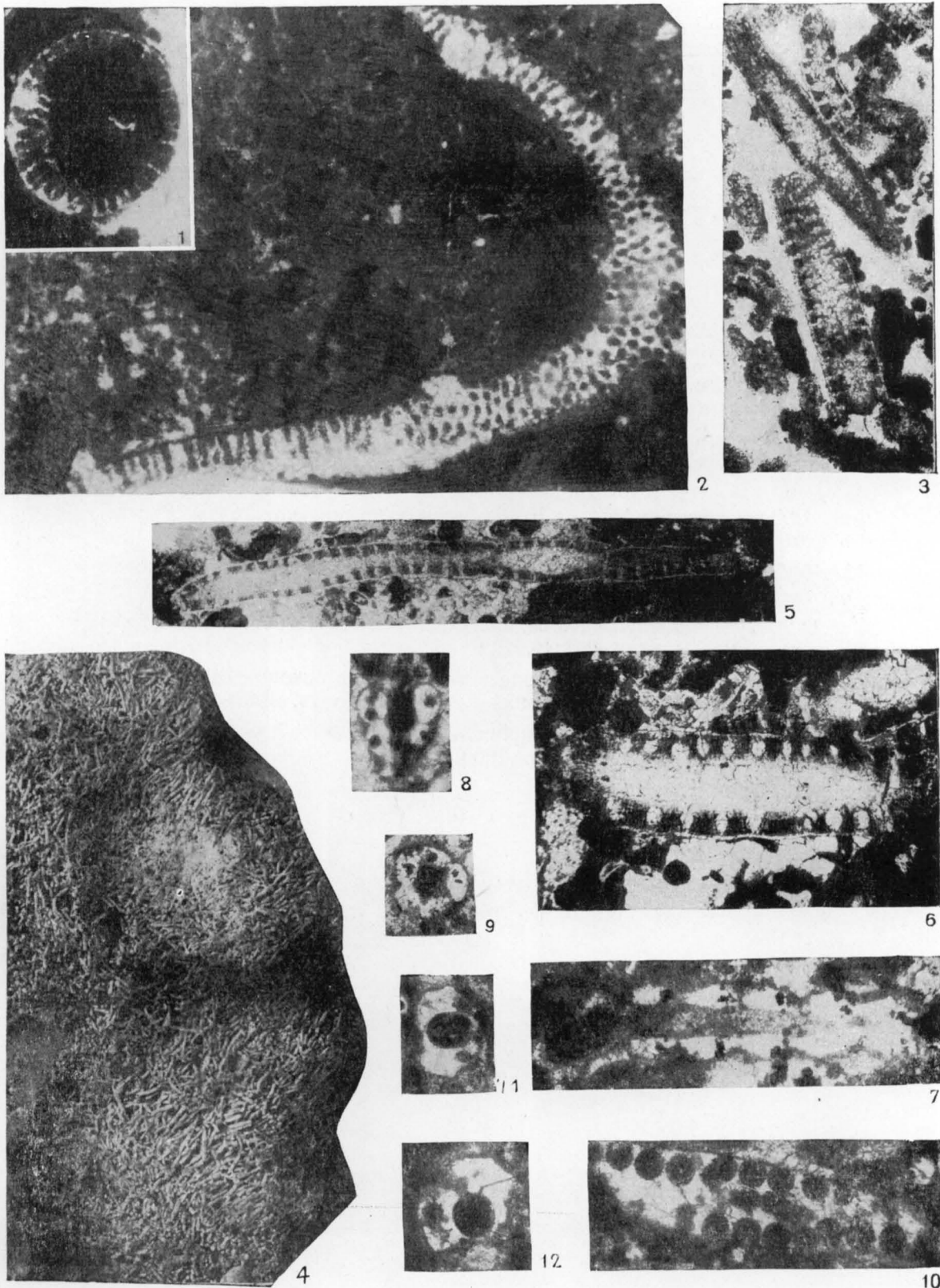


## ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

### ТАБЛИЦА XV

- Фиг. 1—2. *Antracoporella spectabilis* Pia (?),  $\times 40$ : 1 — поперечное сечение, 2 — косое сечение,  $\times 40$ ; в. карбон С. Урала (по Махаеву, 1940)
- Фиг. 3. *Dvinella comata* Chvoroга: продольное сечение,  $\times 40$ ; ср. карбон, Березняки (по Хворовой, 1949)
- Фиг. 4. *Beresella* sp.: наружный вид чехлов,  $\times 1/1$ ; н. карбон, Подмосковье (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 5—6. *Beresella erecta* Maslov et Kulik: продольное сечение: 5 —  $\times 20$ , 6 —  $\times 40$ ; ср. карбон, Ишимбай (колл. Е. Л. Кулик и В. П. Маслова)
- Фиг. 7. *Ferganella asiatica* Maslov,  $\times 47$ ; палеоген, Таджикистан (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 8. *Catellaria ambia* Maslov: продольное сечение,  $\times 46$ ; палеоген, Таджикистан (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 9. *Catellaria pentagonalis* Maslov: поперечное сечение; оттуда же
- Фиг. 10. *Acicularia* sp.: продольное сечение,  $\times 46$ ; палеоген, р. Вахш, Таджикистан (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 11—12. *Ollaria cava* Maslov,  $\times 46$ ; оттуда же



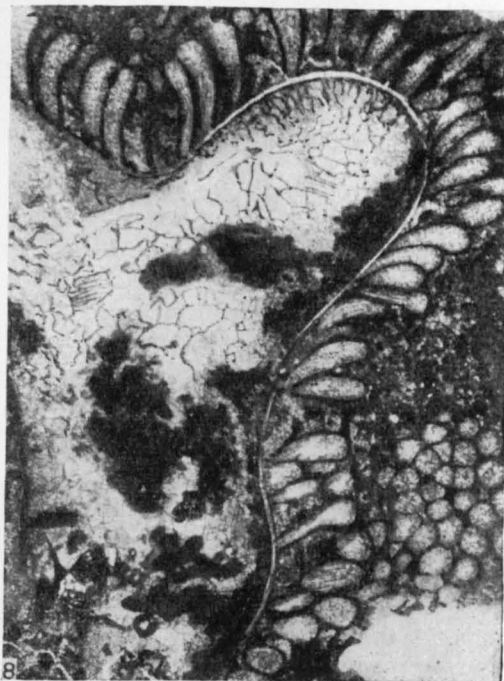
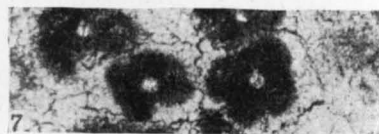




## ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

### ТАБЛИЦА XVI

- Фиг. 1. *Mejerella ramosa* Korde: продольное сечение, фото со шлифа,  $\times 5$ ; в. кембрий, Казахстан (Кордэ, 1950)
- Фиг. 2. *Siberiella aciculata* Korde: продольное сечение,  $\times 8$ , фото со шлифа; ср. кембрий, Якутия (Кордэ, 1957)
- Фиг. 3. *Amgaella amganensis* Korde: продольно-тангенциальное (скошенное) сечение, фото со шлифа,  $\times 10$ ; ср. кембрий, Якутия (Кордэ, 1957)
- Фиг. 4. *Cambroporella tuvensis* Korde: продольно-тангенциальное сечение, фото со шлифа,  $\times 6$ ; н. кембрий, Тува (Кордэ, 1950)
- Фиг. 5. То же, фото со шлифа, поперечное сечение,  $\times 12$ ; видны боковые ответвления; н. кембрий, Тува (Кордэ, 1950)
- Фиг. 6. *Vologdinella fragilis* Korde: продольное сечение,  $\times 60$ ; фото со шлифа; н. кембрий, Якутия (Кордэ, 1957)
- Фиг. 7. То же, поперечное сечение в месте отхода боковых ответвлений,  $\times 100$ , фото со шлифа; н. кембрий, Якутия (Кордэ, 1957)
- Фиг. 8. *Seletonella mira* Korde: продольное сечение,  $\times 7$ , фото со шлифа; н. кембрий, Якутия (Кордэ, 1950)

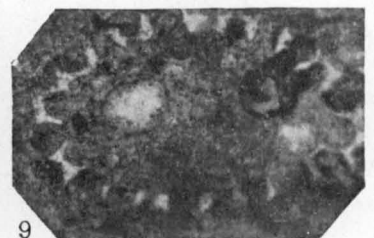
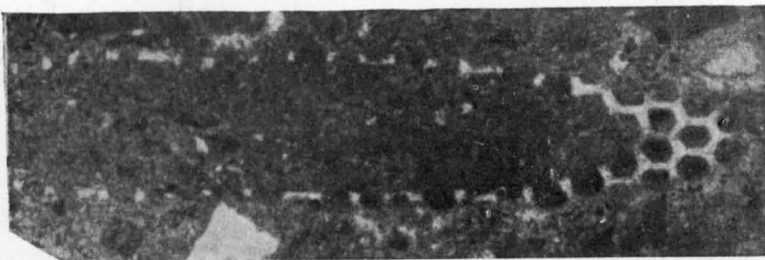
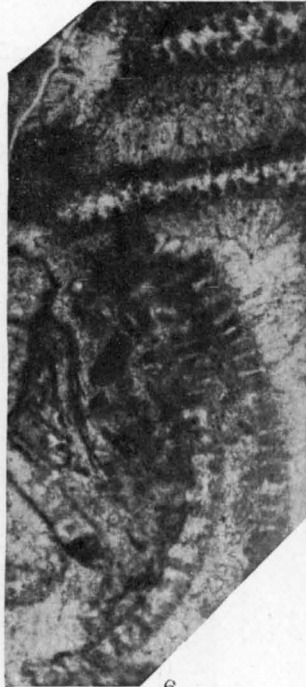
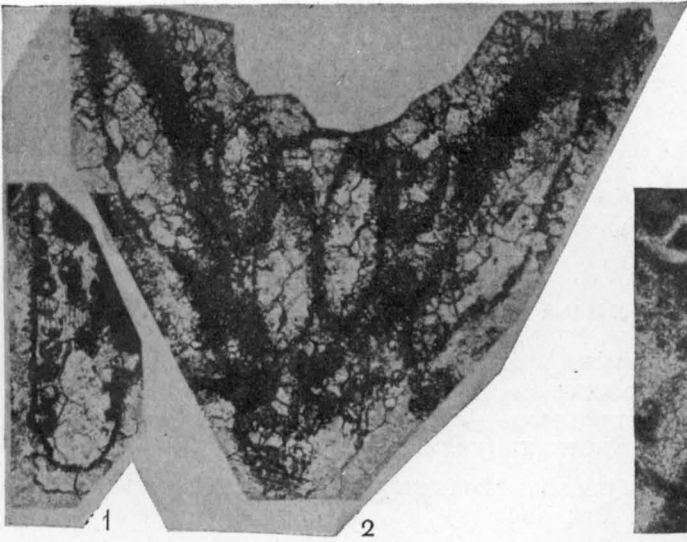


## ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

### ТАБЛИЦА XVII

- Фиг. 1. *Paradella alveata* Maslov: поперечное сечение пластинки,  $\times 46$ ; н. девон, Кузбасс (Маслов, 1956)
- Фиг. 2. *Lancicula alta* Maslov: осевое сечение чашкообразного тела с проблематическими спорангиями близ оси,  $\times 20$ ; н. девон, Кузбасс (Маслов, 1956)
- Фиг. 3. *Cateniphycus friatus* Maslov: продольное сечение трех члеников,  $\times 46$ ; н. девон, Кузбасс (Маслов, 1956)
- Фиг. 4. *Lancicula alta* Maslov: почти целое растение с пятью чашеобразными телами в краевом вертикальном сечении, проходящем через края «чаш»,  $\times 46$ ; н. девон, Кузбасс (Маслов, 1956)
- Фиг. 5. *Amicus fortunatus* Maslov: продольное осевое сечение,  $\times 46$ ; н. девон, Кузбасс (Маслов, 1956)
- Фиг. 6. *Epimastopora piai* Korde: поперечные сечения,  $\times 20$ ; в. карбон, р. Унья, С. Урал (колл. В. А. Варсанюфьевой)
- Фиг. 7. *Uraloporella variabilis* Korde: продольное и поперечное сечения,  $\times 100$ ; ср. карбон, р. Бузгал, Урал (колл. В. А. Варсанюфьевой)
- Фиг. 8—9. *Unjaella ovata* Korde: 8 — продольное сечение, 9 — поперечное сечение,  $\times 20$ ; в. карбон, р. Унья (колл. В. А. Варсанюфьевой)



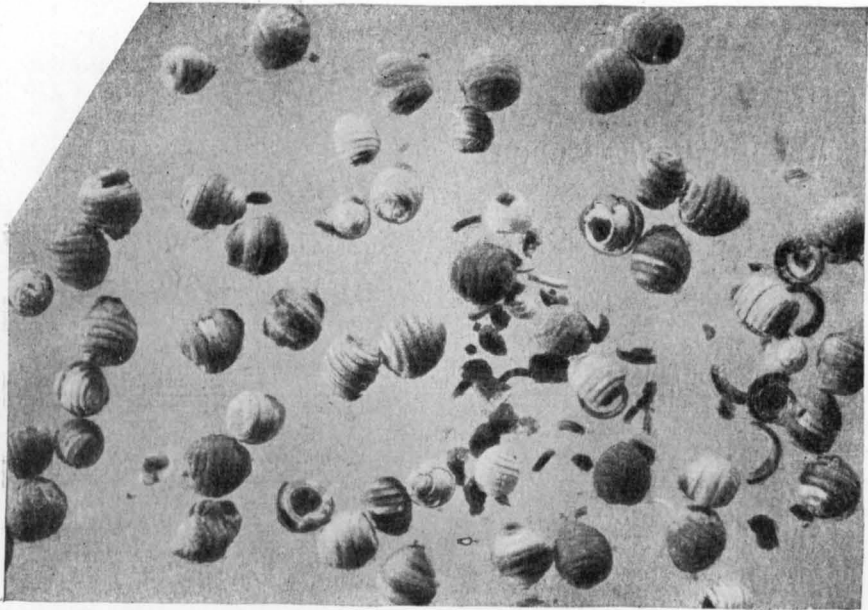




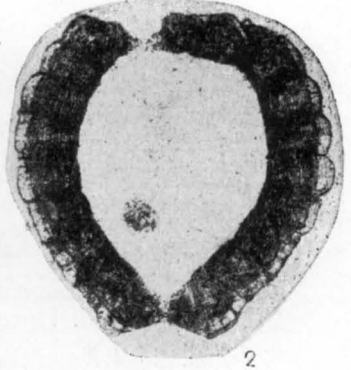
## ХАРОВЫЕ И ЖЕЛТО-ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

### ТАБЛИЦА XVIII

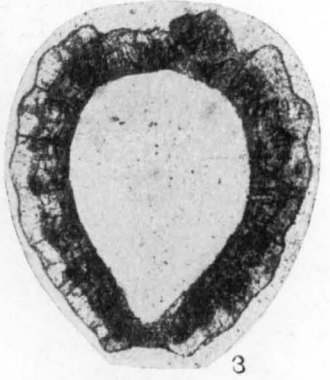
- Фиг. 1. Третичные хары, вид снаружи в целом в разрушенном виде; видна известковая оболочка, состоящая из двух разноокрашенных слоев: наружного — темного и внутреннего — светлого; спиральные ленты отделяются по слоям,  $\times 10$ , Киргизия (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 2—3. Вид третичной хары в прозрачном шлифе, продольное сечение,  $\times 40$ ; Киргизия (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 4. Наружный вид двух утрикулов *Clavator*, сидящих на стержне (Harris, 1939)
- Фиг. 5. Наружный вид узлов стержня *Clavator* с короткими междуузлиями; видны отверстия «веточек» и «шиповатые клетки» (Harris, 1939)
- Фиг. 6. *Pila karpinskyi* Zalessky: вертикальный шлиф,  $\times 450$ ; угл. н. карбона, Подмосковский бассейн (Наумова, 1934)
- Фиг. 7. *Reinschia australis* Bertrand et Renault: горизонтальный шлиф,  $\times 150$ ; пермские горячие сланцы.



1



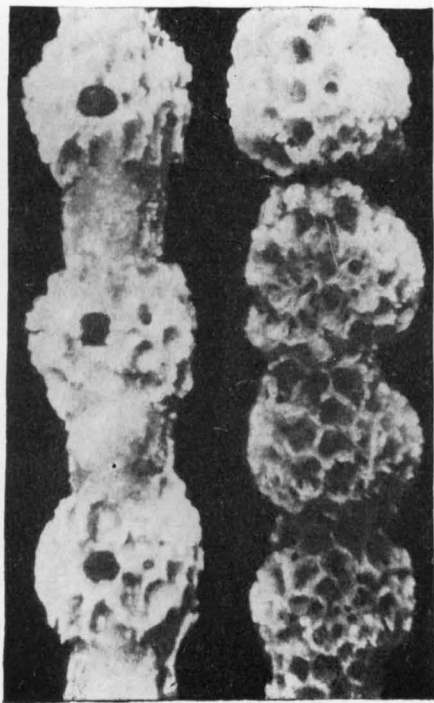
2



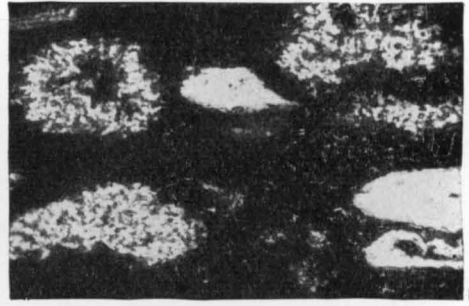
3



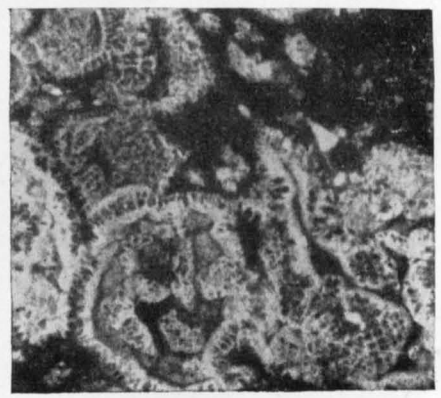
4



5



6



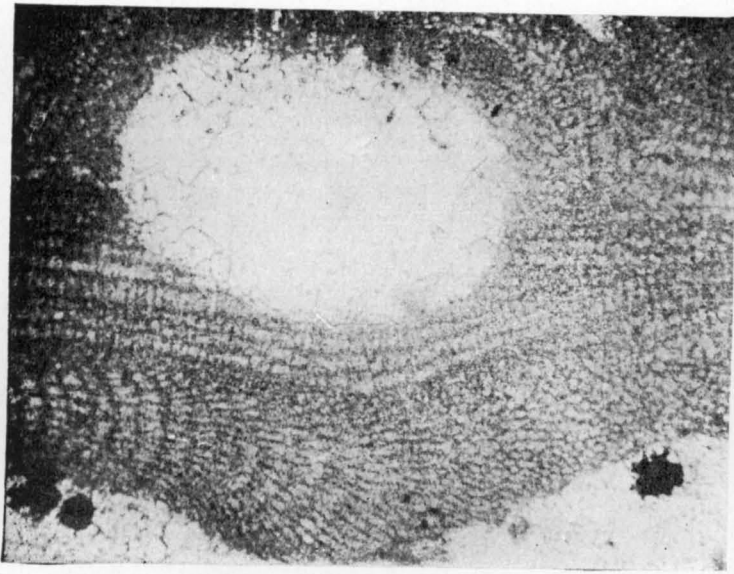
7

## КРАСНЫЕ, ИЛИ БАГРЯНЫЕ ВОДОРОСЛИ

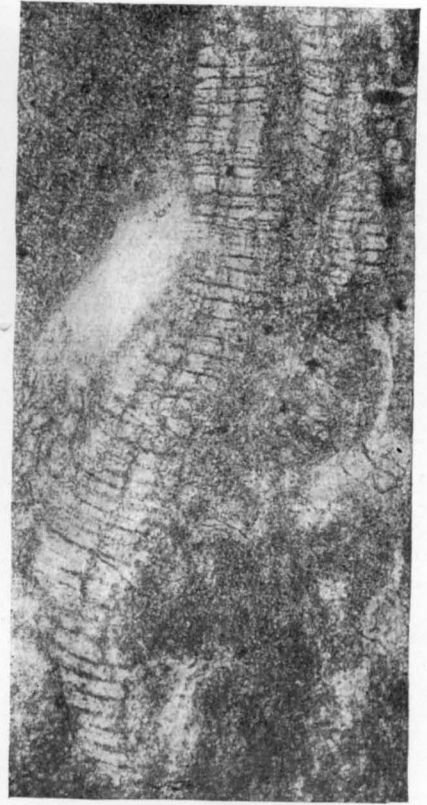
### ТАБЛИЦА XIX

- Фиг. 1. *Mesophyllum schenkii* var. *corticesum* Maslov: гипоталлий (внизу) и периталлий с сорусом,  $\times 150$ ; тортон, Львовский р-н (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 2. *Lithophyllum (Dermatholithon) ucrainicum* Maslov,  $\times 150$ ; тортон, Толтры, Украина (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 3. *Solenopora spongioides* Dybovsky var. *iuchvii* Maslov: продольное сечение,  $\times 15$ ; ордовик, горизонт Иыхви, Эстония (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 4. *Solenopora spongioides* Dybowsky: спорангии в поперечном сечении,  $\times 10$ ; ордовик, вазалемский горизонт, Эстония (колл. В. П. Маслова)

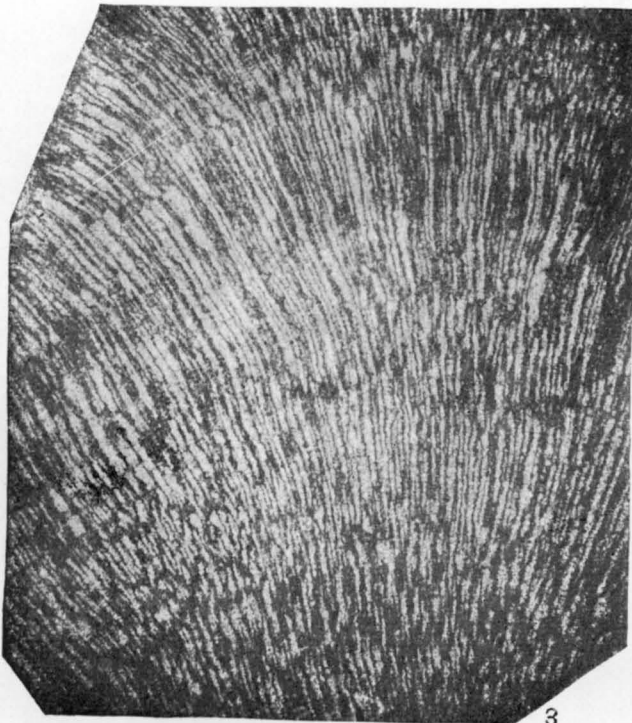




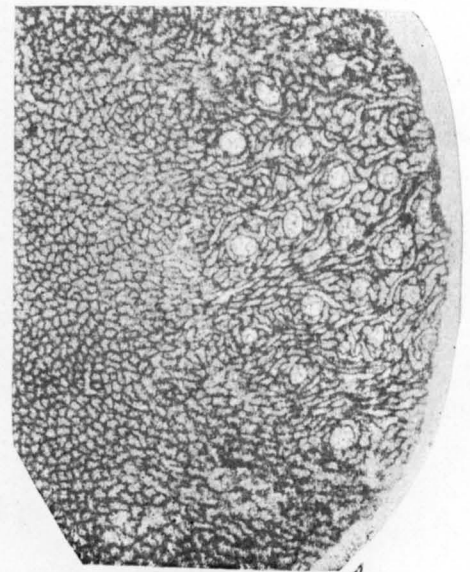
1



2



3



4



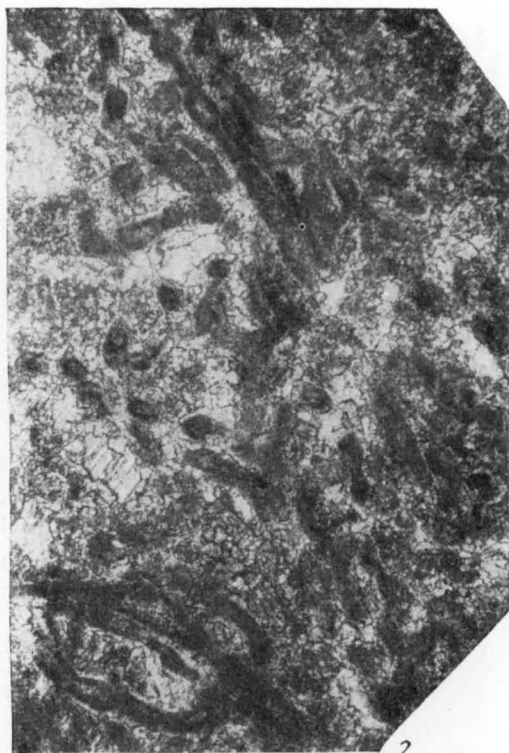
## КРАСНЫЕ, ИЛИ БАГРЯНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

### ТАБЛИЦА XX

- Фиг. 1. *Ungdarella uralica* Maslov: гипоталлий,  $\times 46$ ; карбон, Урал (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 2. *Ungdarella uralica* Maslov: гипоталлий (внизу), переходящий в периталлий,  $\times 46$ ; карбон, Урал (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 3. *Donezella lutugini* Maslov,  $\times 46$ ; карбон, Донбасс (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 4. *Stenogrammites pseudosoctata* Kretschetovitsch,  $\times 1$ ; нижневолжский ярус, Горьковская обл. (Л. М. Кречетович)



1



2



3



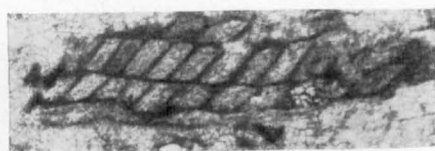
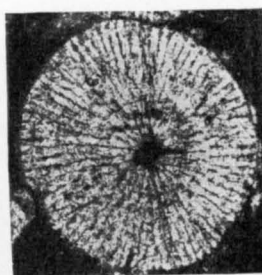
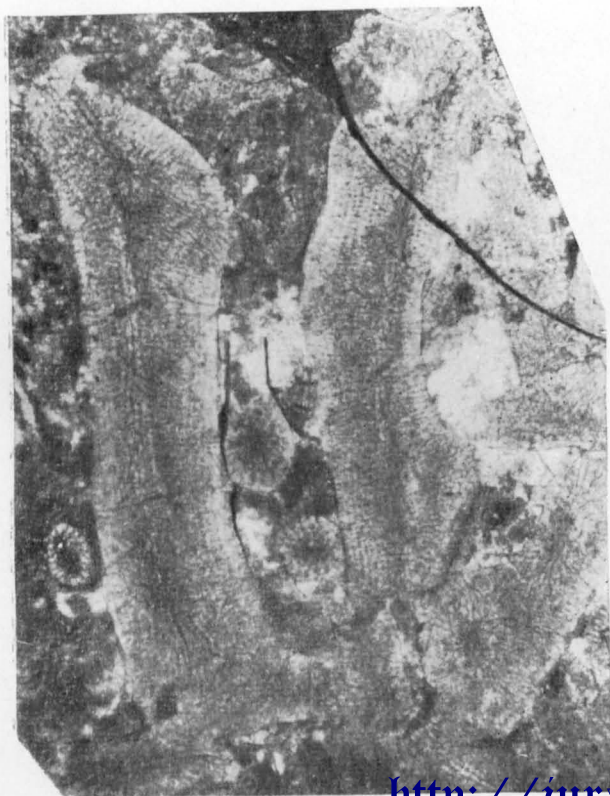
4

## КРАСНЫЕ, ИЛИ БАГРЯНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

### ТАБЛИЦА XXI

- Фиг. 1. *Petschoria elegans* Korde, шлиф,  $\times 10$ ; в. карбон, р. Коренная, Писаная Потеряха, С. Урал (колл. В. А. Варсанюфьевой)
- Фиг. 2—4. *Komia abundans* Korde, шлифы: 2—продольное сечение,  $\times 10$ ; 3—продольное сечение,  $\times 18$ . 4 — поперечное сечение,  $\times 20$ ; ср. карбон, р. Унья, С. Урал.
- Фиг. 5. *Vicorium kusbassense* Maslov,  $\times 40$ : 5а—поперечное сечение нитей, внизу — гипоталлий (?); сверху — периталлий (?); 5б — продольное сечение периталлия (?); 5в — продольное сечение гипоталлия (?) (Маслов, 1956)



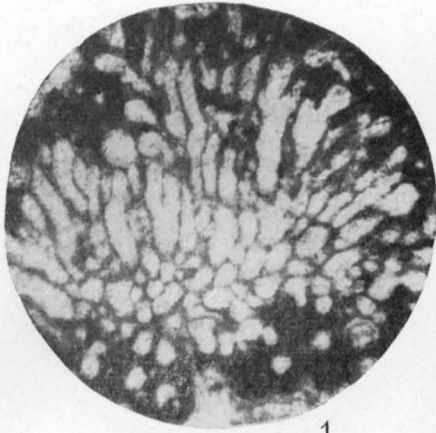




## ВОДОРΟΣЛИ НЕОПРЕДЕЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

### ТАБЛИЦА XXII

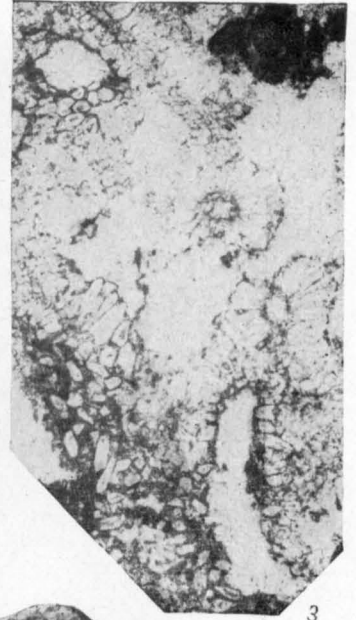
- Фиг. 1. *Dendractis compacta* Reiss: скошенное продольное сечение,  $\times 10$ ; третичные, Германия (Рейс, 1923)
- Фиг. 2—3. *Microcodium sepimentoforme* Maslov: 2 — колонии среди строматолитового темного известняка,  $\times 10$ ; 3 — отдельные членики и округлые колонии среди светлого кристаллического кальцита,  $\times 25$ ; палеоген, Фергана (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 4. *Ivanovia tenuissima* Shvogo: внешняя поверхность (масштаб в сантиметрах); карбон Подмосковья (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 5. *Manchuriophycus* sp.: отпечатки (масштаб в сантиметрах); ордовик В. Сибири (колл. В. П. Маслова)
- Фиг. 6. *Parka* cf. *decepiens* Fleming,  $\times 1:1$ ; н. девон, С. Прибалхашье, колодец Бала (колл. М. А. Сенкевич)



1



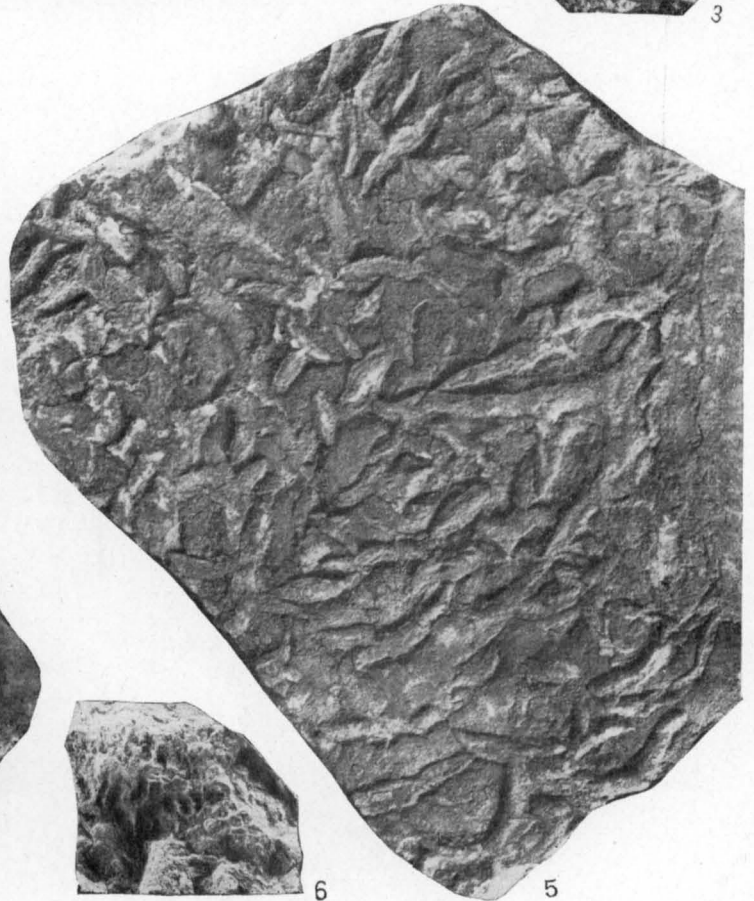
2



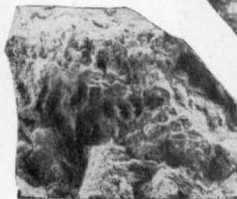
3



4



5



6



# ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ





# ТИП PSILOPSIDA. ПСИЛОФИТОВЫЕ

## ОБЩАЯ ЧАСТЬ<sup>1</sup>

### История изучения

Начало изучения псилофитов было положено более ста лет назад канадским палеоботаником Уильямом Даусоном (Dawson, 1859), впервые описавшим р. *Psilophyton* из нижнего песчаника Гаспе в В. Канаде. В дальнейшем Даусон неоднократно возвращался к изучению нижнедевонской флоры, считая, что она является самым начальным этапом развития сосудистых растений на Земле. Созданная им реконструкция для *Psilophyton princeps* до сих пор не сходит со страниц научных руководств и учебников по исторической геологии, палеонтологии и ботанике, хотя и не может считаться вполне доказанной. Наиболее полный материал о р. *Psilophyton* был опубликован Даусоном в 1871 г. Он всегда считал это растение очень сходным с современными ликопсидами и даже близко родственным им (Dawson, 1871, 1882, 1888).

Однако при жизни Даусона открытие раннедевонских сосудистых растений не было должным образом понято и оценено. Исследователи не только не хотели видеть в них раннего этапа в эволюции кормофитов, но даже не признавали их за сосудистые растения, и по крайней мере все европейские находки истолковывались как водорослевые.

Причинами такой недооценки послужили прежде всего ограниченность фактического материала и невыясненность стратиграфического положения отдельных флор. Сам Даусон допустил две крупные ошибки, которые сильно повлияли на недооценку его современниками значения открытой им псилофитовой флоры. Во-первых, он поместил, без достаточных оснований, гораздо более развитую карбоновую

флору В. Канады в средний девон и тем самым поставил под сомнение значимость нижнедевонской псилофитовой флоры как самой ранней наземной флоры. Во-вторых, Даусон придал такой широкий объем своему роду *Psilophyton*, что уже сам потерял его границы и стал «узнавать» это растение не только в нижнем, но в среднем и верхнем девоне<sup>2</sup>. Нельзя также не считаться с духом того времени, когда теория эволюции Дарвина делала только первые шаги, а все еще господствовавшие в науке взгляды о неизменяемости видов поддерживали любое мнение, которое отрицало существование каких-либо этапов в развитии растительного царства вообще, не говоря уже о загадочных начальных этапах появления первой наземной растительности. Критический обзор литературы о девонских флорах за этот отрезок времени (по 1893 г.) содержится в работе Зольмс-Лаубаха (Solms-Laubach, 1895). Некоторые интересные новые открытия были сделаны в Чехии и Шотландии (Krejčí, 1880; Penhallow, 1893).

В Европе долгое время удерживалось мнение, что в силурийских и девонских отложениях нет сосудистых растений и что все растительные остатки принадлежат водорослям. Потонье и Бернар (Potonié et Bernard, 1904) доказали ошибочность таких представлений путем тщательно проведенной ревизии и переизучения знаменитой богемской флоры среднедевонского возраста. Их исследованиями установлено, что в большинстве растения этой флоры не являются водорослями, а принадлежат сосудистым

<sup>2</sup> Позже исследователи неоднократно сообщали о недостоверных находках р. *Psilophyton* в в. девоне и н. карбоне, но только Беку (Beck, 1960) удалось один раз установить его достоверное присутствие в в. девоне, видимо в качестве редчайшего реликта.

<sup>1</sup> Составил А. Р. Ананьев.

папоротникообразным растениям. Среди них был установлен р. *Pseudosporochnus*, который рассматривается теперь как самый высокоорганизованный псилофит.

Большое значение в истории изучения псилофитов сыграла работа Галле, посвященная описанию нижнедевонской флоры Рёрагена (Норвегия) (Halle, 1916). Галле ограничил р. *Psilophyton* только шиповатыми осями типа даусоновской «ornatum», а спороносные голые веточки, которые раньше рассматривались в качестве верхушечных частей р. *Psilophyton* предложил выделить в особый род *Dawsonites*. Такой взгляд разделяется сейчас большинством палеоботаников и находит подтверждение в новейших исследованиях. Установленный Галле р. *Sporogonites* до сих пор не потерял значения как вероятный предок моховидных растений. Намеченная Галле линия развития *Psilophyton princeps* — *Arthrostigma gracile* — лепидофиты в девона до сих пор никем не опровергнута, хотя и не может считаться вполне доказанной.

Выдающийся вклад в познание псилофитов внесли Кидстон и Лэнг, изучившие окремневшие заросли, найденные в отложениях н. (ср.?) девона у Райни в Шотландии (Kidston a. Lang, 1917—1921). Авторы установили роды *Rhynia*, *Horneophyton* и *Asteroxylon* и изучили их анатомическое строение во всех подробностях. Они впервые обосновали новый класс среди птеридофитов, назвав его *Psilophytales*. Открытие риниевых позволило уменьшить филогенетическую разобщенность между птеридофитами, бриофитами и водорослями. После этих работ значение псилофитов настолько возвысилось, что ни одно научное руководство или учебник по ботанике и палеоботанике не обходились без посвящения специальной главы этой группе растений.

Итогом почти 60-летнего изучения девонских растений разными авторами явилась посмертная сводка английского палеоботаника Арбера, который рассмотрел все бывшие известными к тому времени роды девонских растений и установил две самостоятельные флоры: раннедевонскую флору с *Psilophyton* и верхнедевонскую флору с *Archaeopteris* (Arber, 1921). По мнению этого автора, растения псилофитового габитуса были самыми примитивными птеридофитами, но не представляли филогенетически единую исходную группу для основных линий развития птеридофитов — птеропсид, ликопсид и сфенопсид. Арбер придерживался полифилетической концепции происхождения сосудистых растений от разных групп водорослей. Скотт (Scott, 1927) дал подробный обзор по литературным данным древнейших сухопутных растений, в котором очень высоко оценил

последние открытия Кидстона и Лэнга и вообще значение псилофитов для филогении растений.

С 20-х годов нашего столетия начинается новый, современный период в изучении девонских растений вообще и псилофитов — в частности, с широким применением специальных методов исследования структуры растительного вещества и содержимого спороносных органов. Этот новый период открывается чрезвычайно плодотворными исследованиями Лэнга с сотрудниками в Англии и совместными работами Крейзеля и Вейланда в Германии (Kräusel u. Weyland). В дальнейшем исследованием девонских флор и псилофитов занимаются Хёр (Höeg) в Норвегии, Стокманс и Леклерк (Stokmans et Leclercq) в Бельгии, Сы (Sze) в Китае, Криштофович, Залесский, Нейбург, Чиркова, Тихий и Хахлов в Советском Союзе, Арнольд, Дорф (Arnold, Dorf) и др. в США.

С 1926 по 1942 г. Лэнг самостоятельно или совместно с другими авторами опубликовал ряд обстоятельных статей о древнейших сосудистых растениях в силура и н. и ср. девона Австралии, Шотландии, Уэльса и Канады (Гаспе). Отличительной особенностью всех этих исследований является углубленное изучение анатомического строения и спор псилофитов при помощи метода Уолтона — переноса на канадский бальзам и метода переноса на целлюлозную пленку, разработанного Эшби в лаборатории Лэнга. Новейшие методы исследований позволили, например, установить, что шиповидные придатки у р. *Psilophyton* являются эмергенциями, а не листьями, тогда как у *Arthrostigma* они имеют проводящий пучок. Были детально изучены р. *Zosterophyllum*, многочисленные *Hostimella*-подобные остатки и др.

Крейзель и Вейланд начиная с 1923 г. опубликовали большое количество работ, посвященных девонским флорам Рейнской обл. (Германия), С. Америки и других стран. Кроме всестороннего изучения новых материалов при применении новейших методов исследования растительных остатков, авторы всегда стремились дать возможно полный критический обзор и ревью всего накопленного материала по тому или иному растению не только путем обобщения литературных данных, но, по возможности, путем переисследования оригиналов, описанных в различных ранних работах. С этой целью они пересмотрели многие коллекции в европейских музеях, а Крейзель осуществил поездку в С. Америку, где с помощью американских коллег повторил сборы ископаемых растений из некоторых местонахождений, известных еще Даусону, и просмотрел коллекции девонских растений Даусона и других исследова-

телей в музеях США и Канады. Для ряда ниже- и среднедевонских растений авторы дали реконструкции, в том числе для некоторых псилофитов (*Taenioocrada*, *Zosterophyllum*, *Sciadophyton*, *Asteroxylon*, *Pseudosporochnus*), а также реконструкции ландшафтов. Важнейшим итогом всех исследований Крейзеля и Вейланда явились: 1) подразделение девонских флор на три флоры, из которых самая ранняя — псилофитовая — охватывает в. силур и н. девон с очень незначительным заходом в ср. девон, за ней следует в основном среднедевонская гиениевая флора с очень ограниченным участием псилофитовых и, наконец, верхнедевонская археоптерисовая, в которой псилофиты отсутствуют; 2) признание псилофитов родоначальной или филогенетически исходной группой всех линий развития сосудистых растений в последевонское время.

Стокманс в ряде статей и особенно в крупной монографии, опубликованной в 1940 г., описал богатейшую по количеству местонахождений и видов нижедевонскую флору Бельгии, в которой немалую роль играют псилофиты. В этой монографии (Stockmans, 1940) дан весьма ценный обзор видов по всем нижедевонским местонахождениям мира, а также возрастное сопоставление нижедевонской флоры Бельгии с таковой нижнего древнего красного песчаника Великобритании и с зигенско-кобленцской флорой Рейнской обл. Германии.

Леклерк, описавшая *Zosterophyllum* и *Pseudosporochnus* из девона Бельгии, в своих недавно опубликованных работах теоретического характера (Leclercq, 1954) поставила очень остро вопрос о значении псилофитов в эволюции сосудистых растений, а именно — являются ли они исходной точкой для всех высших сосудистых растений или побочной линией развития, шедшей по крайней мере с кембрия или еще раньше (?) параллельно с ликопсидами, птеропсидами и сфенопсидами? Автор убежденно защищает вторую точку зрения и аргументирует ее правильность совместным нахождением псилофитов с древнейшими плаунообразными растениями не только в н. девоне, но и в в. силуре, разнообразием нижедевонской флоры, представленной не только одними псилофитами, достаточно резким различием трех девонских флор между собой и данными спорово-пыльцевого анализа, полученными различными исследователями из нижнепалеозойских пород.

Примерно с 1930 г. девонские флоры С. Европы и прилегающей к ней арктической области начинают изучать Хёг (Höeg, 1935, 1937, 1942). Особенно ценна его большая работа, опубликованная в 1942 г. и посвященная девонским флорам Шпицбергена. В этой работе автор

касается классификации псилофитов и довольно подробно разбирает их отношение к птеропсидам, ликопсидам и членистостебельным, проявляя при этом большую осторожность в своих выводах.

Обобщенное описание псилофитов в систематическом порядке содержится во многих научных и учебных руководствах по ботанике и палеоботанике: у Хирмера (Hirmer, 1927), Боуэра (Bower, 1935), Имса (Eames, 1936), Криштофовича (1957), Тахтаджана (1956), Арнольда (Arnold, 1947), Готана и Вейланда (Gothan u. Weyland, 1954) и др. Здесь следует обратить внимание на руководство Имса по морфологии сосудистых растений низших групп (от псилофитов до папоротников), где он выделил псилофиты в самостоятельный отдел (или тип) *Psilopsida*, с включением в него современных псилофитовых, хотя ясно сознавал, что эта группа древнейших сосудистых растений, может быть, и не является филогенетически единой.

Огромное значение псилофитов для филогении высших растений было подчеркнуто в ряде филогенетических работ (Zimmermann, 1959 и др.; Тахтаджан, 1950, 1956).

Растения девонского периода и особенно псилофиты в увлекательной и в то же время строго научной форме описаны Сьюордом в известной книге «Века и растения», переведенной на русский язык (Сьюорд, 1936). Раздел этой книги «Растительность суши в девонский период» до сих пор остается хорошим пособием для всех начинающих изучать девонские растения.

Палеоботанические особенности псилофитов и вероятные условия их жизни освещены в книге Мегдефрау «Палеобиология растений» (Mägdefrau, 1953).

Обзор находок псилофитов в Советском Союзе был опубликован А. С. Пересветовым (1950).

В Советском Союзе девонские флоры, в том числе псилофиты, начали интенсивно изучаться А. Р. Ананьевым, Е. Ф. Чирковой, Г. П. Радченко, Н. М. Петросян и М. А. Сенкевич только в последние годы и благодаря открытию хороших местонахождений в Казахстане и особенно в Саяно-Алтайской горной области (юго-восточная часть З. Сибири).

### Общая характеристика и морфология

Под названием *Psilopsida* объединяется, по видимому, неоднородная группа древнейших в истории Земли сосудистых растений травянистого или мелкодревовидного габитуса, без корней и листьев, с удивительно простым внешним видом и элементарным анатомическим строением. Надземные стебли, разветвленные дихотомически или несколько более сложно и



неравномерно (до моноподиального), поднимаются от подземных горизонтально ползучих, вильчато разветвленных или лопастных клубневидных корневищ, иногда называемых ризоидами, которые снабжены на нижней стороне волосовидными ризоидами. Поверхность стеблей гладкая или покрыта со всех сторон стебля мелкими шиповидными выростами (энациями) типа эмергенцев. Но самым главным признаком псилофитов служат их спорангии, которые, в отличие от всех более высокоорганизованных сосудистых растений, расположены на концах вегетативных стеблей или на обособленных спорангиеносных осях (верхушечное расположение). Гаметофиты у псилофитовых до сих пор не найдены.

Анатомическое строение стеблей хотя и носит птеридофитовый характер, отличается большей примитивностью. Проводящий пучок занимает центральное положение и в поперечном сечении имеет округлую (гаплостела) или звездчатую (актиностела) форму. Пучок обычно образован кольчатыми или спирально утолщенными трахеидами. Вторичный рост в толщину, как правило, отсутствует, но у среднедевонской формы *Psilophyton pubescens* вторичный рост, по-видимому, уже намечался. У отдельных растений установлена дифференциация проводящего пучка на ксилему и флоэму. Паренхиматозная ткань, окружающая центральный проводящий пучок, обычно сильно развита; она служила растениям корой; иногда она подразделена на зоны. Кора в свою очередь окружена эпидермисом, снабженным у вполне наземных форм редкими простыми щелевидными устьицами. У псилофитов, приспособившихся вторично к водной среде, эпидермис и устьица обычно редуцированы или исчезли совершенно.

Шиповидные выросты (эмергенцы), покрывающие надземные стебли некоторых псилофитов, состоят из многих клеток. В отдельных случаях установлено, что они лишены проводящего пучка и, по-видимому, имеют эпидермальное происхождение. Лишь у рода *Asteroxylon* проводящий пучок доходит до основания шиповидного придатка. В отдельных случаях видно, что на кончиках шипов — эмергенцев — имеются утолщения, выполнявшие, вероятно, функцию секреторных железок.

Спорангии у псилофитов сравнительно крупные и расположены большей частью на концах стеблей или их боковых ветвей одиночно, парами, гроздьями или соединены в особые колосковидные сочленения. Вероятно, первоначально они представляли собой утолщения концевых частей стеблей, возникших для размножения из стерильной ткани. В таких утолщениях разви-

лась одна споровая полость, которая установлена у всех без исключения псилофитов. Стенки споровой полости обычно толстые и состоят из нескольких слоев клеток. Спорангии у большинства псилофитов не имели специального механизма для раскрытия, однако у некоторых специализированных псилофитов существовал грубый механизм раскрытия в виде верхушечной щели или при помощи спорангиеносца, свернутого в кольцо вокруг спорангия. В спорангиях содержатся многочисленные мелкие споры с кутинизированными оболочками в тетрадах. До сих пор известна только изоспория (равноспоровость).

### Принципы систематики

Систематика псилофитов до сих пор остается неразработанной, и общепризнанной системы классификации не существует. Неясно положение самих псилофитов в естественной системе растительного царства. Одни исследователи объединяют их в порядок и относят к отделу птеридофитов, другие пытаются выделить их в особый отдел или тип, равнозначный птеропсидам, сфенопсидам и ликопсидам. Приемлемая классификация псилофитов сможет быть разработана только тогда, когда будет доказано, что они составляют филогенетически единую группу растений, или, наоборот, когда они окажутся только самыми низкоорганизованными звеньями известных линий развития среди птеридофитовых.

Хирмер в известном научном руководстве по палеоботанике (Hirmer, 1927) поместил установленный ранее Кидстоном и Лангом порядок *Psilophytales* в отдел *Pteridophyta* и подразделил его на следующие семейства: *Rhyniaceae*, *Horneaceae*, *Pseudosporochnaceae*, *Psilophytales* и *Asteroxylaceae*. В основу этих подразделений были положены далеко не равноценные признаки: наличие или отсутствие эмергенцев, габитус растения, форма корневища, спорангии и т. д. К этим семействам Крейзел добавил некоторые другие и среди них *Zosterophylaceae* и *Sciadophytaceae*. В таком виде систематика псилофитовых сохраняется до настоящего времени и принимается за основу в настоящем руководстве с добавлением одного нового семейства — *Pectinophytaceae*.

Сем. *Rhyniaceae* — растения с очень простым водорослеподобным габитусом, без корней и листьев. Корневища (ризоиды) цилиндрические или лопастные. Воздушные стебли прямые, изредка вильчато разветвленные, с устьицами в эпидермисе, заканчиваются крупными овальными одиночными спорангиями.

Сем. *Zosterophyllaceae* — растения без настоящих корней и листьев, со стелющимися стеблями, ветвящимися в нижней части H- и U-образно, в верхней — дихотомически. Спороносные органы занимают верхушечное положение и имеют вид колосовидных образований.

Сем. *Psilophytaceae* — растения с разветвленными тонкими стеблями, покрытыми шиповидными эмергенцами эпидермального происхождения. Мелкие овальные спорангии расположены на окончаниях тонких разветвленных стеблей. Верхушечные части стеблей часто свернуты в спиральные завитки.

Сем. *Asteroxylaceae* — плаунообразные растения с горизонтальными цилиндрическими разветвленными корневищами (ризоидами), от которых поднимаются нетолстые разветвленные воздушные стебли, густо покрытые в нижней части мелкими чешуйчатыми листьями, выше становящиеся шиповатыми и, наконец, совсем голыми. Проводящий пучок имеет звездообразную форму в поперечном сечении.

Сем. *Sciadophytaceae* — один или два вида мелких растений с лучеобразно расходящимися простыми или вильчато разветвленными голыми стеблями, заканчивающимися расширениями, содержащими, вероятно, спорангии.

Сем. *Pectinophytaceae* — растения с голыми симподиально разветвленными стеблями, заканчивающимися в верхушечной части растения гребешковидными спороносными колосками. Спорангии расположены на колоске в два ряда и обращены в одну сторону. Продольноволокнистые спорангиеносцы окружают каждый спорангий кольцом, служа одновременно грубым механизмом для раскрытия спорангиев.

Сем. *Pseudosporogochpaseae* — растения с прямыми, сравнительно крупными стволами, вверху дланевидно разветвляющимися на ряд более тонких ветвей, как бы образующих крону. Самые мелкие ветви разветвляются на нитевидные сегменты, заканчивающиеся мелкими овальными спорангиями.

Учитывая достаточно четко выявленные морфологические особенности некоторых семейств и их определенную самостоятельность в историческом развитии, необходимо разделить разнородный порядок *Psilophytales* на несколько порядков. В качестве первого опыта можно рекомендовать выделение трех порядков: *Zosterophyllales* с семействами *Zosterophyllaceae* и *Pectinophytaceae*, *Psilophytales* с семействами *Psilophytaceae* и *Asteroxylaceae* и *Rhyneales* с сем. *Rhyniaceae*. Что касается двух последних семейств — *Sciadophytaceae* и *Pseudosporogochpaseae*, то их пока что по намеченным выше порядкам распределить невозможно.

Некоторые исследователи считают преждевременным создание естественной классификации псилофитов и предлагают искусственную классификацию, охватывающую не только собственно псилофиты, но и все другие девонские растения, поддающиеся и не поддающиеся естественной классификации. Такую условную классификацию предложил Галле, подразделив девонские растения на три группы: 1) голые (безлистные) формы, 2) микрофилловые формы (с шиповидными придатками на осях), 3) макрофилловые формы (крупнолистные). В недавно опубликованном учебнике по палеоботанике (Gothan и Weyland, 1954) для всех ранне- и среднепалеозойских растений была принята именно такая система подразделений.

Хёр (Höeg, 1942) также признал, что всякая попытка классифицировать известные в настоящее время формы псилофитов не может считаться удовлетворительной, так как, несмотря на возросшее число родов и различных морфологических и экологических форм, наши познания по этой группе продолжают оставаться чрезвычайно неполными.

### Историческое развитие

Время появления сосудистых растений на Земле до сих пор точно не установлено, хотя по некоторым достоверно наблюдаемым фактам и косвенным признакам мы теперь уже уверенно можем говорить, что первые их представители появились не позже кембрия и даже, возможно, в протерозое, когда почти вся органическая жизнь была сосредоточена в морях и растительный мир был представлен почти исключительно морскими водорослями. Подтверждением этому служат находки кутинизированных спор в н. кембрии Прибалтики, в н. и ср. кембрии Кашмира, Индии, находки окаменелой древесины с анатомической структурой псилофитов или голосеменных в докембрии Чехословакии и мелких обломков древесины с лестничными и поровыми трахеидами в Индии. Однако самым замечательным открытием последнего времени является *Aldanophyton antiquissimum* из н. и ср. кембрия В. Сибири; эта форма не может быть сравнена ни с одним из известных представителей водорослей кембрийских отложений. Принадлежность *Aldanophyton* к сосудистым растениям еще не доказана, но присутствие на поверхности трубчатых тел нежных шиповидных придатков позволяет видеть в этом растении возможного предшественника всей линии развития микрофилловых растений верхнего силура и раннего девона типа *Psilophyton*, *Drepanophycus* и др.

В в. силуре Центр. Европы и Австралии известны уже вполне достоверные представители сосудистых растений. В лландовере В. Тюрингии установлена *Baragwanathia oehlheyi* и *Praerhynia*, близкая своими узкими дихотомически разветвленными стеблями и колосовидными спороносными органами к р. *Zosterophyllum* и, возможно, тождественная ему. В лудлоу Австралии совместно с граптолитами залегают *Baragwanathia longifolia*, *Yarravia*, *Hedeia*, *Hos-timella*. Исследователей поразило относительно высокий уровень развития этой наземной флоры, примерно отвечающий уровню некоторых среднедевонских псилофитов, а не раннедевонских, как этого следовало ожидать по теоретическим соображениям. Однако несмотря на существующий скептицизм, пока нет оснований ставить под сомнение ни возраст, ни принадлежность к сосудистым растениям австралийских находок. Как будет показано ниже, нижнедевонская флора представляет собой комплекс растений, достаточно сложный и еще далеко не полностью выявленный, что не позволяет истолковывать его как выше организованный по сравнению с упомянутыми выше элементами верхнесилурийской флоры. Поэтому правильное будет сосудистые растения в. силура рассматривать не как самых первых представителей наземной флоры, а как более древний этап существования флоры раннедевонского типа.

В нижней части н. девона находки псилофитовой флоры так же редки и бедны видами, как в верхнем силуре. В даунтонском ярусе Уэльса, являющемся переходным между в. силуром и н. девонем, найдены совместно с псилофитами *Zosterophyllum* и *Cooksonia* водорослеподобные растения с кутинизированной структурой (*Pachytheca*, *Prototaxites*, *Nematothallus*). Все эти растения без особых морфологических изменений переходят в следующий — диттонский — ярус, причем в Шотландии из него описаны своеобразная водоросль *Parka decipiens* и псилофит *Zosterophyllum myretonianum*, который до открытия верхнесилурийской флоры Австралии считался самым древним представителем сосудистых растений. Даунтонский и диттонский ярусы, содержащие упомянутую выше флору, обычно сопоставляются с жединским ярусом Европейского континента, в котором псилофиты начинают встречаться в самой верхней его части, называемой нижнезигенским подъярусом.

Во второй половине н. девона наблюдается исключительно широкое развитие псилофитовой флоры в отношении как географического распространения, так и количества видов. Многочисленные местонахождения этого возраста в основном сосредоточены в следующих трех

областях северного полушария: 1) З. Европа; 2) северо-восточная часть США и В. Канада; 3) юго-восточная часть З. Сибири. Несколько местонахождений известны в юго-восточном Китае и в Австралии.

В З. Европе находки нижнедевонской флоры приурочены как к морским фациям (Рейнские сланцевые горы, Бельгийские Арденны, С. Франция), так и к континентальным фациям нижнего древнего красного песчаника (Уэльс, Шотландия, Норвегия). Главное место в этой флоре занимают разнообразные псилофиты: *Psilophyton princeps*, *P. goldschmidtii*, *Zosterophyllum rhenanum*, *Z. fertile*, *Z. llandoveranum*, *Z. cf. australianum*, *Taenioocrada decheniana*, *T. dubia*, *T. langi*, *Sciadophyton*, *Sporogonites*, *Cooksonia*, *Gosslingia*, *Yarravia*, *Bucheria*, а также различные формы условных родов *Psilophytites*, *Thursophyton*, *Dawsonites*, *Hos-timella*, *Aphylopteris*, часть которых, несомненно, принадлежит также псилофитам. Псилофитовый комплекс обычно сопровождается стволopodobными остатками гигантской бурой (?) водоросли *Prototaxites* и близкими к псилофитам примитивными лепидофитами *Drepanophycus spinaeformis*, *D. gaspianus* и *Protolepidodendron wahnbachense*, у которых спороносные органы принимают уже характер настоящих спорофиллов. Изредка встречаются остатки крупных псигмофиллообразных листовидных органов, в одном случае истолкованных как водорослевые (*Prototaxites psygmophylloides*), в другом — как листья сосудистого папоротникообразного растения *Platyphyllum fissipartitum*.

В С. Америке известно несколько местонахождений псилофитовой флоры, и хотя возраст этой флоры, особенно в Гаспе, не решается так отчетливо, как в З. Европе, признание за ней нижнедевонского возраста кажется более обоснованным. Псилофиты в североамериканских местонахождениях представлены: *Psilophyton princeps*, *P. wayomingense*, *Bucheria ovata*, *Bröggeria strobiliformis*, *Sciadophyton laxum*, *Loganiella canadensis*, *Trimerophyton robustius* (панее относимый к родам *Psilophyton* и *Aphylopteris*). Псилофиты сопровождаются различными видами бурой (?) водоросли *Prototaxites*, а также примитивными лепидофитами европейского типа — *Drepanophycus spinaeformis* и *D. gaspianus*.

В юго-восточной части З. Сибири в последнее время были открыты многочисленные местонахождения нижнедевонской псилофитовой флоры как в морских фациях (Алтай), так и в лагунно-континентальных, соответствующих нижнему древнему красному песчанику З. Европы и С. Америки (Тувинская, Минусинская, Рыбинская впадины). Кроме водорослей *Prototaxites*, *Jenisseiphyton* и *Angarolaminariopsis*, в этом



районе встречаются многие характерные нижнедевонские псилофиты европейского и американского типов: *Zosterophyllum myretonianum*, *Z. llandoveranum*, *Taeniocrada decheniana*, *T. dubia*, *Psilophyton princeps*, *P. goldschmidtii*, *Psilophytites rectissimum*.

Кроме того, установлены новые виды: *Protobarinophyton obrutchevii*, *Protohyenia janovii*, *Pectinophyton bipectinatum*, *Bröggeria laxa*, которые нужно рассматривать как сильно специализированные формы псилофитов. Псилофитовый комплекс сопровождается, как и в З. Европе, более высокоорганизованными растениями: *Drepanophycus spinaeformis*, *Protopteridium minutum*, а также растениями с крупными псигмофиллоидными листьями типа *Platyphyllum* и *Enigmophyton*.

Псилофиты раннедевонского типа известны в Центр. Казахстане, в ю.-в. Китае и в Австралии.

Есть местонахождения псилофитовой флоры, возраст которых точно не установлен и датируется предположительно как верхи н. девона — низы ср. девона. Такие местонахождения известны на Шпицбергене и около Райни в Шотландии. На Шпицбергене известны *Psilophyton arcticum* и *Psilodendron spinulosum*. В знаменитом окремнелом болоте Райни в Шотландии совместно залегают густо покрытый филлоидами *Asteroxylon* с актиностеличной проводящей системой и водорослеподобные растения *Rhynia* и *Horneophyton*, которые по удивительно простому габитусу, наличию очень простого тонкого проводящего пучка и концевому расположению примитивных, относительно крупных спорангиев дают почти идеальное представление о псилофитах без корней и листьев, которые можно рассматривать как самую начальную форму спорофита для всех линий развития сосудистых растений. Именно на этих растениях и была создана теломная гипотеза происхождения листостебельных растений, пользующаяся в настоящее время наибольшей популярностью. Однако эта гипотеза только тогда станет вполне обоснованной теорией, когда достоверные риниевые будут найдены в более древних отложениях, например в нижнем девоне, в силуре или даже в кембрии. До этого риниевые из Райни с равным успехом могут рассматриваться и как первично-примитивные доживающие растения, и как экологический тип, возникший под влиянием местных условий.

К началу ср. девона многие виды псилофитов и сопутствующие им виды других групп сосудистых растений исчезают. В ср. девоне псилофиты вообще быстро утрачивают свое значение и уступают первенство типу флоры, которую Крейзель назвал по характерному ра-

стению флорой *Hyenia*<sup>1</sup>. В геологическом и географическом распространении гиениевой флоры наблюдается та же закономерность, что и в н. девоне: в нижней части ср. девона известны немногие местонахождения, тогда как в верхней части их много, и в них обнаруживается богатая и разнообразная флора. Если нижнедевонская флора хорошо узнается в различных частях мира прежде всего по многочисленным видам псилофитов (почему Крейзель сохранил за ней название псилофитовой флоры), то гиениевая флора лучше всего распознается не по псилофитам, а по протолепидофитам, прапапоротникам и протоартикулатам. Доживающие в ср. девоне псилофиты представлены высокоспециализированными формами с весьма ограниченными ареалами распространения.

Гиениевая флора появляется в типичном виде уже в основании эйфельского (кувенского) яруса в Бельгии и представлена протоартикулатами (*Hyenia elegans*, *Calamophyton* cf. *primaevum*), протолепидофитами *Protolepidodendron scharyanum* и прапапоротниками (*Protopteridium*). Псилофитов здесь пока не найдено. В самых низах эйфеля Чехии (далейские сланцы) появляется тот же тип флоры с *Protolepidodendron scharyanum* и *Protopteridium hostimense*. В эйфеле центр. Казахстана и Саяно-Алтайской обл. в последнее время также найдены элементы гиениевой флоры, такие, как *Blasaria sibirica*, *Protolepidodendron scharyanum*, *Calamophyton* sp., *Protocephalopteris praecox*.

В верхах эйфеля и в живете гиениевая флора переживает расцвет. В З. Европе она представлена главным образом протоартикулатами (*Hyenia*, *Calamophyton*), протолепидофитами (*Protolepidodendron scharyanum*, *Drepanophycus spinosus*), прапапоротниками (различные виды *Protopteridium*, *Aneurophyton germanicum*, *Cladoxylon scoparium* и др.), макролистными растениями неясного родства (*Duisbergia*, *Barrandina*). Гораздо меньшее значение здесь имеют псилофиты, представленные уже сильно специализированными видами: *Psilophyton pubescens*, *Pectinophyton norvegicum*, *Asteroxylon elberfeldense*, *Pseudosporochnus krejčí*<sup>2</sup>) и неясными остатками *Bröggeria*, *Thursophyton*, *Hostimella*, *Aphyllopteris*, *Dawsonites*, принадлежащими, вероятно, в большей своей части не к псилофитам,

<sup>1</sup> Среднедевонскую флору нередко называют флорой *Protopteridium*.

<sup>2</sup> На IX Международном ботаническом конгрессе в Монреале (Proceed. IX I, В. С., vol. II, 1959, pp. 219—220) Леклерк и Бенкс сообщили, что *Pseudosporochnus* по анатомическим признакам имеет больше общего с кладосилеями, чем с псилофитами, и должен быть исключен из последних.



а к другим группам сосудистых растений. *Psilophyton pubescens*, найденный только один раз в Эльберфельде, напоминает своих предшественников из н. девона лишь наличием шиповидных выростов на поверхности осей, тогда как своими спороносными органами он больше походит на *Protopteridium*, а древесина обнаруживает признаки вторичного роста, не свойственные псилофитам. У *Asteroxylon* проводящий пучок принимает звездчатую форму, а у одного вида, *A. elberfeldense*, даже появляется паренхиматозная сердцевина. Возникновение такой усложненной формы проводящего пучка у *Asteroxylon* по сравнению с простым гаплостеличным пучком нижнедевонских видов *Psilophyton* можно было бы истолковать как закономерный процесс развития от простого к сложному в одной и той же линии развития; но обнаружение у верхнесилурийской *Baragwanathia* такого же звездчатого проводящего пучка заставляет считать этот тип анатомического строения очень древним. У *Pseudosporochnus krejci*, в отличие от голых растений н. девона, появляются главный ствол и сильно разветвленная «крона», которая как бы обнаруживает стремление увеличить поверхность ассимиляции и которую можно истолковать как начальную стадию образования макролистьев.

В ср. девоне С. Америки из предполагаемых псилофитов пока найден только *Pseudosporochnus*. Обнаруженные в формации Гамильтон анатомические структуры, названные *Arachnoxylon*, *Reimannia* и *Iridopteris*, по звездчатой форме проводящего пучка напоминают *Baragwanathia* и *Asteroxylon*. Из них ближе всего к псилофитам стоит род *Arachnoxylon*, тогда как *Iridopteris* рассматривается как самый продвинутый род из всех трех «псилофитовых папоротников» и, вероятно, составляет отдельную от псилофитов линию развития в направлении палеозойских зигоптерид и кладоксилей. В остальном среднедевонская флора С. Америки сходна с европейской и содержит в своем составе *Aneurophyton* (ранее ошибочно обозначавшийся как семенное растение *Euspermatopteris*), *Huena*, *Protolepidodendron scharyanum* и др.

В предположительном ср. девоне Австралии р. *Schizopodium* имеет анатомическую структуру звездчатой формы, занимающую как бы промежуточное положение между родами *Asteroxylon* и *Cladoxylon*, что дополняет картину, по-видимому, действительно очень широкого распространения растений псилофитового родства с актиностеличной проводящей системой в ср. девоне всего земного шара.

В ср. девоне в юго-восточной части З. Сибири обнаружен в последнее время р. *Pseudosporochnus*, сопровождаемый другими растениями европейского типа: *Aneurophyton*, *Protolepidodendron scharyanum* и шпицбергенской *Svalbardia*. Из ср. девона Шпицбергена и Саяно-Алтайской горной области описан вид *Protocephalopteris praecox* (Höeg) Ananiev, вайи которого построены в виде зигоптеридацей, а спороносные органы сохраняют еще отчетливо псилофитовый характер.

Среднедевонскую гиениевую флору с доживающими псилофитами сменила археоптерисовая флора в. девона, в составе которой псилофиты уже практически отсутствуют, если не считать сомнительных определений или некоторых неясных растений, таких, как *Barinophyton*, который, вероятно, еще можно рассматривать в качестве последнего потомка псилофитовых из сем. *Zosterophyllaceae*, но уже сильно специализированного в направлении приобретения папоротниковидного габитуса.

Из краткого рассмотрения важнейших этапов развития псилофитов вытекает, что эта древнейшая на Земле группа сосудистых растений, лишенная еще настоящих корней и листьев и содержащая в своем составе очень близкие к водорослям формы (риниевые, зостерофилловые и др.), существовала уже в в. силуре одновременно с древнейшими лепидофитами (*Baragwanathiales*), а позднее — в н. девоне, в эпоху наивысшего расцвета, в сообществе с древнейшими лепидофитами, прапапоротниками (*Protopteridiales*) и неясными макрофилловыми растениями с псигмофиллоидными листьями. Несмотря на это, большинство палеоботаников, особенно ботаники-филогенетики, все же признает за псилофитами значение родоначальной группы сосудистых растений, тогда как другие такое их значение ставят под сомнение. Известные факты говорят о том, что древнейшими линиями развития псилофитов были представители семейств *Psilophytaceae* и *Zosterophyllaceae*. В ср. девоне псилофиты уступают место протоартикулятам (*Huenaiales*), прапапоротникам (*Protopteridiales*, *Aneurophytales*) и протолепидофитам (*Protolepidodendrales*), а сами принимают более сложное анатомическое строение и более продвинутый габитус. Вопрос о времени полного вымирания псилофитов еще не решен окончательно, но наблюдаемые факты показывают, что подавляющее большинство видов, достоверно принадлежащих к псилофитам, в в. девон не переходят; следовательно, последний этап еще заметного существования их в истории Земли закончился в конце ср. девона.

Условия жизни псилофитов, как и вообще всех сосудистых растений, их сопровождающих, составляют очень трудную, но в то же время весьма интересную проблему палеоботаники, знакомящую нас с первыми шагами растений, вышедших из водной среды в наземную. О самых первых моментах этого процесса, начавшегося, по-видимому, в самом раннем палеозое, а может быть, и несколько раньше, мы пока что ничего сказать не можем ввиду отсутствия фактов. Очень мало данных и о жизненных условиях все еще редких находок ранних сосудистых растений в в. силуре, кроме факта их захоронения совместно с морскими животными — граптолитами. В н. и ср. девоне имеется несколько местонахождений ископаемых растений (Ванбахталь, Торгашино, Эльберфельд, Райни), которые дали в руки исследователей исключительно благодарный материал для попыток восстановления экологических условий существования сосудистых растений, в том числе псилофитов.

Растительность в н. девоне имела в основном травянистый характер и населяла низменные сырые места вокруг морских и континентальных водных бассейнов, а также мелководные прибрежные области. Вполне земноводными растениями (растениями-амфибиями) были некоторые виды *Zosterophyllum*, *Protobarinophyton*, *Bucheria*, *Taeniocrada*. Они образовывали, подобно современной морской траве, целые подводные заросли с поднимающимися над водой спороносными органами. Подтверждением этому служат водорослеподобный габитус этих растений, очень тонкий проводящий пучок примитивного строения и отсутствие устьиц в эпидермисе. Картину подводного ландшафта из псилофитов дополняли в отдельных местах разнообразные водоросли *Prototaxites*, *Angarolaminariopsis*, *Jenisseiphyton* и др. Гигантская водоросль *Prototaxites* с большим диаметром слоевища (до 35 см) и высотой до 4 м, подобно современной *Lessonia*, вероятно, произрастала несколько глубже псилофитовых зарослей, создавая настоящий подводный «лес». Маленькое сосудистое растение *Sciadophyton* с звездчато раскинутым и тонкими стеблями, как показали условия залегания его остатков, произрастало уже на влажном илистом грунте береговой зоны, непосредственно у воды. Наряду с земноводными растениями в н. девоне жили растения, вполне приспособившиеся к воздушной среде обитания. Из псилофитовыми такими наземными растениями были *Psilophyton*, *Psilophytites*, *Orestovia*, *Protohyenia*, *Pectinophyton* и некоторые другие. Для *Psilophyton* и *Oresto-*

*via* доказано наличие в эпидермисе стеблей устьиц; для остальных этот достоверный признак наземного существования еще не установлен, но их внешний вид и некоторые анатомические данные свидетельствуют о наземном образе жизни. Вместе с наземными псилофитами существовали другие более продвинутые наземные растения из группы микрофилловых (*Drepanophycus*, *Protolepidodendron*) и макрофилловых (*Platyphyllum*, *Enigmophyton*).

Замечательным примером прибрежно-морских условий существования псилофитовых является местонахождение Ванбахталь в Рейнской обл. Германии, изучение которого позволило Крейзелю и Вейланду воссоздать палеоландшафт н. девона. Примером прибрежно-лагунных условий жизни псилофитов вдали от моря может служить наше Торгашинское субавтохтонное местонахождение, в котором водные растения (водоросли *Prototaxites*, *Jenisseiphyton* и *Angarolaminariopsis*), земноводные псилофиты (*Zosterophyllum*, *Protobarinophyton* и др.) и занесенные с берега наземные растения (*Psilophyton*, *Pectinophyton*, *Psilophytites* и др.) были захоронены в толще красочветных песчаников вместе с лагунно-континентальной фауной гигантострак. В отложениях конца н. девона — начала ср. девона Шотландии установлены настоящие болотные условия существования псилофитов (*Rhynia*, *Horneophyton*, *Asteroxylon*), которые в раннем девоне были, по-видимому, распространены не менее широко, чем прибрежно-морские и прибрежно-лагунные условия. Реконструкция ландшафта растительности в раннеживетское время, созданная Крейзелем и Вейландом по находкам в окрестностях Эльберфельда в Рейнской обл. Германии, свидетельствует о том, что сосудистые растения, и среди них немногие псилофиты, сделали дальнейший крупный шаг для завоевания суши и стали уже вполне наземными обитателями, хотя и населяли по-прежнему прибрежную, самую мелководную зону (*Asteroxylon*) или несколько более возвышенные сухие участки берега (*Pseudosporochnus*).

Несмотря на некоторые различия в видовом составе по отдельным местонахождениям и районам земного шара, псилофитовая флора кажется в целом везде однородной и пока что не поддается разделению на какие-либо палеофлористические провинции. Трудности выделения провинций или климатических зон состоят прежде всего в ограниченности находок и фрагментарности самих растительных остатков; но нельзя не учитывать и не менее важного фактора — тесной близости всех раннесосудистых

растений друг к другу, которая обусловлена не только общностью экологических условий, но в первую очередь их примитивным строением.

После открытия обширной области распространения псилофитовой флоры в юго-восточной части З. Сибири нельзя не заметить, что решающее значение в ранней истории развития сосудистых растений сыграли те районы земного шара, где создавались каледонские структуры и формация древнего красного песчаника. Именно в районах классического распространения каледонид и красноцветных толщ — в северо-восточных Аппалачах, на севере З. Европы, в юго-восточной части З. Сибири и в юго-восточной Австралии — сосредоточены почти все важнейшие местонахождения псилофитовой флоры. Континенты, возникшие после каледонской складчатости, и прилегающие к ним морские бассейны, периодически наступавшие на эти континенты, создавали необычайно благоприятные условия для выхода раннесосудистых растений на сушу. Этому способствовали очень частые смены аридного и гумидного климата, которые запечатлены в чередовании соленосных и гипсоносных красноцветных и сероцветных отложений во всех разрезах формации древнего красного песчаника.

Несмотря на то, что псилофиты сопровождаются уже с в. силура архаичными плаунообразными, а в н. и ср. девоне к ним прибавляются древнейшие папоротникообразные и членистостебельные, большинство исследователей считают, что именно псилофиты должны рассматриваться той филогенетически исходной, первично-сосудистой группой растений, от которой произошли все остальные линии развития птеридофитов (*Bryopsida*, *Lycopsida*, *Sphenopsida*, *Pteropsida*). В этом состоит главное биологическое значение псилофитов как самых примитивных наземных и земноводных сосудистых растений, не имевших ни корней, ни листьев. Это доказывает, что корни и листья всех высших сосудистых растений произошли позже стебля и спороносных органов, что имеет немаловажное значение для филогении растений. Наконец, псилофиты дают интересный фактический материал для правильного понимания проблемы происхождения микролистьев (у плауновых, членистостебельных) и макролистьев (у всех остальных птеридофитов). Микролистья не гомологичны макролистьям и возникли разными путями: микролистья развились из эмергенцев псилофитов с шипами, макролистья об-

разовались за счет боковых стеблей голых псилофитов путем их уплощения и специализации. Псилофиты дали очень ценный материал для современной теломной гипотезы происхождения высших сосудистых растений от самых просто устроенных псилофитов типа риниевых.

### Геологическое значение

Псилофиты и сопровождающие их древнейшие птеридофиты, вследствие того, что они редко встречаются в отложениях силура, не могут быть пока использованы для определения стратиграфии силурийской системы, но для раннего девона они приобретают исключительно важное значение. Обширные площади лагунно-континентальных отложений юго-восточной части З. Сибири, Казахстана, Урала и других стран обычно очень бедны остатками животных, и наиболее частыми палеонтологическими документами в них являются ископаемые растения. В мощных терригенных толщах геосинклинальных областей последние нередко представляют собой единственные документы для суждения о геологическом возрасте. Теперь уже твердо установлено, что псилофитовая флора имела массовое распространение в середине н. девона и, следовательно, может служить ценным указанием на нижнедевонский возраст отложений. Для ср. девона характерен другой, более развитый комплекс псилофитов, который в сочетании с другими растениями гиениевой флоры позволяет почти безошибочно определять геологический возраст среднедевонских отложений. Однако определение возраста пород с точностью до яруса в нижнем и среднем отделах девона по ископаемой флоре все еще затруднительно, и в отношении их приходится ждать новых исследований.

Ценность псилофитов для стратиграфии девонских отложений заключается еще и в том, что с помощью заноса псилофитов в морские терригенные толщи можно осуществлять корреляцию и увязку морских и лагунно-континентальных отложений между собой. Таким путем, например, были сопоставлены основные стратиграфические подразделения древнего красного песчаника с соответствующими морскими отложениями в З. Европе. Такие же перспективы сопоставления открываются в Саяно-Алтайской горной области (юго-восточной части З. Сибири) и в Центр. Казахстане.



## КЛАСС PSILOPHYTALES. ПСИЛОФИТЫ

СЕМЕЙСТВО RHYNIASEAE KIDSTON ET LANG,  
1921

Травянистые болотные мелкие (до 0,5 м высоты) растения, не имевшие ни настоящих корней, ни листьев, но обладавшие подземными и воздушными стеблями. Подземные стебли (ризомойды или корневища) — цилиндрические, дихотомически разветвленные оси или клубневидные образования, снабженные многочисленными ризоидами. От них поднимаются простые прямостоящие, равно и неравно дихотомически разветвленные голые воздушные стебли, снабженные эпидермисом с редкими устьицами. Спорангии, относительно крупные, толстостенные, занимают верхушечное положение и различаются между собой размерами, формой и строением.

*Rhynia* и *Horneophyton* до сих пор известны только из одного местонахождения Райни в графстве Аберденшир в Шотландии, где они были найдены в окаменевшем болоте, представленном теперь пластом роговиковой кремнистой породы. Отсутствие минеральных примесей в роговом камне указывает на произрастание этих растений в болотных условиях, а источником кремнезема служили, вероятно, фумаролы вулканов, располагавшихся по соседству. Благодаря окремнению у *Rhynia* и *Horneophyton* сохранились мельчайшие подробности анатомического строения. Изучение этих растений, осуществленное Кидстоном и Лэнгом (Kidston a. Lang, 1917, 1920, 1921), составило целую эпоху в палеоботанике.

Роды *Sporogonites*, *Yarravia* и *Cooksonia* изучены только по фрагментарным отпечаткам, и их принадлежность к семейству не может считаться достоверной.

Представители риниевых узнаются в ископаемом состоянии с большим трудом вследствие удивительно простого их строения и могут быть распознаны только при условии сохранения у них спороносных органов. Два рода.

*Rhynia* Kidston et Lang, 1917. Тип рода — *Rh. gwynne-vaughani* Kidston et Lang, 1917; н. (ср.?) девон (древний красный песчаник), Райни, Абердиншир (Шотландия). Растение, высотой 0,2—0,5 м, с гладкими несколько раз дихотомически разветвленными безлиственными воздушными побегами диаметром

2—6 мм, поднимавшимися от подземного цилиндрического корневища, несущего с нижней стороны волосовидные ризоиды (рис. 1). Кончики побегов либо заострены, либо заканчиваются прямостоящими овальными спорангиями длиной от 2,5—3 до 12 мм, шириной от 1—1,5 до 4 мм (рис. 2). У типичного вида, кроме точечной скульптуры, на стеблях развиты побочные побеги с изолированными проводящими пучками, отшнурованные в местах прикрепления. Это, по-видимому, вегетативные органы размножения. Проводящий пучок цилиндрический, из кольчатых трахеид, диаметром около 1/3 толщины побега, отчетливо разделен на ксилему и флоэму. Он окружен широкой корой из двух зон, несколько различающихся друг от друга по форме клеток (рис. 3). Эпидермис из сравнительно маленьких клеток с толстой кутикулированной наружной стенкой, среди которых разбросаны немногочисленные устьица (рис. 4). Спорангии с многослойной стенкой из толстостенных удлиненно-призматических клеток эпидермиса, покрытых снаружи толстой кутикулой, тонкостенных промежуточных клеток и выстилающего слоя; механизма для раскрывания нет. Внутреннее пространство заполнено спорами диаметром 40—65 м, расположенными в тетрадах. Два вида. Верхи н. девона или низы ср. девона Райни (Шотландия).

*Horneophyton* Barghoorn et Dargah, 1938. Тип рода — *Hornea lignieri* Kidston et Lang, 1920; н. или ср. девон (древний красный песчаник) Райни, Аберденшир (Шотландия). Совершенно голые, дихотомически разветвленные воздушные стебли диаметром 1—2 мм, высотой до 15 см, поднимавшиеся от лопастного клубневидного ризоида (корневища) с ризоидами. Некоторые стебли заканчивались приостренными кончиками или спорангиями яйцевидной формы длиной до 4 мм и шириной до 2 мм (рис. 5). Проводящий пучок стеблей дифференцирован на прерывающуюся протоксилему, сплошную метахсилему и флоэму; в корневище он не проходит, но продолжается флоэмной частью непосредственно внутрь спорангия, где, несколько расширяясь, образует центральную колонку — колумеллу, как у современного мха *Sphagnum*. Спороносная полость имеет форму купола, свообразно покрывающего центральную колонку (рис. 6). В отдельных случаях спорангий находится в стадии

<sup>1</sup> Составил А. Р. Ананьев с участием М. А. Сенкевич (описание родов *Barsassia* и *Dawsonites*).



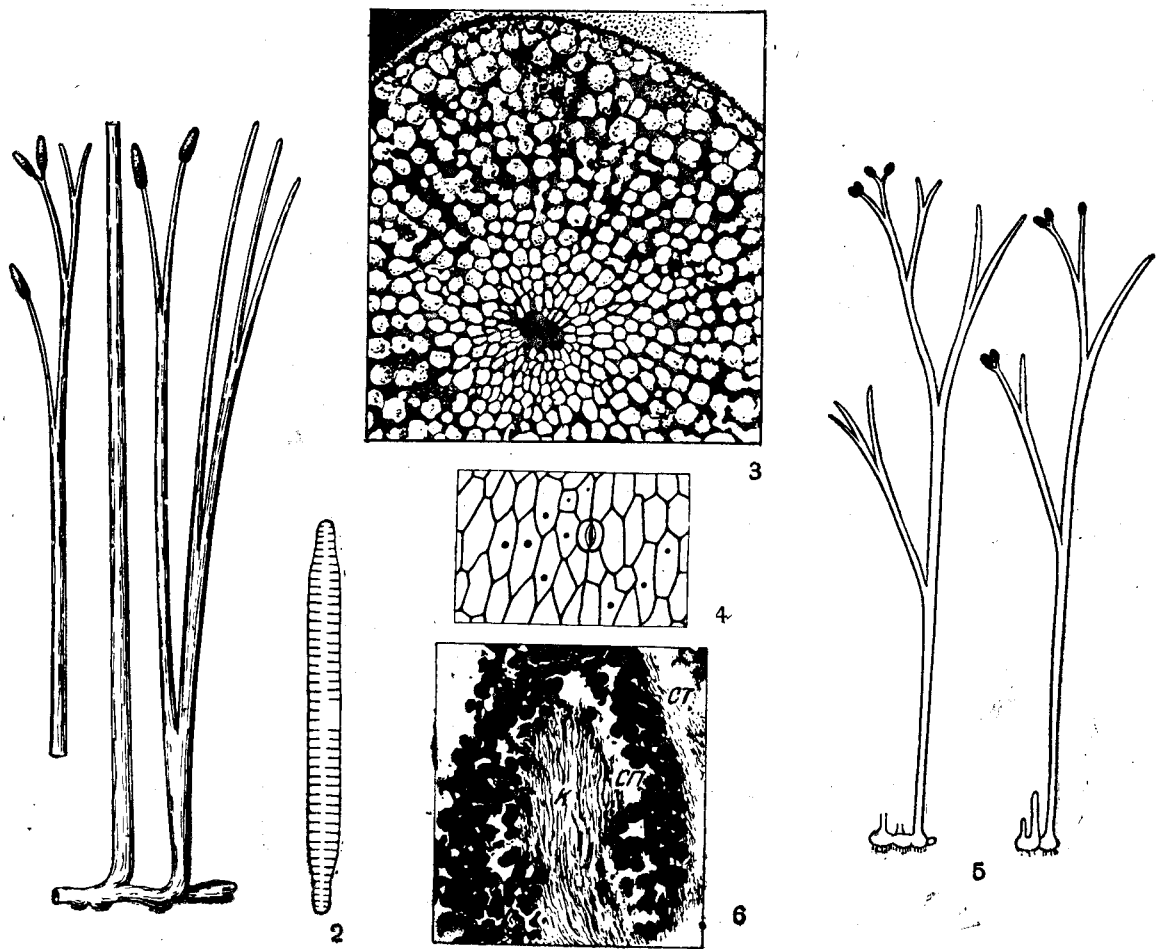


Рис. 1—6.

1 — *Rhynia major* Kidston et Lang: реконструкция, примерно  $\times 1/2$ ; н. девон, Шотландия (Kidston a. Lang, 1921). 2 — *Rhynia major* Kidston et Lang: спорангий,  $\times 4$ ; н. девон, Шотландия (Kidston a. Lang, 1917). 3 — *Rhynia gwynne-vaughani* Kidston et Lang: поперечный разрез через стебель,  $\times 50$ ; н. девон, Шотландия (Kidston a. Lang, 1917). 4 — *Rhynia gwynne-vaughani* Kidston et Lang: эпидермис воздушного стебля, в центре видно устьице,  $\times 75$ ; н. девон, Шотландия (Kidston et Lang, 1917). 5 — *Horneophyton lignieri* (Kidston et Lang) sp.: реконструкция,  $\times 2/3$ ; н. девон, Шотландия (Kidston et Lang, 1921); 6 — *Horneophyton lignieri* Kidston et Lang: продольный разрез через спорангий,  $\times 50$ ; к — колумелла, ст — стенки спорангия, сп — споры; н. девон, Шотландия (Kidston et Lang, 1921)

дихотомического ветвления и, следовательно, ведет себя как обычная конечная часть стебля, видоизмененная для размножения. Стенки спорангия многослойные, без особого механизма раскрывания, с выстилающим слоем (тапетум) внутри. Эпидермис воздушных побегов кутикулирован и обладает устьицами. Кора не обнаруживает ясной дифференциации на зоны. Споры, наполняющие пространство вокруг колонки, в тетрадах, диаметром до 60  $\mu$ . Первоначальное название *Hornea* изменено на *Horneophyton* в связи с тем, что оно было преокупировано раньше для одного покрытосеменного растения из сем. Sapindaceae. Один вид. Верхи н. девона — низы ср. девона у Райни (Шотландия).

#### Роды, близкие к семейству Rhyniaceae

*Sporogonites* Halle, 1916. Тип рода — *S. exuberans* Halle, 1916; н. девон, Норвегия. Известны только верхушечные части растения с прямыми, неразделенными, тонкими (0,5 мм) осями, постепенно переходящими в одиночные спорангии булавовидной формы, длиной 6—9 мм, шириной 2—4 мм, с тупо закругленной верхушкой. Базальная часть спорангия продольно-морщинистая, верхняя часть из нескольких слоев клеток образует куполообразную полость, наполненную спорами, в которую вдается столбик из стерильной ткани (колумелла), как у *Horneophyton*. Споры в тетрадах диаметром 20—25  $\mu$ , с кутикулированной стенкой,

покрытой снаружи мелкокрапчатой скульптурой. Механизм раскрытия спорангиев неизвестен. На основании сходства с *Horneophyton* растение относится к псилофитам, но может рассматриваться и как спорофит лиственного мха, если будет доказано отсутствие проводящего пучка из трахеид. Два вида. Н. девон (в. силур?) Австралии, н. девон Европы.

*Yarravia* Lang et Cookson, 1935. Тип рода — *Y. oblonga* Lang et Cookson, 1935; в. силур, шт. Виктория (Австралия). Известны овальные или округлые, кажущиеся сложными спороносные органы длиной до 1 см, постепенно переходящие в гладкие, неразветвленные оси, или ножки. Видимо, они образованы пятью-шестью крупными продолговато-овальными спорангиями, расположенными радиально-симметрично. В нижней части спорангии сращены, в верхней — свободны. Споры не были обнаружены. Плохая сохранность отпечатков не позволяет совершенно уверенно считать спороносные органы вполне доказанными синангиальными образованиями (табл. I, фиг. 7). Три вида. Н. девон северо-восточной окраины Кузбасса; в. силур Австралии, н. девон. С. Франции.

*Cooksonia* Lang, 1937. Тип рода — *C. hemisphaerica* Lang, 1937; н. девон, Уэльс (Англия). Прямостоячие, совершенно голые, дихотомически разветвленные оси, заканчивающиеся одиночными мелкими спорангиями. Спорангии шаровидные или несколько вытянутые в длину, толстостенные, раскрывающиеся путем растрескивания верхушки. Несколько видов. Н. девон Минусинской впадины (изыкская свита) и Уэльса в Англии.

#### СЕМЕЙСТВО ZOSTEROPHYLLACEAE KRÄUSEL, 1938

Растения имели травянистый характер, простой внешний вид, как у представителей сем. Rhyniaceae, но с иным способом роста и более специализированными спороносными органами. Они образовывали заросли из скученных безлистных стеблей с H- и U-образными разветвлениями в нижних частях и строго дихотомическим ветвлением в верхушечных частях. Некоторые верхушечные ветви заканчиваются не одиночными спорангиями, как у Rhyniaceae, а группой спорангиев, собранных то в более рыхлые, то в более плотные колосовидные пучки спирального или дорсовентрального строения. Раскрывались спорангии верхушечной щелью. Проводящая система представляет собой тонкую протостелу из однородных кольчатых трахеид. Некоторые виды (*Zosterophyllum rhenanum*, *Protobarinophyton obrutchevii*), вероятно, были полуводными растениями.

Открытие *Zosterophyllum myretonianum* и спороносных органов типа *Z. llandoveranum* на юго-востоке З. Сибири показывает, что представители сем. Zosterophyllaceae пользовались широким распространением в н. девоне всего северного полушария. Одно местонахождение известно в Австралии. Три рода.

*Zosterophyllum* Penhallow, 1892. Тип рода — *Z. myretonianum* Penhallow, 1892; н. девон, Шотландия. Небольшие, вероятно, полуводные растения со скученными безлиственными узкими дихотомически разветвленными стеблями, заканчивающимися на концах колосоподобными спороносными органами с почкообразными спорангиями, сидящими на короткой ножке. В базальной части система ветвления сложная, часто H-образная. В центре побегов тонкий (около 0,25 мм) проводящий пучок из кольчатых трахеид. Устьица не найдены. Спорангии расположены на спороносных колосках, у одних видов — редко, у других — плотно, как бы черепитчато налегая друг на друга. При растрескивании спорангиев возникала щель на наружном, расширенном крае. Диаметр спор в тетрадах от 25—30 до 75 м. Виды с радиальным расположением спорангиев вокруг оси спороносного колоска выделяются в подрод (секцию) *Eu-Zosterophyllum*, виды с дорсовентральным расположением спорангиев выделяются в подрод *Platy-Zosterophyllum* (рис. 7; табл. I, фиг. 1). Не менее четырех-пяти видов. Н. девон Ферганской впадины, юго-восточной части З. Сибири (Торгашино)<sup>1</sup>; н. девон Шотландии, Уэльса, Рейнских сланцевых гор, в. силур? (или н. девон) Австралии.

*Protobarinophyton* Ananiev, 1955. Тип рода — *Barinophyton obrutchevii* Ananiev, 1954; н. девон, Торгашино, правый берег Енисея у Красноярска. Вероятно, полуводное растение, образующее заросли из параллельно ориентированных, совершенно голых круглых осей диаметром не более 0,6 см, высотой 0,3—0,5 м, разветвляющихся в нижней части H-образно, в верхней части дихотомически и заканчивающихся колосковидными надводными спороносными органами. Анатомическое строение осей типично псилофитовое: в центре тонкий (до 0,5 мм), округлый в поперечном сечении проводящий пучок из кольчатых трахеид, окруженный толстой однородной корой из паренхиматозных клеток. Споросные органы состоят из дисковидных сидячих спорангиев, расположенных на оси двумя смежными рядами,

<sup>1</sup> Песчаники с растительными остатками, выступающие на правом берегу р. Енисея у Торгашина, многие геологи рассматривают как среднедевонские. В этой работе, согласно воззрениям А. Р. Ананьева, они отнесены к н. девону.

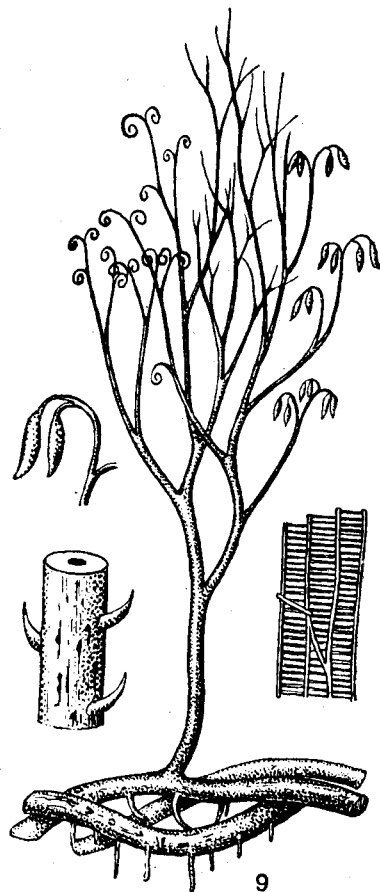
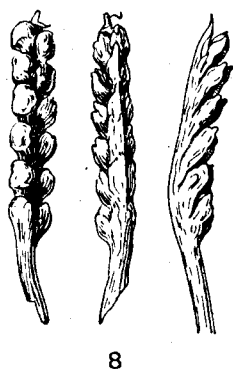
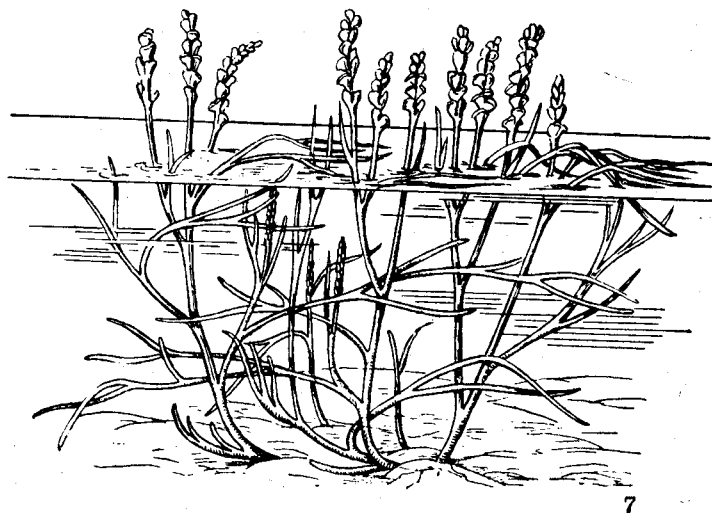


Рис. 7—10.

7 — *Zosterophyllum rhenanum* Kräusel et Weyland: реконструкция,  $\times 1/3$ ; н. девон, Рейнская обл. (Kräusel u. Weyland, 1935). 8 — *Bucheria ovata* Dorf: споронные колоски дорсовентрального строения,  $\times 2/3$ ; н. девон, шт. Вайоминг (Dorf., 1933). 9 — *Psilophyton princeps* Dawson: реконструкция,  $\times 1/3$ ; слева — участок стебля с колючками (эмергендами), справа — трахеиды протостелы; н. девон, Канада (Dawson, 1888). 10 — *Asteroxylon mackiei* Kidston et Lang: строение стелы в поперечном разрезе, показывающее звездчатую ксилему, вокруг которой расположены листовые следы,  $\times 13$ ; н. девон, Шотландия (Kidston a. Lang, 1920)

которые обращены в одну сторону. Чередующиеся спорангии снабжены двумя параллельными сближенными линиями по сторонам узкого килевидного наружного края, образующими своеобразный механизм растрескивания. Внутри спорангиев обнаружены многочисленные круглые мелкобугорчатые споры с трехлучевой щелью, диаметром  $70 \mu$  (табл. II, фиг. 1—5). Два вида. Н. девон юго-восточной части З. Сибири (Рыбинская, Северо-Минусинская, Южно-Минусинская, Тувинская впадины и Кузбасс); н. девон В. Канады.

*Bucheria* Dorf<sup>1</sup>, 1932. Тип рода — *B. ovata* Dorf, 1932; н. девон, шт. Вайоминг (США). Известны только споронные органы, расположенные на концевых частях прямых неразветвленных тонких голых осей длиной до 6,5 см и шириной до 1,8 мм. Спорангии сидячие, округлые, при рассматривании сбоку несколько вытянутые, направленные под острым углом вверх;

<sup>1</sup> В 1938 г. Мердифрау описал по единственному неполному колоску р. *Distichophytum* из н. девона Гарца, который Хег (Höeg, 1942) склонен рассматривать как синоним р. *Bucheria*.

расположены на одной стороне оси двумя почти супротивными рядами, закрывая ось с одной стороны. При этом они чередуются между собой. Спорангии обладали продольной срединной щелью, служившей, вероятно, для растрескивания. Споры и анатомическое строение неизвестны. Высказываются предположения о принадлежности рассматриваемых спороносных органов к *Psilophyton wyomingense*, что маловероятно (рис. 8). Один вид. Н. девон Саяно-Алтайской горной области и шт. Вайоминг (США).

#### СЕМЕЙСТВО PSILOPHYTACEAE HIRMER, 1927

Небольшие плауноподобные растения, не превышающие 1 см в диаметре, с дихотомическим или боковым разветвлением воздушных стеблей, покрытых мелкими прямостоячими шипами или эмергенцами. Что касается других признаков (анатомического строения и органов спороношения), то в сем. Psilophytaceae в современном его объеме не наблюдается единства. Лучше всего вопрос о состоянии изученности Psilophyton-подобных растений освещен в статье Леклерк (Leclercq, 1954).

Указываются три типа спороносных органов: 1) в виде небольших поникших спорангиев на конечных голых, дихотомически разветвленных веточках, первоначально связывавшихся Даусоном с шиповатыми побегими *Psilophyton princeps*, но впоследствии — ввиду недоказанности непосредственной связи с шиповатыми осями — выделенных Галле (Halle, 1916) в особый род *Dawsonites*; 2) в виде латеральных, неоднократно дихотомирующих ветвей, заканчивающихся маленькими изогнутыми веточками, загибающимися внутрь и несущими на вогнутой стороне небольшие, плотно собранные спорангии; этот тип установлен Крейзелем и Вейландом (Krausel u. Weyland, 1938) для *Psilophyton pubescens*; 3) в виде конечной колосоподобной ветви с двумя рядами прямостоячих спорангиев, лежащей непосредственно на продолжении шиповатых осей; этот тип установлен Крофтом и Лэнгом (Croft a. Lang, 1942) для cf. *Psilophyton princeps*. Различия между этими тремя типами настолько существенны, что по аналогии с разделением голых (лишенных шипов) псилофитов на семейства Rhyniaceae и Zosterophyllaceae, произведенными в основном по различию спороносных органов, кажется возможным и разделение псилофитов с шипами по крайней мере на два самостоятельных семейства.

Существенными кажутся и различия в способе ветвления у *Psilophyton princeps* и *Psilophytites rectissimum*, с одной стороны, и у *Psilophyton goldschmidtii* и *P. arcticum* — с другой. Последние два вида характеризуются ясно вы-

раженным раскинутым папоротникообразным габитусом и в этом отношении ближе стоят к недавно открытому Хёгом р. *Psilodendrion* Höeg, имеющему на боковых ветвях многочисленные мелкие шипы; но толстые ребристые главные оси растения имеют лишь редкие шипы, а боковые ветви расположены на них супротивно и не в одной плоскости (Höeg, 1942). Отсутствие спороносных органов у большинства перечисленных видов сильно затрудняет использование различий в способе разветвления *Psilophyton*-подобных растений для естественной классификации. Различия в форме и размерах шипов, обычно используемые в сочетании с другими признаками для разделения псилофитов с шипами на отдельные виды, в ряде случаев начинают казаться более существенными. Если у *Psilophyton princeps*, *P. goldschmidtii* и *P. wyomingense* шипы — простые выросты или эмергенцы, оставляющие на осях простые бугорки, то у *Psilophyton arcticum* из Шпицбергена и у *Psilophytites rectissimum* из З. Сибири основания шипов несут точкообразный рубчик, напоминающий след проводящего пучка.

Намечаются и определенные различия в отношении сложности анатомического строения некоторых видов. У *Psilophyton princeps* и *P. goldschmidtii* трахеидный проводящий пучок очень близок к пучку риниевых. Но Крейзел и Вейланд в 1938 г. установили, что в проводящем пучке *Psilophyton pubescens* расположение клеток вызывает предположение о вторичном росте, нарушающее сложившиеся представления о крайней примитивности внутреннего строения псилофитов с шипами.

Приведенные данные показывают, что на предполагаемый здесь объем сем. Psilophytaceae надо смотреть как на вынужденную и далеко не первую попытку объединения лишь морфологически сходных, но в действительности, по-видимому, разнородных растений.

Все известные до сих пор представители семейства ограничены в своем вертикальном распространении н. и ср. девоном, причем более часто они встречаются в н. девоне.

*Psilophyton Dawson*, 1859. Тип рода — *P. princeps* Dawson, 1859; н. девон, п-в Гаспе, В. Канада. Небольшое (до 1 м высотой) растение с прямостоячими воздушными стеблями, в диаметре не превышающими 0,7 см; стебли эти хотя и сохраняют общий план дихотомического разветвления, но часто образуют главную ось с подчиненными ей боковыми, заметно более тонкими ветвями. Многочисленные прямо торчащие шипы или колючки покрывают всю поверхность воздушных стеблей. Растущие кончики стеблей часто свернуты в спираль, как у совре-



менных папоротников. Узкий проводящий пучок из кольчатых трахеид, слабо дифференцированный на ксилему и флоэму, окружен мощной корой из паренхимных (внутри) и прозенхимных (снаружи) элементов, покрытых эпидермисом с устьицами. Шипы не имеют ни устьиц, ни проводящей системы и поэтому должны рассматриваться как выросты или эмергенцы, а не листья; концы шипов слегка разбухшие, заполнены темным веществом, указывающим на их секреторную роль. Совместное нахождение с шиповатыми стеблями спороносных органов в виде голых веточек со свисающими мелкими спорангиями заставило Даусона (Dawson, 1871) отнести их к р. *Psilophyton* (рис. 9; табл. III, фиг. 1, 2). Галле (Halle, 1916) выделил эти спороносные органы в особый р. *Dawsonites*. Спороношение разнообразное: то в виде коротких веточек, дихотомирующих 3—4 раза, с мелкими, прижатыми друг к другу спорангиями, сидящими на вогнутой стороне концевых частей этих веточек (*Psilophyton pubescens*), то в виде конечной колосообразной веточки с двумя рядами прямостоячих спорангиев, прикрепленных к покрытой шипами оси. Разнообразие типа спороношений указывает на то, что р. *Psilophyton*, выделяемый по наличию шипов, в действительности объединяет гетерогенную группу растений. Хёг в 1952 г. предложил включать в предложенный им искусственный род *Psilophytites* фрагменты тонких осей толщиной не более 1 см, покрытых торчащими простыми мелкими шипами с дихотомическим, дихоподиальным или боковым разветвлением; принадлежность этих осей к хорошо обоснованным родам вследствие слабой сохранности и фрагментарности не может быть доказана (табл. III, фиг. 1—7; табл. IV, фиг. 1). Два — три вида. Н. девон (преимущественно) и ср. девон Европы, Азии, С. Америки и Арктики; массовое распространение в н. девоне.

*Orestovia* Ergolskaya, 1936. Тип рода — *O. devonica* Ergolskaya, 1936; н. (или ср.?) девон, Барзасский район, Кузбасс. Фитолеймы, сильно сплюснутые, шириной до 1,4 см, равно или неравно-дихотомически разветвляющиеся и несущие на поверхности микровыросты или сосочки неизвестной природы. Установлено, что поверхностный слой лентовидных фитолейм является толстой кутикулой, несущей своеобразные дыхательные устьяца и сохранившей клеточное строение нижележащего эпидермиса. Вместе с фитолеймами (но не в них самих) обнаружены элементы проводящей ткани из кольчатых или приближающихся к лестничным трахеидам. Фитолеймы образуют листоватый уголь, известный под названием томита или «барзасской ро-

гожки». После открытия барзасской рогожки в коренном залегании, М. Д. Залесский (1931) отнес слагающие ее фитолеймы к двум новым растениям — *Orestovia antiqua* и *Petzia devonica*, являющимся, по его мнению, морскими водорослями; однако ни в одной из работ М. Д. Залесского новые растения не были ни описаны, ни изображены и должны считаться как *popovervisorium*. З. В. Ергольская (1936), впервые описавшая и изобразившая фитолеймы из «барзасской рогожки», предпочла сохранить одно из родовых названий Залесского. Поэтому, согласно международным правилам ботанической номенклатуры, автором р. *Orestovia* является З. В. Ергольская, а не М. Д. Залесский. *Orestovia* ближе всего стоит, по крайней мере одним своим видом — *O. devonica* — к нижнедевонскому роду *Taeniacrada*. Однако вопрос самостоятельности этих родов не может быть решен до тех пор, пока не станут известны спороносные органы у *Orestovia* и анатомическое строение эпидермиса у *Taeniacrada* (табл. V, фиг. 4—7). Два вида. Н. (или ср.?) девон Кузбасса и Минусинской котловины.

*Dawsonites* Halle, 1916. Тип рода — *D. arcuatus* Halle, 1916; н. девон, Норвегия. Условное родовое название, предложенное для системы тонких голых, дихотомически или псевдомоноподиально разветвленных ветвей, несущих на своих концах простые овальные, яйцевидные или веретеновидные спорангии, длиной в среднем 3—5 мм. Основывая р. *Dawsonites*, Галле имел в виду прежде всего спороносные органы, которые Даусон приписывал (считал принадлежащими) *Psilophyton princeps*. Крейзель и Вейланд (Kräusel u. Weyland, 1933) показали, что р. *Protopteridium* также имеет спорангии типа *Dawsonites*. Термин *Dawsonites* следует сохранить как условное родовое название для морфологически сходных спороносных ветвей, могущих принадлежать не только псилофитам, но и древнейшим папоротникообразным растениям типа *Protopteridium*, *Aneurophyton* и др. (табл. IV, фиг. 2). Четыре вида. Н. и ср. девон Казахстана, З. Сибири, Европы, В. Канады.

#### СЕМЕЙСТВО ASTEROXYLACEAE KIDSTON ET LANG, 1921

Растения, внешним видом сильно напоминавшие современных плаунов благодаря наличию вокруг тонких воздушных стеблей густого покрова черепитчато перекрывающих друг друга листовидных органов (филлоидов), расширенных у основания и шилообразно заостренных на верхушке. Филлоиды обладали дыхательными устьицами, но проводящие пучки дохо-

дили только до их основания. Проводящий пучок для самой характерной *Thursophyton*-подобной части побегов имеет в поперечном сечении звездчатую форму (актиностела), и эта особенность отражена в названии семейства и рода. Спороносные органы изучены плохо; по-видимому, они располагались, как у псилофитов, на концах голых разветвленных побегов.

В это семейство входит хорошо изученный род *Asteroxylon* и с некоторой долей вероятности иногда включают значительно хуже изученные роды *Schizopodium* и *Thursophyton*. Представители семейства появляются в н. девоне и исчезают к началу в. девона.

*Asteroxylon* Kidston et Lang, 1920. Тип рода — *A. mackiei* Kidston et Lang, 1920; (ср.?) девон, Райни (Шотландия). Прямостоячие, облиственные воздушные стебли, высотой до 1 м, толщиной в базальной части до 1 см, разветвляются дихотомически или псевдомоноподально с образованием своего рода главной оси, поднимающейся от голых горизонтальных подводных стеблей или ризоидов. Чешуйчато-шипообразные, косо направленные вверх листья густо покрывают нижнюю часть осей растения (*Thursophyton*-подобная стадия роста); выше они принимают характер сравнительно редко расставленных, более тонких и прямо торчащих, булавовидных, расширенных в местах прикрепления шипов или колючек (*Psilophyton*-подобная стадия роста), наконец, в самых тонких верхушечных разветвлениях они исчезают совершенно, оставляя оси голыми (*Hostimella*-подобная стадия роста). Предполагается, что на концах последних разветвлений сидели мелкие грушевидные спорангии с верхушечным растрескиванием. Концы растущих побегов часто свернуты в плоскую спираль. Листья достигали длины 5 мм, имели устьица, но не обладали проводящим пучком, он доходил только до их основания. Проводящий пучок ризоидов цилиндрический, из спирально утолщенных трахеид. В нижней части воздушных осей он принимает в поперечном сечении звездчатую форму с четырьмя — десятью лопастями (рис. 10), с небольшой сердцевинной или без нее (актиностела), но в верхних частях становится округлым (гапlostела). Группы протоксилемы размещаются в конечностях лопастей, тогда как метаксилема занимает остальную часть их. Трахеиды у протоксилемы кольчатые и спирально утолщенные. Имеются трахеиды с лестничной и точечной (округлой) поровостью. Ксилему окружает флоэма. Кора распадается на несколько слоев и окружена снаружи кутинизированным эпидермисом без устьиц (рис. 11).

Два вида. Н. (ср.?) девон Шотландии, ср. девон Германии (Рейнская обл.).

Описанный из СССР *Asteroxylon sibiricum* Kryshstofovic следует пока отнести к условному роду *Thursophyton*, так как в указанных остатках не удалось изучить анатомическое строение.

*Thursophyton* Nathorst, 1915. Тип рода — *Lycopodites milleri* Salter, 1858; ср. девон, Шотландия. Условный род для обозначения остатков небольших разветвленных осей, густо покрытых шипами (или шиповидными листьями?), могущий относиться к различным родам естественной системы. Шиповидные придатки, то очень мелкие, измеряемые долями миллиметра, как у *Taeniocrada dubia* Kräusel et Weyland, то более крупные, как у *Asteroxylon* и *Lycopodites*. У основания они всегда несколько расширены и, в отличие от прямо торчащих шипов р. *Psilophyton*, направлены косо вверх или прижаты к самому стеблю, частично перекрывают друг друга, располагаясь спирально или неправильно (табл. III, фиг. 9; табл. IV, фиг. 3). Несколько видов. Н. и ср. девон северного полушария.

#### СЕМЕЙСТВО SCIADOPHYTACEAE KRÄUSEL, 1930

Единственный род семейства — *Sciadophyton* — является одним из самых достопримечательных примитивных наземных растений н. девона. Он занимает особое место среди псилофитов и не стоит в близком родстве ни с одним ископаемым или ныне живущим растением. Крейзел и Вейланд (Kräusel u. Weyland, 1930) по звездчатой форме роста сближают его с такими пучкообразными псилофитами, как *Hicklingia* и *Zosterophyllum*. Растение произрастало несколько обособленно от других форм, в очень мелководной прибрежной зоне, на илистом грунте. Открытие остатков *Sciadophyton* в Европе и С. Америке заставляет высказать предположение о его широком географическом распространении по всему северному полушарию и ожидать находок в н. девоне СССР<sup>1</sup>.

*Sciadophyton* Steiņmanis, 1929. Тип рода — *Annularia laxa* Dawson, 1871; н. девон, п-в Гаспе, В. Канада. Небольшое травянистое розетковидное растение с радиальным расположением тонких, слабых ветвей, длиной до 4 см, иногда вильчато разветвленных, несущих в центре толстый проводящий пучок из лестничных трахеид. На концах отдельных ветвей — щитковидные органы, содержащие шаровидные

<sup>1</sup> Е. Ф. Чиркова-Залеская (1957) описала под названием *Sciadophyton* из девона Урало-Поволжья остатки, которые, видимо, не принадлежат этому роду.

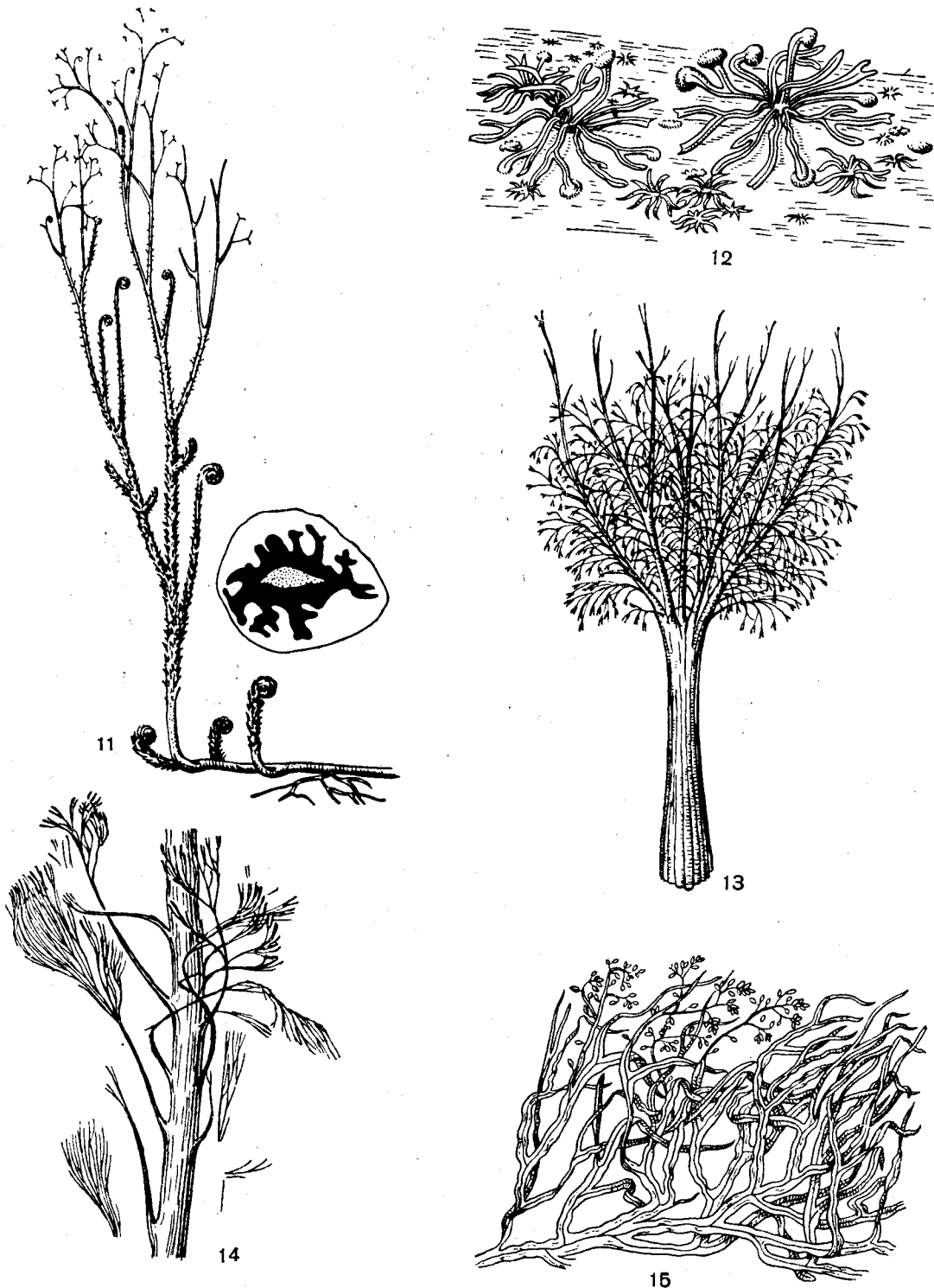


Рис. 11—15.

11 — *Asteroxylon elberfeldense* Kräusel u. Weyland: реконструкция,  $\times 1/6$ ; сбоку — схематический поперечный разрез через стелу в основании воздушного побега,  $\times 9$  (точки — сердцевина, черное — ксилема, белое — флоэма); верхи ср. девона, З. Европа (Kräusel u. Weyland, 1926). 12 — *Sciadophyton steinmanni* Kräusel et Weyland: реконструкция,  $\times 1/2$ ; н. девон, Рейнская обл. (Kräusel u. Weyland, 1930). 13, 14 — *Pseudosporochnus krejci* Potonié et Bernard: 13 — реконструкция,  $\times 1/6$ ; 14 — часть стебля,  $\times 1$ ; ср. девон, Чехословакия (Kräusel et Weyland, 1933). 15 — *Taenioocrada decheniana* (Goerpert) Kräusel et Weyland: реконструкция,  $\times 1/6$ ; н. девон, Рейнская обл. (Kräusel u. Weyland, 1930)

тельца, — возможно, спорангии; может быть, это вегетативные органы размножения (рис. 12). Один или два вида. Н. девон З. Германии, Бельгии, В. Канады, З. Сибири.

#### СЕМЕЙСТВО PECTINOPHYTACEAE ANANIEV, 1957

Единственный род этого вновь выделенного семейства *Pectinophyton* до последнего времени оставался загадочным растением. Новые материалы из Торгашина в З. Сибири (Ананьев, 1957) позволили достоверно выяснить внешний вид растений (без базальной части), его анатомическое строение и строение спороносных органов. По внешнему виду и анатомическому строению растение не отличимо от *Trimerophyton robustius* (Dawson) Hopping из н. девона В. Канады (Hopping, 1955—1956). По спороносным органам и их верхушечному расположению *Pectinophyton* ближе напоминает псилофиты типа *Bucheria* и *Protobarinophyton* и несколько отдаленнее — некоторые виды *Zosterophyllum*. Однако сильная специализация спорангиев, выразившаяся в образовании толстыми мясистыми спорангиеносцами правильных колец, охватывающих каждый спорангий в виде ободка, не позволяет присоединить *Pectinophyton* к известным до сих пор семействам псилофитов. О том, что род *Pectinophyton* нужно отнести к псилофитам, хотя бы в качестве самостоятельного семейства, свидетельствуют такие признаки, как отсутствие листьев и даже филлоидов, верхушечное расположение спороносных колосков и очень простое анатомическое строение ствола в виде гаплостелы. Сем. Pectinophytaceae, по-видимому, следует рассматривать как боковую специализированную ветвь псилофитов.

*Pectinophyton* H ðeg, 1935. Тип рода — *P. norvegicum* H ðeg, 1935; ср. девон, З. Норвегия. Растение имеет вид дихоподиально или псевдомоноподиально разветвленной, совершенно голой главной оси длиной более 30 см, с боковыми очередными ветвями, отходящими под острым углом и в свою очередь разветвляющимися дихоподиально и равнодихотомически. Ветви верхушечной области растения заканчиваются длинными, узкими спороносными органами, имеющими вид, в зависимости от состояния сохранности, одностороннего или двустороннего гребешка. Спороносные органы состоят из прямой или слегка изогнутой оси и отходящих от нее под прямым углом продольноволокнистых жестких, заостренных на концах, почти супротивных или слегка очередных боковых придатков длиной до 3—4 мм; последние, свертываясь в кольца, образуют крепкие внешние ободки, охватывающие по одному округлому

лепешковидному тонкостенному спорангию; придатки выполняли двойную функцию: ножки спорангия (спорангиеносца) и механизма для раскрывания спорангия путем распрямления. В собранном виде спороносный колосок имеет форму цилиндра, у которого кольца боковых придатков со спорангиями одного ряда глубоко заходят в промежутки таких же колец другого ряда и вместе образуют как бы единый цилиндр, составленный из спорангиев обоих рядов. В наиболее толстых частях главной оси растения установлен округлый тонкий проводящий пучок из кольчатых трахейд, диаметром до 1,5 мм (гаплостела; табл. I, фиг. 2—6). Два вида. Н. девон у Торгашина, на правом берегу Енисея у Красноярска; ср. девон З. Норвегии и Германии (Эльберфельд).

#### СЕМЕЙСТВО PSEUDOSPOROCHNACEAE HIRMER, 1927

Представлено одним родом *Pseudosporochnus*<sup>1</sup>, считающимся самым высокоразвитым псилофитом.

*Pseudosporochnus* Potonié et Bernard, 1904. Тип рода — *Ps. krejci* (Stur, ex parte) Potonié et Bernard, 1904; ср. девон, Чехословакия. Внешне напоминает маленькое деревце высотой не менее 0,6 м. Прямой, в основании слегка расширенный ствол пучкообразно разветвляется на более или менее одинаковые, повторно дихотомирующие 1—2 раза ветви, имеющие примерно такую же высоту, как и сам ствол. Ветви отсылают в стороны многочисленные вильчато разветвленные тонкие, почти нитевидные веточки, заканчивающиеся постепенными утолщениями (вероятно, очень мелкими овальными спорангиями) или нитевидными стерильными кончиками. Споры неизвестны. Анатомическое строение достоверно неизвестно, хотя Потонье и Бернар (Potonié et Bernard, 1904) дали схематическую зарисовку трахейд с лестничной и округлой (окаймленной?) поростью (рис. 13, 14; табл. VI, фиг. 3). Один вид. Ср. девон Тувинской и Минусинской впадин, Чехословакии, Норвегии, Шотландии, шт. Нью-Йорк (США).

#### ПСИЛОФИТЫ НЕЯСНОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

*Taeniocrada* White, 1902. Тип рода — *T. lesquereuxi* White, 1902; в. девон, шт. Нью-Йорк (США). Узкие, плоские, лентовидные стебли шириной до 1—1,5 см, простые или многократно дихотомически разветвленные, с узкой срединной полоской или ребром от проводящего пучка из трахейд. Произрастали целыми

<sup>1</sup> См. примечание 2 на стр. 321.



зарослями, так как в ископаемом состоянии чаще всего встречаются не одиночно, а скоплениями. Кончики стеблей часто свернуты в спираль. Поверхность побегов гладкая или покрыта продольной штриховкой от массы волосовидных придатков, хорошо различимых только при некотором увеличении. Спорангии овальные, до яйцевидных, длиной до 4—7 мм, располагавшиеся рыхлыми гроздьями на концах побегов. Спорангии прикреплялись посредством короткой ножки или имели боковое, возможно, сидячее, расположение. Лучше изученными являются нижнедевонские виды этого рода *Taeniocrada decheniana*, *T. langii* и *T. dubia*. Менее известным остается *T. lesquereuxi* позднедевонского возраста, являющаяся типом рода и заметно отличающаяся от раннедевонских видов. Среди последних обособленно стоит *Taeniocrada dubia*, стебли которой кажутся округлыми, а не плоскими и несут на своей поверхности обильные волосовидные выросты, или микроэмергенцы, отчасти сближающие этот вид с р. *Orestovia*. Поэтому р. *Taeniocrada* не может считаться естественным и должен пока рассматриваться как собирательный условный (рис. 15; табл. I, фиг. 8; табл. IV, фиг. 4). Н. девон Саяно-Алтайской обл.; н. девон З. Европы, С. Америки, в. девон С. Америки.

*Protohyenia* А п а п и е в, 1957. Тип рода — *Pr. janovii* А п а п и е в, 1957; н. девон, Торгашино,

правый берег Енисея у Красноярска. Растение напоминает *Hyenia*, от которой отличается псилофитовым строением спороносных стеблей. Базальная часть растения неизвестна, но предполагается, что она была такой же, как у *Hyenia*. Стерильные прямые или слегка изогнутые стебли несли линейные листочки, обычно несколько раз дихотомировавшие, имевшие тенденцию к мутовчатому расположению. Спорангионосные побеги имели такие же габитус и ширину, как стерильные, но дихотомирующие линейные листочки заканчивались прямо стоячими мелкими, овальными, приостренными на концах спорангиями с ножками; спорангии были расположены по одному, парами или небольшими гроздьями. (?) Они раскрывались при помощи верхушечной продольной щели. Споры неизвестны. Проводящий пучок состоит из трахеид с окаймленными порами; по-видимому, он имел в поперечном сечении сложную форму. На продольных шлифах видно несколько проводящих пучков шириной по 0,18 мм каждый, разделенных полосами углистого непросвечивающего вещества, шириной 0,16—0,35 мм. Растение представляет собой промежуточное звено между псилофитами и протоартикулатами и, таким образом, еще больше укрепляет сложившееся мнение о происхождении членистостебельных от псилофитов (рис. 16; табл. VI, фиг. 1, 2). Один вид. Н. девон, Торгашино, правый берег Енисея у Красноярска.

## РАСТЕНИЯ НЕОПРЕДЕЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ ИЗ Н. И СР. ПАЛЕОЗОЯ

Описываемые ниже 17 родов, встреченные в кембрийских (один род) и девонских (16 родов) отложениях Советского Союза, отличаются недостаточной изученностью, чтобы можно было их классифицировать в естественной системе. Некоторые из них, например, *Aphylopteris* и *Hostimella*, объединяют фрагментарные растительные остатки, которые могут принадлежать как псилофитам, так и прапапоротникам и даже птеридоспермам. Другие, как, например, *Askisiella*, *Barsassia*, *Dicranophyton*, *Haspia*, *Glyptophyton*, *Tomiphyton*, установлены на очень фрагментарном материале, и их систематическое положение и ботаническое значение остаются неясными, они пока могут представлять только стратиграфический интерес. Третья группа родов — *Aldanophyton*, *Barrandina*, *Duisbergia*, *Enigmophyton*, *Platyphyllum*, *Moresnetia*, *Callixylon* — хотя и основаны на недостаточно полном материале, представляют значительный интерес для разрешения вопросов филогенеза древнего растительного мира.

Так, например, род *Aldanophyton* из нижнекембрийских отложений Сибирской платформы дает некоторое представление о морфологии растения, возможно, являющегося далеким предком шиповатых псилофитов и древнейших плаунообразных типа *Baragwanathiales*.

Группа девонских растений с хорошо выраженным макрофилловым типом листьев, снабженная проводящей системой из трахеид, представлена родами *Barrandina*, *Duisbergia*, *Enigmophyton* и *Platyphyllum*. Крейзел и Вейланд (Kräusel u. Weyland, 1948), объединявшие роды *Barrandina* и *Duisbergia* в сем. *Barrandineaceae*, в то же время считают, что эти растения все еще не имеют выясненного систематического положения, хотя, возможно, относятся к *Lycopodiales*. Хёг (Höeg, 1942), подробно рассмотревший всю эту группу макрофилловых растений в связи с открытием р. *Enigmophyton*, высказал мысль о желательности создания для нее нового класса или другой систематической группы с возможным использованием названия

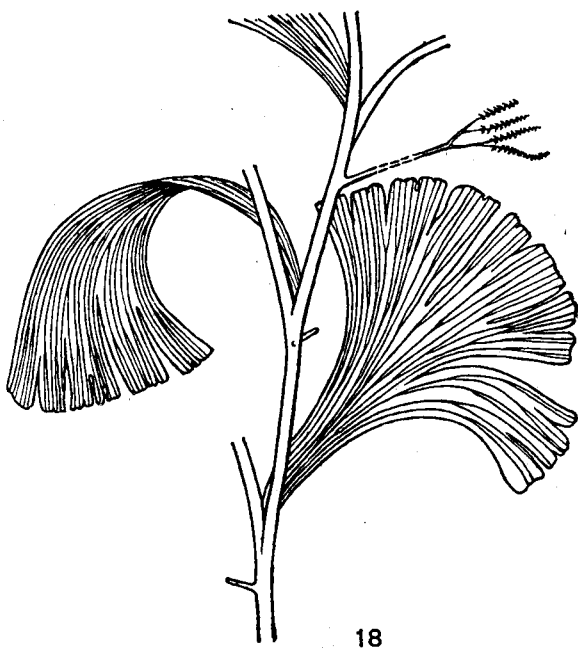
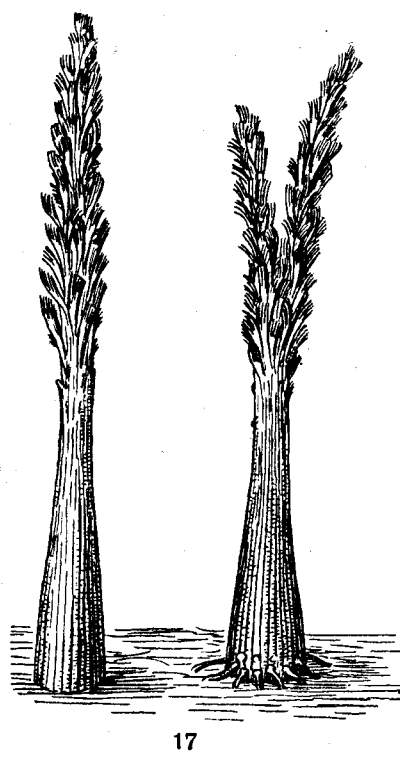
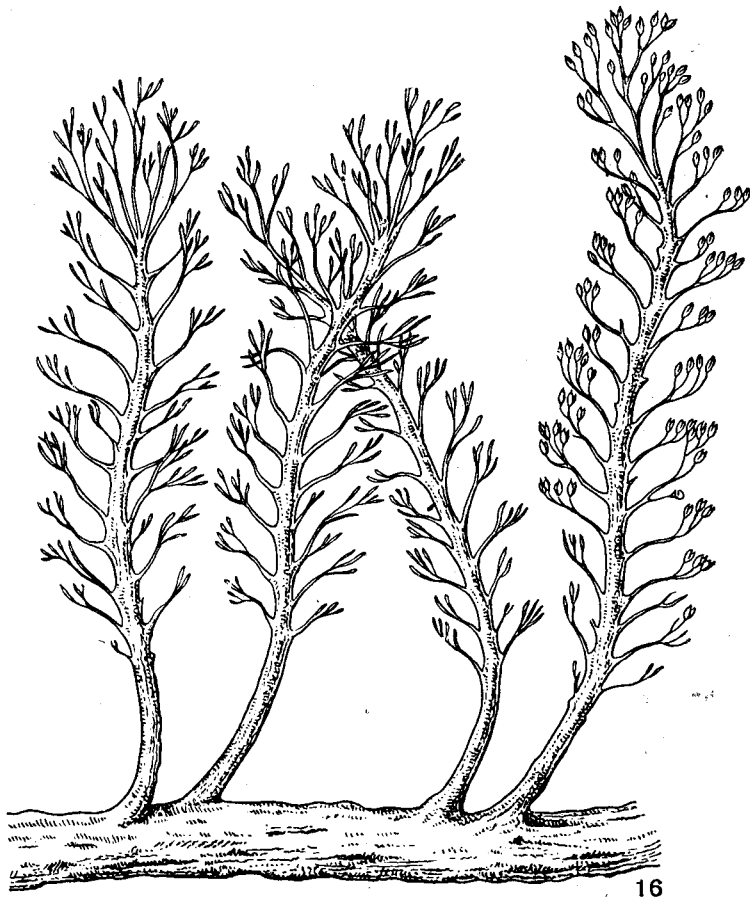


Рис. 16—18.

16 — *Protohyenia janovii* Ananiev: реконструкция,  $\times 1$ ; н. девон, Торгашино, ю.-в. часть З. Сибири (колл. А. Р. Ананьева, 1957). 17 — *Duisbergia mirabilis* Kräusel et Weyland: реконструкция,  $\times 1/15$ ; ср. девон, Эльберфельд (Германия) (Kräusel u. Weyland, 1934). 18 — *Enigmophyton superbum* Hög: реконструкция части растения,  $\times 1/3$ ; ср. (в. ?) девон, Шпицберген (Hög, 1942)

Palaeorhynales Арбера (Arber, 1921). Во всяком случае эта группа, пока еще не учитываемая в филогенетических построениях, чрезвычайно интересна в том отношении, что она открывает в девоне линию развития макрофилловых растений, параллельную псилофитам. А. Р. Ананьев (1959<sub>1</sub>) предложил выделить эту группу в отдельный порядок *Enigmophytales*.

Роды *Moresnetia* и *Callixylon* верхнедевонского возраста чрезвычайно интересны как наиболее вероятные представители самых древнейших из до сих пор известных голосеменных растений. Совместно с остатками *Moresnetia* среди верхнедевонских отложений Минусинской котловины недавно было найдено настоящее семя типа верхнепалеозойских *Samaropsis*. Верхнедевонский возраст подтверждается обильными остатками *Archaeopteris hibernica* и *A. latifolia*.

*Aphyllopteris* Nathorst, 1915. Тип рода — *Aphyllopteris* sp. Nathorst, 1915; ср. девон, 3. Норвегия. Условное родовое название для обозначения таких остатков, которые напоминают части вайи или оси папоротников без листовых пластинок. Натгорст считал, что такие неопределимые оси, вероятно, являются остатками каких-то вымерших птеридоспермов. В настоящее время доказано, что остатки с *Aphyllopteris*-подобным разветвлением осей могут встречаться как у некоторых псилофитов, так и у прапапоротников; к последним принадлежат отпечатки из в. девона и частично из ср. девона (табл. IV, фиг. 5). Описано несколько условных видов. Девон повсеместно.

*Hostimella* Potonié et Bernard, 1904 (H. Barrande, 1882). Тип рода — *H. hostimensis* Potonié et Bernard, 1904; ср. девон, Чехословакия. Собирательный род, объединяющий тонкие, совершенно голые, дихотомически или дихоподиально разветвленные побеги, нередко с почковидными выростами в местах разветлений. Типичный вид теперь отнесен к прапапоротнику *Protopteridium* (Kräusel u. Weyland, 1933). Стеблями аналогичного габитуса обладают в определенных стадиях роста *Psilophyton*, *Asteroxylon*, *Protobarinophyton* и др.; в тех случаях, когда они встречаются изолированно, их невозможно отождествить с какими-либо из перечисленных родов. Чтобы оттенить специфические различия *Hostimella*-подобных остатков, описываемых из в. силура и всех отделов девона, им часто дают собственные видовые названия, которые позволяют в таких случаях использовать эти «виды» для стратиграфических целей (табл. VI, фиг. 7). Описано много условных видов, но чаще всего *Hostimella*-подобные

остатки обозначают как *Hostimella* sp. В силура Австралии и Чехословакии, девон повсеместно.

*Askisiella* Chachlov, 1939. Тип рода — *As. ramosa* Chachlov, 1939. ср. девон, Южно-Минусинская впадина. Род установлен на очень фрагментарном материале, не позволяющем определить ни морфологию, ни систематическое положение растения. Отпечатки в виде узких, параллельнокрайних, плавно изгибающихся лент, изредка дихотомически разветвляющихся и несущих на своей поверхности правильную тонкую ребристость. Ширина лент 2—5 мм; количество ребер небольшое: по одному — двум на узких частях лент и по три — четыре на более широких частях лент, обычно приходящихся на места их бифуркации. Габитус отпечатков показывает, что растение скорее всего обитало в водной среде, и, возможно, принадлежало к водорослям. Один вид. Ср. девон Южно-Минусинской впадины.

*Barsassia* Zalesky, 1933. Тип рода — *B. ornata* Zalesky, 1933; н. (ср. ?) девон, Кузбасс. Стебли шириной до 3 см покрыты эмергенцами (выростами) в форме чешуек с заостренной вершиной и резко расширяющимся основанием. На молодых стеблях эмергенцы похожи на равнобедренный треугольник с основанием, равным 0,5 см; они густо покрывают стебель, черепитчато накладываясь друг на друга. У более зрелых побегов черепитчатость стирается, и эмергенцы сливаются своими краями; два верхних края эмергенцев образуют заостренные бугорки высотой до 1 мм, расположенные почти перпендикулярно или под тупым углом к поверхности стебля. Верхний, заостренный конец эмергенца гладкий, средняя часть эмергенцев покрыта точечной скульптурой, нижняя часть — поперечными складками, исчезающими у гладкого основания. Внешний вид и систематическое положение растения остаются неясными (табл. VI, фиг. 4, 5). Один вид. Н. (ср. ?) девон (барзасская свита) Барзасского района Кузбасса.

*Barinophyton* White, 1905. Тип рода — *Lepidostrobus richardsoni* Dawson, 1861; в. девон, шт. Мен, США. Голые оси длиной свыше 20 см, диаметром не более 6—9 мм, с перисто расположенными очередными сидячими спороносными органами (длиной до 6 см, шириной до 1,5 см) дорсовентрального строения, с двумя рядами крупных спорангиев на мясистых придатках. Форма спорангиев достоверно не установлена ввиду плохой сохранности образцов. Обнаружены гладкие мегаспоры диаметром 0,3 мм с трехлучевой шелью. Безлистные оси растения напоминают псилофиты, но способ ветвления более характерен для папоротников. Отпечатки спороносных колосков

очень напоминают р. *Protobarinophyton*; аналогично последнему они имели такие же диско-видные спорангии. Род представлял, вероятно, последний специализированный отпрыск древних *Zosterophylaceae*, приспособившийся для жизни в воздушной среде в раннедевонское время и поэтому получивший билатеральное строение всего спорофита. Три — четыре вида. В. девон Бельгии, В. Канады, с.-в. США, Нов. Ю. Уэльса, Австралии.

*Dicranophyton* Z a l e s s k y, 1937. Тип рода — *D. niayssiense* Zalessky, 1937; в. девон, бассейн р. С. Сосьвы, восточный склон Урала. В этот род М. Д. Залесский объединил, без достаточных оснований, три разнородных типа остатков растений, совершенно не связанных между собой, отчасти происходящих даже из различных местонахождений и представляющих собой, вероятно, три различных растения. Объем рода нужно ограничить прямыми, несколько извилистыми стволами длиной более 22 см, с более тонкими дихоподальными разветвлениями, отходящими от главной оси под очень открытыми, почти прямыми углами. Боковые, редко расставленные разветвления чередуются, дихотомируя под широким углом вблизи главной оси; продолжения их не сохранились. Поверхность главного ствола и боковых ветвей гладкая и не несет никаких бугорков или «микровыростов». Последние присущи типу остатков в виде изолированных, дихотомически разветвленных осей, принадлежащих каким-то мелким лепидофитам в стадии сохранения «кноррия», но кое-где обнаруживающих структуру поверхности типа *Lepidodropsis*. Третий тип остатков, условно интерпретированный М. Д. Залесским как спороносные органы р. *Dicranophyton*, по мнению Стокманса (Stockmans, 1948), может принадлежать р. *Moresnetia* и является не спороносным органом, а пучком мелких листьев. Как показал просмотр оригинала, это предположение кажется вполне достоверным. Растение в новом понимании не имеет ничего общего ни с нижедевонским *Trimerophyton robustius* (Dawson) Hopping, ни с псилофитами вообще, а представляет собой, вероятно, плохо сохранившиеся рахисоподобные оси каких-то папоротникообразных растений. В таком случае оно не отличимо от *Aphyllopteris*, и термин *Dicranophyton* кажется излишним. Название *Aphyllopteris* целесообразно применять к рахисоподобным безлистным остаткам из раннего девона, а *Dicranophyton* — к остаткам из в. девона и раннего карбона. В таком разделении, несомненно, есть определенный стратиграфический смысл. В. девон восточного склона Урала.

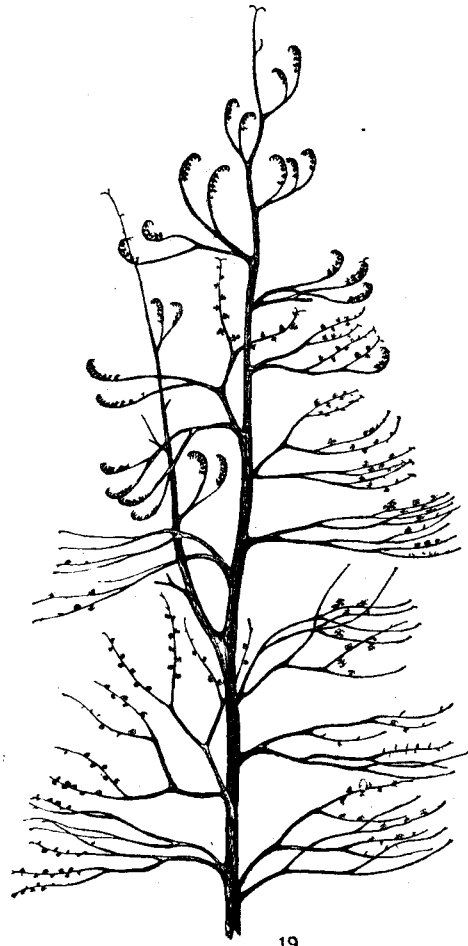
*Barrandeinopsis* Kryshstofovich, 1955. Тип рода — *B. beliakovii* Kryshstofovich, 1955; н. (ср. ?) девон, Минусинская впадина. Лентовидные, изгибающиеся, грубо-продольноморщинистые стебли (?) встречаются в виде массовых скоплений. Морщинистость вызвана присутствием удлиненных вздутий, иногда неправильно выклинивающихся и очень отдаленно и сомнительно напоминающих кнорриевидную скульптуру осей *Barrandeina*. Морфология и систематическая принадлежность остатков остаются совершенно невыясненными. Один вид. Н. (ср. ?) девон Минусинской и Тувинской впадин.

*Glyptophyton* Kryshstofovich, 1955. Тип рода — *Gl. granulare* Kryshstofovich, 1955; ср. девон, Минусинская впадина. Совершенно неясные в морфологическом отношении отпечатки прямых или изогнутых неразветвленных стеблевидных тел одинаковой ширины (5—7 мм) с неправильно расположенными грубыми поперечными вздутиями и чередующимися с ними аналогичными вмятинами. Очень часто вздутия и вмятины занимают лишь часть ширины стебля (?), как бы затухая к их середине. Несмотря на частую встречаемость этих отпечатков, каких-либо других признаков, могущих выяснить систематическое положение ископаемых, не было обнаружено (табл. VI, фиг. 6). Один вид. Ср. девон юго-восточной части З. Сибири.

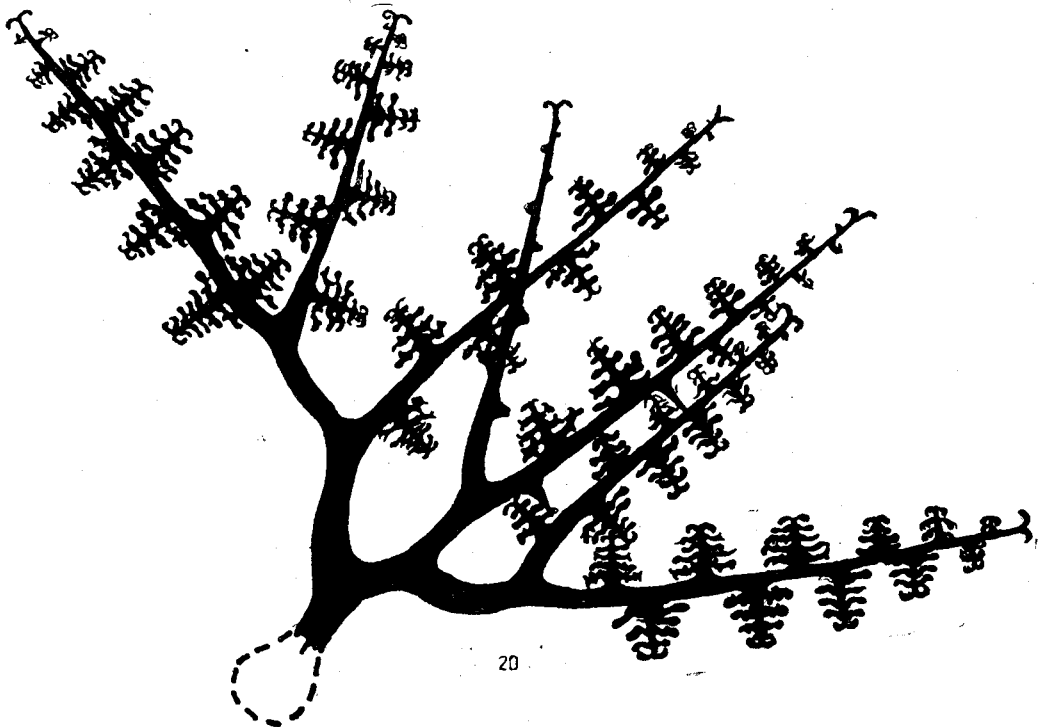
*Haspia* Kräusel et Weyland, 1929. Тип рода — *H. devonica* Kräusel et Weyland, 1929; ср. девон, Эльберфельд, З. Германия. Известны отпечатки фрагментов прямых осей с несколькими прерывающимися продольными ребрами, вероятно, тяжами проводящих пучков, которые ведут к спирально расположенным, чередующимся, один или два раза вильчато разветвленным линейным боковым органам, каждый из которых снабжен проводящим пучком. Эти боковые органы больше напоминают осевые органы, а не листья, хотя однозначно решить вопрос на имеющемся материале не представляется возможным (табл. IV, фиг. 6). Один вид. Н. девон Торгашина (Енисей у Красноярска); ср. девон Эльберфельда.

*Tomiphyton* Z a l e s s k y, 1937. Тип рода — *T. primaevum* Zalessky, 1937; н. девон, р. Томь у устья р. Осиповой, Кузбасс. Папоротникообразное растение, состоит из довольно крепких, круглых и гладких главных стеблей диаметром до 1,5 см (при неполной длине более 50 см), отсылающих под углом около 45° во все стороны с интервалами от 1,6 до 4,5 см боковые системы ветвей с широко раскинутым в одной плоскости габитусом (рис. 19). Ближе к верхушкам





19



20

ветвление главных стеблей переходит из бокового к дихоподiallyному. Боковые системы ветвей через 8—10 мм от основания бифуркируют под углом 75—90° на две ветви более тонкого диаметра, которые в свою очередь также дихотомически разветвляются под широкими углами до трех (а иногда до пяти) раз, при этом постепенно утоняясь. Веточки последнего порядка несут билатерально расположенные под прямыми углами очередные мелкие, сложно устроенные листовидные органы, как у некоторых видов р. *Protopteridium* (рис. 20). В молодом (растущем) возрасте облиственные веточки обычно свернуты в плоскую спираль, как у молодых побегов современных папоротников. Органы размножения точно еще не установлены, что затрудняет объединение р. *Tomiphyton* с р. *Protopteridium*. Один вид. Н. девон Кузбасса и Минусинской впадины.

*Loganiella* Stolley, 1925. Тип рода — *Logania canadensis* Stolley, 1925; н. девон, Канада. Растение совершенно голое, лишенное даже шипов, состоящее из главной оси диаметром до 1 см и из многочисленных побочных ветвей, часто собранных в пучки. На поверхности стеблей видна только мелкая продольная полосчатость. Органы спороношения неизвестны. Полагают, что это неясное растение по комбинации дихотомического и симподиального разветвлений больше походит на *Psilophyton*, чем на *Rhynia*, но фрагментарность остатков не позволяет уверенно отнести его ни к одному из них. Лучшие изображения остатков рода из В. Канады приводятся в работе Крейзеля и Вейланда (Kräusel и. Weyland, 1930). Один вид (табл. III, фиг. 8). Н. девон юго-восточной части З. Сибири (Торгашино, район Ширы) и В. Канады.

*Bröggeria* Nathorst, 1915. Тип рода — *B. norvegica* Nathorst, 1915; ср. девон, З. Норвегия. Главная ось растения груборебристая, довольно толстая и крепкая. Боковые, более тонкие ветви отходят от главной оси под довольно открытыми углами, иногда заканчиваясь колосоподобными, цилиндрической формы спороносными органами шириной не менее 1—1,5 см и длиной до 5 см. Спорангии многочисленные, мелкие, овальной или яйцевидной формы, расположены на колоске то очень плотно, то, наоборот, довольно рыхло. На боковых ветвях наблюдаются более мелкие ветви (листья?), но их назначение остается невыясненным вследствие плохой сохранности. По характеру раз-

ветвления и верхушечному расположению спороносных колосков растение напоминает некоторые псилофиты, но органы спороношения являются сильно специализированными (табл. VII, фиг. 3). Не менее трех видов. Н. девон Торгашина (Енисей, окрестности Красноярска) и шт. Вайоминг (США), ср. девон З. Норвегии.

*Aldanophyton* Kryshstolovich, 1953. Тип рода — *Al. antiquissimum* Kryshstolovich, 1953; ср. кембрий, р. Чабда, бассейн р. Алдана. Трубочатые, дихотомически разветвленные стебли (?) с клубневидно вздутым основанием, покрытые шиповидными выростами (листьями?) в спиральном, но чаще более неправильном расположении. Диаметр трубок превышает 1 см, почти не меняясь в пределах каждого фрагмента. Поверхность отпечатков с отчетливой кнориевидной скульптурой, состоящей из несколько вытянутых в длину выпуклостей, обнаруживающих тенденцию к расположению вертикальными и косыми рядами (орто- и парастихами). По внешнему виду остатки растения напоминают, с одной стороны, шиповатые псилофиты (*Psilophyton* Dawson), с другой — древнейшие плаунообразные (*Drepanophycus* Goerpert, *Baragwanathia* Lang et Cookson). На полученном в последнее время новом большом материале не наблюдалось ни проводящей системы, ни спороносных органов, и поэтому вопрос о систематическом положении растения остается неясным. Трубочатый характер растения больше указывает на его водорослевую природу. Если *Aldanophyton* окажется водорослью, то и в этом случае растение не потеряет филогенетического значения как самый достоверный и самый близкий предок древнейших наземных растений типа шиповатых псилофитов и древнейших лепидофитов (табл. V, фиг. 1—3). Один вид. Н. и ср. кембрий бассейна р. Алдана.

*Duisbergia* Kräusel et Weyland, 1929. Тип рода — *D. mirabilis* Kräusel et Weyland, 1929; ср. девон, Эльберфельд, З. Германия. Колонновидные, большей частью неразветвленные, внизу утолщенные толстые стволы высотой 2—3 м, густо покрытые в верхней части со всех сторон своеобразными листьями с широкой, но мелко рассеченной по наружному краю пластинкой. Листья часто ближе к основанию объединяются в пучки и переходят в округлые низбегающие на ствол стебли, как у *Barrandeina*. Расположение листовых органов вокруг ствола, вероятно, было спиральным. Наличие бугорков у их основания заставляет некоторых

Рис. 19—20. *Tomiphyton primaevum* Zalessky: реконструкция С. А. Степанова (публикуется впервые): 19 — общий вид растения,  $\times 1/8$ , 20 — отдельная вайя,  $\times 1$ ; н. девон, ю.-в. часть З. Сибири, Кузбасс

исследователей предполагать присутствие лигулы, другие же оспаривают это предположение. Между стерильными листьями расположены цилиндрические, длиной 2—3 см, тупо приостренные образования, усеянные мелкими ямками (как от уколов иголки), рассматриваемые как спорангии или спорангиеносцы (спорофиллы?). Способ их прикрепления не выяснен. Об анатомическом строении стволов известно, что в их внутренней зоне располагались многочисленные изогнутые, разобщенные и различно ориентированные пластинки, вероятно, сложенные ксилемой. Во внешней зоне такие же пластинки, но сгруппированные парами, расходятся лучеобразно к листьям. Паренхиматозная ткань, в которой, по-видимому, размещались пластинки, как более нежная и мягкая, не сохранилась (рис. 17). Один вид. Ср. девон у Эльберфельда в З. Германии.

*Enigmophyton* Høeg, 1942. Тип рода — *E. superbum* Høeg, 1942; ср. девон (или самые низы в. девона), Шпицберген. Растение значительно большего размера, с прямыми или дихотомически разветвленными осями одинаковой ширины, отсылающими в стороны более тонкие боковые ветви неизвестного назначения. Листья крупные, широкие или клиновидно веерообразные, разрезанные на лопасти различной ширины с многочисленными параллельными бифуркирующими жилками. Материал из Торгашина показывает, что реконструкция части растения, созданная Хёгом, вероятно, нуждается в уточнении. Части растения, интерпретированные им как стволы, являются скорее всего длинными округлыми стеблями, отходящими от значительно более толстых главных осей и заканчивающиеся на разных от них расстояниях клиновидно веерообразными плоскими листьями, расчлененными на лопасти на разную глубину, как это наблюдается у *Barrandeina* и *Duisbergia*. Была ли главная ось прямостоячей или горизонтальной, достоверно установить не удалось. Судя по розетковидному расположению листьев на одном отдельном образце, отнесенном к р. *Platyphyllum*, можно предположить вертикальную ориентировку главного ствола, но такие «розетки» листьев могли возникнуть не только на тонкой верхушке прямостоячего ствола, но и на горизонтально расположенной оси. Возможно, что «розетки» листьев представляют самую юную стадию роста растения, когда главная ось еще не сформировалась. Расположенные между листовыми органами более тонкие стебли с выражено боковым разветвлением, быть может, окажутся носителями спороносных органов. Спороносные органы достоверно не установлены, но вполне возможно, что ими окажут-

ся спороносные колоски из Шпицбергена, найденные совместно с остатками *Enigmophyton* и предположительно связанные Хёгом с этим растением (рис. 18; табл. VIII, фиг. 2). Два вида. Н. девон Торгашина, правый берег Енисея у Красноярска; ср. девон Шпицбергена.

*Platyphyllum* Dawson, 1882. Тип рода — *Cyclopteris brownii* Dawson, 1861; в. девон, с.-в. части США. Сборный род, охватывающий крупные веерообразные листья с бифуркирующими жилками. Подобные отпечатки встречаются изолированно от других частей растений во всех трех отделах девонской системы и, видимо, принадлежат различным растениям (*Enigmophyton*, *Ginkgophyton*, *Barrandeina* и др.). У некоторых листьев обнаружена проводящая система из трахеид. Отнесение подобных девонских листьев к сборному роду *Psygmyphyllum* Schimper, основанному Шимпером в 1870—1872 гг. в основном на верхнепалеозойских растениях, вряд ли можно считать оправданным не только с морфологической точки зрения, но и с точки зрения различного возраста этих находок (табл. VIII, рис. 1). Не менее семи видов, но все они созданы на очень фрагментарном материале и отличаются в основном различной полнотой сохранности, а не твердо установленными видовыми признаками. Н. девон З. Сибири; н. девон Германии, ср. девон Шотландии, Германии, Шпицбергена, в. девон — н. карбон С. Америки и Европы.

*Moresnetia* Stockmans, 1946. Тип рода — *M. zaleskyi* Stockmans, 1946; в. девон, Бельгия. Тонкие оси, являющиеся, вероятно, только частями растения, разветвляются равнодихотомически несколько раз (вероятно, более 4—5 раз), заканчиваясь очень тонкими дихотомически или дихоподially разветвленными концевыми ветвями, переходящими в прямо торчащие букетообразные пучки из очень мелких листьев. Более старые разветвления образуют очень открытый угол между дочерними ветвями, нередко приближающийся к прямому (до 80°). Углы последующих разветвлений становятся постепенно более острыми (до 30° и меньше). Все это создает необыкновенно раскинутый габитус для всей системы ветвления, почти не встречающийся у других до сих пор известных девонских растений. Участки осей между смежными бифуркациями всегда очень прямые и только концевые облиственные веточки иногда слегка изгибаются. Каждый лист пучка узкотреугольной формы длиной до 4 мм, расчленен на две острозубчатые более или менее симметричные доли. Когда листья в пучке свернуты, последний принимает ложный вид плоски (обертки семени). В Минусинской

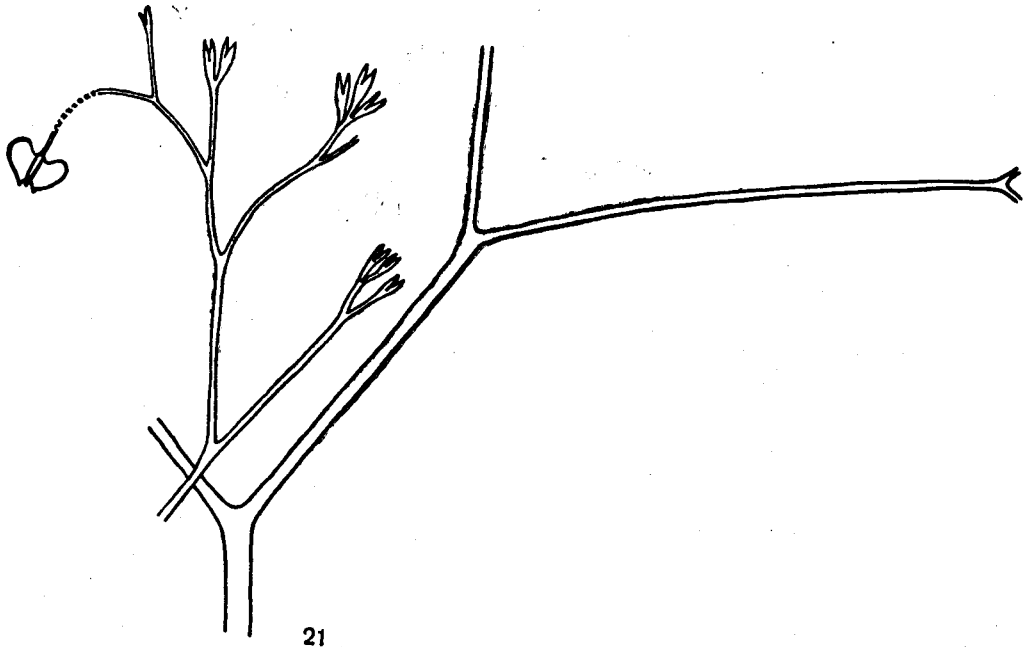


Рис. 21. *Moresnetia zaleskyi* Stockmans: реконструкция части растения (Stockmans, 1960 с дополнениями А. Р. Ананьева),  $\times 1$

котловине (Ленный лог) вместе с осями *M. zaleskyi* найдено крылатое семя типа карбоновых *Samaropsis*, указывающее на возможную принад-

лежность растения к птеридоспермам (рис. 21; табл. VII, фиг. 1, 2). Один вид. В. девон З. Сибири и Бельгии.

#### ЛИТЕРАТУРА

Ананьев А. Р. 1954. О нижнедевонской флоре юго-восточной части Западной Сибири. В кн.: Вопросы геологии Азии, т. I. Изд-во Акад. наук СССР, стр. 287—324.— 1957. Новые ископаемые растения из нижнедевонских отложений каменоломни с. Торгашина в юго-восточной части Западной Сибири. Ботан. журн., № 5.— 1959. Некоторые вопросы эволюции девонских растений. Докл. Совещ. по общ. вопросам биол., посвящ. 100-летию дарвинизма. Изд. Томск. гос. ун-та, стр. 99—103.— 1959. Важнейшие местонахождения девонских флор в Саяно-Алтайской горной области. Изд. Томск. гос. ун-та, стр. 1—99, табл. I—XXV.— 1960. К изучению среднедевонской флоры Саяно-Алтайской горной области. Ботан. журн., № 5, стр. 649—666, табл. I—IV.— 1960. О состоянии изученности девонских флор и их значении для стратиграфии девонских отложений. Тр. Совещ. по униф. стратигр. схем допалеозоя и палеозоя В. Казахстана. Изд-во Акад. наук Каз. ССР, Алма-Ата, стр. 37—45.— 1960. О возрасте изыкской и шунетской свит по ископаемой флоре на северном склоне Батеневского кряжа. Тр. Томск. гос. ун-та, т. 146, стр. 5—28, табл. I—IV. Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири, т. I. 1955. Госгеолиздат, стр. 279—286.

Ергольская З. В. 1936. Петрографическое изучение барзасских углей. Тр. Центр. науч.-исслед. геол.-развед. ин-та, вып. 70, стр. 5—54.

Залесский М. Д. 1931. О генезисе барзасских сапромикситов. Изв. Акад. наук СССР, № 3,

стр. 401—402.— 1933. Observations sur trois végétaux nouveaux paléozoïques. (Заметка о трех новых палеозойских растениях.) Изв. Акад. наук СССР, № 9, стр. 1387—1390.— 1934. О новом девонском растении *Blasaria sibirica* nov. gen. et nov. sp. Изв. Акад. наук СССР, № 2—3, стр. 235—239.— 1937. Sur les végétaux dévoniens du versant oriental de l'Oural et du Bassin de Kousnetz. Palaeophytographica. (О девонских растениях с восточного склона Урала и из Кузнецкого бассейна.) Палеофитол. сб., стр. 5—38.

Залесский М. Д. и Чиркова Е. Ф.— 1931. О составе материнского вещества углей Кузнецкого бассейна. Изв. Акад. наук СССР, № 2, стр. 269—275.

Криштофович А. Н. 1927. Следы древнедевонской флоры на Урале, в Туркестане и Сибири. Изв. Геол. ком., т. 46, № 4, стр. 329—336.— 1929. Открытие псилофитовой девонской флоры в Кузнецком Алатау. Вестн. Геол. ком., № 1, стр. 4—6.— 1933. Новые данные о древнейшей девонской флоре. Природа, № 2, стр. 65—68.— 1937. О девонской флоре Казахстана. Мат. Центр. науч.-исслед. геол.-развед. ин-та, общ. сер., сб. 2, стр. 44—45.— 1953. Находка плаунообразного растения в кембрии Восточной Сибири. Докл. Акад. наук СССР, т. 91, № 6, стр. 1377—1379.— 1955. Девонская флора Минусинской котловины. В кн.: Полевой атлас характерных комплексов фауны и флоры девонских отложений Минусинской котловины. Госгеолиздат, стр. 47—55.— 1955. История палеоботаники в СССР. Изд-во Акад. наук СССР.— 1957. Палеоботаника. 4-е испр. и доп. изд. Госгеолиздат. К р е ч е-



тович Л. М. 1952. Вопросы эволюции растительного мира. Изд. Моск. об-ва испыт. природы, стр. 32—110.

Ларищев А. А. 1937. О природе девонских липитоидитов из окрестностей Красноярска. Химия твердого топлива, № 9, стр. 753—757, одна таблица.

Нейбург М. Ф. 1939. О девонской флоре северо-восточного Прибалхашья. Докл. Акад. наук СССР, т. 23, № 7, стр. 737—740.

Пересветов А. С. 1950. Находки псилофитов в СССР. Ботан. журн., т. 35, № 6, стр. 647—654.

Сенкевич М. А. 1953. О *Blasaria sibirica* Zalesky и *Leptophloeum sibiricum* Kryzstofovich. Докл. Акад. наук СССР, т. 91, № 3, стр. 641—642.— 1956. Новые данные о флоре среднего девона Северного Казахстана. Докл. Акад. наук СССР, т. 106, № 2, стр. 342—344, одна таблица.— 1957. О девонских растениях Казахстана. Сб. памяти А. Н. Криштофовича. Изд-во Акад. наук СССР, стр. 23—32, одна таблица.— 1957. Флора девона Центрального Казахстана. Изв. Акад. наук Каз. ССР, сер. геол., вып. 3 (28), стр. 3—18.— 1959. Находка примитивного плаунового в силуре Казахстана. Докл. Акад. наук СССР, т. 129, № 1, стр. 187—190, одна таблица. Скотт Д. Г. 1927. Эволюция растительного мира. Пер. с англ. под ред. Л. М. Кречетовича. Госиздат, стр. 174—198. Сьюорд А. Ч. 1936. Века и растения. Пер. с англ. под ред. А. Н. Криштофовича. ОНТИ.

Тахтаджан А. Л. 1950. Филогенетические основы системы высших растений. Ботан. журн., т. 35, № 2, стр. 113—139.— 1956. Высшие растения, т. 1. От псилофитовых до хвойных. Изд-во Акад. наук СССР, стр. 33—42.

Хахлов В. А. 1939. О некоторых остатках древнедевонской флоры Минусинской котловины. Тр. Томск. гос. ун-та, т. 96, стр. 91—96.

Чиркова-Залеская Е. Ф. 1956. Материалы по нижнедевонской флоре Минусинской котловины. Тр. Ин-та нефти Акад. наук СССР, т. VII. Изд-во Акад. наук СССР, стр. 60—70.— 1957. Деление тригерного девона Урало-Поволжья на основании ископаемых растений. Изд. Акад. наук СССР, стр. 1—136, табл. I—XLI.

Арбер Е. А. N. 1921. Devonian floras. A study of the origin of Cormophyta. With a preface by D. H. Scott. Cambridge. Arnold C. A. 1930. The genus *Callixylon* from the Upper Devonian of Central and Western New York. Pap. Mich. Acad. Sci., Arts a. Letters, v. 11, p. 1—50.— 1947. An introduction to paleobotany. New York — London.

Bower F. O. 1935. Primitive land plants. London.

Croft W. N. a. Lang W. H. 1942. The Lower Devonian flora of the Senni beds of Monmouthshire and Breconshire. Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, v. 231, p. 131—167.

Dawson J. W. 1859. On fossil plants from the Devonian rocks of Canada. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 15, p. 477—488.— 1871. The fossil plants of the Devonian and Upper Silurian formations of Canada. Montreal. Geol. Surv. Canada, p. 1—92.— 1882. The fossil plants of the Erian (Devonian) and Upper Silurian formations of Canada, pt. II. Montreal, Geol. Surv. Canada, p. 95—142.— 1888. Geological history of plants. London. Dorf E. 1933. A new occurrence of the oldest known vegetation from Beartooth Butte, Wyoming. Botan. Gaz., v. 95, p. 240—257. Dorf E. a. Cooper

J. R. 1943. Early Devonian plants from Newfoundland. J. Paleontol., v. 17, p. 264—270. Dansé-Corsin P. 1956. Contribution à l'étude des flores dévoniennes du Nord de la France. II. Flore éodévoniennne de Rebreuve. Ann. Soc. géol. Nord, v. 76, N 1, p. 24—50.

James A. J. 1936. Morphology of vascular plants. Lower groups (Psilophytales to Filicales). New York — London.

Gothan W. u. Weyland H. 1954. Lehrbuch der Paläobotanik. Akad.-Verl. Berlin.

Halle T. G. 1916. Lower Devonian plants from Røragen in Norway. Kgl. Sv. Vet. Acad. Handl., Stockholm, v. 57, N 1, S. 1—46. Hirmer M. 1927. Handbuch der Paläobotanik. München. Höeg O. A. 1935. Further contributions to the Middle Devonian flora of Western Norway. Norsk. Geol. Tidsskr., Oslo, v. 15, S. 1—18.— 1937. The Devonian floras and their bearing upon the origin of vascular plants. Botan. Rev., Lancaster Pa, v. 3, p. 563—592.— 1942. The Downtonian and Devonian flora of Spitzbergen. Skrifter, N 83, p. 1—228. Hopping C. A. 1955—1956. On a specimen of *Psilophyton robustum* Dawson, from the Lower Devonian of Canada. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, sect. B, v. 66, N 1, p. 10—28.

Kidston R. a. Lang W. H. 1917—1921. Old Red sandstone plants showing structure, from the Rhynie Chert bed, Aberdeenshire, pts. I—IV. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 51—52. Kräusel R. u. Weyland H. 1923. Beiträge zur Kenntnis der Devonflora. Senckenbergiana. Frankfurt a. M., Bd. 5, S. 154—184.— 1926. Beiträge zur Kenntnis der Devonflora. II Abh. Senckenberg Naturf. Ges., Bd. 40, H. 2, S. 115—155, Taf. 3—17.— 1929. Idem. III — Ibid. Bd. 41, H. 3, S. 315—360.— 1930. Die Flora des deutschen Unterdevons. Abh. Preuss. Geol. Landesanst., N. F., H. 131, S. 1—92.— 1933. Die Flora des böhmischen Mitteldevons (Stufe Hh<sub>1</sub> Barrandeh Kettner-Kodym). Palaeontogr., Bd. 78, S. 1—46.— 1935. Pflanzenfunde im rheinischen Unterdevon. Palaeontogr., Bd. 80, S. 171—190.— 1938. Neue Pflanzenfunde im Mitteldevon von Elberfeld. Paläontographica, Bd. 83, S. 175—195.— 1948. Die Devonflora Belgiens und des Rheinlandes, nebst Bemerkungen zu einigen ihrer Arten. Senckenbergiana, Frankfurt u. M., Bd. 29, N 1/6, S. 77—99.— 1950. Versunkene Floren. Eine Einführung in die Paläobotanik. Frankfurt a. M., S. 1—152. Krejčí J. 1880. Notiz über die Reste von Landpflanzen in der böhmischen Silurformation. Sbr. Böhmisches Ges. Wiss. Prag, f. Jahr. 1879, S. 201—204.

Lang W. H. 1927. Contributions to the study of the Old Red Sandstone flora of Scotland. VI. On *Zosterophyllum myretonianum* Penh., and some other plant-remains from the Carmyllie beds of the Lower Old Red Sandstone. VII. On a specimen of *Pseudosporochnus* from the Stromness Beds. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 55, p. 443—555.— 1931. On the spines, sporangia, and spores of *Psilophyton princeps* Dawson, shown in specimens from Gaspé. Phil. Trans. Roy. Soc. London, v. 219, p. 421—442.— 1932. Contributions to the study of the Old Red Sandstone flora of Scotland. VIII. *Arthrostroma*, *Psilophyton* and some associated plant-remains from the Strathmore Beds of the Caledonian Lower Old Red Sandstone. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, v. 57, pt. 2, p. 491—521.— 1937. On the plant-remains from the Downtonian of England and Wales. Phil. Trans. Roy. Soc. London, v. 227, p. 245—291.— Lang W. H. a. Cookson I. C. Some fossil plants of early devonian type from the Walhalla series, Victoria, Australia. Phil. Trans. Roy. Soc. London, v. 219, p. 133—163.— 1935. On a flora including vascular land plants, associated with *Monograptus*, in rocks of Silurian age, from Victoria,

Australia. Phil. Trans. Roy. Soc. London, v. 224, p. 421—449. Leclercq S. 1954. Are the Psilophytales a starting or a resulting point? Svensk. Botan. Tidsskr., Bd. 48, H. 2, p. 301—315.

Mägdefrau K. 1953. Paläobiologie der Pflanzen. Jena.

Nathorst A. G. 1915. Zur Devonflora des westlichen Norwegens. Bergens Mus. Aarb. 1914—1915, N 9, S. 1—34.

Penhallow D. P. 1893. Notes on Erian (Devonian) plants from New York and Pennsylvania. Proc. U. S. Nat. Mus., v. 16, p. 105—114. Potonié H. et Bernard C. 1904. Flore dévonienne de l'étude H de Barrande. Leipzig.

Solms-Laubach H. 1895. Ueber devonische Pflanzenreste aus den Lenneschiefern der Gegend von Gräfrath am Niederrhein. Jahrb. Kgl. Preuss. Geol. Landesanst., Bd. 15, S. 67—99. Stockmans F. 1940. Végétaux éodévoniens de la Belgique. Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg., N 93, p. 1—90.— 1948. Végétaux du dévonien supérieur de la Belgique. Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg., N 110, p. 1—85.

White D. 1905. The geology of the Perry basin in South-Eastern Moine. III. Paleontology. U. S. Geol. Surv., prof. pap., N 35, p. 35—92.

Zimmermann W. 1930 и 1959 Die Phylogenie der Pflanzen. Jena.

# ТИП BRYOPSIDA. МОХООБРАЗНЫЕ

## ОБЩАЯ ЧАСТЬ<sup>1</sup>

Большое разнообразие многочисленных современных представителей типа мохообразных не получило сколько-нибудь полного отражения в ископаемых флорах. Если печеночных мхов сейчас известно около 10 тыс. видов, а листостебельных мхов примерно 25 тыс., то в ископаемом состоянии мохообразных, включая виды сомнительного родства и малодостоверных определений, насчитывается менее 200 видов дочетвертичного возраста и около 300 видов, произраставших в четвертичное время.

В ископаемом состоянии чаще всего встречаются обрывки облиственных ветвей, стеблей или слоевищ, причем последние не всегда могут быть опознаны с достаточной точностью ввиду большого сходства с остатками других слоевищных растений.

Для ископаемых мохообразных характерна относительная устойчивость анатомо-морфологических признаков на всем протяжении длительной геологической истории, что делает возможным сопоставление их с современными. Успешное определение ископаемых образцов оказывается возможным только при хорошем знании всего богатства родовых и видовых признаков ныне живущих мохообразных.

Наиболее плодотворными при изучении ископаемых мохообразных оказались работы выдающихся бриологов — Шимпера (Schimper), Филибера (Philibert), Диксона (Dixon), Стира (Steere), Шафрана (Szafran) и известных палеоботаников — Уолтона (Walton), Гарриса (Harris), Лундبلاد (Lundblad), специально и разносторонне занимавшихся ископаемыми представителями этого типа растений.

В отношении определения родовой принадлежности ископаемых спор мохообразных сделано еще не так много. Как известно, споры мохообразных, папоротникообразных и, вероятно, псилофитовых из отложений палеозоя объединены в общие искусственные группы. Споры из более молодых отложений, вплоть до послеледниковых, чаще всего подразделяются на споры «Sphagnales» и споры «Bryales» без дальнейшего уточнения. Однако за последние годы по спорам описано несколько видов сфагновых мхов (Болховитина, 1959, и др.).

В систематической части описания и рисунки ископаемых спор *Naiadita*, *Ricciosporites*, *Hepaticae*, *Sphagnobrya*, *Eubrya* и *Sporogonites* выполнены Л. С. Короткевич.

Последовательность расположения родов и более крупных таксономических единиц печеночников принята по новейшей системе Мюллера (Müller, 1951—1954), а листостебельных мхов — в основном по системе Флейшера-Бротеруса (1924—1925).

Рисунки для общей части взяты из определителей и флор у ряда авторов, для систематической части в основном повторены рисунки и фотографии оригинальных работ, а частично использованы микрофотографии по материалам А. Л. и И. И. Абрамовых. При описании ископаемых родов использована вся доступная литература.

### История изучения

Изучение мохообразных, сохранившихся в ископаемом состоянии, продолжается более ста лет. В 1828 г. Броньяр (Brongniart, 1828) по образцам третичного возраста из Франции описал несколько представителей из установлен-

<sup>1</sup> Составили И. И. Абрамов и Л. И. Савич-Любичкая.

ного им для ископаемых листостебельных мхов р. *Muscites*. Работой Броньяра и было, по существу, положено начало изучению ископаемых мохообразных.

В течение последующих лет исследование янтарных флор значительно обогатило сведения как о листостебельных, так и о печеночных мхах. В работе Гёпперта и Берендта (Goepfert u. Berendt, 1845) наряду с листостебельными мхами из р. *Muscites* Гёппертом были впервые описаны три вида печеночных мхов из балтийского янтаря эоценового возраста, отнесенные к сборному роду *Jungermanites* Goepfert. Позже на основании изучения 28 кусков янтаря, собранных Менге, Гёпперт (Goepfert, 1853) выделил 11 видов печеночных мхов (включая три ранее описанных), которые он отнес к пяти родам в качестве видов, тождественных современным. В отношении листостебельных мхов он поступил сходным образом, однако не отождествляя, а только сравнивая обнаруженные виды с современными. Такой путь исследования, когда ископаемые образцы полностью идентифицируют с современными и описания сопровождаются указаниями на их современное распространение, подвергся серьезной критике. Готтше (Gottsche, 1886), известный специалист того времени по печеночным мхам, пересмотрел коллекцию Гёпперта и установил принадлежность печеночников, включенных в янтарь, к пяти родам (*Frullania*, *Lejeunea*, *Radula*, *Scapania*, *Jungermania*), но почти каждый исследованный образец получил у него свое видовое название. Готтше наметил 27 новых видов и одну разновидность, не снабдив их, однако, описаниями и изображениями. Отсутствие описаний привело к тому, что работы Гёпперта и Готтше почти не используются.

В распоряжении Каспари (Caspary, 1886) находилось уже свыше 60 кусков янтаря только с печеночными мхами. Он описал, сопровождая описание изображениями, из янтаря 17 новых видов и одну разновидность, частично переопределив сборы Менге. Клебс (in Caspary, 1906—1907) повторно опубликовал дополненные описания тех же видов мохообразных с альбомом их изображений. Основное значение работ Каспари заключается в том, что в них содержится наиболее полная сводка по ископаемым акрогинным юнгерманиевым печеночникам. В результате изучения листостебельных мхов из янтаря было обнаружено несколько видов верхлодных мхов, которые в ископаемом состоянии известны по единичным указаниям, в большинстве с сомнительными видовыми определениями.

Впоследствии Мэгдефрау (Mägdefrau, 1957) описал из янтаря один вид печеночника из

р. *Frullania* и один вид листостебельного мха из р. *Muscites*.

В сводной работе Шимпер (Schimper, 1869, 1874) повторяет указания других авторов, в частности Гёпперта, и приводит личные данные и некоторые критические соображения. Сапорта (Saporta, 1888) привлек к изучению ископаемых мхов известного бриолога Филибера, который описал ряд видов и р. *Palaeothecium*, хотя его авторство в названиях не отмечается, а сохраняется за Сапортой.

Особого внимания заслуживают работы Рено и Цейлера (Renault et Zeiller, 1885), где из в. карбона описан листостебельный мох, близкий по признакам к политриховым. Линье (Lignier, 1914) описал еще один образец из отложений того же возраста. Эти два вида, отнесенные к р. *Muscites*, являются наиболее древними представителями листостебельных мхов.

Для всех палеоботанических работ XIX в. в отношении мохообразных характерно изучение объектов без применения микроскопической методики, что заставляет ко многим определениям относиться как к малодостоверным. Не менее характерно почти полное отсутствие специальных работ, посвященных изучению ископаемых мохообразных. Печеночные и листостебельные мхи приводились обычно в общем перечне ископаемой флоры.

Специализация многих палеоботаников в XX столетии по определенным геологическим периодам привела к тому, что палеоботанические работы большей частью по-прежнему публиковались в виде традиционных ископаемых флор. Подробные описания отдельных видов и новых родов ископаемых мхов встречаются в сводных флористических работах Ноултона (Knowlton, 1894, 1926), А. Н. Криштофовича (1920 и др.), К. и Е. Рид (C. Reid a. E. Reid, 1915; E. Reid, 1920), Берри (Berry, 1928), Кирхгеймера (Kirchheimer, 1936).

Наряду с этим намечается все большая специализация палеоботаников по отдельным систематическим группам растений, в результате чего обычно в одной работе уже больше не приводятся сведения о печеночных и листостебельных мхах. Обстоятельные исследования печеночных мхов были проведены Уолтоном (Walton, 1923, 1925—1928) с применением новой методики, позволившей микроскопически исследовать объекты. Больших успехов в изучении ископаемых печеночников достиг Харрис (Harris, 1931, 1938, 1939, 1942), который успешно предпринял детальнейшее изучение *Naiadita*. Точно так же Лундблад (Lundblad, 1954, 1955) осуществила интересные исследования, позволившие разобраться в действительном систематическом положении некоторых печеночников.



Кроме того, ею составлен один из первых обзоров истории изучения печеночных мхов, затрагивающий отдельные вопросы.

Ряд ценных исследований ископаемых листостебельных мхов был выполнен Диксоном, Стиром и др. Диксон (Dixon, 1927) составил полную сводку ископаемых листостебельных мхов с указанием всех известных местообитаний. Смир (Steere, 1946) произвел ревизию североамериканских ископаемых печеночных и листостебельных мхов; его работа приобретает и общее методическое значение, особенно в номенклатурных вопросах.

Для изучения листостебельных мхов из поздне-третичных отложений, в основном из плиоцена и отчасти из миоцена, большое значение имеют работы польского бриолога Шафрана (Szafran, 1948, 1949, 1958), который, изучив их микроскопически, применил микрофотографию.

Длительное время отсутствовали какие-либо сведения об ископаемых сфагновых мхах, и в связи с этим упорно высказывалась точка зрения об их обособлении в четвертичное время. Только в 1932 г. Арнольдом (Arnold, 1932) были найдены кусочки ткани веточных листьев сфагнов в верхнемеловых лигнитах Гренландии. Значительно раньше Шимпером (Schimper, 1869) приводились сфагновые мхи из третичных отложений, однако многие палеоботаники отрицали их достоверность. Рейсингером (Reissinger, 1950) были найдены листья сфагновых мхов и их споры в отложениях лейаса близ Нюрнберга.

После этого нет оснований сомневаться в достоверности других находок, поскольку, кроме того, споры сфагновых мхов широко известны начиная с юры и особенно в третичное время.

Последние годы, в связи с дальнейшим развитием спорово-пыльцевого метода, уделяется внимание изучению спор мохообразных, однако небольшие различия в величине и форме спор позволяют в основном различать только споры *Bryales* от спор *Sphagnales*. Большие возможности в этом отношении обнаружила Нокс (Knox, 1939, 1949) при изучении спор печеночных мхов.

В 1955 г. вышла сводка Эндрюса (Andrews, 1955), где, наряду с названиями родов других ископаемых растений, приводятся названия родов предположительно вымерших мохообразных.

До последнего времени сведения об ископаемых мхах, обнаруженных на территории Советского Союза, в основном ограничивались отдельными указаниями в работах Шмальгаузена, Залесского, Криштофовича, Принады и др. Для

СССР из листостебельных мхов были известны по одному виду из родов *Muscites* и *Calliergon*, из печеночных — один вид р. *Hepaticites* и шесть видов из р. *Thallites*.

В 50-х годах появилась сводка Л. И. Савиц-Любицкой (1954) по ископаемым листостебельным мхам (в мировом объеме), статьи А. Л. и И. И. Абрамовых (1955, 1956, 1959) о плиоценовых листостебельных мхах З. Закавказья и Н. Камы, работы М. Ф. Нейбург (1956, 1960) о листостебельных мхах из пермских отложений СССР и статья Г. П. Радченко (1956)<sup>1</sup> об ископаемом печеночнике из р. *Ricciopsis*.

Только теперь становится все более очевидным, что история изучения ископаемых мохообразных, которая насчитывает свыше ста лет, все время находилась в тесной зависимости от совершенства методики отбора образцов и от техники их изучения. Уже давно установилось мнение, что дочетвертичное время бедно мохообразными. Это мнение, по существу, характеризовало лишь фактический уровень современной изученности ископаемых мохообразных. Тем не менее для объяснения бедности дочетвертичных отложений ископаемыми мохообразными было высказано несколько точек зрения. Одни видели причину в позднем филогенетическом развитии мохообразных. Другие считали основной причиной отсутствие устойчивых сосудистых и кутикулярных тканей, характерных для других высших растений. Третьи находили, что меньшая устойчивость мхов при фоссилизации обусловлена своеобразием клеточных оболочек, только в незначительной части состоящих из целлюлозы, а также поздним появлением в этих оболочках противогнильного вещества — «сфагнола» (фенольного гликозида).

Более мелкие и более нежные по сравнению с листостебельными мхами печеночники хуже сохраняются в ископаемом состоянии. По данным Гамса, ископаемые печеночники составляют лишь 3,8% общего числа ископаемых мхов. Из четвертичных отложений известно 250 видов мхов и только 20 видов печеночников. Однако остатки печеночников из более древних отложений (палеозоя и мезозоя) известны в большем количестве, чем остатки листостебельных мхов. Тогда как общее число ископаемых печеночников составляет 35 видов, количество мхов за тот же отрезок времени не превышает трех видов, вклю-

<sup>1</sup> Описанные и изображенные Г. П. Радченко (1956, стр. 190, табл. XXXIV, фиг. 1, 3) новый род *Ricciopsis* Radzenko gen. nov. с видом *R. obrutchevii* (Neuburg) comb. nov., по нашему мнению, не является печеночником, поэтому и не включен в нашу сводку. Кроме того, р. *Ricciopsis* был установлен в 1954 г. Лундبلاد (Lundblad, 1954, S. 387, Fig. A), вследствие чего отпадает и родовое название *Ricciopsis* Radzenko.

чаемых в сборный род *Muscites* (карбон — в. мел); относительно недавно в отложениях мезозоя был обнаружен р. *Sphagnum* (юра — мел).

Однако за последнее время М. Ф. Нейбург (1956, 1960) были обнаружены довольно многочисленные остатки листостебельных мхов в виде отпечатков и фитолейм с прекрасно сохранившейся клеточной структурой в пермских отложениях Советского Союза. На этом основании М. Ф. Нейбург полагает, что изучению ископаемых мохообразных уделялось недостаточно внимания, чем и объясняется малочисленность палеонтологических находок.

История изучения ископаемых мохообразных может быть подразделена на следующие периоды:

1) изучение ископаемых остатков мохообразных по отпечаткам и включениям в янтаре без применения микроскопической методики изучения (1828—1912 гг.);

2) изучение ископаемых мохообразных по отпечаткам с применением микроскопической методики изучения, но без использования специальной методики отбора образцов (1913—1947 гг.);

3) изучение ископаемых мохообразных с применением специальной методики отбора и выделения ископаемых образцов при микроскопическом изучении объектов (с 1948 г.).

Редкие находки ископаемых мхов и печеночников определили незначительные успехи палеоботанического изучения этого типа растений, ныне широко распространенного почти на всех континентах. До последнего времени ископаемые представители мохообразных не приобрели стратиграфического значения, а их изучение не способствовало выяснению филогенетических связей. Тем не менее нельзя не согласиться с М. Ф. Нейбургом, что при систематическом и тщательном изучении эта группа будет иметь значение для стратиграфии континентальных отложений разного возраста. Работы Гарриса и Лундبلاد свидетельствуют о больших возможностях использовать полученные материалы для уточнения истории развития печеночных мхов, так же как данные Нейбурга для выяснения истории листостебельных мхов.

### Принципы систематики

Опыт, накопленный за длительное время изучения ископаемых организмов, свидетельствует о том, что в основу классификации ископаемых должна быть положена единая система, принятая для классификации современных видов. Вместе с тем нельзя не учитывать известного своеобразия, связанного с изучением ископаемых групп. Плохая сохран-

ность образцов и неполнота сведений о морфолого-анатомических признаках с первых шагов изучения поставили исследователей перед необходимостью установить искусственные роды для некоторых мохообразных, обнаруженных в ископаемом состоянии. Так, в 1828 г. Броньяром для ископаемых листостебельных мхов был предложен р. *Muscites*, а в 1845 г. Гёппертом для печеночных мхов — р. *Jungermanites*. Некоторые сборные роды из-за признаков, положенных в основу их выделения, будут постоянно оставаться искусственными, предложенными для удобства систематизации накапливающегося материала. Видовой состав этих родов может меняться. Другая категория ископаемых родов относится к группе неясного систематического положения. Дополнительное изучение и новые материалы позволяют определить их родственные связи и уточнить объем рода.

Мохообразные в основном относятся к таким организмам, обнаружение и изучение которых нуждается в микроскопическом исследовании и обычно затрудняется плохой сохранностью. Однако при их изучении, как правило, не возникает необходимости в морфологической и систематической корреляции отдельных органов. Такая необходимость появляется только при обособленном нахождении спорогонов. Филибером в работе Сапорта (Saporta, 1888) уже давно было предложено все ископаемые спорогоны листостебельных мхов, при отсутствии возможности отождествить их с определенным родом, относить к сборному роду *Palaeothecium Saporta*.

Попытка Н. А. Шекиной (1959) по спорогону из среднемиоценовых отложений Львовской области определить *Desmatodon heimii* была признана А. С. Лазаренко (1960) несостоятельной.

Классификация мохообразных разработана недостаточно. Тип Bryopsida чаще всего подразделяется на два класса: Hepaticae и Musci. Нередко из печеночных мхов в качестве самостоятельного класса выделяют антоцеротовые (Anthocerotae), а из листостебельных — сфагновые (Sphagnidae).

При классификации ископаемых мохообразных, не поддающихся более точному определению, устанавливаются сборные роды в качестве аналогов крупных таксономических подразделений: классов, подклассов, семейств. Более точное систематическое положение ископаемых определяется отношением их к роду, аналогичному более низкой таксономической единице. Сборные роды обычно называются измененным названием рода, типичного для соответствующего семейства, или измененным названием семейства, класса.

До критического пересмотра номенклатуры ископаемых печеночников Уолтоном (Walton, 1925) для всех ископаемых растительных остатков, сходных с печеночниками, широко использовалось название *Marchantites*.

Род *Marchantites* был впервые установлен Броньяром (Brongniart, 1849) по хорошо сохранившимся фертильным остаткам печеночника из эоцена Франции. Уолтон указывает, что использование названия *Marchantites* для слоевищных растений неизвестного рода может послужить причиной значительной путаницы, во избежание которой он и ввел новый род *Thallites*. К р. *Thallites* Уолтон относил все ископаемые растения, ранее включавшиеся в р. *Marchantites*, за исключением находящихся в несомненном родстве с сем. *Marchantiaceae*. Род *Marchantites* Brongniart, emend. Walton был ограничен печеночниками, сходными с типом р. *M. sezannensis*, у которого были выявлены маршанциевые воздушные поры, брюшные чешуйки, воспроизводящие органы на подставках и выводковые корзиночки на слоевище.

Уолтоном (1925) был установлен еще новый род *Hepaticites*, использованный им для ископаемых слоевищных растений, обнаруживающих некоторые определенные признаки печеночных мхов. Практически таким признаком является наличие у растений одноклеточных, неразветвленных ризоидов, характерных для печеночника.

Лундبلاد (Lundblad, 1955) было предложено еще более сузить объем р. *Marchantites*, ограничив его членами подпорядка *Marchantiineae* и исключив из него членов двух остальных подпорядков — *Sphaerocarpaceae* и *Ricciineae*. Однако *Marchantiineae* содержит, помимо сем. *Marchantiaceae*, ряд других семейств, отличающихся существенными признаками. Также и р. *Marchantia* в этой группе не является единственным родом, который может быть обнаружен при изучении ископаемого материала. На основании всех этих соображений Лундبلاد описывает новый род *Marchantiolites*, относя его к *Marchantiineae*, и один новый род — *Ricciopsis*, отнесенный к *Ricciineae*.

Стир (Steere, 1946), критически пересмотрев номенклатуру американских ископаемых печеночников, изменил объем р. *Jungermanites* Goerper, ограничив его акрогинными юнгерманиевыми. Для ископаемых анакрогинных юнгерманиевых им был предложен новый род *Metzgeriites*, в который из рода *Hepaticites* переведен только один гренландский вид. Остальные гренландские виды ввиду их неопределенного родства с анакрогинными юнгерманиевыми оставлены в объеме р. *Hepaticites*.

Сходные принципы были положены Стиром и в основу ревизии номенклатуры ископаемых листостебельных мхов.

Род *Muscites*, установленный Броньяром (Brongniart, 1828), было предложено сохранить для ископаемых растений, несомненно относящихся к листостебельным мхам, систематическое положение которых не может быть определено более точно. На том же основании к р. *Polytrichites* Britton предлагалось относить ископаемые листостебельные мхи, сходные по своим признакам с политриховыми мхами (*Polytrichales*).

Род *Dicranites* Klebs (in Caspary, 1907) понимается в объеме ископаемых верхплодных листостебельных мхов, родовая принадлежность которых не выявлена.

Стир (1946) дополнительно установил новый р. *Palaeohypnum* для ископаемых бокоплодных мхов неопределенного систематического положения. При этом он ссылаясь на то, что р. *Hypnum*, к которому обычно относили ископаемые бокоплодные мхи, сильно перегружен, а его современное понимание допускает включение только узкого круга видов. Однако Стир, по-видимому, упустил, что задолго до него Эттингсхаузен (Ettingshausen, 1853) фактически уже предложил название рода для ископаемых бокоплодных мхов, описав из эоцена Геринга в Австрии *Hypnites haeringianus*. Позже Шимпер (Schimper, 1869) сблизил вид Эттингсхаузена с *Drepanocladus aduncus*.

На этом основании нам кажется уместным сохранить оба рода: к р. *Hypnites* Ettingshausen относить ископаемые бокоплодные мхи неясного систематического положения, листья которых имеют одну жилку, а к р. *Palaeohypnum* Steere — бокоплодные мхи с листьями без жилки или с двойной жилкой.

В последнее время М. Ф. Нейбург (1956, 1960) предложила вводить новые родовые названия для ископаемых мхов, если имеются признаки, позволяющие отличать одни родовые группы мхов от других. Исходя из таких вполне естественных предпосылок, которые уже давно используются в систематике ископаемых мохообразных, М. Ф. Нейбург практически выделила роды по местонахождениям.

Род *Intia* Neuburg объединяет виды, которые, насколько можно судить по описаниям к изображениям, не являются родственными и могут относиться к разным семействам. Таким образом, номенклатура, принятая для ископаемых мохообразных, предполагает как искусственные сборные роды, так и естественные, установление которых нуждается не только в детальном изучении, но и требует выяснения их систематического положения.



## Историческое развитие и географическое распространение

В настоящее время ископаемые остатки мохообразных известны почти на всех континентах. Однако в большинстве случаев обнаружены отдельные, иногда далеко отстоящие друг от друга местонахождения нередко только единичных видов. Обобщая данные, полученные в результате изучения ископаемых с применением различных методов современного исследования, можно утверждать, особенно судя по спорам *Eubrya* и *Sphagnobrya*, что в прошлые эпохи мохообразные были распространены по всей поверхности земного шара.

Отсутствие достаточно полных одновозрастных ископаемых моховых флор лишает возможности произвести сопоставления и заставляет ограничиваться сравнением с современным моховым покровом. Географическая и возрастная приуроченность мохообразных, несомненно, существовала издавна, хотя об этом свидетельствуют только отдельные отрывочные данные. Насколько удалось установить, для палеозоя сейчас известно семь видов печеночников, из них один сомнительный, и 14 видов листостебельных мхов (10 родов). Для мезозоя установлено 14 видов печеночников и шесть образцов определены до рода; большая часть этих видов ввиду их сомнительного систематического положения включается в р. *Thallites*. Сведения о мезозойских листостебельных мхах еще беднее и ограничиваются одним представителем р. *Sphagnum* и двумя из р. *Muscites*. Значительно более богаты и разнообразны третичные и особенно верхнетретичные флоры, среди них число печеночников достигает 13 родов и 35 видов, а листостебельных — 75 родов и 134 вида.

О распространении мохообразных по поверхности Земного шара в разные периоды геологической истории судить еще очень трудно. Для палеозоя находки листостебельных мхов известны только из центральной Европы и из зон умеренного климата Евразии. Местонахождения ископаемых печеночников в основном приурочены к Голарктике и только по одному виду указывается из Бразилии и Австралии. Примерно так же распределены местонахождения мезозойских моховых флор: листостебельные мхи единично известны из Европы, С. Америки и Ю. Африки, а печеночники, кроме северного полушария, единично встречаются в горных породах Австралии, Патагонии и Ю. Африки. Существенно не изменяется картина расположения даже третичных моховых ископаемых флор. Листостебельные и печеночные мхи определены преимущественно из отложений

Европы и С. Америки, единично известны из Азии. Кроме того, единичные находки листостебельных мхов указываются для Австралии и с о-ва Кергелен.

Таким образом, большинство местонахождений приурочено к умеренной зоне Голарктики и характеризуется более теплолюбивым моховым комплексом видов, чем современный. Известное сосредоточение третичных лесных мхов обнаруживает флора балтийского янтаря, в составе которой преобладают эпифитные или придревесные виды. В их числе представлены такие роды печеночников, как *Frullania*, *Lejeunea*, *Marchesinia*, *Madotheca*, *Radula*, *Plagiochila*, которые обнаруживают несомненные связи с тропиками и большее, нежели существующее сейчас, разнообразие видов.

Тропический пояс почти совсем лишен местонахождений ископаемых мхов, только в янтаре из Бирмы был обнаружен один вид р. *Hypnodendron*.

Конфигурация распространения видов в разные эпохи изменялась, и даже в плиоцене ареалы видов, тождественных современным, существенно отличались. Ареалы мхов в прошлом были более широкими, как об этом свидетельствует нахождение в плиоцене Польши субтропических и тропических видов *Pleuropus euchloron*, *Pinnatella* sp., найденных также в плиоцене Ревера близ голландско-германской границы, *Ectropothecium* sp., *Papillaria* sp., *Claopodium* sp., *Eriodon* sp. Об этом же говорит произрастание в эоцене индомалайского вида *Ephemeropsis tjibodensis* в Центр. Европе.

Еще нет реальной возможности от географии местонахождений ископаемых остатков мохообразных перейти к географии мхов прошлых эпох. Этому препятствуют прежде всего немногочисленные местонахождения и очень бедный видовой состав ископаемых флор.

## Экология

Мохообразным, как и другим растительным организмам, по-видимому, в прошлом были свойственны те же закономерности расселения по поверхности Земли, отличающиеся только в силу иных физико-географических условий и экологической приспособленности видов. М. Ф. Нейбург (1956, 1960) считает, что сходство организации пермских ископаемых мхов с современными позволяет предполагать произрастание их в сходных экологических условиях. На этом основании делается даже вывод о возможном существовании в пермское время на Ангарском материке низинных и верховых болот. На самом деле, широкая экологическая



амплитуда многих мхов совмещается с относительным морфологическим консерватизмом: скальные мхи горных вершин встречаются на заболоченных участках тундровой зоны, мхи, растущие на стволах деревьев на юге, в северных широтах переходят на каменные субстраты.

В экологическом отношении ископаемые мохообразные расчленяются на ряд групп, и нет никаких оснований предполагать экологическую однородность одновременно и территориально близко произраставших видов. Имеются все основания для того, чтобы различать водные мхи и в их числе виды родов *Dichelyma* и *Fontinalis*, болотные — *Philonotis*, *Calliergon*, *Calliergonella*, *Cratoneuron*, *Hypnophyllum*, *Drepanocladus* и вероятные скальные мхи из родов *Kiaeria* и *Grimmia*.

В экологическом отношении все же преобладают заведомо лесные мхи как по числу видов, так и по их встречаемости в ископаемом состоянии. Среди них следует отметить из печеночников — приведенные выше эпифитные виды, из листостебельных мхов — *Ctenidium*, *Thuidium*, *Thamnum*, *Homalothecium*, *Brachythecium*, *Eurhynchium*, *Cirriphyllum*, *Neckera*, *Anomodon* и др. Что касается пермских ископаемых мхов, то и среди них по характеру структуры листа в первую очередь следует ожидать лесные виды. В этом отношении меньше всего сомнений возникает по поводу видов р. *Intia*.

Заслуживает внимания то обстоятельство, что в составе ископаемых флор из лесных мхов совершенно отсутствуют такие теперь широко распространенные виды, как *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum undulatum* и *D. scoparium*, единично представлены роды *Hylocomium* и *Rhytidiadelphus*. Отсутствует также обычный лугово-лесной вид увлажненных местообитаний *Climacium dendroides*.

Видовой состав бриофлоры исторически изменялся в тесной связи с общегеографическими изменениями в результате частичного вымирания и миграций. Ему были свойственны реликтовость видов и эндемизм, которые со временем, несомненно, будут лучше выявлены. Фациальное разнообразие условий произрастания накладывало заметный отпечаток на видовой состав флор.

### Филогения

Филогения мохообразных — предмет многочисленных споров, касается ли это происхождения, родственных связей внутри типа или связей с другими группами растений. Спорность их систематического положения обуславливает-

ся многими причинами, и одной из них является бедность палеонтологических данных, несколько пополнившихся лишь за последнее время.

Мохообразные — наиболее просто организованные архегониальные растения, представляющие древнюю и обособленную линию развития. По исследованиям С. Н. Наумовой (1939), уже в докембрийских отложениях встречаются разнообразнейшие споры, относящиеся к мохообразным, папоротникообразным и, по мнению А. Н. Криштофовича (1956), к псилофитовым.

Некоторые черты в развитии архегониальных растений, отчетливо проявляющиеся у мохообразных в процессе оплодотворения, в особой физиологической роли фотосинтезирующей половой генерации и в приуроченности подавляющего большинства видов к условиям значительной влажности субстрата и атмосферы, позволяют искать их предков среди водных растений. Это обстоятельство уже давно натолкнуло на мысль о генетической связи мохообразных с водорослями. Большинство исследователей в качестве предковых форм мохообразных выдвигает зеленые водоросли и лишь немногие — бурые или красные водоросли. В первых филогенетических схемах именно в мохообразных видели промежуточное звено на пути прямого развития от морских водорослей к папоротникообразным. В дальнейшем своеобразии циклов развития и другие анатомо-морфологические различия заставили производить их от общих предков в виде двух самостоятельных ветвей растительного мира. Однако в последующие годы мысль об общности происхождения мохообразных и папоротникообразных получает другое направление; высказываются соображения в пользу отчленения мохообразных от папоротников путем жизненного обособления заростков папоротников.

Таким образом, намечились принципиальные расхождения во взгляде на происхождение мохообразных. С одной стороны, остаются сторонники представлений о непосредственной генетической связи мохообразных с водными растениями через один из типов водорослей, преимущественно зеленых. Появление мохообразных объясняется тогда как следствие выхода растений на сушу или же как осуществление одной из попыток выхода растений на сушу. С другой стороны, обособление мохообразных рассматривают как результат расселения по поверхности Земли первых поселенцев суши в форме псилофитов или папоротников.

В соответствии с этим одни полагают, что мохообразные происходят от водорослевых предков и дают начало папоротникообразным. Другие видят в водорослях общих предков

археогониальных растений, в дальнейшем развивавшихся по расходящимся линиям эволюционного развития, одна из которых слепо заканчивается в виде мохообразных. Третьи считают, что мохообразные отошли от псилофитовых или папоротникообразных с последующей редукцией спорофита и усложнением гаметофита. Вопрос остается открытым, требующим еще дальнейших исследований. Ответ на него может быть найден только с учетом палеоботанических материалов, так как каждая из точек зрения предполагает разную соотносительную древность этих групп и их одновременное обособление.

Внутренние генетические связи чаще всего намечаются в соответствии с одной из двух наиболее распространенных точек зрения на развитие мохообразных: прогрессивной или регрессивной, иначе называемой редукционной. В основу их положены представления об усложнении или упрощении строения гаметофита. По прогрессивной гипотезе наиболее примитивными являются слоевищные печеночники, которые дали начало облиственным юнгерманиевым печеночникам с последующим обособлением листостебельных мхов. Согласно представлениям регрессивной гипотезы, наиболее эволюционно продвинутыми нужно считать слоевищные печеночники, тогда как листостебельные печеночники и мхи представляют собой исходные формы в развитии типа мохообразных.

Ветшттейн, обосновавший регрессивную гипотезу, предполагал, что эволюция всех археогониальных растений пошла по пути редукции гаметофита в наземных условиях, вследствие чего слоевищные печеночники с более просто устроенным гаметофитом имеют вторичное происхождение.

Используя данные сравнительной морфологии, цитогенетики, экологии и географии, а также изучения истории развития, представители прогрессивной гипотезы развития мохообразных приводят доказательства в пользу

признания печеночных мхов более примитивными по сравнению с листостебельными мхами. Среди печеночников они считают слоевищные формы исходными для листостебельных.

При сопоставлении этих двух гипотез обращает на себя внимание то обстоятельство, что среди печеночников роды наиболее полиморфные и богатые, часто с нерезко отграниченными, по-видимому, молодыми видами, принадлежат к листостебельным юнгерманиевым. Слоевищные печеночники и особенно маршанциевые большей частью представлены монотипными или олиготипными, широко распространенными родами с большой консервативностью видовых признаков. Только седьмая часть печеночников относится к слоевищным; большинство же произрастающих сейчас видов печеночников — листостебельные.

Во всяком случае выведение листостебельных форм от слоевищных представляет меньше трудностей по сравнению с выведением слоевищных от листостебельных. Листостебельные юнгерманиевые печеночники, вероятно, образуют параллельные ветви развития, не обнаруживающие особого родства между собой.

Палеонтологические данные представляют еще мало материала для обоснования существующих точек зрения, особенно ввиду почти полного отсутствия в ископаемом состоянии органов размножения. Крупные подразделения печеночников и мхов обособились уже очень давно, по-видимому, в силуре или еще раньше. Из карбона и перми известны остатки как слоевищных печеночников, так и листостебельных мхов, более нежные листостебельные печеночники сохранились лишь в третичных отложениях. Пермские листостебельные мхи, обнаруженные М. Ф. Нейбург, поражают значительным сходством своего строения с современными формами. Имеются все основания считать, что основные группы мохообразных были представлены к концу палеозоя или оформились в начале мезозоя.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

К типу Bryopsida (мохообразных) относятся простейшие, автотрофные наземные археогониальные растения с ясно выраженным правильным, ритмическим чередованием полового (гаплоидного) и бесполого (диплоидного) поколений, или фаз развития (гаплофаза, диплофаза), в жизненном цикле которых оба поколения взаимно связаны, но с преобладанием полового поколения над бесполом. Половое поколение (гаметофит) — зеленое растение, способное к фотосинтезу.

Бесполое поколение (спорофит) возникает на половом, остается с ним всегда в органической связи, значительно меньше гаметофита и развивается в основном за счет продуктов его ассимиляции. Функции спорофита обычно сводятся к функциям спорангия, поэтому его самостоятельность относительна. Из споры вырастает пластинчатая или ветвящаяся нитевидная протонема, на ней образуются почки, из которых развиваются зеленые моховые растения.

Гаметофит — слоевищный или расчленен на стебель и листья, к субстрату прикрепляется ризоидами. Проводящая система простого строения, без настоящих сосудов.

Половые клетки (гаметы) образуются внутри многоклеточных органов полового воспроизведения (гаметангиев): мужских — антеридиев и женских — архегониев, имеющих оболочку из обособленного стерильного слоя клеток. Оплодотворение яйцеклетки подвижным в воде сперматозоидом происходит внутри архегония, оболочка которого некоторое время служит защитным покровом для растущего спорофита. Спорофит состоит из спороносной коробочки, часто разнообразной формы, обычно на ножке со стопой или присоской (гаусторией), со своеобразными приспособлениями для рассеивания спор, реже представляет собой вместилище спор, погруженное в ткань слоевища.

Мохообразные чаще рассматриваются как слепая, обособленная ветвь развития растительного мира. Они, несомненно, являются весьма древней группой, так как печеночники, известные с верхнего карбона, уже тогда были обособлены в крупные систематические группы, отчасти отвечающие современным. Листостебельные мхи также известны из верхнего карбона, однако находки лучшей сохранности, свидетельствующие о значительном сходстве ископаемых мхов с современными, недавно обнаружены в СССР в н. и в. перми.

Отсутствие переходных форм к другим типам растений как в современном, так и в ископаемом состоянии, затрудняет установление генетических связей мохообразных.

Тип Bryopsida распадается на два больших класса: Hepaticae — печеночники и Musci — мхи (листостебельные).

## КЛАСС НЕРАТИСАЕ. ПЕЧЕНОЧНИКИ

Протонема слабо развитая, недолговечная. Гаметофит слоевищный или расчленен на стебель и листья, прикрепляется к субстрату одноклеточными и обычно неразветвленными ризоидами. Листья двусторонне расположенные (боковые или спинные), часто с третьим рядом нижних или брюшных листьев (амфигастрий), однослойные, без жилки, часто лопастные. Спорофит обычно остается внутри колпачка до созревания спор, затем, прорывая колпачок на его верхушке, выносится наружу на быстро удлиняющейся бесцветной ножке; колпачок остается при основании последней. Коробочка стручковидная или шаровидная до цилиндрической, состоит из слоя стерильных клеток — стенки и спорангия, при созревании большей частью растрескивается продольными щелями на две, четыре или более створок. Колонка отсутствует (кроме Anthocerotales). Споры частично смешаны с особыми стерильными клетками — элатерами (пружинками).

Hepaticae — распадаются на три порядка: Anthocerotales, Marchantiales и Jungermaniales.

Гаметофит, или вегетативное тело, печеночников бывает различной величины: от едва заметных многих юнгерманиевых до крупных слоевищ маршанций. Форма гаметофита разнообразна: от розетковидного, лентовидного или пластинчатого лопастного слоевища до цилиндрического облиственного стебля. В обоих случаях для них характерна дорсовентральность, т. е. несходство спинной (верхней) и брюшной (нижней) сторон. Не менее разнообразно и внутреннее строение гаметофита, особенно у слоевищных форм.

Между слоевищным и листостебельным типами имеются переходы. Полагают, что листостебельный тип возник из слоевищного. Отделение их друг от друга произошло, вероятно, очень рано, однако каждый из них длительно удерживал свойство развиваться в обоих направлениях.

Слоевищные формы встречаются во всех трех порядках, тогда как листостебельные ограничены одним — юнгерманиевым (Müller, 1951—1954).

Некоторые исследователи полагают, наоборот, что слоевищный тип возник из листостебельного.

Жизненный цикл печеночников обычно начинается с прорастания споры и заканчивается образованием спор. У ряда родов споры прорастают уже внутри коробочки, вследствие чего эти споры производят впечатление многоклеточных.

Слоевище у антоцеротовых и анакрогинных юнгерманиевых состоит из однородных паренхиматических клеток с более мелкими наружными клетками (рис. 1а, г; 9а—в). У некоторых видов в средней части однослойного слоевища снизу имеется жилкоподобное утолщение, клетки которого часто укреплены; наружный слой содержит хлоропласты, внутренние или бесцветные слои служат запасной и проводящей тканями. Более ясным обособлением срединной жилки обладают виды, у которых она состоит из многих мелких клеток (рис. 10а, б) или содержит один, либо два тяжа мелких, но вытянутых в длину клеток. Ризоиды гладкие, развиты обычно вдоль срединной жилки, реже и на краях слоевища (рис. 5д).



На нижней стороне розетковидного и многократно лопастного слоевища антоцеротовых находятся устья, позже заполняемые слизью и заселяющиеся колониями ностока; ризоиды гладкие. Специфично только для этой группы наличие одного линзовидного хроматофора с пиреноидом в каждой клетке (рис. 1в).

Слоевище построено просто и у сферокарповых. Оно состоит из однослойных лопастей без жилки у *Sphaerocarpus*, тогда как у *Riella* оно представлено прямостоячим стеблем с однослойным спинным крылом и с листовидными образованиями справа и слева на стебле (рис. 2). Ризоиды гладкие.

Слоевище риччиевых, доли которого большей частью собраны в виде розетки (рис. 3а), состоит из основной и вышележащей ассимиляционной тканей. Последняя содержит многоклеточные хлорофиллоносные нити в продольных рядах, разделенных узкими полостями. Верхние клетки нитей расширены, часто иной формы, чем остальные клетки смыкаясь друг с другом, образуют почти непрерывный слой верхнего эпидермиса слоевища (рис. 3б). Некоторые виды и роды образуют неправильные широкие воздушные камеры, открывающиеся вверх простыми отверстиями, или порами (рис. 4а, б). На нижней стороне слоевища развиты ризоиды и брюшные чешуйки. Ризоиды — гладкие и язычковые; последние с утолщениями на внутренних стенках в виде язычков, бугорков (рис. 5е). Брюшные чешуйки — листовидные образования, возникают сначала в виде одного продольного ряда, позже раскалывающегося на два, по одному с каждой стороны срединной линии. Чешуйки у риччиевых обычно скоро исчезают и обнаруживаются лишь близ верхушки слоевища.

Слоевище у настоящих маршанциевых состоит из тех же тканей. В основной ткани из тонкостенных, вытянутых в длину клеток; у некоторых родов встречаются еще клетки со штриховатыми утолщениями в стенках (рис. 5ж) или выполненные слизью, а также склеренихимные, т. е. мелкие, толстостенные и темноокрашенные клетки.

Ассимиляционная ткань состоит из более или менее правильных шестиугольных воздушных камер, с хлоропластами в клетках стенок. У представителей некоторых родов вырастают со дна камер еще членистые и часто разветвленные зеленые клеточные нити (рис. 5ж). Иногда воздушные камеры бывают неправильной формы и разной величины, так как со дна их, со стенок и с верхней части внутрь камеры вырастают и заполняют ее клеточные пластинки с хлоропластами. При рассматривании слоевища сверху камеры кажутся ясно ограниченными в

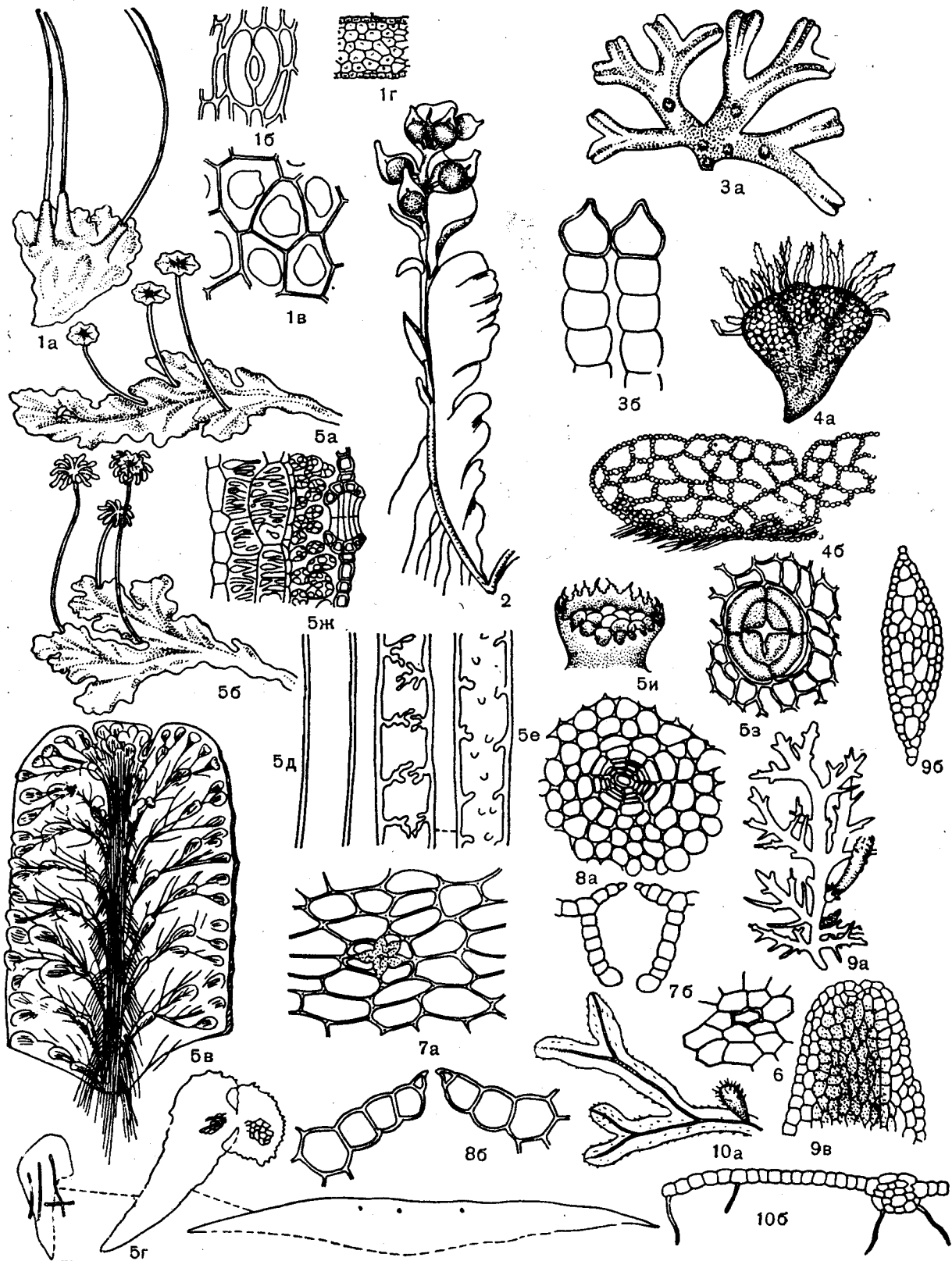
виде многоугольных участков с одним (редко более) отверстием (порой) в каждом участке. Эти воздушные поры имеют характерную форму у разных родов. Они обнаружены также у юрских маршанциевых.

Наиболее простые поры состоят из лежащих в плоскости слоевища тонкостенных клеток, окружающих отверстие, без какого-либо механизма для замыкания последнего (рис. 6). У некоторых родов радиальные стенки замыкающих клеток поры утолщены — простое приспособление для замыкания отверстия (рис. 7а, б). У других родов поры возвышаются над плоскостью слоевища благодаря concentрическим кругам клеток вокруг отверстия, находящегося наверху. Число колец и число клеток в каждом кольце колеблется между пятью-восемью (рис. 8а, б).

Сложные, или бочонковидные, воздушные поры развиты у немногих родов. Замыкающие клетки этих пор образуют видимый на вертикальном разрезе слоевища цилиндр с верхним и нижним отверстиями, состоящий из четырех или пяти колец клеток. Каждое кольцо образовано четырьмя или более клетками. Клетки нижнего кольца действуют как замыкающие (рис. 5ж, з). Ризоиды гладкие и язычковые (рис. 5д, е). Брюшные чешуйки обычно хорошо развиты и долго остаются. Они возникают сразу двумя сближенными продольными рядами в середине нижней стороны слоевища, а также ближе к его краям, справа и слева от срединной жилки, образуя таким образом четыре ряда, позже разделяющиеся на шесть рядов (рис. 5в). Они бывают различной формы и величины и иногда снабжены на верхушке особым придатком (рис. 5г). Под брюшными чешуйками отходят сплетенные в тяжи язычковые ризоиды, от срединной жилки — гладкие ризоиды; последние рассеянно отходят и от лопастей слоевища (рис. 5в). Наличие брюшных чешуек и язычковых ризоидов нередко является решающим для отнесения ископаемых растений к маршанциевым.

У листостебельных печеночников преобладает лежащий стебель, приподнимающийся или восходящий, иногда с подземным лежащим основанием — ризомом, покрытым ризоидами, без листьев, с отходящими от него надземными прямостоячими облиственными стеблями. Стебель большей частью округлый, построен из однородной ткани, лишь снаружки обычно с более мелкими и толстостенными клетками, иногда образующими кору стебля, более или менее ясно отграниченную от его сердцевины. Проводящей системы нет, так как растение впитывает воду всей поверхностью, особенно поверхностью листьев. На нижней стороне





стебля обычно развиты гладкие ризоиды. Ризоиды часто разветвляются на своих концах (р. *Radula*). У некоторых эпифитных и эпифильных родов на концах ризоидов развиты дисковидные расширения, служащие для прикрепления.

Стебель бывает простой и ветвистый. Ветвление — верхушечное, боковое или брюшное. Боковое ветвление может быть перистым, ветви правильно расположены по обе стороны стебля и почти одинаковой длины. Оно бывает и неправильным при ветвях неодинаковой густоты с обеих сторон стебля и в большинстве случаев неодинаковой длины.

Листья разнообразной формы: округлые, овальные, почковидные, сердцевидные, обратнойцевидные до прямоугольных. Они бывают плоские или выпуклые, цельные (рис. 15) или выемчатые до дву-многолопастных (рис. 18а, 14а, 17) с плоским, загнутым или отогнутым, иногда волнистым, также цельным, зубчатым (рис. 15, 16а, б) или реснитчатым краем (рис. 12), иногда окаймленные. Листья без жилки, однослойные, иногда многослойные при основании или же (у килевато-двулопастных, рис. 16а) в их килевой части (в месте срастания обеих лопастей). По способу прикрепления различают сбегающие, когда нижний край листа, лежащий на верхней стороне стебля, покрывает верхний край нижележащего листа с той же стороны (рис. 15), или набегающие, когда верхний край листа, лежащий на верхней стороне стебля, покрывает нижний край вышележащего листа с той же стороны (рис. 21а, 22, 23а). У складчато-двулопастных листьев лопасти или одинаковой величины, и тогда они поперечно прикреплены, или лопасти неодинаковые, и тогда при более мелкой спинной лопасти листья сбегающие (*Scapania*), а при более крупной — набегающие (*Radula*). Листья сидячие, в большинстве случаев очередные, реже — супротивные. Нижние листья обычно меньше боковых листьев, поразительно разно-

образной формы (рис. 12, 13а, 14б, 17, 18а, 22, 23) и имеют важное значение для различения видов.

Клетки листа паренхиматические, пяти-шестиугольные, иногда вытянутые в длину (рис. 13б), с равномерно утолщенными стенками (рис. 16б, 24а), изодиаметрические, с ясными треугольными утолщениями в углах (рис. 14в, 19); иногда клеточные стенки и углы сильно утолщено утолщены (рис. 18б, 20). Форма и величина клеток листа изменяются у ряда видов от его середины к краям и к основанию. Величина клеток колеблется от 6—10 до 100 мк и служит важным систематическим признаком. Кутикула клеток может быть гладкой, папиллозной, бородавчатой или мамиллозной. Папиллы и бородавки — это выступы утолщенных стенок клеток (рис. 25, 26), мамиллы — выступы не утолщенных клеточных стенок.

Печеночки обладают разнообразными способами вегетативного размножения — все их органы способны вегетативно размножаться (рис. 5 и 21в, 27, 28б).

По распределению половых органов печеночки бывают или однодомными, т. е. антеридии и архегонии на одном и том же растении, или двудомными — антеридии и архегонии на разных растениях.

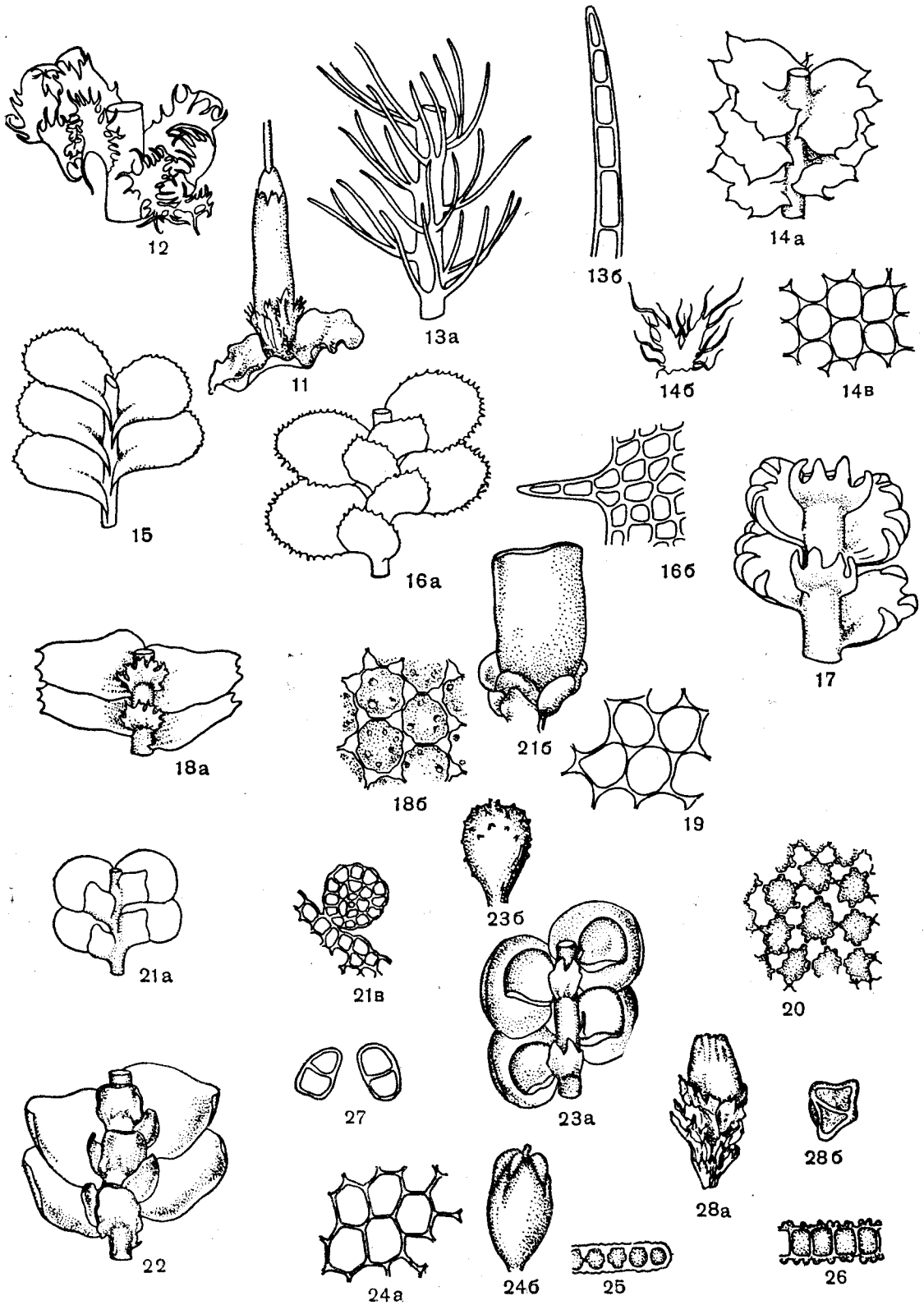
У антоцеротовых антеридии и архегонии неправильно рассеяны в середине слоевища.

У слоевищных юнгерманиевых гаметангии находятся в любом месте слоевища, одиночно или в группах, или же они расположены вдоль срединной жилки, под защитой покровных чешуек. У других они закладываются на половых брюшных веточках (рис. 10а).

У листостебельных юнгерманиевых антеридии закладываются в паузах — отгибах боковых листьев — и могут быть расположены многократно друг над другом, придавая побегу (его верхней части) сержковидный облик. Архегонии находятся на верхушке главного или побочного побега.

Рис. 1—10.

1 — *Anthoceros laevis* Linné: 1а — слоевище с тремя спорогонами, один из них сверху раскрывшийся; 1б — устье; 1в — клетки с хроматофорами; 1г — разрез слоевища (Macvicar, 1926). 2 — *Riellaticophylla* Montagne: женское растение, × 5 (Müller, 1951). 3 — *Riccia warnstorffii* Limpricht: 3а — розетковидное слоевище, × 5; 3б — клетки верхнего эпидермиса слоевища, × 290 (Müller, 1952). 4 — *Ricciocarpus natans* (Linné) Corda: 4а — слоевище плавающей формы; 4б — слоевище на разрезе с неправильными воздушными камерами (Macvicar, 1926). 5 — *Marchantia polymorpha* Linné: 5а — слоевище с щитковидными мужскими подставками; 5б — слоевище с лучевыми женскими подставками; 5в — нижняя поверхность слоевища с брюшными чешуйками и тяжами ризоидов; 5г — брюшные чешуйки; 5д — гладкие ризоиды; 5е — язычковые ризоиды; 5ж — разрез слоевища с штриховатыми утолщениями в клетках и справа с бочонковидной порой; 5з — бочонковидная пора сверху; 5и — выводковая корзиночка (а, б, в, д, е, ж — Мейер, 1947; г — Müller, 1951; з, и — Macvicar, 1926). 6 — *Ricciocarpus* (Linné) Corda: воздушная пора сверху, × 150 (Müller, 1951). 7 — *Pelliolepis quadrata* (Sauter) K. Müller: 7а — воздушная пора сверху, × 150; 7б — воздушная пора на разрезе слоевища, × 150 (Müller, 1951). 8 — *Reboulia hemisphaerica* (Linné) Raddi: 8а — воздушная пора сверху, × 140; 8б — воздушная пора на разрезе слоевища, × 140 (Müller, 1951). 9 — *Riccardia multifida* (Linné) Dumortier: 9а — однодомное растение; 9б — разрез слоевища; 9в — верхушка ветви (Macvicar, 1926). 10 — *Metzgeria furcata* (Linné) Dumortier: 10а — фертильное растение; 10б — слоевище на разрезе (Macvicar, 1926).



Наиболее сложно распределение половых органов у маршанциевых.

У риччиевых архегонии и антеридии погружены в ткань слоевища в особые полости, открывающиеся на его верхней стороне трубчатыми каналами. Они находятся большей частью рассеянно на любых местах слоевища, но совместно; иногда, особенно у южноевропейских видов, антеридии и архегонии могут быть отделены друг от друга и расположены в середине слоевища. У настоящих маршанциевых антеридии или погружены в глубокой борозде, на одной линии в середине слоевища, или расположены в группах в виде овального мясистого диска, прикрытого чешуйками, или же находятся в боковых выемках слоевища.

Группы антеридиев у немногих родов, в том числе у маршанции, и группы архегониев (почти у всех маршанциевых) находятся на более или менее длинных подставках, приподнятых над слоевищем и образующих на своем верхнем конце расширения разной формы; на этих подставках и находятся гаметангии (рис. 5а, б). Подставки представляют собой выросты слоевища или видоизмененные его ветви, на что указывает наличие в них воздушных камер и пор, часто также и язычковых ризоидов. Гаметангии только частично бывают свободными. Обычно они защищены покровными листьями и различного рода обертками. Обертки, окружающие группы архегониев, настолько разнообразны, что служат для различения родов.

Под покровными, или перихециальными ли-

стьями понимают самые верхние стеблевые (боковые и нижние) листья, расположенные ниже архегониев. Они часто крупнее остальных листьев и обычно иной формы (рис. 29). Внутри покровных листьев у листостебельных печеночников имеется обертка, называемая перианцием. Обертка часто килеватая или складчатая, верхнее отверстие — устье — цельнокрайнее, зубчатое до реснитчатого. Форма перианция от цилиндрической до грушевидной. Особенности строения перианция служат для различения видов и родов (рис. 21б, 23б, 24б, 28а, 29). У некоторых родов перианций отсутствует, у других его заменяет мясистый колпачок.

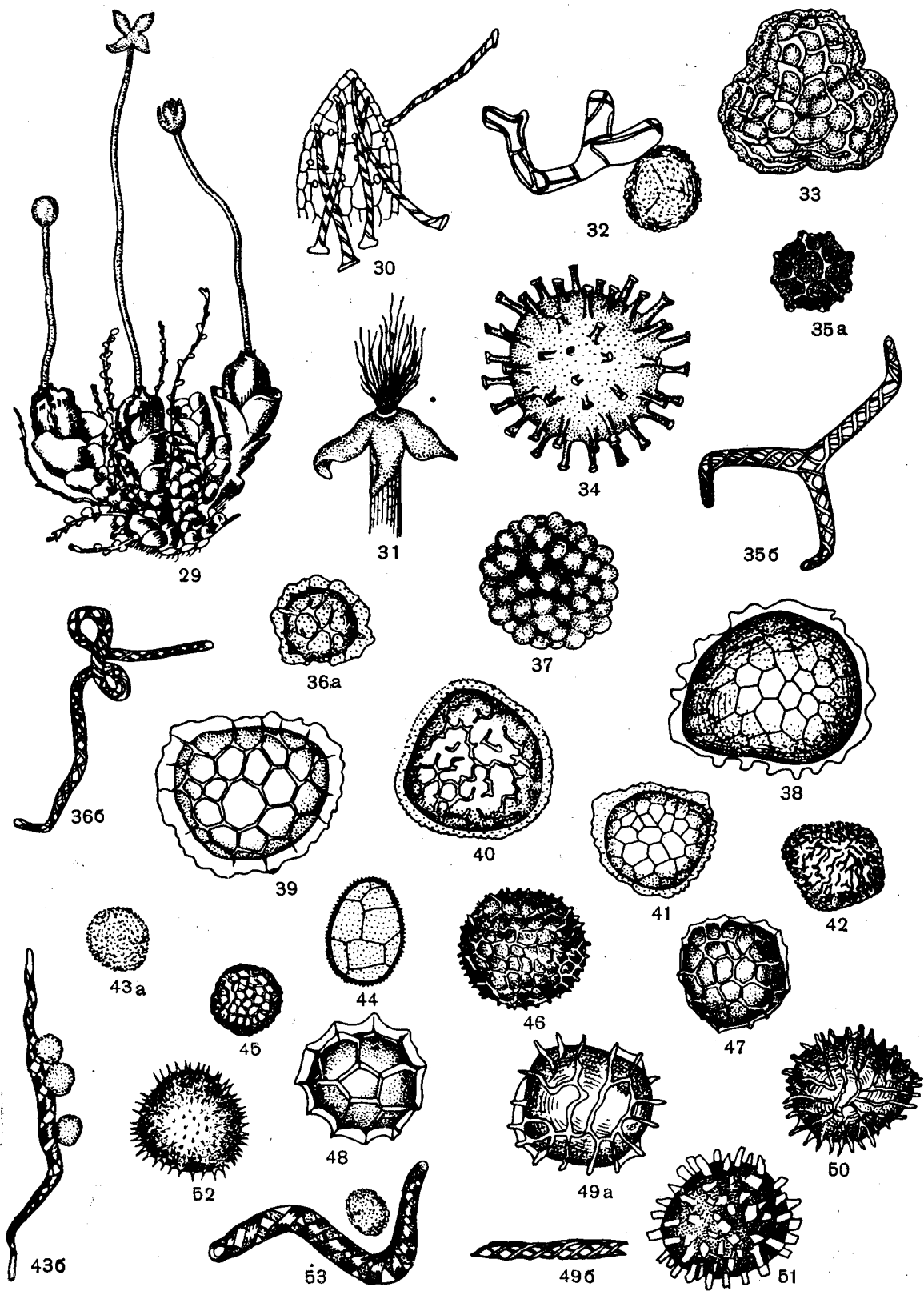
Покровные листья и перианций — измененные листья, поэтому они встречаются только у листостебельных форм. Обертка, или перихеций, у слоевищных печеночников является выростом слоевища. Перихеций у многих слоевищных в виде простой чешуйки или замкнутого кармашка. Он бывает также овальной, колокольчатой, грушевидной, трубчатой и другой формы (рис. 11). Рядом с оберткой, окружающей группы архегониев, развита еще и внутренняя обертка вокруг каждого архегония.

После оплодотворения яйцеклетки архегония сперматозоидом развивается спорофит, который обычно является прямостоячим. Он состоит из спороносной коробочки, ножки и стопы — основания ножки, посредством которой он внедряется в ткань гаметофита. Ножка отсутствует у риччиевых, у которых коробочка лежит погруженной в ткань слоевища, а также у видов *Anthoceros*.

Рис. 11—28.

- 11 — *Pallavicinia lyellii* (Hooker) S. F. Gray: спорофит с короткими, разорванными, сросшимися внизу покровными листочками, окружающими основание цилиндрического перихеция, со слегка выступающим из него сверху колпачком (Macvicar, 1926). 12 — *Ptilidium ciliare* (Linné) Nampre: часть стебля с боковыми и нижними листьями (Macvicar, 1926). 13 — *Blepharostoma trichophyllum* (Linné) Dumortier: 13а — часть стебля с боковыми и нижними листьями; 13б — клетки бокового листа (Macvicar, 1926). 14 — *Barbilophozia lycopodioides* (Wallroth) Loeske: 14а — часть стебля с четырехлопастными листьями; 14б — нижний лист, 14в — клеточная сеть бокового листа с треугольными угловыми утолщениями (Macvicar, 1926). 15 — *Plagiochila asplenoides* (Linné) Dumortier: часть стебля со сбегающими зубчатыми листьями (Macvicar, 1926). 16 — *Scapania nemorosa* (Linné) Dumortier: 16а — часть стебля с килевато-двулопастными зубчатыми листьями; 16б — клеточная сеть листа и его зубец (Macvicar, 1926). 17 — *Lepidozia reptans* (Linné) Dumortier: часть стебля с четырехлопастными боковыми и нижними листьями (Macvicar, 1926). 18 — *Bazzania trilobata* (Linné) S. F. Gray: 18а — часть стебля с боковыми и нижними листьями; 18б — клеточная сеть бокового листа с сильными утолщениями в углах клеток (Macvicar, 1926). 19 — *Bazzania tricrenata* (Wahlenberg) Pearson: клеточная сеть бокового листа с треугольными угловыми утолщениями клеток (Macvicar, 1926). 20 — *Bazzania pearsoni* (Stephani) Pearson: клеточная сеть бокового листа с узловатыми угловыми утолщениями клеток (Macvicar, 1926). 21 — *Radula complanata* (Linné) Raddi: 21а — часть стебля с двулопастными листьями; 21б — гладкий перианций; 21в — выводковая почка на краю листа (Macvicar, 1926). 22 — *Madotheca platyphylla* (Linné) Dumortier: часть стебля с двулопастными боковыми и цельными нижними листьями (Macvicar, 1926). 23 — *Frullania dilatata* (Linné) Dumortier: 23а — часть стебля с двулопастными боковыми и нижними листьями, у боковых листьев нижняя лопасть колпачковидная, сбоку — столбик; 23б — сверху бугорчатый перианций (Macvicar, 1926). 24 — *Lejeunea cavifolia* (Ehrhart) Lindberg: 24а — клеточная сеть листа; 24б — сверху килеватый перианций (Macvicar, 1926). 25 — *Odontochisma denudatum* (Nees) Dumortier: папиллозные клетки листа на его разрезе (Macvicar, 1926). 26 — *Scapania aequiloba* (Schwagrichen) Dumortier: бородавчатые клетки листа на его разрезе (Macvicar, 1926). 27 — *Lophozia heterocolpa* (Thedenius) Howe: две двуклеточные выводковые почки (Macvicar, 1926). 28 — *Lophozia excisa* (Dickson) Dumortier: 28а — перианций сверху продольно-носкладчатый; 28б — угловатая двуклеточная выводковая почка (Macvicar, 1926).





Питание спорофита в основном осуществляется через стопу за счет гаметофита. У маршанциевых ножка очень короткая, у юнгерманиевых она значительно длиннее — до 10 см (рис. 29). Строение ножки, видимое на поперечном разрезе ее, имеет важное систематическое значение.

Коробочка бывает шаровидная, овальная до цилиндрической, желтая, желто-бурая до почти черно-бурой, длиной до 2,2 мм, шириной 1,5 мм. Устьица и колонка отсутствуют (кроме *Anthoceros*). У антоцеротовых (кроме *Notothylas*) коробочка стручковидная, длиной до 13 мм, без ножки, с толстостенным эпидермисом, с настоящими устьицами и обильными хлоропластами в стенке (рис. 1а, б).

Стенка коробочки у всех маршанциевых однослойная, у юнгерманиевых и антоцеротовых — многослойная. В клетках стенки часто имеются характерные для отдельных видов утолщения (кольчатые, узловатые, сетчатые и др.). Строение стенки коробочки (утолщения в наружных и внутренних слоях, количество слоев и т. д.) имеет важное систематическое значение.

Наиболее простой способ освобождения спор состоит в разрушении нежной однослойной стенки коробочки (у риччиевых и сферокарпо-

вых). У слоевищных юнгерманиевых коробочка неправильно разрывается на многие части. У маршанциевых она (с однослойной стенкой) открывается посредством отбрасывания многослойной крышечки. У антоцеротовых коробочка разрывается по длине на две спирально закрученные или ложковидные створки. У листостебельных юнгерманиевых коробочка правильно растрескивается продольными щелями на четыре и более створки, причем глубина растрескивания и ширина створок различны у отдельных родов (рис. 29).

У немногих печеночников споры остаются соединенными по четыре в тетрады (рис. 33), у большинства же тетрады спор перед их рассеиванием распадаются. Поражают, особенно у слоевищных форм, разнообразие величины спор (от 6—7 до 200 м), окраски, скульптуры наружной оболочки — экзины<sup>1</sup> (рис. 32—53). Некоторые виды родов *Sphaerocarpus* и *Fossombronia* (рис. 45—52) определены только по их спорам. Наиболее распространенные виды имеют и большее количество спор в коробочке. У маршанции группа гаметангиев может производить до 7 млн. спор.

<sup>1</sup> На спорах различают еще периспорий — самый наружный слой, лежащий на экзине.

#### Рис. 29—53.

- 29 — *Solenostoma crenulata* (Smith) Stephani: растение с коробочками на длинных ножках, частью не раскрытыми, четырьмя створками, в основании ножек — перианции килеватые, с выростами на киях, × 7 (Müller, 1911). 30 — *Lejeunea cavifolia* (Ehrhart) Lindberg: створка коробочки с элатерами, прикрепленными к ее верхушке (Müller, 1951). 31 — *Pellia epiphylla* (Linné) Corda: раскрытая коробочка с пучком элатероносцев, прикрепленных к ее дну (Müller, 1951). 32 — *Anthoceros laevis* Linné: спора и элатера, × 350 (Müller, 1951). 33 — *Sphaerocarpus texanus* Austin: споры, × 235 (Müller, 1951). 34 — *Riella helicophylla* Montagne: спора шиповатая, шипы на концах немного вздутые и чашевидно углубленные, × 350 (Müller, 1951). 35 — *Targionia hypophylla* Linné: 35a — спора красно-бурая, с широкой, светлой городчатой оторочкой, × 250; 35b — вильчатая элатера, × 250 (Müller, 1951). 36 — *Reboulia hemisphaerica* (Linné) Raddi: 36a — спора с крупными полями, с широкой (до 10 м) желтой бородавчато-точечной, по краю городчатой оторочкой, × 250; 36b — многократно извитая элатера с двумя спиралями, × 250 (Müller, 1952). 37 — *Clevea hyalina* (Sommerfeld) Lindberg: спора ржаво-красная, густо покрытая крупными папиллами, × 450 (Müller, 1952). 38 — *Ricciocarpus natans* (Linné) Corda: спора черно-бурая, с полями, по краю глубоко городчатая, с оторочкой, × 640 (Müller, 1952). 39 — *Riccia duplex* Lorbeer: спора черно-бурая, с крупными полями и широкой (до 10 м) желтой, по краю городчатой оторочкой, × 350 (Müller, 1952). 40 — *Riccia crystallina* Linné: спора черно-бурая, с узкой (до 4 м) светлой цельнокрайней тонкобордавчатой оторочкой, снаружи с неправильными валиками, частично также с неполными шестиугольными полями, × 350 (Müller, 1952). 41 — *Riccia huebeneriana* Lindenberg: спора бурая, с шестью — восемью полями, также с папиллами на углах полей и с желтой городчатой оторочкой, × 50 (Müller, 1952). 42 — *Riccia frostii* Austin: спора бурая до желто-красной, округло-угловатая, с городчатой оторочкой, снаружи с извилистыми и разветвленными валиками или с неясными и мелкими полями, × 350 (Müller, 1952). 43 — *Riccardia pinguis* (Linné) S. F. Gray: 43a — спора шаровидная, красно-бурая, тонкобородавчатая, × 500; 43b — элатеры с одной спиралью, сбоку три споры, × 250 (Müller, 1954). 44 — *Pellia borealis* Lorbeer: спора многоклеточная, овальная (Müller, 1954). 45 — *Fossombronia incurva* Lindberg: спора мелкая, красно-бурая, с мелкими, неправильными полями, по краю тупо папиллозная, × 500 (Müller, 1954). 46 — *Fossombronia crozalsii* Corbière: спора с шестиугольными не повсюду полными полями, на углах полей с короткими шипами, × 500 (Müller, 1954). 47 — *Fossombronia dumortieri* (Huebener et Genth) Lindberg: спора буро-желтая, с пятью-шестью полями, с оторочкой, × 500 (Müller, 1954). 48 — *Fossombronia angulosa* (Dickson) Raddi: спора бурая, с крупными шестиугольными полями, с широкой желтой оторочкой, × 500 (Müller, 1954). 49 — *Fossombronia husnotii* Corbière: 49a — спора снаружи с часто вильчатыми или соединенными в неправильные поля пластиночками, по краю с 19—25 шипами длиной до 5 м, частично соединенными друг с другом посредством пластиночек; 49b — часть элатеры, × 500 (Müller, 1954). 50 — *Fossombronia wondraczekii* (Corda) Dumortier: спора черно-бурая, с 30—35 шипами по краю × 500 (Müller, 1954). 51 — *Fossombronia caespitiiformis* De Notaris: спора черно-бурая, с линейными притупленными плоскостными шипами; иногда отдельные шипы соединены друг с другом посредством пластиночек, × 500 (Müller, 1954). 52 — *Fossombronia exinata* Macvicar: спора темно-бурая, густо игловидно-шиповатая, с длинными (3—4 м), заостренными шипами, × 500 (Müller, 1954). 53 — *Anthelia julacea* (Linné) Dumortier: спора красно-бурая, тонкобородавчатая и дуспиральная элатера, × 250 (Müller, 1954).

Споры обычно смешаны с пружинками, или элатерами,— стерильными клетками червевидной, булавовидной или коленчатой формы. Элатеры представляют собой тонкостенные прозрачные нечленистые, слегка извилистые образования (рис. 32, 35б, 36б, 43б, 49б, 53), стенки которых обычно укреплены одной (рис. 43) или двумя (рис. 3б, 53), реже тремя — четырьмя окрашенными спиральными утолщениями. Число спиралей и их толщина изменяются у отдельных родов. Элатеры свободно лежат в зрелой коробочке, или они одним концом плотно прикреплены к верхушкам створок с их внутренней стороны и при раскрывании коробочки стоят перпендикулярно к створкам (рис. 30).

Элатеры отсутствуют у риччиевых, у других они заменены особыми стерильными клетками. У антоцеротовых элатеры неправильной формы, часто коленчато согнуты и состоят из многих однорядных клеток, с неправильными утолщениями или без них (рис. 32).

## ПОРЯДОК ANTHOCEROTALES. ANTOЦЕРОТОВЫЕ

Слоевищные растения простого строения, с одним большим линзовидным хлоропластом с пиреноидом в каждой клетке. В ткани слоевища имеются слизевые полости. На нижней стороне слоевища — полости, заполненные слизью и колониями водоросли *Nostoc*. Ризоиды гладкие. Антеридии и архегонии в группах, расположены в полостях ткани верхней стороны слоевища. Колпачок отсутствует. В основании спорогона — цилиндрический перихеций. Спорофит клубневидной стопой погружен в ткань слоевища. Коробочка стручковидная или вытянутоовальная, с зародышевой тканью в основании, с многослойной стенкой, с устьицами или без них, растрескивающаяся на две створки, в середине с нитевидной колонкой или без нее. Споры окружены коленчато согнутыми или овальными элатерами с неправильными спиральными утолщениями или без них.

Вегетативное размножение у некоторых видов происходит посредством клубеньков на нижней стороне слоевища или разветвлений на его верхней стороне.

Содержит два семейства, четыре рода, свыше 200 видов.

Некоторыми авторами Anthocerotales выделяется в особый класс — Anthocerotae.

<sup>1</sup> Сходные образования — нити со спиральными утолщениями (капиллиции) — имеются в спорангиях миксомицетов (слизевиков), но отличаются от элатер иной формой, окраской и т. п.

У некоторых родов слоевищных юнгерманиевых в коробочке находятся еще элатероносцы. Они плотно прикрепляются пучком ко дну коробочки и при ее раскрывании стоят в ее середине в виде кисточки (рис. 31). Они бывают также прикреплены ко дну и к верхушке коробочки и при ее раскрывании, разрываясь, остаются еще некоторое время в виде маленьких пучков на верхушках всех четырех створок.

У сферокарповых, в том числе и у *Riella*, вместе со спорами находятся мелкие, округлые до вытянуто-яйцевидных стерильные клетки без утолщений. Эти стерильные клетки не гомологичны элатерам. И те и другие клетки служат для питания материнских клеток спор, а элатеры, кроме того, и для рассеивания зрелых спор.

Элатеры характерны для печеночников<sup>1</sup>, что позволяет при их наличии безошибочно отнести ископаемое растение к последним. Hepaticae распадаются на три порядка: Anthocerotales, Marchantiales и Jungermaniales.

## СЕМЕЙСТВО ANTHOCEROTACEAE DUMORTIER, 1842

Слоевище округлое, розетковидное, обычно 2—5 см размером, в середине жилковидно утолщенное, на нижней стороне у некоторых видов с колониями *Nostoc*. Коробочка длиной 1—10 см, стручковидная, далеко выступающая из перихеция, от верхушки растрескивающаяся на две спирально закручивающиеся створки, в середине с нитевидной колонкой. Стенка коробочки сначала зеленая, большей частью с устьицами. Элатеры часто коленчато согнутые, членистые, со спиральными или без них. Три рода, распространенных во всех частях света. В ископаемом состоянии известно из неогена.

*Anthoceros* Linné, 1753. Тип рода—*A. punctatus* Linné, 1753; современный. Слоевище округлое, величиной 1—3 см, иногда крупнее. По краю лопастное или многократно разорванное, многослойное, частично с крупными слизевыми полостями, на лопастях однослойное. Наружный слой стенки коробочки образован очень толстостенными, мелкими, вытянутыми в длину клетками, с бобовидными замыкающими клетками вокруг щели устьица. Колонка нитевидная. Элатеры коленчато согнутые, из двух—пяти клеток, со спиральными утолщениями в стенках или без них. Споры или чернобурые, густошиповатые, или желто-зеленые и гладкие до бородавчатых. Около 200 современных видов, родственные отношения которых еще слабо выяснены. С олигоцена. Споры двух—трех видов в неогене Германии.

## ПОРЯДОК MARCHANTIALES. МАРШАНЦИЕВЫЕ

Слоевище дихотомически ветвящееся, состоящее из основной и (кроме Sphaeroscarpineae) ассимиляционной тканей. Последняя состоит из воздушных камер, частично с ассимиляционными нитями, и воздушных пор. На нижней стороне слоевища обычно развиты брюшные чешуйки, гладкие и язычковые ризоиды. Гаметангии одиночные или в группах на поверхности слоевища, на главных, боковых или брюшных ветвях, у некоторых родов приподняты на особых подставках. У отдельных родов вокруг каждого оплодотворенного архегония образуется защитная обертка. Стенка коробочки в клетках или без них. Коробочка открывается путем разрыва своей стенки, распада верхней части стенки или отпадения многослойной крышечки. Споры, довольно крупные, смешаны с элатерами (пружинками); иногда вместо последних имеются шаровидные до овальных стерильные клетки без утолщений. У некоторых родов развиты выводковые почки.

Содержит 32 рода и свыше 400 видов, распространенных во всех частях света.

### ПОДПОРЯДОК SPHAEROCARPINEAE (SPHAEROCARPALES)

Слоевище простого строения: у наземных форм — в виде розетки, у водных — в виде прямостоячего стебля с однослойным волнистым спинным крылом. Воздушные камеры и воздушные поры отсутствуют. Брюшные чешуйки листоватые или в виде слизевых клеток. Ризоиды только гладкие. Антеридии шаровидные в отдельных обертках или в рядах по краю спинного крыла. Архегонии окружены крупной грушевидной, сверху открытой оберткой. Коробочка шаровидная, на короткой ножке. Стенка коробочки однослойная, без утолщений, разрушающаяся к созреванию спор. Последние смешаны со стерильными шаровидными зелеными клетками; элатеры отсутствуют.

Содержит два семейства с двумя родами (до 25 видов), распространенных в Средиземно-Атлантической области Европы, в Ю. Африке, Передней Индии, Ср. Азии и в Америке.

*Naiadita* Вuckman, 1850, emend. Haggis, 1938 (*Naiadites* Buckman, 1844; *Naiades* Jones, 1862). Тип рода — *Naiadita lanceolata* Buckman, 1850, emend. Haggis, 1938 (*Naiadites acuminatus* Buckman, 1844; *Naiadita obtusa* Buckman, 1850; *N. petiolata* Buckman, 1850; *N. acuminata* Buckman, 1850; *Lycopodites*

*lanceolatus* Seward, 1904); рэт, Англия. Стебель простой или ветвистый. Ризоиды гладкие. Листья расположены спирально вокруг стебля, попеременно приросшие широким основанием, ланцетные, к верхушке стебля более круглые, к его основанию более суженные, однослойные, без жилки. Клетки прямоугольные, тонкостенные, к краям листа более мелкие. Антеридии неизвестны. Архегонии боковые, на коротком стебельке, который позже, после оплодотворения архегония, удлиняясь, образует ножку; архегонии вначале голые, сидячие, позже стебельчатые, окружены перианцием из четырех несросшихся листьев, сходных с обычными. Коробочка шаровидная, с небольшой полушаровидной стопой, на ложной ножке. Стенка коробочки из одного слоя квадратных клеток с равномерно утолщенными стенками; зрелая коробочка наполнена тетрадами спор, не содержит каких-либо стерильных клеток и разрывается неправильно. Споры без щели, линзовидные, диаметром 80—100  $\mu$ . В полярном положении округло-треугольные. Оболочка двуслойная: экина толщиной около 2  $\mu$ , мелко-точечная; периспорий толщиной 1  $\mu$ . На дистальной стороне тупые бугорки, на проксимальной — острые шипы. Контур волнистый. Выводковые органы чашевидные, с цельным или лопастным краем, состоящие из однослойной пластинки, сходной с листьями. Выводковые почки овальные, многоклеточные. Прорастание почек верхушечное, без стадии протонемы (рис. 54). Монотипен. Рэт Англии.

Примечание. Это своеобразное ископаемое растение сравнивается Гаррисом (Haggis, 1938, 1939) с современным родом *Riella* Montagne (Sphaeroscarpineae) по округлому и прямостоячему стеблю, по форме и структуре листа, ризоидов, положению архегониев на стебле, спорам и по водному образу жизни, а с подпорядком Sphaeroscarpineae — по спорифиту и перианцию. В то же время оно резко отличается от Sphaeroscarpineae радиальным строением стебля и наличием односторонней верхушечной клетки у листьев. Гаррис считает, что *Naiadita* является примитивным типом, и рассматривает ее как член порядка Sphaeroscarpales (подпорядок Sphaeroscarpineae, близкий к сем. Riellaceae, возможно, даже предковой формой для *Riella*).

### ПОДПОРЯДОК MARCHANTIINEAE

Слоевище многослойное. Ассимиляционная ткань с воздушными камерами и воздушными порами (кроме *Dumortiera* Nees). Воздушные камеры частично с хлорофиллоносными нитями или выполнены клеточными пластинками. Воздушные поры простые или бочонковидные.



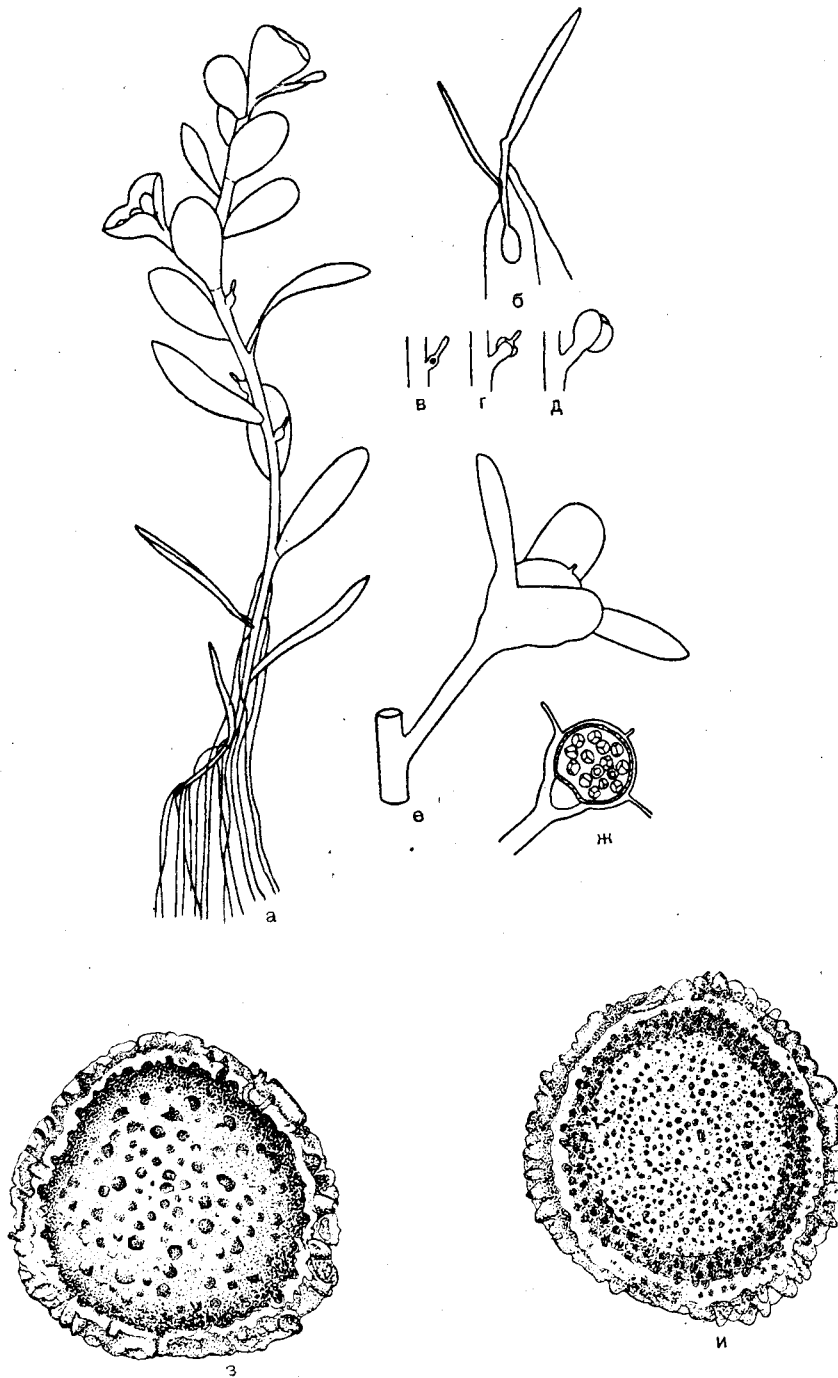


Рис. 54.

54 — *Naiadita lanceolata* Buckman, emend. Harris: а — растение с ризоидами, листьями, архегониями и выводковыми органами, примерно  $\times 7$ ; б — прорастающая выводковая почка с молодым растеньицем, несущим два листочка и ризоиды, примерно  $\times 10$ ; в — д — три стадии развития перианция и ножки, примерно  $\times 10$ ; е — ножка с перианцием из несросшихся листьев внизу, сверху с коробочкой, заключенной в колпачке, примерно  $\times 10$ ; ж — продольный разрез через коробочку со стопой,  $\times$  около 10; з — спора, вид с дистальной стороны,  $\times 450$ ; и — спора, вид с проксимальной стороны,  $\times 450$ : рэт, Англия (реставрация, Harris, 1938)

Слоевиде на нижней стороне с двумя—четырьмя—шести рядами брюшных чешуек (кроме *Dumortiera*), с гладкими и язычковыми ризоидами. Гаметангии закладываются на верхней стороне, позади верхушки слоевища. Антеридии и архегонии соединены в группы, большей частью приподняты на подставках. Спорофит со стопой, ножкой и коробочкой; последняя шаровидная или овальная. Стенка коробочки с кольчатыми утолщениями или без них. Споры смешаны с элатерами (кроме *Corsinia* Raddi).

язычковые ризоиды, воздушные камеры и воспроизводящие органы — гаметангии (рис. 55, 56). Около 10 видов, только в ископаемом состоянии. Пермь — неоген. Бардинский ярус перми Урала (*M. lorea* Zalessky), н. мел нижнего течения Алдана (Якутия); н. юра Австралии, юра Англии, н. мел Патагонии, в. мел Канады, эоцен и миоцен Франции, США.

*Marchantiolites* Lundblad, 1954. Тип рода — *M. porosus* Lundblad, 1954; лейас, Швеция. Ископаемые стерильные слоевища

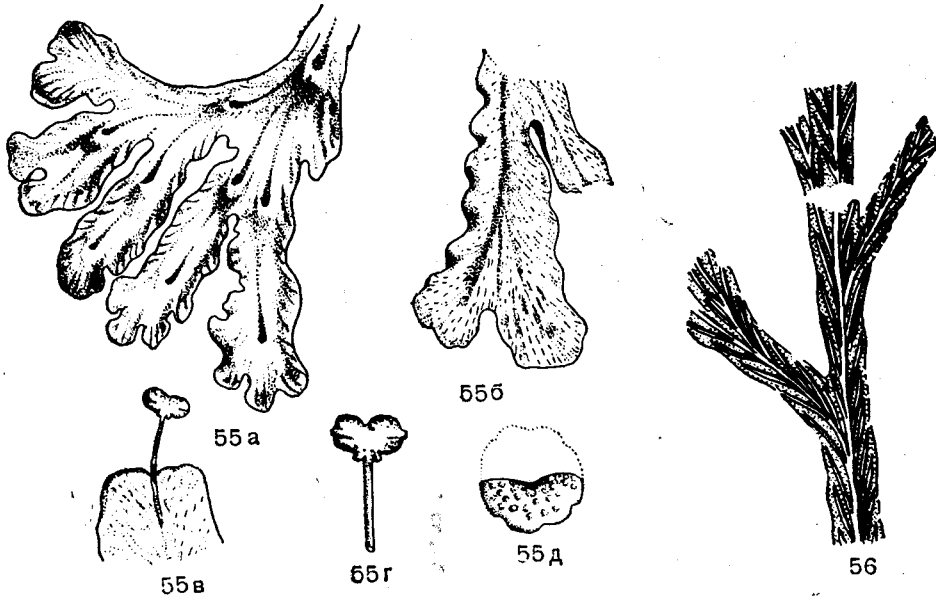


Рис. 55—56.

55 — *Marchantites sezannensis* Brongniart: 55a — реставрированное слоевище, увел.; 55б — часть слоевища, немного увел.; 55в — 55д — мужские подставки при разных увеличениях; эоцен, Франция (Schimper, 1874). 56 — *Marchantites lorea* Zalessky: стерильное слоевище с нижней стороны,  $\times 2$ ; ср. пермь бардинский ярус Урал (Залесский 1937)

Содержит до 27 родов, около 200 видов, распространенных во всех частях света. Появляется, по-видимому, с перми.

Примечание. Согласно Лундблад (1955, стр. 34), через *Marchantites hallei* Lundblad осуществляется связь во времени между предполагаемыми юрскими членами *Marchantiineae* и третичной *Marchantites sezannensis* Brongniart, что свидетельствует о длительной геологической истории *Marchantiineae*. Это, по нашему мнению, подтверждается также находкой в среднепермских отложениях Урала *M. lorea* Zalessky (Залесский, 1937).

*Marchantites* Brongniart, 1849, emend. Walton, 1925. Тип рода — *M. sezannensis* Brongniart, 1849; эоцен, Сезанн, Франция. Включает признаки *Marchantiineae*, приведенные выше. Наиболее характерные признаки: брюшные чешуйки (два — четыре ряда), гладкие и

печеночников, сохранившаяся клеточная структура которых обнаруживает воздушные поры, сходные с воздушными порами, характеризующими *Marchantiineae*. В эпидермальном слое слоевища у типичного образца воздушные поры, возвышающиеся над плоскостью слоевища, окружены (каждая из них) концентрическим кольцом из пяти-семи многоугольных клеток; края отверстий и радиальные стенки сильно кутинизированы; диаметр отверстия около  $24\mu$  (рис. 57). Монотипен. Лейас Швеции.

#### ПОДПОРЯДОК RICCIINEAE

Слоевиде многослойное, большей частью розетковидное, у водных форм — узколентовидное. Ассимиляционная ткань с воздушными

камерами и воздушными порами или без последних. Воздушные поры простые, с замыкающими клетками (Охумитриасеае) или без них (Рисциасеае), на верхней стороне с узким срединным желобком, на нижней — с брюшными чешуйками (один, позже два ряда), с гладкими и язычковыми ризоидами. Гаметангии погружены в ткань слоевища в его середине. Коробочка шаровидная, без ножки и стопы, погруженная в слоевище, при созревании разрушающаяся. Очень крупные споры лежат в брюшке архегония и смешаны со стерильными мелкими клетками. Элатеры отсутствуют.

Содержит три рода, свыше 200 видов, распространенных во всех частях света.

*Riccia* Linné, 1753. Тип рода — *R. crystallina* Linné, современный. Наземные или погруженные в воду формы. Брюшные чешуйки мелкие. Ассимиляционная ткань из параллельных клеточных столбиков, отделенных друг от друга воздушными каналами, или из воздушных камер, ограниченных клеточными нитями. Воздушные поры большей частью отсутствуют. Гаметангии рассеяны по всей верхней поверхности слоевища и погружены в его ткань. Свыше 100 современных видов, распространенных повсюду. Миоцен — ныне. Сармат Венгрии (определение не вполне достоверное).

*Ricciospis* Lundblad, 1954. Тип рода — *R. florini* Lundblad, 1954; лейас, Швеция. Ископаемые стерильные слоевища печеночников, обнаруживающие более близкое сходство скорее с Рисциеае, чем с какой-либо другой группой.

## ПОРЯДОК JUNGERMANIALES. ЮНГЕРМАНИЕВЫЕ

Слоевище простого строения или облиственный стебель. Слоевище многослойное из одинаковых, сверху и книзу более мелких клеток или однослойное, только в области срединной жилки многослойное, без воздушных камер, воздушных пор и брюшных чешуек. Листостебельные формы прямостоячие и трехрядно облиственные, или лежащие, с двумя рядами боковых листьев и с одним рядом более мелких нижних листьев (амфигастрий), иногда редуцированных или отсутствующих. Ризоиды только гладкие. Женские гаметангии расположены на верхней (спинной) стороне побега (анакрогинные юнгерманиевые) или на верхушке побега (акрогинные юнгерманиевые). Обертка вокруг архегониев состоит из мясистого колпачка (или из перихеция), образованного выростами слоевища или (у листостебельных форм) из перианция, образованного сросшимися между собой листьями. Коробочка шаровидная или яйцевидная, всегда без колонки и устьиц.

У описанных видов этого рода слоевища простые или соединены в группы округлой формы, образующие розетки из скученных долей. Последние обнаруживают ясные срединные желобки (столь характерные для риччиевых), идущие от центра слоевища к его краевым лопастям и также дихотомически разветвляющиеся. Эпидермальные клетки многоугольные, толстостенные. Ризоиды язычковые и гладкие, одноклеточные или многоклеточные, с косыми поперечными стенками, изредка разветвленные. Брюшные чешуйки не обнаружены (рис. 58). В ископаемом состоянии два вида. Лейас Ю. Швеции.

Лундблад сравнивает реконструированное изображение *Ricciospis florini* с современными *Riccia warnstorffii* Limpricht, *Ricciolepis natans* (Linné) Corda и с ископаемым *Hepaticites* sp. из каменноугольных отложений Англии. Лундблад (1954) также высказала предположение о том, что описанный ею по спорам новый род *Ricciosporites* с видом *R. tuberculatus* (рис. 59) тождествен по спорам *Ricciospis*. Однако дополнительные исследования (Лундблад, 1959) показали, что *Ricciosporites* не относится к риччиевым и что вопрос о его родстве вообще остается открытым.

*Ricciosporites* Lundblad, 1954. Тип рода — *R. tuberculatus* Lundblad, 1954; рэт — лейас, Швеция. Споры шаровидно-тетраэдрические, всегда соединенные в тетрады, диаметром 60—148 м; диаметр спор до 50 м (рис. 59). Один вид. Рэт — лейас Швеции.

Стенка коробочки обычно многослойная, открывание чаще посредством растрескивания продольными щелями на четыре и более створок. Споры смешаны с элатерами.

Заключает 202 рода, около 780 видов, распространенных во всех частях света.

## ПОДПОРЯДОК ANAKROGYNINEAE

Гаметофит преимущественно слоевищный, реже с более или менее правильным образованием листьев. Слоевище однослойное или многослойное, со срединной жилкой или без нее, построенное в общем из однородных клеток, за исключением сравнительно удлиненных клеток жилки. У облиственных форм листья расположены продольно оси слоевища, т. е. образованы более или менее глубокими его выемками в виде листовидных лопастей, они поперечно приросшие или преобразованные в пластинки, или же они сбегачие. Разветвление вильчатое, реже

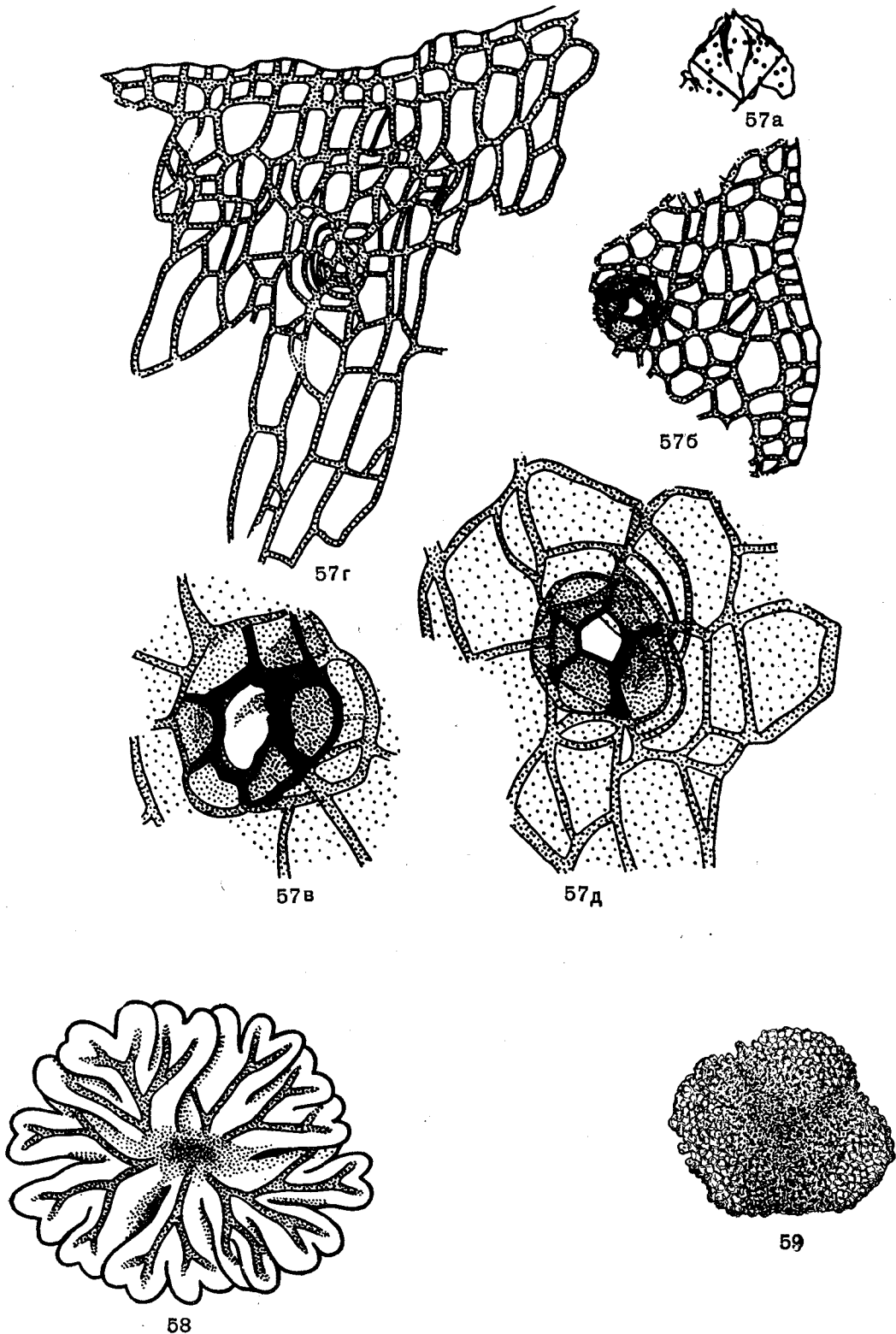


Рис. 57—59.

57 — *Marchantiolites porosus* Lundblad: 57a — распределение воздушных пор на поверхности слоевища (голотип),  $\times 200$ ; 57b — воздушная пора (голотип),  $\times 500$ ; 57c — часть слоевища с воздушными порами (голотип),  $\times 200$ ; 57d — воздушная пора,  $\times 500$ ; лейас, Швеция (Lundblad, 1954). 58 — *Ricciosporites florini* Lundblad: реставрированное слоевище,  $\times 2$ ; лейас, Швеция (Lundblad, 1954). 59 — *Ricciosporites tuberculatus* Lundblad: тетрада спор,  $\times 300$ ; рэт — нижний лейас, Швеция (Lundblad, 1954)



перистое; часто развиты еще брюшные вегетативные и особенно фертильные короткие веточки. Архегонии спинные. Молодой спорофит окружен колпачком или перихецием, либо тем и другим. Стенка коробочки двуслойная или многослойная, с поперечно проходящими в ней кольчатыми утолщениями или без них. Элатеры, частично элатероносцы, приросшие ко дну коробочки или к верхушкам створок с внутренней стороны. Анакроегинные юнгерманиевые — очень древняя группа. Палеозойские (в. карбон) и отчасти мезозойские (триас, юра) печеночники (*Hepaticites* sp.) сравнивают почти со всеми современными родами анакроегинных юнгерманиевых, что говорит, по-видимому, о древнем происхождении этой группы, и следовательно, о ее примитивности.

#### СЕМЕЙСТВО DILAENACEAE DUMORTIER,

1822

Слоевище однослойное, с толстой срединной жилкой, в середине с одним тонким тяжем из очень узких и длинных клеток с утолщенными стенками. На верхней стороне слоевище с крупным цилиндрическим перихецием, окруженным в основании воротничком из расщепленных покровных листочков. Колпачок многослойный, заключенный в перихеции. Ножка коробочки (на поперечном срезе) образована многочисленными однородными клетками. Коробочка на длинной ножке, цилиндрическая, раскрывается створками, остающимися вверх в соединении. Стенка коробочки двух-пятислойная, без утолщений. Споры неясносетчатые. Элатероносцы отсутствуют или редуцированы. 10 родов, до 100 видов, распространенных ныне во всех частях света. В ископаемом состоянии известно из олигоцена.

*Pallavicinia* S. F. Gray, 1821 (*Blyttia* Endlicher, 1839). Тип рода — *Jungermania lyellii* Hooker, 1816; современный. Слоевище лентовидное, на верхушке неглубоко вырезанное. Антеридии шаровидные, короткостебельчатые, расположенные в два продольных ряда на середине линейных лопастей и скрытые овальными, по краю острозубчатыми черепитчатыми чешуйками. Перихеций на середине верхней поверхности слоевища или на брюшных побегах цилиндрический, двух-трехслойный, вверх складчатый, по краю зубчатый или реснитчатый. Наружная обертка образована сильно расщепленными, в основании сросшимися листочками, окружающими только в основании внутреннюю обертку (рис. 60). Около 30 видов. В ископаемом состоянии известен один вид, не

отождествляемый с современным. Олигоцен Экса, Прованса (Франция). Современное распространение — преимущественно в тропиках и в южном полушарии.

*Metzgeriites* Steere, 1946. Тип рода — *Hepaticites globosus* Harris, 1931; рэт — лейас, залив Скорсби, В. Гренландия. Включает признаки *Jungermaniales anakrogynineae*, приведенные выше. Стир (Steere, 1946) предложил этот новый род для ископаемых печеночников, обнаруживающих ясное сходство с анакроегинными юнгерманиевыми, но не могущими быть отнесенными к какому-либо определенному роду. Название рода основано им на сем. Metzgeriaceae, которое одно время рассматривалось некоторыми авторами как включающее всех представителей настоящего подпорядка. Касаясь родства *M. globosus*, Стир (1946, стр. 307) замечает, что изображение этого ископаемого печеночника, данное Гаррисом (1931, фиг. 6 и 9—11), очень сходно с родами (*Moerckia* Gottsche, *Blasia micheli* Linné, *Blyttia* Endlicher), с которыми его сравнивает Гаррис, но так же сходно и с *Symphyogyna* Nees et Montagne и другими близкими родами, находимыми теперь в тропиках Америки. Ввиду несомненного родства этого ископаемого растения с анакроегинными юнгерманиевыми, Стир и перемещает его из р. *Hepaticites* в р. *Metzgeriites*, что не делает в отношении других гренландских членов р. *Hepaticites* из-за их неопределенного родства. Монотипен. Рэт — лейас В. Гренландии.

#### ПОДПОРЯДОК АКРОГЫНИНЕАЕ

Гаметофит расчленен на стебель и листья. Стебель лежачий или прямостоячий, с ризоидами на нижней стороне, чаще трехрядно облиственный, с двумя рядами боковых листьев и с одним рядом более мелких, нижних листьев, часто иной формы, иногда редуцированных или отсутствующих. Боковые листья двулопастные, многолопастные или цельные, плоско сбегające со стебля или набегающие на стебель; или же килевато-складчатые, двулопастные с верхней и нижней лопастями и тогда чаще поперечно приросшие, причем нижняя лопасть часто преобразована в ушковидное образование. Женские гаметангии закладываются всегда на верхушке побега, приостанавливая его рост, и поэтому бывают верхушечными на главном, боковом или брюшном побеге. Оплодотворенный архегоний окружен перианцием, отсутствующим у некоторых родов. Коробочка на довольно длинной ножке, стенка ее многослойная, с утолщениями различного рода. Элатеры в большом количестве, свободные, смешанные со спорами,

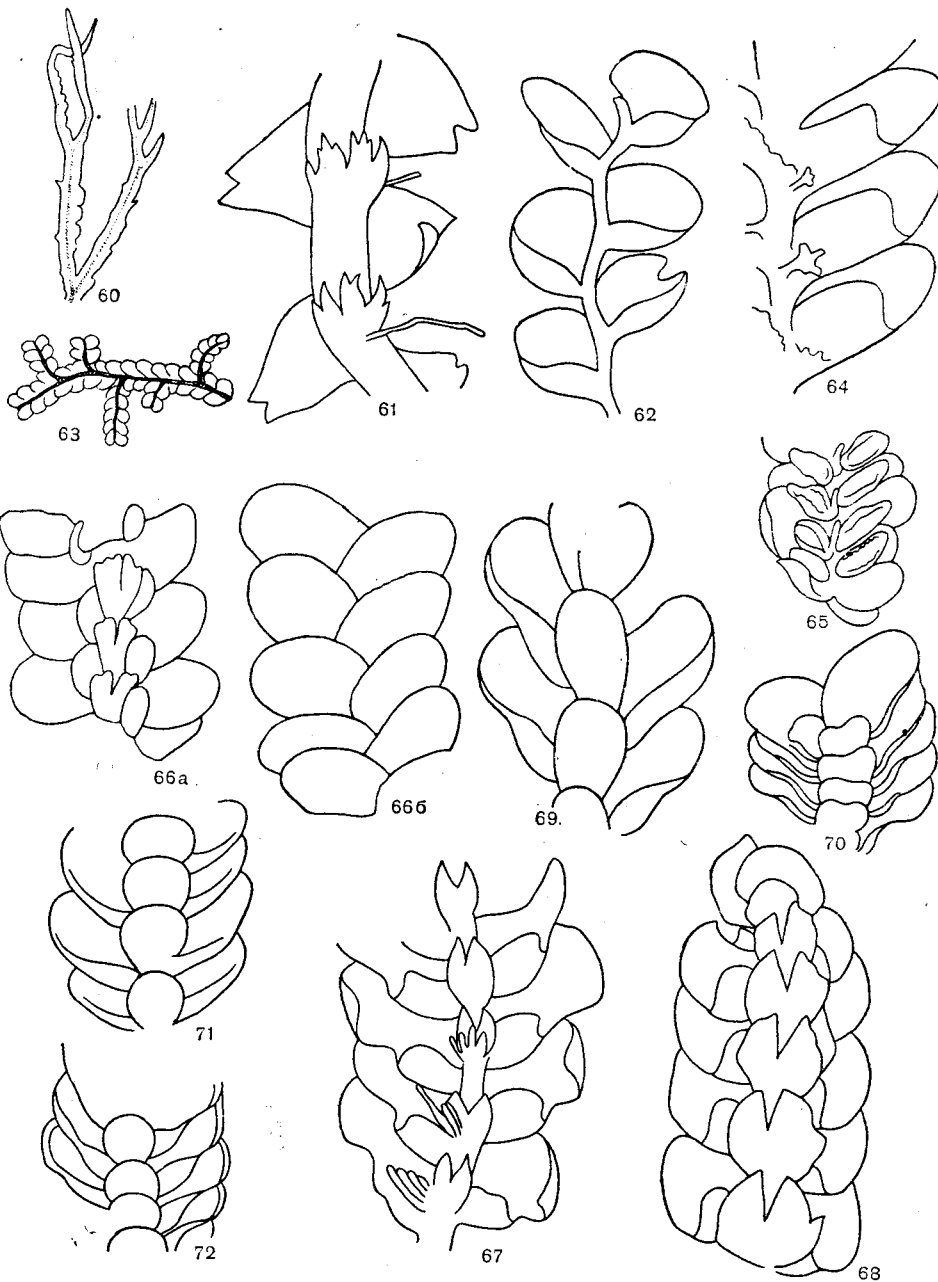


Рис. 60—72.

60 — *Blyttia* (?) *multisecta* Saporta: стерильное слоевище, увел.; олигоцен, Франция (Saporta, 1888). 61 — *Lophocolea polyodus* Caspary: часть стебля с боковыми и нижними листьями, с ризоидами, с его нижней стороны, увел.; эоцен — янтарь (Caspary, 1886). 62 — *Solenostoma sphaerocarpoides* (Caspary) K. Müller: часть стебля с листьями, с нижней его стороны, увел.; эоцен — янтарь (Caspary, 1886). 63 — *Plagiochila saportana* Schimper: часть облиственного стебля, увел.; миоцен, Франция (Schimper, 1874). 64 — *Radula oblongifolia* Caspary: часть стебля с двулопастными листьями и разветвленными на концах ризоидами, увел.; эоцен — янтарь (Caspary, 1886). 65 — *Madotheca linguifera* Caspary: часть стебля с двулопастными листьями, с нижней его стороны, увел.; эоцен — янтарь (Caspary, 1886). 66 — *Frullania truncata* Caspary: 66a — часть стебля с двулопастными боковыми и нижними листьями, с нижней его стороны; 66b — часть стебля с листьями с верхней его стороны, увел.; эоцен — янтарь (Caspary, 1886). 67 — *Lejeunea latiloba* Caspary: часть стебля с боковыми и нижними листьями, с ризоидами, с нижней его стороны, увел.; эоцен — янтарь (Caspary, 1886). 68 — *Lejeunea Schumani* Caspary: часть стебля с боковыми и нижними листьями, с нижней его стороны, увел.; эоцен — янтарь (Caspary, 1886). 69 — *Marchesinia magnistipulata* (Caspary) K. Müller (*Phragmicoma magnistipulata* Caspary): часть стебля с боковыми и нижними листьями, с нижней его стороны, увел.; эоцен — янтарь (Caspary, 1886). 70 — *Marchesinia contorta* (Caspary) K. Müller (*Phragmicoma contorta* Caspary): часть стебля с боковыми и нижними листьями, с нижней его стороны, увел.; эоцен — янтарь (Caspary, 1886). 71 — *Marchesinia suborbiculata* (Caspary) K. Müller (= *Phragmicoma suborbiculata* Caspary): часть стебля с боковыми и нижними листьями, с нижней его стороны, увел.; эоцен — янтарь (Caspary, 1886). 72 — *Marchesinia suborbiculata* var. *sinuata* (Caspary) K. Müller (= *Phragmicoma suborbiculata* var. *sinuata* Caspary): часть стебля с боковыми и нижними листьями, с его нижней стороны, увел.; эоцен — янтарь (Caspary, 1886)

или в незначительном числе приросшие в правильной последовательности к верхушкам створок коробочки.

#### СЕМЕЙСТВО LOPHOCOLEACEAE JÖRGENSEN, 1934

Желто- или темно-зеленые плоские мягкие дерновинки. Стебель с боковым ветвлением. Боковые листья чередующиеся или супротивные, очень косо сбегающие, цельные, выемчатые или большей частью короткodusлопастные, чаще сросшиеся в основании с нижними листьями. Ризоиды — в пучках на основаниях более мелких, чаще двухлопастных нижних листьев. Антеридии — в пазухах измененных листьев на боковых ветвях. Коробочка овальная, с четырех-пятислойной стенкой, наружный слой которой крупноклеточный, с узловатыми утолщениями. Периианций расположен на верхушке главного побега или боковых коротких или длинных ветвей, трехкилеватый, с одним килем на передней стороне и с двумя боковыми килями, или цилиндрический, вверху лопастной. Два или четыре рода, 580 видов, ныне распространенных преимущественно в тропиках и теплых областях южного полушария. В умеренном климате северного полушария встречаются немногие виды. В ископаемом состоянии известен из эоцена (балтийский янтарь).

*Lophocolea Dumortier*, 1835. Тип рода — *Jungermania bidentata* Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии известен обрывок плохо сохранившейся стерильной ветви с двумя веточками. Стебель лежащий, плотно прилегающий к субстрату, неправильно-ветвистый, с пучками ризоидов из основания нижних листьев. Листья очень косо сбегающие, часто почти вдоль стебля, иногда поперечно приросшие, на верхней его поверхности низбегающие, чаще вверху разделенные более или менее глубокой выемкой на два кончика. Нижние листья мелкие, глубоко двурасщепленные, на наружной стороне часто с одним зубцом или более. Одно- и двудомные. Мужские растения сережковидные, антеридии одиночные; покровные листья в основании без зубца, немного меньше остальных листьев. Археогонии на верхушке главного побега или длинных боковых ветвей; покровные листья равной длины со стеблевыми или длиннее их, глубоко расщепленные. Периианций трехкилеватый, с одним килем на передней стороне, с трехлопастным зубчатым или реснитчатым устьем. Колпачок нежный, короче периианция. Споры гладкие (рис. 61). 380 видов, из них в СССР три. В ископаемом состоянии известен один вид. С эоцена, янтарь побережья Балтийского моря. Современное распространение — в тропиках и в южном полушарии.

#### СЕМЕЙСТВО JUNGERMANIACEAE DUMORTIER, 1829

Растения довольно крупные или мелкие. Стебель с боковым ветвлением. Листья чередующиеся, сбегающие, обычно округлые, цельные или слегка на верхушке выемчатые, цельнокрайние. Нижние листья мелкие, ланцетные, чаще отсутствуют. Ризоиды развиты или отсутствуют. Антеридии — на верхушке или в середине побега. Археогонии — на верхушке главного побега или длинных боковых ветвей. Периианций большей частью цилиндрический, со складчатым устьем, с непарным килем на передней стороне и с двумя боковыми килями, свободный до более или менее сросшегося с покровными листьями. Стенка коробочки двуслойная. 12 родов, 145 видов, ныне распространенных в обоих полушариях, преимущественно в умеренной зоне и в горах тропической зоны; известен с эоцена (балтийский янтарь).

*Solenostoma Mitten*, 1865 (*Aplozia Dumortier*, 1874, ex parte; *Haplozia* K. Müller, 1909, ex parte). Тип рода — *Jungermania crenulata* Smith, 1805; современный. В ископаемом состоянии известны два обрывка стерильных облиственных стеблей длиной 1,62 и 6 мм. Стебель лежащий до восходящего или прямостоячий, простой или слабоветвистый, с ризоидами. Листья чередующиеся, косо сбегающие, рыхло или более густо расположенные, округлые или яйцевидные, цельнокрайние. Нижние листья отсутствуют. Клетки тонкостенные, без угловых утолщений или со слабыми утолщениями. Однодомные и двудомные. Периианций свободный, яйцевидный до булавовидного, с конической верхушкой, вверху складчатый. Споры гладкие или почти гладкие (рис. 62). Около 20 видов, из них в СССР 10 видов. В ископаемом состоянии известен один вид. Эоцен — ныне. Из янтаря с побережья Балтийского моря. Современное распространение — во всех частях света.

#### СЕМЕЙСТВО PLAGIOCHILACEAE JÖRGENSEN, 1934

Растения довольно крупные, реже мелкие, в рыхлых дерновинках. Стебель лежащий или восходящий до прямостоячего, с боковым ветвлением, с более или менее обильными ризоидами. Листья чередующиеся, реже супротивные, косо сбегающие, цельные, косояйцевидные, по краю обычно зубчатые. Нижние листья мелкие, ланцетные или отсутствуют. Мужские растения сережковидные, антеридии — вверху или в середине побега. Периианций верхушечный на главном побеге или на боковых ветвях, сво-

бодный, сплюснутый с боков, обычно нескладчатый, с усеченным, часто двулопастным зубчатым устьем. Колпачок свободный. Коробочка яйцевидная, на короткой ножке, с трехвосемьюслойной стенкой. Элатеры с двумя спиралями. Девять родов, 1350 видов. С миоцена. Миоцен Франции. Распространен в тропиках и в южной зоне, реже в умеренной зоне северного полушария.

*Plagiochila Dumortier*, 1835. Тип рода—*Jungermania asplenioides* Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии известен один обрывок стерильного облиственного стебля. Стебель с горизонтальным ризомом, с обильными ризоидами, почти без листьев, с отходящими от него восходящими или прямостоячими побегами, почти без ризоидов, вильчато- или почти перисто-ветвистыми. Листья чередующиеся, косо сбегаящие, более или менее далеко низбегающие на спинной стороне стебля, с сильновыпуклой спинной стороной, широкие, цельные, обычно зубчатые. Клетки большей частью тонкостенные, иногда в углах с ясными треугольными утолщениями, с шероховатой кутикулой. Нижние листья мелкие, часто отсутствуют. Периианций сверху двулопастной, зубчатый. Споры гладкие (рис. 63). До 1200 видов, из них в СССР один вид. В ископаемом состоянии один вид. С миоцена. Миоцен Франции (у Маноска). Современное распространение—тропики, немногие виды в умеренной зоне северного полушария.

#### СЕМЕЙСТВО SCAPANACEAE SPRUCE, 1885

Довольно крупные растения, образующие рыхлые дерновинки. Стебель лежащий до восходящего, с боковым ветвлением, иногда с побегами под периианцием. Листья сбегаящие, килеватые, складчато-двулопастные. Верхняя лопасть чаще меньше нижней, реже они почти одинаковой величины, цельнокрайние или зубчатые; кутикула листа гладкая или папиллозная, причем папиллы к основанию листа удлиненные. Нижние листья отсутствуют. Периианций — на верхушке главного побега, часто ложнобоковой, спереди и сзади в верхней половине сплюснутый, реже почти вздутый, цилиндрический и сверху складчатый, свободный и длинный покровных листьев. Коробочка округлая до овальной, на длинной ножке, четырехстворчатая до основания. Элатеры с двумя спиралями. Выводковые почки часто развиты. Шесть родов, 100 видов, распространенных преимущественно в северной умеренной зоне, некоторые виды в горах тропиков и немногие — в Антарктике. В ископаемом состоянии известен из эоцена (балтийский янтарь).

*Scapania Dumortier*, 1835. Тип рода — *Jungermania resupinata* Linné, 1753; современный. Стебель лежащий или прямостоящий, с горизонтальным ризомом, только в основании или по всей длине с ризоидами, на срезе с более мелкими клетками коры, чем клетки середины. Листья часто низбегающие, от самого основания килеватые и большей частью от основания же с искривляющимся кнаружи, чаще многослойным килем (местом срастания обеих лопастей). Верхняя лопасть сходна с нижней, но обычно меньше ее, округло-квадратная до яйцевидной или прямоугольная, покрывающая полностью или частично стебель и в основании наполовину его охватывающая, обычно зубчатая. Нижняя лопасть крупнее, не покрывающая стебель, обычно низбегающая, более сильнозубчатая. Клетки различные по величине, в углах большей частью утолщенные. Двудомные, очень редко однодомные. Мужские растения сережковидные, антеридии сверху или в середине побега. Коробочка с четырех-пяти-слойной стенкой, в наружном слое с узловатыми утолщениями, во внутреннем — с полукольчатыми. Споры гладкие или папиллозные. 70 видов, из них в СССР 22 вида. В ископаемом состоянии один вид. С эоцена. Из янтаря с побережья Балтийского моря. Современное распространение — преимущественно в умеренной зоне северного полушария, некоторые виды — в Андах и в горах палеотропической области.

#### СЕМЕЙСТВО RADULACEAE SPRUCE, 1885

Растения средней величины, образующие плоские округлые дерновинки. Стебель распростертый, с горизонтальным ризомом, рыхлоперистый или почти перистый; ветви боковые. Листья чередующиеся, набегающие, килеватые, складчато-двулопастные, почти всегда цельнокрайние. Верхняя лопасть листа раза в четыре крупнее нижней; последняя плотно прилегает к верхней; киль прямой или слегка изогнутый до выпуклого, однослойный. Клетки листа мелкие, почти все одинаковой величины, не утолщенные или слабо утолщенные в углах. Нижние листья отсутствуют. Ризоиды отходят от основания нижней лопасти листа и часто на концах своих разветвлены. Однодомные и двудомные. Антеридий один-два, реже три на верхушках ветвей. Периианций верхушечный, часто ложнобоковой, широкий, сплюснутый, с поперечно усеченным цельнокрайним двулопастным устьем. Коробочка на короткой ножке, цилиндрическая, почти до основания четырехстворчатая, с двуслойной стенкой; наружный слой с утолщениями, внутренний — без них. Споры крупные, размером



25—40 м, шаровидные, тонкобородчатые, прорастающие внутри коробочки до стадии клеточной пластинки. Элатеры длинные, тупые, с двумя — тремя спиралями. Выводковые почки дисковидные, многоклеточные, развиты на краях листа. В ископаемом состоянии семейство известно из эоцена (балтийский янтарь). Оно включает один род, распространенный главным образом в тропиках на коре стволов и ветвей деревьев, реже на скалах, земле и живых листьях вечнозеленых древесных пород. Род представлен лишь немногими видами в умеренных широтах обоих полушарий.

*Radula Dumortier*, 1822. Тип рода — *Jungermania complanata* Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии обнаружены обрывки многочисленных облиственных ветвей, частично с зачатками спорогонов. Ветви разветвляются, иногда вильчато; более мелкие боковые ветви отходят от оснований нижних лопастей. Эти боковые ветви часто несут на своем конце измененные, более длинные, узкие и островатые листья, которые, почти смыкаясь, заворачиваются один вокруг другого. Это изменение листьев на верхушке ветви указывает на зачаток спорогона. Ширина генеративной и вегетативной ветвей весьма различна. Боковые листья килеватые, складчато-двулопастные. Верхняя лопасть косойцевидная, широко закругленная, у листьев верхушки ветви более длинная, почти продолговато-линейная. Нижняя лопасть косоромбоидальная, до  $\frac{5}{8}$  или почти до  $\frac{2}{3}$  длины верхней лопасти и  $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$  ширины последней, на верхушке закругленная. Клетки листа изодиаметрические, тонкостенные, едва утолщенные в углах. Из самого нижнего угла нижней лопасти, там, где она прилегает к ветви, отходят два или три коротких ризоида, разветвляющихся на концах (рис. 64). 270 видов, из них в СССР три. В ископаемом состоянии один вид. С эоцена, из янтаря с побережья Балтийского моря.

#### СЕМЕЙСТВО MADOTHECACEAE DUMORTIER, 1874

Довольно крупные растения, образующие подушковидные дерновинки. Стебель простой или двояко- или тройко-перистоветвистый. Листья чередующиеся, набегающие, килеватые, складчато-двулопастные, с меньшей нижней лопастью, с цельнокрайними или зубчатыми, часто низбегающими краями. Нижние листья крупные, шире стебля, часто низбегающие, с отходящими от их основания короткими, большей частью на концах разветвленными ризоидами. Двудомные. Антеридии одиночные, в пазухах почти равнолопастных, густочерепитчатых покровных листьев, на корот-

ких боковых веточках. Периианций — на верхушке очень короткой боковой веточки, с двумя покровными листьями, крупный, короткий и широкий, внизу вздутый, сверху сплюснутый, с тупым брюшным килем, с усеченным, цельнокрайним или зубчатым, коротко-двулопастным устьем. Коробочка шаровидная, до основания, реже до половины четырехстворчатая, с одно-трехслойной стенкой без утолщений. Споры крупные, крупносетчатые. Элатеры с одной-тремя спиралями. Один род со 180 видами; распространен преимущественно в тропиках, с немногими видами в северных странах. В СССР до 10 видов. В ископаемом состоянии известно из эоцена (балтийский янтарь).

*Madotheca Dumortier*, 1874. Тип рода — *Jungermania platyphylla*, Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии известен обрывок плохо сохранившейся ветви с десятью боковыми веточками. Стебель двояко-перистоветвистый. Листья двулопастные. Верхняя лопасть широкая, обратнойцевидная, плоская или на наружном крае слабо отогнутая. Нижняя лопасть крупная,  $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$  длины верхней лопасти и более чем наполовину такой же ширины, продолговатойцевидная, всегда слегка кнаружи с отвороченными боковыми краями, косо вниз направленная к стеблю. Нижние листья ланцетные до языковидных, постепенно заостренные и цельнокрайние; их длина в 4 раза превышает ширину, реже в 2 раза, и тогда они расщепленные. Клетки верхней лопасти изодиаметрические (рис. 65). 150 видов, из них в СССР до 10 видов. В ископаемом состоянии известен один вид из эоцена балтийского янтаря.

#### СЕМЕЙСТВО FRULLANIACEAE VERDOORN, 1927

Плоские красно-бурые или черноватые дерновинки. Стебель распростертый, обильно перисто- или неправильно-разветвленный. Листья до основания двулопастные. Верхняя лопасть листа более крупная, цельнокрайняя, прилегающая к стеблю. Нижняя лопасть (листовое ушко) расположена при основании верхней лопасти, свободна от нее, маленькая, цилиндрическая, колпачковидная или ланцетовидная; при основании между нею и стеблем часто развито маленькое шиловидное образование — столбик. Клетки листа толстостенные, с треугольными или узловатыми утолщениями в углах, иногда и на стенках. Нижние листья двулопастные, реже цельные. Ризоиды отходят от основания нижних листьев. Двудомные, реже однодомные. Антеридии по нескольку в пазухах почти равнолопастных покровных лис-

тьев. Архегонии по два-четыре (12). Периианций на верхушке короткой, позже боковой ветви, грушевидный или округлояйцевидный, трех-пятыкилеватый, часто с особыми выростами на киях. Наружный слой стенки коробочки с различными утолщениями, внутренний — с сетчатыми. Прорастание спор в коробочке. Два рода, 715 видов, ныне распространенных преимущественно в тропиках и в южных странах. Из эоцена (балтийский янтарь).

*Frullania* R a d d i, 1820. Тип рода — *Jungermania dilatata* Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии известны многочисленные обрывки облиственных стеблей и ветвей, частично с архегониями, антеридиями и молодыми спорофитами. Листья покрывающие друг друга или едва покрывающие до расставленных, двулопастные. Верхняя лопасть коротко-продолговатояйцевидная до обратнойяйцевидной, на верхушке широко закругленная или яйцевидная, коротко заостренная, цельнокрайняя. Нижняя лопасть маленькая, ушковидная, внизу усеченная, вверху закругленная. Нижние листья шпательевидные, почти эллиптические или короткояйцевидные, двулопастные, с глубоким остроугольным вырезом, с усеченными или острыми лопастями, вверху цельнокрайними или мелкозубчатыми, или с одним зубцом, реже цельные, клиновидные, цельнокрайние или мелкозубчатые. Антеридии — на верхушках коротких боковых веточек. Спорофиты — на верхушках стеблей. Женские покровные листья более крупные, лопастные, обратнойяйцевидные, островатые, плоские, плотно прилегающие к яйцевидным внутренним листьям, окутывающим коробочку (рис. 66). Свыше 700 видов, из них в СССР четыре. В ископаемом состоянии шесть видов. С эоцена. Янтарь с побережья Балтийского моря; третичные отложения З. Европы. Современное распространение — крупный тропический род с немногими видами в северных странах.

#### СЕМЕЙСТВО LEJEUNEACEAE DUMORTIER, 1874

Средней величины или очень мелкие растения. Стебель в нижней части часто ползучий, с ризоидами, затем распростертый, иногда восходящий или свисающий, с боковым ветвлением. Листья чередующиеся, набегающие, складчато-двулопастные. Нижняя лопасть, сильно выпуклая, приросшая к стеблю, срастающаяся с верхней лопастью вдоль ее наружного края; столбик имеется. Нижние листья двулопастные или цельные, иногда отсутствуют. Ризоиды отходят от основания нижних листьев или при их отсутствии — непосредственно от

стебля. Архегонии одиночные. Периианций на верхушке главного или боковых побегов, вследствие смещения ложнобоковой, весьма различного вида, большей частью на спинке слегка плоско сжатый, различно складчатый или килеватый, чаще с зубчатыми или рогами видно вытянутыми киями, со стянутым устьем. До 70 родов, около 1800 видов, распространенных преимущественно в тропиках. В ископаемом состоянии известно из эоцена (балтийский янтарь).

*Lejeunea* L i b e r t, 1820. Тип рода — *Jungermania cavifolia* Erhart, 1789; современный. В ископаемом состоянии известны обрывки стерильных облиственных стеблей. Мелкие растения. Стебель неправильно-ветвистый, густо или рыхло облиственный, с пучками ризоидов из основания нижних листьев. Листья набегающие. Верхняя лопасть листа более крупная, плоская или выпуклая, до овальной, или яйцевидная до обратнойяйцевидной или почти почковидная, на верхушке закругленная, цельнокрайняя. Нижняя лопасть меньше (обычно до  $\frac{1}{5}$  или немного более величины верхней лопасти), вздутая, овальная, с дуговидно согнутым килем в месте срастания с верхней лопастью, с одним коротким зубцом на свободном крае или цельнокрайняя. Клетки листа обычно тонкостенные, не утолщенные или слабо утолщенные в углах. Нижние листья крупные, шире стебля, округлые до овальных или почковидные, до половины разделенные на две заостренные, почти параллельные друг другу лопасти, на боках с каждой стороны с одной — двумя выемками, частично с одним зубцом, реже цельнокрайние. Однодомные. Периианций грушевидный, вздутый, вверху пятикилеватый. Коробочка шаровидная, с короткой ножкой и двуслойной стенкой. Споры сначала округлые, одноклеточные, в зрелой коробочке продолговатые, многоклеточные, густо- и грубобордавчатые (рис. 67, 68). Около 200 видов, из них в СССР два вида. В ископаемом состоянии четыре вида. С эоцена. Из янтара с побережья Балтийского моря. Современное распространение — преимущественно тропический род с немногими видами в умеренной зоне.

*Marchesinia* S. F. G r a y, 1821 (*Phragmicoma* Dumortier, 1822). Тип рода — *Jungermania mackayi* Hooker, 1813; современный. В ископаемом состоянии известны обрывки стерильных побегов длиной 5—10 и шириной 0,54—1,48 мм. Стебель обычно неправильно-ветвистый. Листья чередующиеся, набегающие, складчато-двулопастные. Верхняя лопасть крупнее, округлая или широкояйцевидная до обратнойяйцевидной,

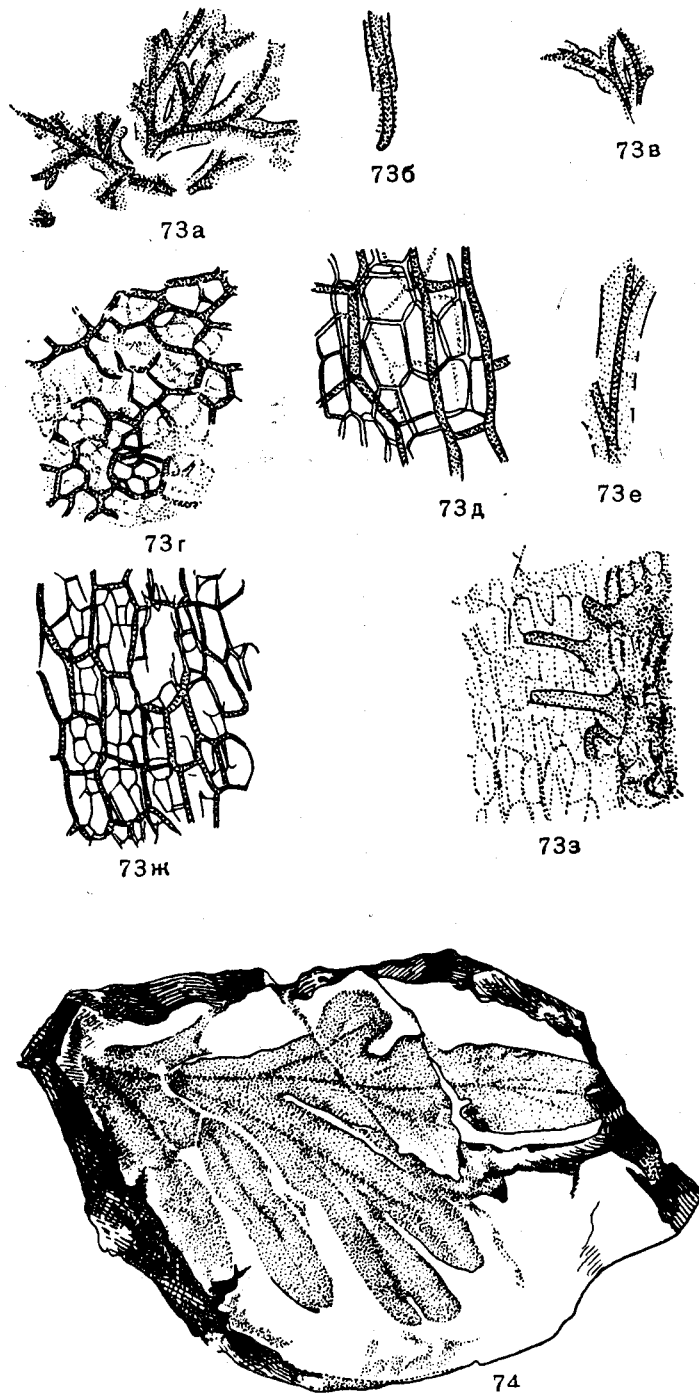


Рис. 73—74.

73 — *Hepaticites arcuatus* (Lindley et Hutton) Harris: 73а — наиболее широкие фрагменты слоевища,  $\times 1$ ; 73б — более узкий фрагмент,  $\times 1$ ; 73в — узкий фрагмент с волнистым краем,  $\times 1$ ; 73г — пластинка слоевища (после обработки),  $\times 100$ ; 73д — хорошо сохранившаяся пластинка слоевища из трех слоев клеток (после обработки),  $\times 200$ ; 73е — наиболее широкий фрагмент,  $\times 1$ ; 73ж — пластинка, клетки удлиненные (после обработки),  $\times 100$ ; 73з — край срединной жилки с ризоидами (после обработки); ср. юра, Англия (Harris, 1942). 74 — *Thallites rostajinskii* (Raciborski) Harris (= *Paleohepatica rostajinskii* Raciborski): часть реставрированного слоевища, увел.; н. лейас, Польша (Schimper, 1874)

цельнокрайняя. Нижняя лопасть меньше, прижата к верхней лопасти, овальная, на переднем крае с двумя — тремя крупными зубцами или цельнокрайняя. Нижние листья крупные, цельные, округлые или поперечно-широкие до почти почковидных, в основании часто с ризоидными. Перистый короткий и широкий, очень плоский, вверху некилеватый или с неясным брюшным килем, по краю устья цельный или городчатый (рис. 69, 70, 71, 72). До 20 видов, не встреченных в СССР. В ископаемом состоянии три вида. С эоцена. Из янтаря с побережья Балтийского моря. Современное распространение — тропический род с единственным представителем в З. и Ю. Европе.

*Jungermanites* Гоеррерт, 1845, emend. Steere, 1946. Тип рода — *J. cretaceus* Berry, 1919; в мел, США. Включает признаки подпорядка *Jungermaniales* (Акрогунинеае), приведенные выше. Стер (Steere, 1946) из этого рода — в понимании Гёпперта (Goerpert u. Behrendt, 1845) — исключил ископаемые анакрогинные юнгерманиевые, отнесенные им к р. *Metzgeriites* Steere, и оставил только ископаемые печеночники, обнаруживающие ясное родство с акрогинными юнгерманиевыми. Шесть видов, известных лишь в ископаемом состоянии. В мел — миоцен. Эоцен балтийского янтаря; в мел, эоцен, миоцен США, олигоцен Франции.

#### Роды неопределенного систематического положения

*Hepaticites* Walton, 1925 (*Marchantites* Brongniart, 1845, ex parte). Тип рода — *Hepaticites kidstoni* Walton, 1925; в карбон, Англия. Ископаемые растения, обнаруживающие ясное родство с современными печеночниками. Они могут быть отнесены к р. *Hepaticites*, если знание их структуры является недостаточно полным, чтобы оправдать использование определенного родового названия. Наиболее важным признаком, обычно используемым для отнесения слоевищного растения к р. *Hepaticites*, служит наличие у него ризоидов, характерных для печеночников, т. е. одноклеточных и неразветвленных (рис. 73). Около 12 видов, известных только в ископаемом состоянии. Все палеозойские и мезозойские печеночники сравниваются с современными родами анакрогинных юнгерманиевых (*Metzgeria* Raddi, *Treubia* Goebel, *Fossombronia* Raddi, *Riccardia* S. F. Gray, *Pellia* Raddi, *Moerckia*) и с ископаемыми родами маршанциевых (*Marchantiolites* и *Ricciopsis*). В карбон — ср. юра. Н. и ср. юра Чулымо-Енисейского бассейна и Убоганского района (Кушмурун), центральной части Тургайской

впадины; в карбон Англии, триас Ю. Африки, в рэт Англии, н. лейас В. Гренландии, ср. юра Англии.

*Thallites* Walton, 1925 (*Marchantites* Brongniart, 1849, ex parte). Тип рода — *Marchantites (Fucoides) erectus* Leckenby, 1864; ср. юра, Англия. Ископаемые растения, имеющие вегетативное тело такой слоевищной формы, которая может быть найдена у водорослей, мохообразных и у высших групп (заросток папоротника), но не обнаруживающие признаки, на основании которых они могут быть отнесены к какой-либо из этих групп (рис. 74). До 18 видов, известных лишь в ископаемом состоянии. В карбон — неоген. Рэт — лейас В. Урала (Челябинский бассейн), юра Приморья, ср. юра (бат) Каменки (Донбасс), н. мел Уссурийского края (дер. Константиновка), в мел (сенман — турон) Сахалина (Мгач); карбон Канады, в карбон Англии, пермь Бразилии, н. юра Польши, Швеции и Австралии, в юра Португалии, юра Франции, н. мел Кореи, Японии, Англии, Канады, США, в мел Канады, Аляски, в мел или эоцен США, мезозой Китая, эоцен, ср. миоцен и олигоцен Франции.



Рис. 75. *Schizolepidella gracilis* Halle: 75a—76в — общий вид растения,  $\times 1$ ; 75г—75е — общий вид растения,  $\times 6$ ; ср. юра, Антарктида (Halle, 1913)



## Сомнительные роды

*Schizolepidella* Halle, 1913. Тип рода — *Sch. gracilis* Halle, 1913; ср. юра, Антарктида (Земля Грейама). Длинные и тонкие свисающие ветви до 12 см длиной и (с облиственением) до 2 мм шириной, с редким боковым ветвлением. Листья довольно густо расположенные до более или менее расставленных, иногда попарно сближенные, чаще косо направленные вверх, чешуевидные, очень мелкие, длиной до 2 мм и шириной около 1,5 мм, от округлых до яйцевидных или обратояйцевидных, на верхнем широком закругленном или усеченном конце туповато двузубчатые или двулопастные, с довольно широкой и неглубокой (до  $\frac{1}{4}$  длины листа) выемкой (рис. 75).

Галле (Halle, 1913), описывая это своеобразное ископаемое растение, дал ему родовое название *Schizolepidella* ввиду некоторого чисто внешнего сходства его чешуевидных листьев с шишкой *Schizolepis* (*Sch. follini* Nathorst). Возможно, что это растение представляет собой стерильные ве-

точки хвойного или некоторых других гимноспермов. Внешне наибольшее сходство у него, несомненно, имеется с печеночниками с двулопастными листьями. Монотипен. Ср. юра Антарктиды.

*Thallomia* Heard et Jones, 1931 (*Euhepatica* Heard et Jones, 1931). Тип рода — *Thallomia llandfriensis* Heard et Jones, 1931; н. девон, Уэльс, Великобритания. Название «*Euhepatica*» было использовано, чтобы только намекнуть на его печеночникоподобный облик. Оно оказалось скорее сходным с *Marchantiaceae*, чем с каким-либо другим ныне существующим порядком. Позже название было изменено на *Thallomia*, как более соответствующее. Наличие устьиц и спирально утолщенных элементов не позволяет отнести это ископаемое растение к мохообразным, но его лучше, несмотря на некоторое сомнение, классифицировать как «слоевищное» сосудистое криптогамное. Н. девон Великобритании.

Исключенные роды: *Chrysotheca* Miner, 1935; *Discites* Harris, 1931.

## КЛАСС MUSCI. ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ

Растения радиального строения, расчлененные на стебель и спирально расположенные листовые выросты, называемые листьями, или филлоидами. Листья одно- или многослойные, цельные, часто со срединной жилкой. Спорофит состоит из коробочки, вверху большей частью прикрытой колпачком, (кроме *Sphagnobrya*) и сидящей на более или менее длинной, чаще жесткой и окрашенной ножке, реже на безлистном удлинении ветви — ложной ножке (*Sphagnobrya*, *Andreaebrya*). Внутри коробочки находятся колонка и споры. Пружинки (элатеры) отсутствуют. Споры освобождаются из коробочки через устье при отпадении крышечки, при сгнивании стенок коробочки, реже при их растрескивании на четыре, шесть или восемь створок (*Andreaebrya*). По краю устья коробочки часто имеются выросты разной формы — перистом, гигроскопические движения которого способствуют рассеиванию спор. Протонема обычно развита.

Развитие листостебельных мхов начинается с образования протонемы из прорастающей споры. Споры мхов, первоначально соединенные по четыре, обычно одноклеточные и только в крайне редких случаях многоклеточные. Споры служат для бесполого размножения и для расселения мхов. Размеры спор колеблются от 5 до 200  $\mu$ , но в среднем чаще диаметр их равен 10—20  $\mu$ ; число спор в коробочке различно. Обычные формы спор — шаровидные,

округлые до овальных, почковидные или округло-тетраэдрические. Как правило, на спорах мхов имеется только по одному месту прорастания, расположенному или в месте схождения трех плоскостей у округло-тетраэдрических спор, и в таком случае образуются трехлучевые щели прорастания (разверзания), или же в том месте, где наружная оболочка наиболее тонкая. Наружная оболочка споры (экзина) чаще бывает окрашенная, кутинизированная, утолщенная, нередко со скульптурными украшениями. Поверхность ее может быть гладкой, тонко- или грубозернистой, бородавчатой, папиллозной, шиповатой или сетчатой (рис. 146, 147). При прорастании споры наружная оболочка лопается и внутренняя целлюлозная оболочка односторонне выпячивается в виде сопочка. У листостебельных мхов наиболее распространена нитевидная протонема (рис. 76), которая обычно представлена обильно ветвящимися зелеными нитями, стелющимися по поверхности субстрата или расположенными в поверхностных слоях. Клетки протонемы имеют косые и прямые перегородки и очень часто содержат хлоропласты. Реже встречается протонема в форме листовидных образований. Протонема сфагновых мхов пластинчатая.

На протонеме обычно образуется несколько почек, поэтому возникает целая моховая дерновинка облиственных стеблей, представляю-

щая типичную для мхов форму роста. После появления побегов протонема чаще погибает и только у немногих видов сохраняется продолжительное время и служит для вегетативного размножения. У некоторых мхов долговременная протонема бывает сложнорасчлененной, заменяющей не развитые в таких случаях облиственные стебли.

Стебель и листовидные выросты стебля — филлоиды, или листья, возникают из почки. Вполне развитые стебли у разных мхов сильно отличаются величиной, направлением роста и анатомическим строением. Мхи бывают от почти бесстебельных до обладающих крупными прямостоячими или плавающими стеблями. В направлении роста стеблей также наблюдается большое разнообразие — от прямостоячих до лежащих, плоско прижатых стеблей, ползучих, реже свисающих или плавающих. Стебли в сечении чаще бывают округлыми, угловатыми или ребристыми, реже овальными. Построены стебли из одинаковых или разнородных клеток, соответственно с чем стебли бывают без коры или с корой из вытянутых, обычно толстостенных клеток, с центральным пучком посередине или без него. Из поверхностных клеток стебля мхов часто развиваются волосковидные образования — ризоиды, булавовидные волоски и парафиллии.

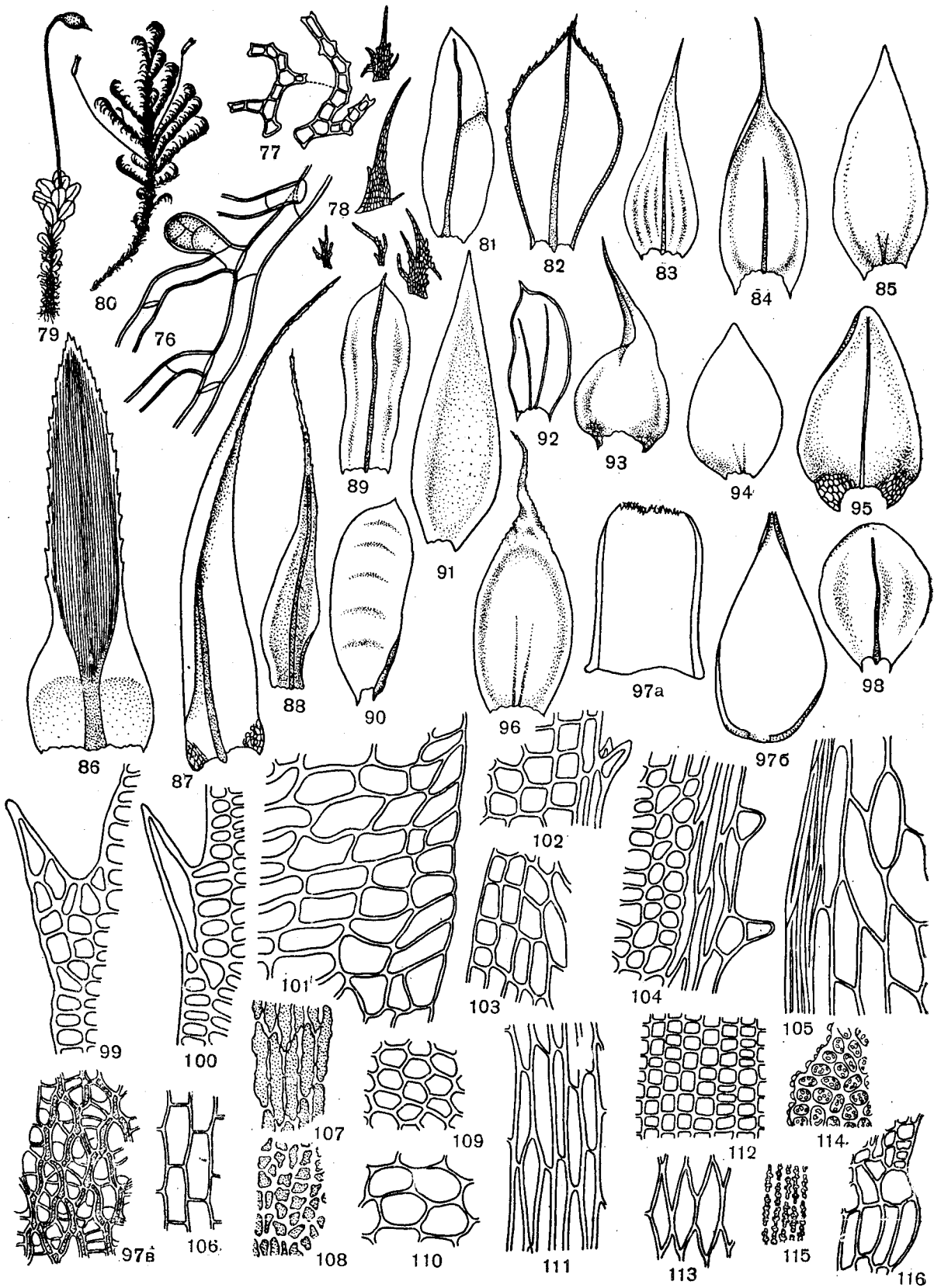
Ризоиды представляют собой однорядные многоклеточные простые или вильчато разветвленные, тонко- или толстостенные, гладкие или папиллозные, обычно темноокрашенные нити, с косо расположенными поперечными стенками. Ризоиды на стебле некоторых, особенно болотных мхов образуют густой ризидный войлок. Иногда они развиваются вдоль жилки листьев и даже на верхушке листьев из особых крупных бесцветных — так называемых начальных (инициальных) — клеток, но чаще ризоиды покрывают основание стебля. Булавовидные волоски большей частью возникают в пазухах листьев ближе к верхушке стебля в виде окрашенной однорядной клеточной нити с бесцветной конечной клеткой. Парафиллии — особые хлорофиллсодержащие листовидные выросты стебля у некоторых бокоплодных мхов (рис. 77, 78). Иногда недоразвитые листья у основания ветвей бывают сходны с парафиллиями, и тогда их называют ложными парафиллиями. Стебли мхов могут быть простыми или разветвленными, неправильно-ветвистыми или правильно, однажды, двояко- или тройкоперистыми и с более сложной системой ветвления. Ветви у мхов никогда не бывают пазушными, а ветвление — дихотомическим. Различают первичный, или главный, стебель и вторичные.

Побеги с органами полового размножения (гаметангиями) называют фертильными, а без них — стерильными, или бесплодными. По положению гаметангиев на стебле листостебельные мхи подразделяются на две большие группы: верхлодных (акрокарпные, рис. 79) и бокоплодных (плеврокарпные, рис. 80) мхов. У верхлодных мхов главный облиственный стебель несет на своей верхушке гаметангии. У бокоплодных мхов гаметангии образуются на особых половых боковых веточках или на ветвях вдоль главного побега, но не на верхушке. Промежуточное положение занимают мхи из тех верхлодных родов и семейств, у которых гаметангии расположены на верхушке более или менее укороченных побегов, отходящих от середины или от основания главного побега (кладокарпные).

Листья у мхов сидячие, простые, цельные, двурядно или многорядно расположенные. По положению их на стебле различают, низовые, стеблевые, веточные и покровные листья. Низовые листья часто чешуевидные, обычно сильно редуцированы или расположены в нижней части надземного стебля или на подземном лежащем стебле. Покровные листья расположены вокруг гаметангиев, по отношению к ним выполняют защитные функции и более или менее сильно отличаются от стеблевых. Перихециальные листья (рис. 117) окружают группу архегониев или смешанную группу архегониев и антеридиев; перигонийные листья (рис. 118) окружают группу антеридиев. Стеблевые и веточные листья чаще отличаются по величине, но иногда и по форме.

Типичный лист у мхов имеет листовую пластинку и жилку (рис. 82). Листовая пластинка расположена по обе стороны жилки и бывает симметричной и несимметричной. В сухом состоянии листья бывают согнутые, скрученные, кудрявые и спирально завитые, во влажном — прижатые, черепитчато налегающие, прямо стоящие, оттопыренные. Листья бывают прямые, серповидные и крючковидно загнутые. Чаще листья у мхов плоские, но иногда лодковидно вогнутые, килеватые, более или менее вогнутые с верхней стороны (рис. 84, 95, 97б), а также трубчатые или желобчатые вверху, продольно- или поперечноскладчатые, волнистые и морщинистые.

По форме листья могут быть линейные, ланцетные (рис. 85, 88, 91), продолговатые, яйцевидные (рис. 94, 95, 96), округлояйцевидные, обратнойяйцевидные (рис. 98), языковидные (рис. 81, 89, 90, 97а), суженные к основанию или расширенные, низбегающие по стеблю, часто влагалищные (рис. 86) и в основании слегка окрашенные или водянисто-прозрачные. По





верхушке различают листья острые, заостренные (рис. 83, 84, 87, 93), тупые (рис. 94), закругленные (рис. 98), реже с колпачковидно-стянутой (рис. 95), крючковидно согнутой или волосковидной верхушкой (рис. 88). Пластинка листа у мхов обычно однослойная, иногда целиком или в верхушке и по краю дву-многослойная и тогда нередко со спинной стороны с бугорками или с зубчиками. Кроме цельнокрайних (рис. 101, 103, 105), у мхов встречаются листья городчатые, одноряднозубчатые (рис. 99, 100, 104), с двойным рядом зубцов (рис. 102) и реснитчатые, с плоскими краями, с краями, завернутыми внутрь и отогнутыми, с краями без каймы (рис. 103) или с каймой одно- или многорядной (рис. 102, 104, 105) из более узких, вытянутых клеток; иногда кайма бывает многослойной.

Жилка у листьев чаще простая (рис. 81, 82, 84, 87, 88, 89, 95, 98), реже двойная (рис. 85, 92, 94, 96) или отсутствует (рис. 90, 91, 93, 97а, 97б), оканчивающаяся в середине листа или полная, коротко или длинно выступающая, окрашенная или бесцветная, гладкая, папиллозная или зубчатая с нижней стороны, в очень

редких случаях (у тропических мхов) с короткими боковыми ответвлениями.

Лист у мхов может состоять только из паренхиматических (рис. 103, 106, 108, 109, 112) или прозенхиматических (рис. 107, 111, 113, 115) клеток, или же верхняя и нижняя, центральная и краевые части листа построены из клеток разной формы. В углах основания листа, особенно часто у бокоплодных мхов, развиты листовые ушки (рис. 116). Они обычно состоят из крупных округло-угловатых паренхиматических бесцветных или окрашенных, тонко- или толстостенных, одно- или двуслойных, плоских или вздутых клеток, как правило резко отличающихся от соседних клеток основания. По форме клетки листа бывают округлые, квадратные (рис. 112) и многоугольные (рис. 109), ромбические (рис. 113) и линейные, прямые, извитые или червеобразные, тонко- или толстостенные, иногда колленхиматически утолщенные (рис. 110), с выемчатыми (рис. 115) или пористыми (рис. 107) оболочками. Стенки клеток могут быть гладкие или шероховатые; папиллозные (рис. 114) или мамиллозные. Под мамиллами понимаются выступы, образованные

#### Рис. 76—116.

76 — *Bryum argenteum* Hedwig: нитевидная протонема с почкой, × 250 (по Мюллеру). 77 — *Thuidium delicatulum* (Hedwig) Mitten: парафиалли в виде разветвленных нитей (Warnstorf, 1906). 78 — *Hypnum imponens* Hedwig: парафиалли в виде листовидных пластинок (Warnstorf, 1906). 79 — *Mnium punctatum* Hedwig: верхлоплодный мох — стебель с листьями, ризонидным войлоком и спорогоном. 80 — *Drepanocladus uncinatus* (Hedwig) Warnstorf: бокоплодный мох — стебель с серповидными листьями и двумя спорогонами. 81 — *Fissidens osmundoides* Hedwig: широкоязыковидный, тупой лист со спинным крылом и отростком. 82 — *Mnium cuspidatum* Hedwig: лист с каймой и простой жилкой. 83 — *Brachythecium campestre* (Bruch) Bruch et Schimper: лист постепенно шиловидно заостренный. 84 — *Cirriphyllum piliferum* (Hedwig) Grout: лист сильновыпуклый, внезапно заостренный в шиловидный волосок. 85 — *Plagiothecium silvaticum* (Bridel) Bruch, Schimper, GümbeI: лист овально-ланцетный, коротко и тупо заостренный, с двойной жилкой. 86 — *Pogonatum aloides* (Hedwig) Palisot de Beauvois: лист с бесцветным влагалищем и пластинкой: на верхней стороне жилки и пластинки находятся продольные ассимиляционные пластиночки. 87 — *Dicranum scoparium* Hedwig: лист длинно-шиловидно заостренный. 88 — *Grimmia decipiens* (Schultz) Lindberg: лист узколанцетный, с длинным зубчатым волоском. 89 — *Pottia intermedia* (Turner) Fühnrohr: лист языковидно-шпательевидный, с выступающей жилкой. 90 — *Neckera crispa* (Hedwig): лист языковидный, поперечнорядчатый. 91 — *Fontinalis squamosa* Hedwig: лист яйцевидно-ланцетный, вогнутый, без жилки. 92 — *Cyclodictyon laetevirens* (Hooker et Taylor) Mitten: лист с двумя жилками. 93 — *Campylium stellatum* (Hedwig) J. Lange et C. Jensen: лист из яйцевидного основания постепенно длинно и тонко заостренный, без жилки. 94 — *Hygrohypnum molle* Hedwig) Loeske: лист широкояйцевидный с тупой верхушкой, двойной жилкой. 95 — *Calliergon giganteum* (Schimper) Kindberg: лист широко-треугольно-яйцевидный с тупой клубковидной верхушкой, простой жилкой и ушками. 96 — *Hylocomium splendens* (Hedwig) Bruch et Schimper: лист продолговато-яйцевидный, внезапно суженный в извилистую верхушку, с двойной жилкой. 97 — *Sphagnum teres* (Schimper) Angstroem: 97а — стеблевой лист, удлинено-языковидный; 97б — веточный лист, яйцевидно-ланцетный, вогнутый; 97в — клеточная сеть верхней половины веточного листа с наружной стороны (Савич-Любичкая, 1952). 98 — *Bryum cyclophyllum* (Schwaegrichen) Bruch et Schimper: лист широко-обратнойяйцевидный, округлый. 99 — *Pogonatum capillare* (Michaux) Bridel: край листа с многоклеточными зубцами (Савич-Любичкая, 1954). 100 — *Polytrichum commune* Hedwig: край листа с одноклеточными зубцами (Савич-Любичкая, 1954). 101 — *Polytrichum hyperboreum* R. Brown: край листа цельный, бесцветный, плечатый (Савич-Любичкая, 1954). 102 — *Atrichum crispum* Sullivant: край листа окаймленный, с двойным рядом зубцов. 103 — *Meesia uliginosa* Hedwig: край листа цельный, × 275 (Jensen, 1923). 104 — *Mnium seligeri* (Juratzka) Limpricht: край листа окаймленный, с одноклеточными зубцами (Jensen, 1923). 105 — *Bryum cernuum* (Hedwig) Lindberg: край листа цельный, окаймленный (Jensen, 1923). 106 — *Tayloria tenuis* (Smith) Schimper: паренхимная клеточная сеть листа. 107 — *Dicranum undulatum* Bruch, Schimper, GümbeI: пористые удлиненные клетки листа. 108 — *Dicranum spurium* Hedwig: неправильная клеточная сеть верхней части листа. 109 — *Mnium spinosum* (Voit) Schwaegrichen: округло-шестиугольные клетки листа. 110 — *Mnium affine* Blandow: слабо колленхиматическая клеточная сеть листа. 111 — *Porlia nutans* Hedwig: вытянутые клетки листа, × 275 (Jensen, 1923). 112 — *Barbula icmadophila* Schimper: квадратные клетки листа, × 275 (Jensen, 1923). 113 — *Schistostega pennata* (Hedwig) Hooker et Taylor: прозенхиматическая (ромбическая) клеточная сеть листа. 114 — *Barbula recurvirostris* (Hedwig) Dixon: округло-квадратные папиллозные клетки верхушки листа, × 275 (Jensen, 1923). 115 — *Rhacomitrium aquaticum* Bridel: прямоугольные, сильно выемчатые клетки основания листа. 116 — *Drepanocladus sendtneri* (Schimper) Warnstorf: клетки листового ушка



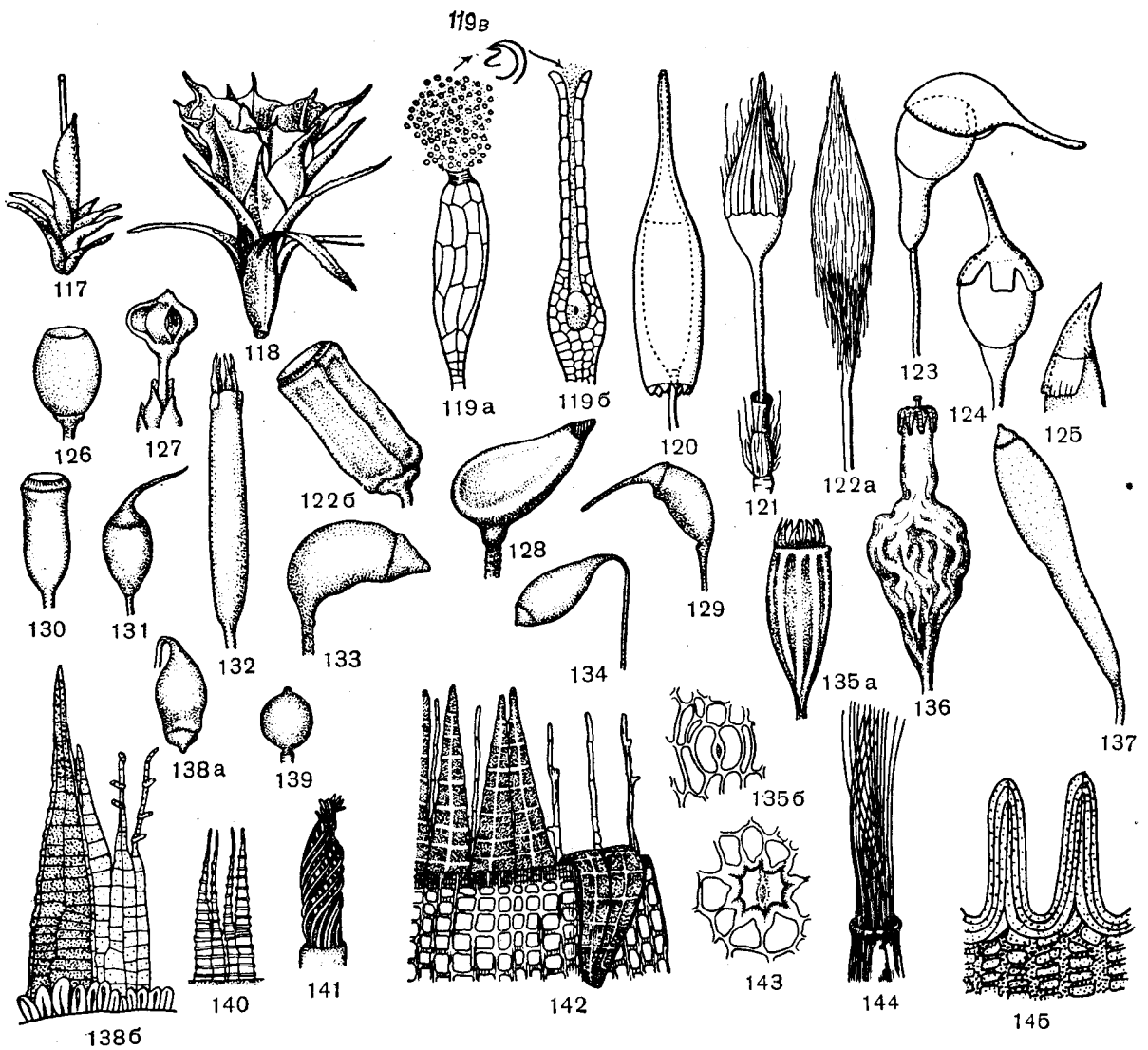


Рис. 117—145.

117 — *Barbula convoluta* Hedwig: свернутые влагалищные перихетальные листья. 118 — *Polytrichum alpinum* Hedwig: перигонные листья (Schimper, 1860). 119 — схема оплодотворения у мхов: 119a — антеридий; 119б — архегоний; 119в — сперматозоид (Goebel, 1930). 120 — *Encalypta ciliata* Hedwig: колокольчатый колпачок с бахромой по краю (Schimper, 1860). 121 — *Orthotrichum anomalum* Hedwig: волосистый колпачок (Schimper, 1860). 122 — *Polytrichum juniperinum* Hedwig: 122a — войлочный колпачок (Schimper, 1860); 122б — призматическая коробочка с эпифрагмой и апофизой. 123 — *Funaria convexa* Spruce: пузырчатый колпачок (Schimper, 1860). 124 — *Physcomitrium pyriforme* (Hedwig) Bridel: шапочковидный колпачок, лопастной по краю (Schimper, 1860). 125 — *Pottia wilsoni* (Hooker) Bruch, Schimper, Gümbel: клубковидный колпачок. 126 — *Sphagnum palustre* Linné: шаровидная коробочка на ложной ножке, без перистомы. 127 — *Andreaea rupestris* Hedwig: коробочка на ложной ножке, раскрывающаяся продольными щелями на четыре створки, без перистомы. 128 — *Vuxbaumia aphylla* Hedwig: коробочка дорсовентрального (спиннобрюшного) строения, неправильная. 129 — *Dicranella cerviculata* (Hedwig) Schimper: коробочка с зобатой шейкой и клювовидной крышечкой. 130 — *Pogonatum urnigerum* (Hedwig) Palisot de Beauvois: цилиндрическая коробочка с эпифрагмой. 131 — *Eucladium recurvirostre* (Hedwig) C. Jensen: коробочка с клювовидной крышечкой. 132 — *Tetraphis pellucida* Hedwig: цилиндрическая коробочка с перистомом из четырех зубцов. 133 — *Brachythecium rutabulum* (Hedwig) Bruch et Schimper: коробочка горизонтальная с конической крышечкой и бородавчатой ножкой. 134 — *Bryum alpinum* Bridel: грушевидная поникшая коробочка. 135 — *Orthotrichum rupestre* Schleicher: 135a — яйцевидная бороздчатая коробочка с шейкой; 135б — поверхностное устье. 136 — *Splachnum ampullaceum* Hedwig: коробочка цилиндрическая с сильно разросшейся апофизой (шейкой). 137 — *Pohlia elongata* Hedwig: коробочка с сильно вытянутой шейкой. 138 — *Bryum argentum* Hedwig: 138a — висячая коробочка; 138б — часть двойного перистомы, виден зубец наружного и внутреннего перистомов и реснички,  $\times 175$  (Jensen, 1923). 139 — *Ephemerum serratum* Hampe: шаровидная клейстокарпная коробочка. 140 — *Dicranella heteromalla* (Hedwig) Schimper: два расщепленных зубца простого перистомы (дикраноидного типа). 141 — *Barbula fallax* Hedwig: простой завитой перистом. 142 — *Orthotrichum stramineum* Hornschuch: часть двойного перистомы, видны широкие зубцы наружного и реснички внутреннего (Schimper, 1860). 143 — *Orthotrichum pallens* Bruch: погруженные устья. 144 — *Rhacomitrium canescens* (Hedwig) Bridel: простой реснитчатый перистом (Schimper, 1860). 145 — *Polytrichum commune* Hedwig: часть зубцов простого перистомы, состоящего из пучков волокнообразных клеток (Mönkemeyer, 1927). Все рисунки, кроме особо оговоренных, взяты из Диксона (Dixon 1924)

неутолщенными клеточными стенками, а под папиллами — утолщения клеточных стенок разнообразной формы: в виде сосочков, бородавочек, подковок. Шероховатость листа чаще проявляется со спинной стороны и в верхней части листа, но бывают листья шероховатые на всем протяжении, с обеих сторон. Число папилл (от одной до нескольких) над просветом клетки более или менее постоянно.

Мужские и женские органы полового размножения (антеридии и архегонии) собраны группами, в составе которых обычно встречаются клеточные нити — парафизы. Эти группы окружены покровными листьями. По расположению гаметаангиев на растениях различают одно- и двудомные мхи. Архегонии и антеридии у мхов имеют строение, характерное для архегонияльных растений (рис. 119).

Оплодотворение яйцеклетки сперматозоидом и начальные этапы развития спорофита мхов происходят в архегонии. В дальнейшем видоизмененная верхняя часть разорванного растущим спорофитом архегония превращается в колпачок, защищающий формирующуюся коробочку. Колпачки бывают голые (рис. 120, 123, 124, 125) и волосистые (рис. 121, 122а) и по форме подразделяются на клобуковидные (рис. 125), колокольчатые (рис. 120) и шапочковидные (рис. 124), иногда продольноскладчатые. Спорофит у мхов имеет типичную форму спорогона, т. е. состоит из коробочки со споровым мешком на длинной, прямостоячей или согнутой ножке, которая нижней частью — стопой — внедряется в ткань облиственной стебля. У сфагновых (рис. 126) и андреевых (рис. 127) мхов ножка заменяется непосредственным продолжением удлиненной и необлиственной верхней части стебля — ложной ножкой.

Коробочка бывает правильной или неправильной (рис. 128), по форме — шаровидной (рис. 126, 139), овальной, яйцевидной (рис. 135а), обратнойяйцевидной, грушевидной (рис. 134), цилиндрической (рис. 130, 132, 136), призматической (четырёх-шестиребристой (рис. 122б), по своему положению — прямостоячей (рис. 126, 130, 131, 132, 139), согнутой, наклонной, горизонтальной (рис. 133) и висячей

(рис. 138а). Стенки коробочки могут быть гладкими, шероховатыми от мамиллозно выступающих оболочек клеток, бороздчатыми и морщинистыми. Коробочка состоит из шейки, или апофизы, урночки и крышечки. Шейка (рис. 129, 135а, 137) представляет собой нижнюю стерильную часть коробочки, а апофиза (рис. 122б, 136), которая развита только у спорогонов некоторых родов мхов, является разросшейся нижней стерильной частью коробочки. В эпидермисе урночки и особенно шейки коробочки имеются особые образования — поверхностные (рис. 135б) или погруженные (рис. 143) устьица. В центре коробочки, от шейки до верхушки крышечки, проходит колонка. Споровый мешок, из ткани которого образуются споры, у бриевых мхов обычно подвешен в полости коробочки на особых ассимиляционных нитях. Эти простые или разветвленные хлорофиллоносные нити отходят от стенок урночки и от колонки. У андреевых и сфагновых мхов споровый мешок плотно прилегает к стенкам коробочки и куполообразно покрывает колонку, которая не доходит до верхушки коробочки. Зрелая коробочка у большинства мхов открывается при отпадении крышечки (рис. 129, 131, 133) через отверстие наверху коробочки — устье. По краю устья урночки расположен перистом (или околоустье), который состоит из зубцов различного строения, ресничек, нитей. Различают простой перистом из одного ряда зубцов (рис. 140, 141, 144, 145) и сложный, или двойной, — из двойного ряда зубцов (рис. 138б, 142). Зубцы перистома образуются из утолщенных частей клеточных стенок или из целых клеток. Перистом может быть рудиментарным или отсутствовать. У некоторых мхов коробочка не имеет крышечки (рис. 139), и тогда споры высыпаются из урночки после сгнивания коробочки или в результате растрескивания стенок урночки четырьмя, шестью или восемью продольными щелями (рис. 127).

Листостебельным мхам в большой степени свойственно вегетативное размножение в разнообразных формах при помощи выводковых телец, выводковых почек и другими способами. Три подкласса: *Sphagnobrya*, *Andreaeobrya* и *Eubrya*.

## ПОДКЛАСС SPHAGNOBRYA. СФАГНОВЫЕ (ТОРФЯНЫЕ) МХИ

Крупные беловато-зеленые, бурые или красноватые мхи в подушковидных дерновинках. Стебель правильно пучковидно-ветвистый, верху с более короткими ветвями, собранными в головку, внизу без ризоидов. Листья без жилки, состоящие из клеток двоякого рода (рис. 97в).

Коробочка шаровидная, с крышечкой, без перистома и колечка, на ложной ножке. Колпачок в виде оборки в основании коробочки. Споровый мешок сводообразный, покрывает верхнюю часть колонки. Споры округло-тетраэдрические. Одно семейство.

## СЕМЕЙСТВО SPHAGNACEAE С. MÜLLER, 1849

Болотные мхи — торфообразователи. Прото-нема слоевищная. Стебель прямостоячий, частью вильчато разветвленный, постепенно отмирающий снизу. Ветви в пучках: одни из них свисают вдоль стебля, другие отстоят от него. Листья стеблевые и веточные, однослойные. Растения однодомные и двудомные. Гаметангии обособлены на измененных ветвях головки стебля. Антеридии одиночные в пазухах листьев булавовидно вздутых ветвей. Архегонии один — четыре на верхушке почковидной короткой ветки, позже удлинняющейся. Спорофит верхушечный, сидячий, к созреванию приподнятый на ложной ножке, в ткань которой погружен луковичеобразной стопой. С одним родом.

*Sphagnum* L i n n é, 1753. Тип рода — *Sph. palustre* Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии известны обрывки листьев, и чаще — споры. Листья стеблевые и веточные, отличаются по форме, величине и клеточной структуре. Они однослойные, часто с каймой из удлинненных узких клеток. Листья состоят из узких, длинных, зеленых хлорофиллоносных клеток, образующих сетку, петли которой заполнены широкими ромбоидальными или мешковидными пустыми бесцветными клетками; последние снабжены в своих стенках спиральными и кольчатыми утолщениями, а также часто отверстиями — порами различных форм и величины. Споры с трехлучевой щелью различания, 17—42,8 м. В полярном положении округло-треугольные. Экзина однослойная, тонкая и толстая, гладкая; у спор некоторых видов на дистальной стороне имеются неровности, образующие пологую волнистую бугор-

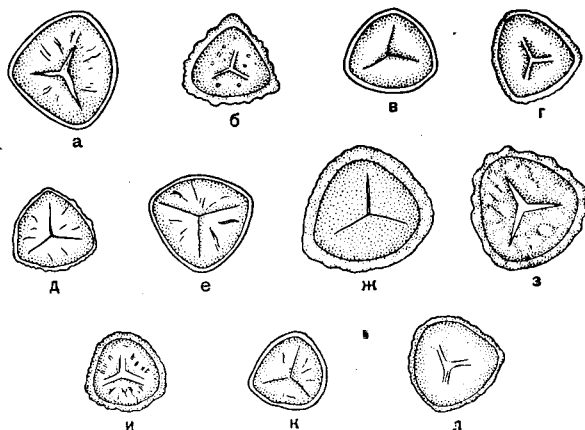


Рис. 146. *Sphagnum* sp.: разные споры,  $\times 500$ :

а — юра, З. Сибирь; б, в — мел (апт), Уральск; г — палеоцен, р. Сыма; д — в. олигоцен, Ср. Урал; е — миоцен, З. Сибирь; ж — л — кинель, Татарская АССР (рис. Л. Короткевич)

чатость; контур ровный или волнистый. Периспорий тонкий, в ископаемом состоянии почти не сохраняется. Очень редко встречаются споры с периспорием, который образует оторочку споры (рис. 146; табл. IX, фиг. 1, 2). Род содержит свыше 300 видов, в СССР встречаются 43. В ископаемом состоянии по спорам описано несколько видов, остальные определены до рода (*Sphagnum* sp.). С юры. Листья — юра Германии, в мел Гренландии (о-в Диско); споры со ср. юры почти всюду. Современное распространение рода (336 видов) — преимущественно в умеренных (холодных) областях северного, реже южного полушарий, в тропиках — только в горах, преимущественно в болотистых местах и в болотах.

## ПОДКЛАСС ANDREAEOBRYA. АНДРЕЕВЫЕ МХИ

Мелкие красно-бурые до черно-бурых жесткие многолетние скальные мхи, растущие подушечками. Стебель вильчато разветвленный, многорядно облиственный, внизу с ризоидами. Листья без жилки или с жилкой. Клетки листа округлые или удлинённые, толстостенные, часто папиллозные. Коробочка удлинённо-яйцевидная, на ложной ножке, растрескивающаяся четырьмя-восемью продольными щелями, без перистома и колечка. Споровый мешок покрывает верхнюю часть колонки. Споры округло-тетраэдрические.

Одно семейство с двумя родами и 125 видами. Распространены по всему земному шару в субарктической, арктической и антарктической зонах и в альпийском и субальпийском поясах.

*Sporogonites* H a l l e, 1916. Тип рода — *S. exuberans* Halle, 1916; н. девон, Норвегия. В ископаемом состоянии известен отпечаток спорогона. Он состоит из ножки длиной около 50 мм и обратнойцевидной коробочки размером 6—9 $\times$ 3—4 мм. Верхушка коробочки округлая, книзу коробочка постепенно сужается; на коробочке видны, по-видимому, широкие продольные бороздки, чередующиеся с равным числом более узких бороздок. Крышечка отсутствует. Продольные бороздки, вероятно, могут указывать на продольное растрескивание коробочки. Нижняя часть коробочки стерильна, верхняя состоит из многослойной стенки, толстого спорообразующего слоя и стерильной центральной колонки. Спорообразующий слой

вверху сводообразно покрывает колонку. Споры без щели, диаметром 20—25  $\mu$ , шаровидно-тетраэдрические, в полярном положении округлые. Заметны три неглубоких углубления, похожих на поры или борозды. Экзина тонкая, мелкобороздавчатая (рис. 148). Три вида. Девон Урало-Поволжья; н. девон Норвегии, девон Бельгии.

**Примечание.** Систематическое положение остается неясным. Более мелкие споры и правильно чередующиеся широкие и узкие бороздки в стенке спорогона, которые указывают на возможность растрескивания спорогона щелями, подобно коробочке *Andreaea*, служат существенным возражением против безоговорочного отнесения к псилофитовым. Существует мнение, что *Sporogonites*, не являясь настоящим представителем мохообразных, указывает на предков этого типа растений.

## ПОДКЛАСС EUBRYA. БРИЕВЫЕ МХИ

Однолетние и многолетние мхи, от мелких до крупных, разнообразного строения и облика. Стебель простой, вильчато-, древовидно- или перистоветвистый, с ризоидами внизу или по всему стеблю. Коробочка от округлой, грушевидной до удлинненно-продолговатой, прямостоячая или наклоненная, на длинной, реже на короткой ножке или почти сидячая, чаще с перистомом и колечком. Колпачок клубуковидный, шапочковидный или колокольчатый. Спорангий

окружает колонку, подвешен к ней и к стенкам коробочки на ассимиляционных нитях. Споры без щели, шаровидные, слегка продолговатые, реже почковидные, диаметром 6—40  $\mu$ , в очертании округлые. Экзина тонкая, однослойная, гладкая, точечная, зернистая, мелкобороздавчатая, мелкошиповатая. Сходны со спорами многих видов из кл. *Hepaticae* (рис. 147). С н. перми, споры — с юры.

## ПОРЯДОК POLYTRICHALES. ПОЛИТРИХОВЫЕ

Многолетние, часто крупные мхи. Листья языковидные или удлинненно-ланцетовидные, чаще дифференцированы на влагалище и листовую пластинку, с жилкой, обычно с продольными ассимиляционными пластиночками на

в холодных и умеренных областях. 15 родов, 350 видов.

*Atrichum* Palisot de Beauvois, 1805 (*Catharinea* Ehrhardt, 1780). Тип рода — *Polytrichum undulatum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные стебельки. Мелкие или средние напочвенные мхи, растущие рыхлыми дерновинками. Стебель прямостоячий, обычно неветвистый, с горизонтальным ризомом, со сложным центральным пучком. Листья мягкие, плоские, узколанцетные или узкоязыковидные, часто поперечноволнистые, с косыми рядами зубцов с нижней стороны, по краю узко и вздуто окаймленные, часто двуслойные, однорядно или дугоряднозубчатые. Жилка оканчивается перед верхушкой листа или в самой верхушке, на нижней стороне вверху зубчатая. Ассимиляционные пластиночки продольные, обычно их четыре, реже восемь, на верхней стороне жилки, неволнистые или слабоволнистые, из одинаковых тонкостенных клеток. Клетки листа округло-шестиугольные, гладкие, в его основании чаще прямоугольные. Растения однодомные или двудомные. Коробочка прямостоячая или слабо наклоненная, на удлиненной ножке, цилиндрическая или обратнойцевидная, прямая или слегка согнутая, с короткой и неясной шейкой, без устьиц. Перистом простой, из 32 зубцов. Крышечка длинноклювовидная. Колпачок клубуковидный, голый. 41 вид. В ископаемом состоянии один вид, по видимому, не отличающийся от современного.

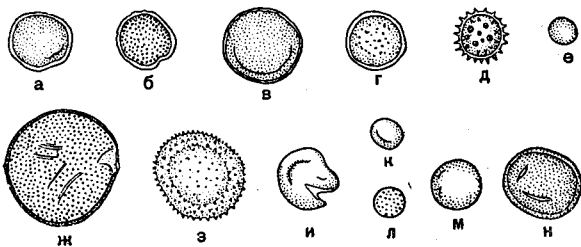


Рис. 147. *Eubrya*: разные споры,  $\times 500$ :

а — юра, З. Сибирь; б — мел (апт), Уральск; в — н. мел, Ср. Поволжье; г. — палеоцен, р. Сыма; д, е — миоцен, З. Сибирь; ж — к — плиоцен, Уральск; л — н — кинель, Татарская АССР (рис. Л. Короткевич)

верхней стороне листа или только вдоль верхней и изредка с нижней стороны жилки. Клетки листа паренхиматические, гладкие. Спорогонии верхушечные. Перистом простой, с 16—32—64 языковидными зубцами, вверху соединенными перепонкой — эпифрагмой.

Одно семейство.

### СЕМЕЙСТВО POLYTRICHACEAE BROTHERUS, 1904

Представители этого семейства распространены по всему земному шару, преимущественно



С эоцена. Из янтаря с побережья Балтийского моря. Современное распространение — преимущественно в умеренных широтах Европы, Азии, С. и Ю. Америки, реже в В. Австралии, Тасмании и Нов. Зеландии.

*Pogonatum P a l i s o t de B e a u v o i s*, 1805 (*Polytrichum* Hedwig, 1801). Тип рода — *Polytrichum aloides* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны только листья. Мелкие или более крупные напочвенные мхи, растущие отдельными группами или рыхлыми дерновинками. Стебель прямостоячий, с горизонтальным ризомом, жесткий, со сложным центральным пучком. Листья кверху постепенно увеличивающиеся, прямо отстоящие до отогнутых назад, в сухом состоянии прямостоячие или рыхло прилегающие, согнутые внутрь, с загнутыми краями, ланцетные и линейно-ланцетные, с влагалищным пленчатым основанием, по краю обычно остропильчатые, зубцы многоклеточные; листья на большем своем протяжении двуслойные. Жилка во влагалищной части узкая и плоская, выше развитая и вверху с нижней стороны чаще зубчатая. Ассимиляционные пластиночки многочисленные, покрывающие сверху жилку и двуслойную листовую пластинку, верхняя клетка их у части видов отличается от нижележащих клеток. Клетки листа чаще мелкие, толстостенные, округло-шестиугольные, на однослойных местах квадратные или поперечновытянутые, реже рыхлые и тонкостенные, во влагалищной части удлиненные до линейных, с менее утолщенными стенками до тонкостенных. Растения двудомные. Коробочка прямостоячая или наклоненная, на удлиненной ножке, правильная или слегка на спинке выпуклая, округлая, без шейки и устьиц; клетки экзотеция большей частью с мамиллозными выпячиваниями наружных стенок. Крышечка более или менее длинно клювовидная, с выпуклым основанием. Колпачок шапочковидный, густоволосистый. 158 видов. В ископаемом состоянии найден один вид. С эоцена. Из янтаря с побережья Балтийского моря. Современное распространение — почти по всему земному шару.

*Polytrichum* H e d w i g, 1801. Тип рода — *P. commune* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные стебельки, стебли без листьев и листья. Крупные, жесткие напочвенные, реже скальные растения, обычно образующие дерновинки или крупные подушки. Стебель прямостоячий с горизонтальным ризомом, часто густо покрытым ризоидным войлоком, со сложным центральным пучком. Листья прямо отстоящие до

отогнутых, в сухом состоянии прилегающие, высоковагалищные, линейно-ланцетные, часто с большими, направленными вперед краевыми зубцами, с двуслойной, только в основании однослойной гладкой листовой пластинкой. Жилка обычно выступает из верхушки листа в виде зубчатого красно-бурого или бесцветного волоска. Ассимиляционные пластиночки многочисленные, покрывающие жилку и двуслойную часть листа. Верхние клетки ассимиляционных пластиночек нередко отличаются от остальных формой, величиной или утолщением наружной стенки. Клетки листа квадратные и округло-многоугольные, часто поперечно вытянутые, во влагалищной части бесцветные или желтоватые, удлиненно-прямоугольные до линейных, к краям более узкие. Растения двудомные. Спорогонии одиночные. Коробочка на длинной ножке, призматическая, четырехшестиребристая, реже округлая или угловатая, с полушаровидной или дисковидной шейкой; устьица поверхностные, крупные, расположенные между шейкой и урночкой. Зубцов перистомы обычно 64. Крышечка из выпуклого или конусовидного основания, коротко- или более длинноклювовидная. 92 вида. В ископаемом состоянии два вымерших вида. С эоцена. Эоцен — из янтаря с побережья Балтийского моря (?); ср. олигоцен — кремнистые сланцы Семигорья у Ротта (Бавария); плиоцен Кросциенко на р. Дунайце (Польша). Современное распространение — по всему земному шару, преимущественно в холодных и умеренных областях, в тропиках приурочен к горам.

*Polytrichites* B r i t t o n in Knowlton, 1926, emend. Steere, 1946 (*Bryotrichum* Yasui, 1925; *Polytrichites* Yasui, 1926). Тип рода — *Polytrichites spokanensis* Britton in Knowlton 1926; в миоцен (свита Лейта), шт. Вашингтон, США. В ископаемом состоянии известны отпечатки облиственных стеблей. Стебель прямостоячий или в основании приподнимающийся, ветвистый. Листья из бесцветной, прямой, прижатой, охватывающей стебель влагалищной части и отогнутой наружу и оттопыренной килеватой верхней части, с мощной жилкой. Это искусственный род, объединяющий ископаемые виды, которые не могут быть отнесены ни к одному из современных родов мхов и обнаруживают в сохранившихся частях растения сходство с признаками порядка Polytrichales. Отмечая большое сходство *Polytrichites* прежде всего с р. *Polytrichum*, Стер указывает на сходную структуру листьев у видов р. *Timmia*. Два вида. В. миоцен шт. Вашингтон (США), верхнетретичные лигниты Центр. Японии.

## ПОРЯДОК FISSIDENTALES. ФИССИДЕНСОВЫЕ

Многолетние, чаще относительно мелкие мхи. Листья двурядные, со спинным крылом, с жилкой, с каймой или без каймы. Клетки паренхиматические, обычно гладкие. Спорогонии верхушечные или боковые. Перистом простой из 16 сверху расщепленных зубцов. Одно семейство.

### СЕМЕЙСТВО FISSIDENTACEAE SCHIMPER, 1851

В основном распространено в тропиках. Включает пять родов и около 700 видов.

*Fissidens* Hedwig, 1801. Тип рода — *F. bryoides* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известен обрывок облиственного стебелька. Преимущественно напочвенные гигрофильные мхи от мелких до довольно крупных, растущие группами или рыхлыми дерновинками на обнаженных участках почвы в лесу, на ключевых низинных и переходных болотах, на камнях в руслах рек и ручьев.

Стебель короткий или длинный, прямостоячий или лежачий, двурядно-облиственный, ветвящийся. Листья полустеблеобъемлющие, влагалищно-ладьеобразные, со спинным крылом и длинным отростком, линейные, продолговатые или языковидные, с окаймленными или неокймленными, цельными, мелкопильчатыми или в верхней половине зубчатыми краями. Жилка оканчивается в верхушке листа или коротко выступает. Клетки чаще округло-шестиугольные, обычно гладкие. Растения однодомные, реже двудомные. Коробочка на длинной ножке, прямостоячая или наклоненная, правильная или слегка неправильная. Перистом простой, с зубцами до половины или глубже, одно-двурасщепленными, продольно-штриховатыми. Крышечка с клювиком. Около 800 видов. В ископаемом состоянии один вид. Оligocen Франции. Современное распространение — по всему земному шару, но наиболее богато представлен в тропиках и далеко на север не заходит.

## ПОРЯДОК DICRANALES. ДИКРАНОВЫЕ

Мхи разной величины, преимущественно многолетние. Листья узкие, от шиловидных до широколанцетных, обычно с жилкой. Клетки квадратные до удлиненно-прямоугольных, гладкие или папиллозные, в углах основания листа часто дифференцированные. Спорогонии верхушечные. Перистом простой, зубцы (16) сверху обычно расщепленные, иногда до основания двураздельные.

Восемь семейств.

### СЕМЕЙСТВО DITRICHACEAE LIMPRICHT, 1887

Стебель прямостоячий. Листья из широкояйцевидного основания ланцетные или шиловидные, без ушков. Клетки мелкие, квадратные или прямоугольные, в основании удлиненные, гладкие. Коробочка с перистомом, без перистомы или клейстокарпная. Зубцы перистомы большей частью до основания двураздельные, иногда попарно соединенные перемычками. 17 родов, 115 видов, распространено по всему земному шару.

*Ditrichum* Hartre, 1867. Тип рода — *Ditrymodon homomallus* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известен облиственный стебелек с фрагментом ножки. Преимущественно напочвенные, чаще низкие, реже довольно высокие растения, образующие рыхлые до плотных дерновинки. Стебель густо облиственный, простой или слабоветвистый,

голый, реже с густым ржаво-красным войлоком. Листья прилегающие или слегка изогнуто оттопыренные, из ланцетного невлагищного основания постепенно или внезапно длинно вытянутые, сверху желобчато-шиловидные, цельнокрайние или слабозубчатые. Жилка большей частью широкая, плоская, заполняющая верхушку листа. Клетки гладкие, со слабо утолщенными стенками, от почти квадратных до удлиненно-прямоугольных в нижней части листа, угловые клетки основания листа чаще не ограничены. Растения двудомные или однодомные; перихециальные листья влагалищные или почти не отличающиеся. Коробочка на длинной ножке, прямостоячая или слабо наклоненная, удлиненно-яйцевидная, с узким устьем. Зубцы перистомы почти до основания двурасщепленные, слабо завитые, обычно без перекалин, линейные или нитевидные, папиллозные. 48 видов. В ископаемом состоянии известен один вид, тождественный современному. С плиоцена. Из слоев Тегелена близ германо-голландской границы. Современное распространение — по всему земному шару, в равнинных и горных условиях, вплоть до высокогорий.

### СЕМЕЙСТВО DICRANACEAE S. MÜLLER, 1849

Стебель прямостоячий, простой или ветвистый. Листья из расширенного основания постепенно или внезапно удлиненно-ланцетные до

шиловидно заостренных, нередко обращенные в одну сторону, серповидные или в сухом состоянии кудрявые, часто с обособленными ушками. Клетки квадратные, округлые, неправильные или удлинённые, гладкие или папиллозные. Коробочка с перистомом, редко клейстокарпная. Зубцы перистома цельные или вверху двурасщепленные. 56 родов, 1294 вида, распространенных преимущественно в северных и умеренных широтах, а также в горах обоих полушарий; ряд родов приурочен к тропикам.

*Dicranella* Schimper, 1855. Тип рода — *Dicranum heteromallum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известен облиственный стебелек. Мелкие наземные мхи, растущие группами или довольно крупными дерновинками. Стебель простой, прямостоячий, с ризоидами в основании. Листья из влагалищного основания шиловидные, оттопыренно отстоящие, или из ланцетного основания постепенно линейно-шиловидные, прямостоячие, слегка серповидные; край листа цельный или слегка (иногда только в его основании) зубчатый. Жилка в основании широкая, неясно отграниченная, выполняющая верхушку листа. Клетки листа прямоугольные до линейных, гладкие, тонкостенные или с утолщенными стенками, в углах основания не дифференцированные. Растения двудомные; перихециальные листья слабо различаются. Ножка длинная, прямая или слегка извитая. Коробочка чаще наклоненная, симметричная или с зобиком, короткояйцевидная. Зубцы перистома до середины неравно двурасщепленные, линейные, папиллозные или продольноштриховатые, окрашенные. Крышечка из конусовидного основания с косым длинным клювиком, равным или превосходящим длину коробочки. Вследствие разного понимания объема рода в состав его включают примерно от 60 до 100 видов. В ископаемом состоянии известен один вид, сравниваемый с современным видом. С эоцена. Из янтаря с побережья Балтийского моря. Современное распространение — почти по всему земному шару, от равнин до высокогорий, преимущественно в умеренных широтах.

*Dichodontium* Schimper, 1855. Тип рода — *Dicranum pellucidum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известен облиственный стебелек. Влаголюбивые многолетние мхи, растущие рыхлыми дерновинками на влажных скалах, на камнях по берегам рек, реже на почве. Длина стебля до нескольких сантиметров, стебель простой, трехгранный, внизу ржавоволочный. Листья оттопыренно отстоящие, в сухом состоянии прижатые, слегка закрученные, из широкого основания языко-

видно-ланцетные, острые, в верхушке или до середины и ниже зубчатые. Жилка мощная, перед верхушкой листа исчезающая. Клетки листа округло-квадратные, с обеих сторон мамиллозные, только в средней части основания листа прямоугольные и гладкие. Растения двудомные; перихециальные листья почти не отличаются от стеблевых. Коробочка обычно почти горизонтально наклоненная, на длинной, прямой ножке, неправильная, яйцевидная или удлинённая. Перистом из 16 зубцов, до середины и ниже двух-трехрасщепленных, окрашенных, вверху тонкопапиллозных, внизу штриховатых. Крышечка с клювиком. Три вида. В ископаемом состоянии найден один вид, близкий к современному виду. С эоцена. Из янтаря с побережья Балтийского моря. Современное распространение — в равнинных и горных условиях умеренной зоны северного полушария Европы, Азии и С. Америки.

*Kiaeria* Hagen, 1914. Тип рода — *Dicranum falcatum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные стебли. Мелкие или средние многолетние скальные, реже напочвенные мхи, образующие чаще плотные дерновинки. Стебель тонкий, слабоветвистый, с редкими ризоидами. Листья более или менее серповидные до слабокудрявых, из вогнутого ланцетного основания желобчатые или трубчатые-шиловидные, в верхушке зубчатые. Жилка узкая, обычно выступающая. Клетки узкие, удлинённо-прямоугольные, по краю и в верхней части листа квадратные, гладкие или папиллозные, в основании листа с равномерно утолщенными или пористыми обочками; ушки более или менее дифференцированы, из одного слоя квадратных окрашенных клеток. Растения однодомные; перихециальные листья обычно высоколагалищные. Коробочка на прямой, длинной ножке, наклоненная, симметричная, чаще с зобиком. Зубцы перистома до середины или глубже двурасщепленные, с поперечными перекладинами, окрашенные, густопапиллозные. Крышечка с длинным клювиком. Пять видов. В ископаемом состоянии известен один сомнительный вид. С палеогена. Нижнетретичные субантарктического архипелага Кергелен (северный берег п-ва Жоффр). Современное распространение — в арктической зоне и на высокогорьях Европы, Азии и С. Америки.

*Orthodicranum* Loeske, 1910 (*Dicranum* Hedwig, 1801). Тип рода — *Dicranum montanum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные стебли. Многолетние мхи, образующие плотные дерновинки на выступающих корнях, у основания деревьев,



на почве или на гниющей древесине. Стебель прямостоячий или восходящий, слабый, довольно длинный, с плотным бурым войлоком. Листья прямо отстоящие, в сухом состоянии кудрявые, из ланцетного основания постепенно желобчато- или трубчато-шиловидно вытянутые, вверху зубчатые. Жилка в основании листа широкая, оканчивающаяся в его верхушке, с нижней стороны мамиллозная. Клетки гладкие или с нижней стороны в верхней части листа слабомамиллозные, верхние — квадратные или с одиночными треугольными клетками, нижние — удлинено-прямоугольные, толстостенные, с непористыми или слабопористыми оболочками; ушки хорошо отграничены, из толстостенных квадратных однослойных окрашенных клеток. Растения двудомные; внутренние перихециальные листья из высокого влагалища внезапно шиловидно суженные. Коробочка на длинной, прямой ножке, прямостоячая, правильная, удлинено-цилиндрическая. Зубцы периста до середины или глубже двурасщепленные, окрашенные, густо продольноштриховатые, папиллозные (рис. 151). Пять видов. В ископаемом состоянии найден один вид, сближаемый с современным. С эоцена. Из янтаря с побережья Балтийского моря. Современное распространение — в умеренной зоне Европы, Азии и С. Америки, в равнинных и горных условиях.

*Dicranum* Hedwig, 1801. Тип рода — *D. scoparium* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные стебли. Многолетние напочвенные, чаще крупные обычные лесные, тундровые, реже болотные и луговые мхи, образующие от плотных поду-

шечковидных дернинок до больших рыхлых дернин. Стебель простой или ветвистый, более или менее густо покрытый ризоидным войлоком. Листья чаще обращены в одну сторону, серповидные, из ланцетного основания постепенно линейно вытянутые, желобчатые или трубчато завернутые, края цельные, зубчатые в верхушке или до середины, или на всем протяжении. Жилка узкая, только в основании листа кажется широкой от прилегающих двуслойных клеток пластинки. Клетки в верхней части листа от квадратных, трапециевидных, треугольных до удлинённых ромбических и линейных, в нижней части преимущественно удлинённо-прямоугольные, умеренно- или толстостенные, часто пористые, от гладких до слабопапиллозных с нижней стороны вверху листа; ушки хорошо отграниченные, чаще двуслойные, реже многослойные, из квадратных толстостенных окрашенных клеток; прилегающие клетки основания обычно той же формы, но тонкостенные и бесцветные; внутренние клетки основания листа высоковлагалитные. Коробочка на длинной прямой ножке, по одной или по несколько в одном перихеции, наклоненная, часто согнутая, гладкая или бороздчатая. Зубцы периста до середины и глубже дву-трехрасщепленные, вверху часто слабопапиллозные. 52 вида. Указываются два ископаемых вида, из которых один сближается, а второй отождествляется с современным видом. С эоцена. Из янтаря с побережья Балтийского моря. Современное распространение — почти по всему земному шару, в тропических и субтропических странах приурочен к горам, в южном полушарии встречается редко.

## ПОРЯДОК POTIALES. ПОТТИЕВЫЕ

Однолетние и многолетние мхи от мелких до средних размеров. Листья ланцетные, яйцевидные до языковидных, с жилкой. Клетки мелкие, паренхиматические, гладкие или папиллозные, в основании иногда удлинённые и прозрачные. Спорогонии верхушечные, редко боковые. Зубцы периста (16) прямые или спирально завитые, цельные или до основания двураздельные, чаще нитевидные. Два семейства.

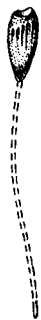
### СЕМЕЙСТВО TRICHOSTOMACEAE BRUCH, SCHIMPER, GÜMBEL, 1843

Стебель прямостоячий, простой или ветвистый. Листья ланцетные или линейноланцетные, сухие, часто кудрявые. Клетки паренхиматические, гладкие или двусторонне-папиллозные, в основании иногда прямо-

угольные или удлинённые, прозрачные и гладкие. Коробочка с перистомом, без периста или клейстокарпная. Зубцы периста прямые или спирально завитые, цельные или двураздельные, иногда редуцированные. 46 родов, 881 вид, распространены большей частью в умеренной зоне, где обитают преимущественно на почве и скалах.

*Weisia* Hedwig, 1801. Тип рода — *W. controversa* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известен обрывок облиственного стебля. Мелкие многолетние напочвенные мхи, растущие рыхлыми дерновинками, с простым или ветвящимся стеблем. Верхние листья более крупные, отстоящие, в сухом состоянии кудрявые, узколанцетно-линейные, желобчатые, часто капошоновидно оканчивающиеся, с плоскими или загнутыми цельными

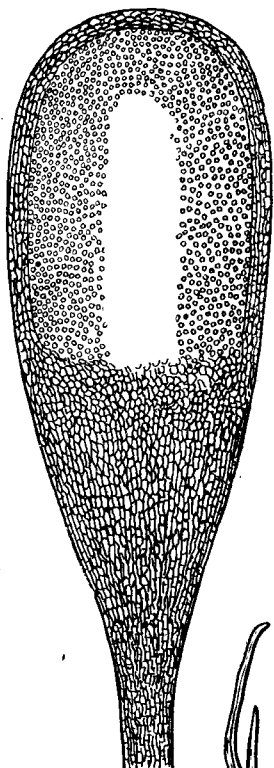




148a



148r



148e



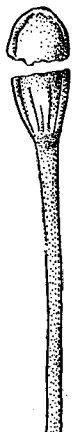
148d



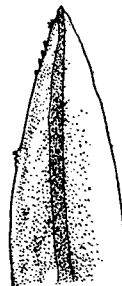
149a



148a



148b



149b



149g



148z



149v



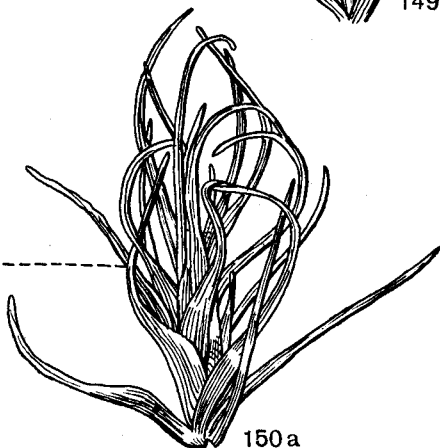
149d



150b



150c



150a



151a



151b



151c

краями. Жилка мощная, коротко выступающая, гладкая. Клетки мелкие, двусторонне-папиллозные, округло-квадратные, внизу коротко- или удлинненно-прямоугольные, прозрачные. Растения однодомные; перихециальные листья не отличаются от стеблевых. Коробочка прямостоячая, правильная или слабо наклоненная, с выгнутой спинкой, на длинной, прямой или слегка изогнутой ножке, овальной или цилиндрической, с узким устьем. Зубцов перистома 16, цельные, короткие, папиллозные, часто рудиментарные, реже отсутствуют. Крышечка с длинным, косым клювиком. 27 видов. В ископаемом состоянии найден один вид. С эоцена. Из янтаря с побережья Балтийского моря. Современное распространение — по всему земному шару за исключением крайних северных районов; растет в равнинных и горных условиях.

*Gymnostomum* Nees et Hornschuch, 1823. Тип рода — *G. calcareum* Nees, Hornschuch et Sturm, 1823; современный. В ископаемом состоянии известен в виде облиственных стебельков. Скальные кальцефильные многолетние мхи, образующие плотные дерновинки. Стебель тонкий, прямостоячий, от небольших до средних размеров, вильчато ветвящийся, со слабо развитыми ризоидами. Листья прямо отстоящие, килеватые, сухие, изогнуто прилегающие, ланцетно- или узколинейные, с плоскими, цельными краями. Жилка тонкая или мощная, оканчивающаяся в верхушке или перед верхушкой листа, папиллозная. Клетки листа сверху округло-квадратные, мелкие, двусторонне-густопапиллозные, внизу прямоугольные, преимущественно гладкие, с желтоокрашенными стенками. Растения двудомные; перихециальные листья в основании слегка влагалищные. Коробочка на длинной ножке, прямостоячая, правильная, овальная или удлинненная. Перистом отсутствует. Крышечка с клювиком. 10 видов. В ископаемом состоянии найден один вымерший вид. С олигоцена. Олигоцен Франции. Современное распространение — преимущественно в горах умеренной зоны северного и южного полушарий; далеко на север заходят только отдельные виды.

*Trichostomum* Bruch, 1829. Тип рода — *T. brachydonium* Bruch, 1829; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные стебли. Напочвенные или скальные многолетние мхи средних размеров, чаще образующие плотные дерновинки. Стебель прямостоячий, вильчато ветвящийся, длинный и тонкий, внизу обильно покрытый ризоидами. Листья более или менее отстоящие, сухие — кудрявые, верхние — более крупные, линейно заостренные, узкие, желобчатые, до трубчатых, килеватые, с плоскими, слегка волнистыми или загнутыми, чаще цельными краями. Жилка мощная, оканчивающаяся перед верхушкой или коротко выступающая. Клетки мелкие, округло-квадратные, двусторонне-папиллозные, в основании листа удлинненно-прямоугольные, гладкие, бесцветные или желтоватые. Растения двудомные, реже обополюе; перихециальные листья мало отличаются. Коробочка на длинной, прямой ножке, прямостоячая, редко слегка наклоненная, правильная, удлинненно-цилиндрическая. Перистом из 16 зубцов, прямых, реже сильно завитых влево, продырявленных или нитевидно-двурасщепленных, свободных или соединенных перекардинами, папиллозных, иногда рудиментарных. Крышечка с клювиком. 81 вид. Систематическое положение и родовая принадлежность включенных в этот род двух ископаемых видов вызывают некоторое сомнение. С эоцена. Из янтаря с побережья Балтийского моря. Современное распространение — по всему земному шару за исключением арктических областей.

*Barbula* Hedwig, 1801. Тип рода — *B. unguiculata* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известен неразветвленный, всесторонне облиственный стебелек. Напочвенные и скальные многолетние мхи, образующие более или менее плотные дерновинки. Стебель прямостоячий, тонкий, иногда довольно длинный, густо облиственный, вильчато ветвящийся с ризоидным войлоком, чаще в нижней части. Листья прямо отстоящие или отогнутые, сухие — прилегающие, редко кудрявые или спирально завитые вокруг стебля, яйцевидные, продолговато- или удлинненно-ланцетные,

#### Рис. 148—151.

148 — *Sporogonites exuberans* Halle: 148a, 148б — отпечаток ножки коробочки (верхняя часть деформирована); 148в, г — часть окаменелой коробочки; 148д — продольный разрез того же образца; 148е — схематический продольный разрез коробочки; 148ж — спора; н. девон, Норвегия (Halle, 1916, 1936). 149 — *Dicranites casparyi* R. Klebs: 149a — стебель, X 27, 149б — верхушка листа, X 216; 149в — верхушка стебля, X 28; 149г — клетки листа, X 186; 149д — верхушка стебля, X 60. 150 — *Dicranites obtusifolius* Caspari et Klebs: 150a — верхушка стебля, X 20; 150б — влагалище листа, X 60; 150в — верхушка листа, X 60. 151 — *Dicranites subflagellare* (Goepfert et Menge) Caspari (отождествляется с *Orthodicranum*): 151a — верхушка стебля, X 27; 151б, 151в — верхушки листьев. Рис. 149, 150, 151 — янтарь, побережье Балтийского моря (Caspari, 1907)

с отвернутыми, реже плоскими, цельными краями. Жилка мощная, коротко выступающая или оканчивающаяся в верхушке листа. Клетки мелкие, округло-квадратные, с равномерно или неравномерно утолщенными стенками, двусторонне-папиллозные, редко гладкие, в основании листа обычно крупные, прямоугольные, слегка желтоватые. Растения двудомные. Коробочка на длинной, прямой ножке, прямостоячая, редко слегка наклоненная, прямая или слабо согнутая, продолговато-яйцевидная до цилиндрической. Зубцы перистомы (16) до основания нитевидно двурасщепленные, одноили многократно влево завитые, папиллозные; иногда перистом рудиментарный или отсутствует. Крышечка конусовидная, с клювиком. Около 300 видов. В ископаемом состоянии обнаружен один вымерший вид. По-видимому, объем рода *Barbula* понимался Вейландом очень широко, поскольку описанный им ископаемый вид имел продолговато-овальные,верху острые, тонкозубчатые листья. В то же время современные виды этого рода имеют только цельнокрайние листья. Ср. олигоцен. Ср. олигоцен Н. Рейна, Бавария. Современное распространение — почти по всему земному шару, однако чаще встречается в умеренных зонах.

#### СЕМЕЙСТВО ROTTIACEAE C. MÜLLER, 1849

Стебель прямостоячий, простой, реже разветвленный. Листья яйцевидные, овальные, языковидные до шпательевидных, часто с жилкой, коротко или длинно выступающей в виде окрашенного или бесцветного волоска. Клетки паренхиматические, округлые, чаще папиллозные, в основании иногда прямоугольные или

удлиненные, прозрачные и гладкие. Коробочка с перистомом, без перистомы или клейстокарпная. Зубцы перистомы прямые или спирально завитые, цельные или нитевидно-двураздельные, иногда на высокой основной перепонке. 26 родов, 483 вида, приуроченные главным образом к южным широтам.

*Phascum* Hedwig, 1801. Тип рода — *Phascum cuspidatum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известен облиственный стебелек. Мелкие почковидные, однолетние мхи, растущие группами или образующие дерновинки на обнаженных участках почвы. Стебель прямостоячий, простой или у спороносящих побегов вильчато, иногда кустисто разветвленный. Листья яйцевидно-ланцетные до удлиненно-ланцетных, с более или менее отогнутыми краями, цельнокрайние; с мощной, по крайней мере у верхних листьев, выступающей жилкой. Клетки в верхней половине листа квадратные или шестиугольные, с равномерно слегка утолщенными стенками, двусторонне-папиллозные, редко гладкие, книзу прямоугольные, тонкостенные, почти бесцветные. Растения однодомные; перихециальные листья не отличаются. Коробочка, погруженная по одной, иногда по две в перихеций, клейстокарпная, на короткой, иногда изогнутой ножке, шаровидная или тупо заостренная. Колпачок клубковидный, редко шапочковидный, маленький. 14 видов. Имеется одно недостаточно достоверное указание современного вида из янтара. С эоцена. Из балтийского янтара. Современное распространение — в умеренных и тропической зонах земного шара, встречается рассеянно в Европе, Азии, Африке, С. и Ю. Америке.

### ПОРЯДОК GRIMMIALES. ГРИММИЕВЫЕ!

Многолетние мхи, преимущественно средних размеров. Листья обычно ланцетные, часто с гладким или зубчатым бесцветным волосовидным кончиком. Клетки от паренхиматических до удлиненных, нередко с утолщенными и выемчатыми стенками, гладкие, реже слабопапиллозные. Спорогонии верхушечные. Зубцы перистомы (16) часто сверху неправильно расщепленные и продырявленные. Одно семейство.

#### СЕМЕЙСТВО GRIMMIACEAE SCHIMPER, 1858

Распространено преимущественно в субарктической и умеренной зонах, в тропиках — в высокогорном поясе. Семь родов, 360 видов.

*Grimmia* Hedwig, 1801. Тип рода — *G. plagiopodia* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известен кусочек облиственного стебля. Мелкие, либо довольно крупные мхи, образующие на камнях и скалах более или менее плотные подушечки или рыхлые дерновинки. Стебель вильчато или кустисто ветвящийся. Листья прилегающие или прямо отстоящие, реже в сухом состоянии кудрявые или спирально завитые; нижние листья чешуевидные, верхние — от обратнойцевидных до яйцевидно-ланцетных и удлиненно-ланцетных, часто с волосковидным, бесцветным, гладким или зубчатым кончиком; желобчатые или острокилеватые, с цельными, отвернутыми краями; в верхней половине листа или в верхушке и по краям часто двуслойные. Жилка оканчивается в верхушке листа, перед верхушкой или выступает. Клетки обычно гладкие,

копаемом состоянии известен кусочек облиственного стебля. Мелкие, либо довольно крупные мхи, образующие на камнях и скалах более или менее плотные подушечки или рыхлые дерновинки. Стебель вильчато или кустисто ветвящийся. Листья прилегающие или прямо отстоящие, реже в сухом состоянии кудрявые или спирально завитые; нижние листья чешуевидные, верхние — от обратнойцевидных до яйцевидно-ланцетных и удлиненно-ланцетных, часто с волосковидным, бесцветным, гладким или зубчатым кончиком; желобчатые или острокилеватые, с цельными, отвернутыми краями; в верхней половине листа или в верхушке и по краям часто двуслойные. Жилка оканчивается в верхушке листа, перед верхушкой или выступает. Клетки обычно гладкие,

вверху листа чаще мелкие, округло-квадратные, выемчато утолщенные, к основанию, по крайней мере в его средней части, удлиненно-прямоугольные, нередко с утолщенными, извилистыми стенками. Растения двудомные или однодомные; перихециальные листья несколько крупнее, влагалищные рыхлоклеточные. Коробочка, погруженная на более или менее длинной, прямой или изогнутой ножке, прямостоячая, наклоненная или поникшая, округло-яйцевидная до удлиненно-овальной,

гладкая или бороздчатая. Перистом из 16, чаще не разделенных, иногда продырявленных или на конце расщепленных зубцов. Крышечка с клювиком. Колпачок шапочковидный или клубковидный. 227 видов. В ископаемом состоянии один вид. С эоцена. Из балтийского янтаря. (Шимпер сомневается в правильности этого определения). Современное распространение — по всему земному шару, реже в тропических странах, где чаще встречается в горах.

## ПОРЯДОК EUBRYALES. ЭВБРИЕВЫЕ

Преимущественно многолетние мхи средних размеров. Листья от шиловидных до широкояйцевидных и овальных, часто окаймленные. Клетки паренхиматические, ромбоидальные, реже удлиненные, гладкие, папиллозные или мамиллозно-папиллозные. Спорогонии верхушечные, иногда боковые. Перистом двойной. Зубцы наружного перистоста (16) со срединной вертикальной линией; отростки внутреннего перистоста на основной перепонке ланцетные, килеватые и обычно по килю продырявленные. Пятнадцать семейств.

### СЕМЕЙСТВО BRYACEAE С. MÜLLER, 1849

Стебель прямостоячий, обычно разветвленный. Листья от линейно-шиловидных до остро или тупо широкояйцевидных, без каймы или окаймленные. Клетки ромбоидальные до удлиненных, обычно тонкостенные, гладкие. Коробочка с двойным перистостомом, чаще наклоненная до висячей, на более или менее длинной ножке. 17 родов, 1350 видов, распространенных по всему земному шару, за исключением нескольких родов, приуроченных к тропической зоне.

*Pohlia* Hedwig, 1801 (*Webera* Hedwig, 1801). Тип рода — *Pohlia elongata* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известен обломок стебля с двумя целыми листочками. Многолетние, чаще напочвенные мхи средних размеров, растущие группами или дернинками. Стебель прямостоячий, с побегами у основания, внизу с ризоидами. Листья ланцетные и линейно-ланцетные, на верхушке обычно зубчатые, неокймленные, с плоскими или отогнутыми краями, вверху спороносящих побегов часто хохолковидно собранные. Жилка средней мощности, чаще перед верхушкой листа исчезающая. Клетки узкоромбоидально-шестиугольные до линейных. Растения однодомные или двудомные. Ножка удлиненная, тонкая, сухая, часто извилистая. Коробочка

наклоненная до висячей, редко прямостоячая, обратнойцевидная до продолговато-яйцевидной, с короткой или длинной шейкой. Перистом двойной, хорошо развитый. Крышечка конусовидная. 117 видов. В ископаемом состоянии указан один вид, сходный с современным, широко распространенным видом. С плиоцена. Из плиоценовых отложений у Кросциенко на р. Дунайце (Польша). Современное распространение — почти по всему земному шару, встречается на равнине и высоко в горах.

*Bryum* Hedwig, 1801. Тип рода — *B. argenteum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известен облиственный стебелек. Многолетние мелкие или крупные, преимущественно напочвенные мхи, растущие дерновинками. Стебель прямостоячий с подвешенными побегами и с ризоидами в его основании и выше по стеблю. Листья в нижней части мелкие, постепенно вдоль стебля увеличивающиеся или остающиеся одинакового размера, нередко хохолковидно собранные на верхушке, от округлых и округлояйцевидных, в верхушке часто тупых и закругленных до ланцетных, заостренных, иногда с низбегающим основанием; края листа от плоских до отвороченных, цельные или вверху слегка зубчатые, обычно с каймой из длинных, узких, более или менее толстостенных клеток, ограниченных или постепенно переходящих в клетки листовой пластинки. Жилка довольно мощная, оканчивающаяся перед верхушкой листа, в верхушке или выступающая более или менее длинным волоском, обычно слегка зубчатая, реже гладкая. Клетки листа вверху ромбические, в основании квадратные или удлиненно-прямоугольные, все тонкостенные или с утолщенными и пористыми стенками. Растения однодомные и двудомные. Коробочка на длинной, вверху согнутой ножке, горизонтальная, поникшая до висячей, правильная или неправильная, яйцевидная, грушевидная до цилиндрической, с короткой или длинной шейкой.



Перистом всегда двойной, хорошо развитый. Крышечка конусовидная. Около 800 видов. В ископаемом состоянии один вид. С олигоцена. Олигоцен Франции (известняки близ Экса). Современное распространение — по всему земному шару.

#### СЕМЕЙСТВО MNIACEAE C. MÜLLER, 1849

Стебель прямостоячий, разветвленный. Листья ланцетные, яйцевидные до языковидных, без каймы или окаймленные. Клетки паренхиматические до ромбоидальных, иногда колленхиматически утолщенные, гладкие или мамиллозные. Коробочка с двойным перистомом, наклоненная до висячей, на длинной ножке. Семь родов, 95 видов.

*Mnium* Hedwig, 1801. Тип рода — *M. cuspidatum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны обильные побеги различной сохранности. Многолетние напочвенные, преимущественно лесные, реже болотные мхи от средних до крупных размеров, образующие рыхлые дерновинки или растущие группами. Стебель прямостоячий или восходящий с подземными столонами, иногда у основания ветвящийся, с дуговидно согнутыми побегами или с подвешенными побегами на спороносящих экземплярах, по всему стеблю или внизу с ризоидным войлоком, в нижней части с мелкими расставленными листьями, сверху густо облиственный. Листья прямо отстоящие до отогнутых, плоские, реже волнистые, яйцевидные, обратояйцевидные, ланцетные до языковидных, с острой или округлой верхушкой, иногда низбегающие, часто одно- или многорядно окаймленные, с сильно утолщенными вытянутыми клетками, по краю одно- или многорядные, цельнокрайние, одно- или двурядно зубчатые. Жилка довольно мощная, оканчивается в верхушке листа, перед верхушкой или коротко выступает. Клетки округлые, шестиугольные, удлинненно-ромбические, уменьшающиеся к краям листа или расположенные расходящимися рядами, часто с колленхиматически утолщенными или с пористыми стенками. Растения двудомные или однодомные; перихециальные листья обычно отличаются от стеблевых; с одним или несколькими спорогонами в перихеции. Коробочка на длинной, прямой ножке, наклоненная до висячей, редко прямостоячая, чаще удлинненно-овальная. Перистом двойной. Крышечка конусовидная, иногда с клювиком. 77 видов. В ископаемом состоянии два вида, один из них вымерший. С олигоцена. Ср. олигоцен Н. Рейна в Баварии, плиоцен у Мон-Дор (Франция) и Кросциенко на р. Дунайце (Польша).

Современное распространение — почти по всему земному шару, от равнин до высокогорий

*Trachycystis* Lindberg, 1868 (*Mnium* Hedwig, 1801). Тип рода — *Mnium microphyllum* Dozy et Molkenboer, 1845; современный. В ископаемом состоянии известны обрывки облиственных стеблей. Многолетние напочвенные лесные мхи средних размеров, растущие рыхлыми дерновинками. Стебель прямостоячий, ветвящийся, с ризоидами преимущественно в нижней части. Листья рыхло прилегающие, яйцевидно- и линейно-ланцетные, по краю широко или узко окаймленные — двурядно-зубчатые, или неокймленные — однорядно-зубчатые. Жилка, оканчивающаяся в верхушке листа, гладкая или по спинке зубчатая. Клетки мелкие, округло-шестиугольные, двусторонне-мамиллозные. Растения двудомные. Коробочка на длинной, прямой ножке, наклоненная до горизонтальной, продолговато-яйцевидная. Перистом двойной. Крышечка короткоконусовидная (рис. 152, 153). Четыре вида, из них два известны только в ископаемом состоянии. С миоцена. Миоцен Доманских гор Польши и близ Старых Гливиц в Силезии, плиоцен Ревера близ голландско-германской границы. Современное распространение — тихоокеанское побережье Азии: Дальний Восток СССР, Корея, Китай, Япония, Аляска.

*Intia* Neuburg, 1956<sup>1</sup>. Тип рода — *Intia vermicularis* Neuburg, 1956; н. пермь, Печорский бассейн. Стебли тонко-продольноборозчатые. Листья трех- и многорядные, расположенные спирально, поперек стебля, симметричные, прямые или серповидно отогнутые, ланцетные, овальные, овально-продолговатые, продолговато-яйцевидные, обычно с сердцевидным, слегка стеблеобъемлющим основанием и зубчатым, с бесцветной окаймленностью, краем. Средняя жилка листа резкая, многослойная, иногда наверху раздваивающаяся и часто не доходящая до верхушки листа. Жилка сложена узкими, длинными, то более, то менее толстостенными клетками с прямыми или косыми поперечными перегородками. Иногда краевые клетки отделяются наподобие зачатков боковых жилок. Клетки пластинки червеобразные, овальные, вытянуто-овальные, ромбические и полигональные, часто расположенные косыми рядами (дорожками) к жилке. С каждой стороны жилки проходит по одному ряду прямоугольных или ромбических клеток. Кайма резко выраженная, однослойная, дву-трехрядная, из вытянутых толстостенных прозенхиматических клеток, иногда сходящихся у верхушки

<sup>1</sup> Диагнозы пермских видов мхов приводятся по М. Ф. Нейбургу (1960).

листа в виде короткой ости (табл. XI, фиг. 3—4). Особенностью строения листьев у представителей рода *Intia* является тенденция к образованию подобия боковых жилок за счет отделения ряда краевых клеток средней жилки. Род обнаруживает значительное сходство с сем. Мниасеае или же Rhizogoniасеае. Четыре вида. Н. пермь Печорского бассейна.

#### СЕМЕЙСТВО BARTRAMIACEAE BRUCH, SCHIMPER, GÜMBEL, 1842

Стебель прямостоячий, обычно ветвистый. Листья яйцевидно-ланцетные или ланцетно-шиловидные, иногда в основании полустеблеобъемлющие, в сухом состоянии нередко кудрявые. Клетки округлые, удлинненно-прямоугольные, редко линейные, толстостенные, двусторонне-мамиллозные, реже гладкие, в основании листа часто более крупные, бесцветные и гладкие. Коробочка округлая, обычно бороздчатая, с двойным, простым перистомом или без периста. Девять родов, 450 видов, распространенных по всему земному шару.

*Philonotis* Br i d e l, 1827. Тип рода — *Mnium fontanum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные стебли. Многолетние гигрофильные мхи средних размеров, образующие дернины на низинных и ключевых болотах. Стебель от слабого до мощного, прямостоячий, ветвящийся, часто с мутовкой подвехущечных побегов и с войлоком из гладких и тонкопапиллозных ризоидов. Листья прямо отстоящие или обращенные в одну сторону, яйцевидно-ланцетные, заостренные, реже тупые, зубчатые вследствие выступающих парных мамилл, иногда в основании складчатые. Жилка иногда очень мощная, полная до выступающей. Клетки от удлинненных до коротко-прямоугольных, иногда ромбические, чаще в верхнем углу или в обоих углах мамиллозно выступающие, реже гладкие или над просветом клетки мамиллозно выпуклые, в основании листа более крупные. Растения двудомные, реже обоеполые; перихециальные и перигональные листья формой и размерами обычно отличаются от стеблевых. Коробочка на длинной ножке, наклоненная до горизонтальной, почти шаровидная, неправильная, с короткой шейкой, продольнобороздчатая, реже прямостоячая, правильная, неясноморщинистая. Перистом обычно двойной, реже без внутреннего периста. Крышечка коротко конусовидная. 174 вида. В ископаемом состоянии один вид, сходный с современным. С плиоцена. Плиоцен Ревера близ голландско-германской

границы, Кросциенко на р. Дунайце в Польше. Современное распространение — по всему земному шару в равнинных и горных условиях.

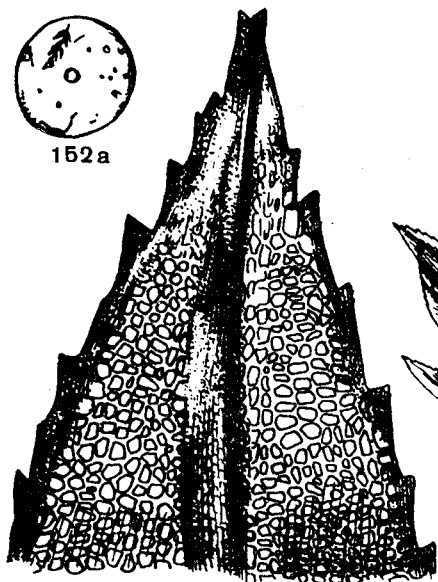
#### СЕМЕЙСТВО HYPNODENDRACEAE BROTHERUS, 1909

Первичный стебель ползучий, вторичный — прямостоячий, древовидно, реже перисто разветвленный. Листья яйцевидные или продолговато-яйцевидные, коротко до шиловидно заостренных. Стеблевые и веточные листья иногда отличаются. Клетки узко-линейные или продолговато-шестиугольные, гладкие или в углах папиллозно выступающие, чаще толстостенные, пористые, иногда с дифференцированными ушками. Коробочка с двойным перистомом. Четыре рода, 59 видов, распространенных в Индо-азиатской области и на островах Тихого океана.

*Hypnodendron* (C. Müller) Lindberg, 1861—1870. Тип рода — *Hypnum junghunii* C. Müller, 1851; современный. В ископаемом состоянии известна облиственная веточка. Более или менее мощные многолетние напочвенные или скальные, рыхлодерновинные мхи. Первичный стебель ползучий, густо буро-войлочный, вторичный — прямостоячий,верху густо перисто или древовидно разветвленный, снизу голый, реже в основании с бурым войлоком. Ветки густо и плоско облиственные. Нижние листья прилегающие или оттопыренно отстоящие из треугольного или яйцевидного основания, длинно и узко вытянутые; веточные листья все одинаковые или спинные, ясно дифференцированные, яйцевидные, яйцевидно-ланцетные и продолговатые, коротко или длинно заостренные, слегка вогнутые, иногда неясно складчатые, ненизбегающие, окаймленные или неокймленные, только в основании со слабо отогнутыми краями,верху остро и неравномерно-зубчатые. Жилка перед концом листа исчезающая или коротко выступающая на спинке. Клетки листа узко прозенхиматические, неутолщенные, иногда на спинной стороне листа папиллозно выступающие, в основании листа короче, с пористыми стенками. Растения двудомные; внутренние перихециальные листья из влагалищного основания внезапно длинно и тонко заостренные. Коробочка на длинной ножке, прямостоячая или наклоненная до горизонтальной, согнутая, продолговатая или удлинненно-цилиндрическая, более или менее яснобороздчатая. Крышечка с клювиком. 28 видов. Видовая принадлежность ископаемого образца не определена. С миоцена. Нижнемиоценовый янтарь из Бирмы. Современное распространение — преимущественно в тропической зоне,



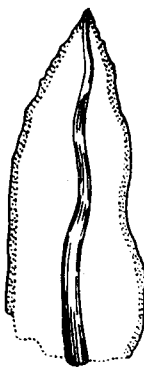
152a



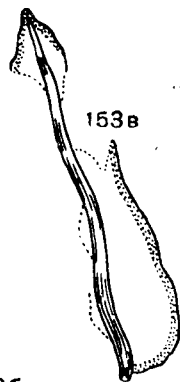
152



1526



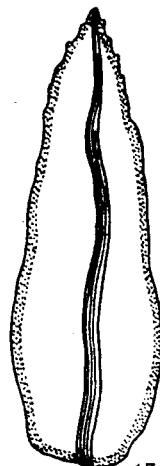
1536



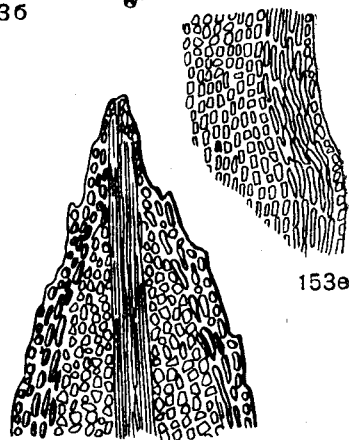
153b



153a



153r



153e

153d



154a



1546



154b



155a



155b



155c



1566



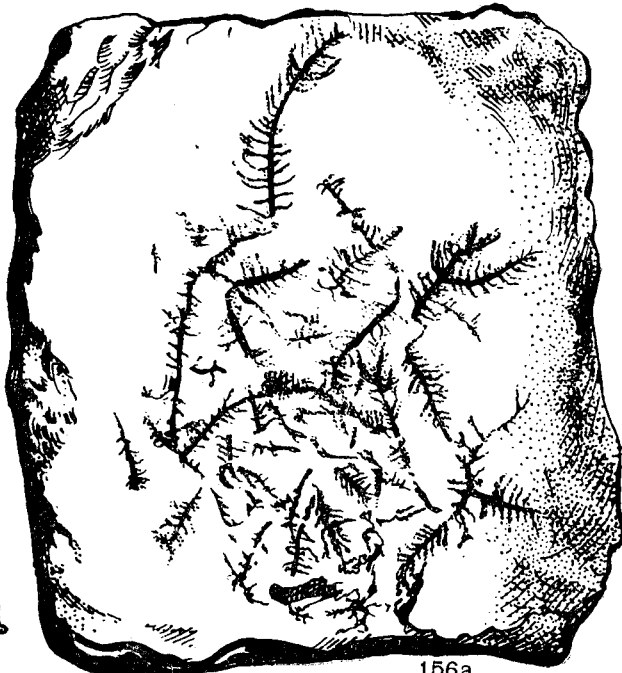
156d



156r



156b



156a

встречается в Азии, Ю. Америке, Австралии и Нов. Зеландии.

*Dicranites* Klebs, 1907. Тип рода — *D. casparyi* Klebs. 1907; эоцен, побережье Балтийского моря. В ископаемом состоянии известны облиственные стебли. Род (сборный) объединяет ископаемые виды верхоплодных листостебельных мхов, которые не могут быть обоснованно отнесены к современным родам при отсутствии признаков, достаточных для выделения самостоятельных родов ископаемых мхов. В этот род включаются преимущественно виды, принадлежащие к *Dicranaceae* в широком смысле.

## ПОРЯДОК ISOBRYALES. ИЗОБРИЕВЫЕ

Многолетние мхи с ползучим первичным стеблем и прямостоячим или свисающим вторичным стеблем. Листья удлинненно-ланцетные, яйцевидные или языковидные, обычно симметричные, с простой жилкой или без жилки. Клетки паренхиматические или удлиненные, иногда толстостенные, гладкие или папиллозные. Спорогонии верхушечные или боковые. Перистом чаще двойной, реже простой или отсутствует. Двадцать три семейства.

### СЕМЕЙСТВО ORTHOTRICHACEAE LIMPRICHT, 1890

Стебель прямостоячий или ползучий, с короткими или длинными, простыми или разветвленными ветвями. Листья ланцетные до языковидно-ланцетных, сухие, иногда курчавые. Клетки мелкие, округлые, гладкие или папиллозные, толстостенные, в основании часто прямоугольные до линейных. Коробочка с двойным перистомом, иногда перистом отсутствует. 14 родов, 936 видов, распространенных почти исключительно в умеренных и тропических зонах земного шара.

*Plagiopodopsis* Britton et Hollick. Тип рода — *P. scudderii* Britton et Hollick, 1915; олигоценовые сланцы, Флориссант, шт. Колорадо США. В ископаемом состоянии известны облиственные стебельки со спорогониями. Растение образует дерновинки. Стебель высотой около 1 см, прямостоячий, простой или ветви-

Стебель прямостоячий, густо облиственный. Листья узколинейные до ланцетных, постепенно заостренные или с тупой верхушкой, иногда к основанию расширенные, цельнокрайние или зубчатые, в верхушке, реже в основании листа килеватые или без киля, с жилкой. Клеточная сеть обычно не различима (рис. 149, 150). К данному роду отнесены три вида, некоторые другие ископаемые виды, первоначально включенные в этот род, отождествлены с современными родами верхоплодных мхов. С эоцена. Эоценовый янтарь с побережья Балтийского моря; ср. олигоцен Н. Рейна (Бавария).

Стебель с ризоидами у основания, густо облиственный. Листья длиной около 2 мм и шириной 0,5 мм, ланцетные, заостренные, с жилкой, достигающей верхушки; перихециальные листья длинно вытянутые, равные коробочке или превышающие ее. Спорогонии верхушечные. Ножка длиной 2—3 мм, прямостоячая, иногда возвышающаяся над перихециальными листьями. Коробочка прямостоячая или наклоненная, длиной 1,5 мм, шириной до 0,75 мм, овальная, морщинистая или бороздчатая, устье шириной 0,5 мм. Перистом не обнаружен. Крышечка неизвестна. Колпачок складчатый (рис. 154). Род с двумя ископаемыми видами, известными из олигоцена С. Америки. Сравнивался с современным родом *Plagiopus* из сем. *Bartramiaceae* (?). Стир с большим основанием сближает его с сем. *Orthotrichaceae*.

### СЕМЕЙСТВО FONTINALACEAE BRUCH, SCHIMPER, GÜMBEL, 1842

Стебель ветвистый, плавающий. Листья остро-яйцевидные до ланцетно-шиловидных, иногда обращенные в одну сторону, килеватые или плоские, обычно без ушков, без жилки или с простой жилкой. Клетки чаще удлинненно-прозенхиматические, гладкие. Коробочка прямостоячая; перистом двойной, простой или отсутствует. Семь родов, 65 видов, произрастающих преимущественно в умеренных

Рис. 152—156.

152 — *Muscites hauchecornei* Caspary et Klebs (сходен с *Mnium antiquorum* Cardot et Dixon); 152a — веточка, нат. вел.; 152b — веточка, X 10; 152в — верхушка листа, X 185; янтарь, побережье Балтийского моря (Caspary, 1907). 153 — *Mnium antiquorum* Cardot et Dixon [— *Trachycystis antiquorum* (Cardot et Dixon) Kabiersch]; 153a — стебель; 153б, 153в — листья; 153г — лист реставрированный; 153д — верхушка листа; 153е — клетки основания; плиоцен Ревера, голландско-германская граница (Dixon, 1916). 154 — *Plagiopodopsis scudderii* E. G. Britton et A. Hollick; 154a — единичное растение с коробочкой; 154б — часть другого растения; 154в — стерильное растение; миоцен, Флориссант, шт. Колорадо (Britton et A. Hollick, 1915). 155 — *Fontinalis tournallii* (Brongniart) Schimper; 155a — на породе; 155б — остаток стебля, увел.; 155в — отдельный лист, сильно увел. 156 — *Hypnum (Thuidium) elatinum* (Saporta) Schimper; 156a — на породе; 156б, 156в — отдельные растения в нат. вел.; 156г — остаток веточки, увел.; 156д — остаток стебля, увел. (рис. 155, 156); олигоцен, Армиссан (Schimper, 1879)



и холодных зонах северного полушария; моно-типные эндемичные роды в Ю. Америке и Ю. Африке.

*Fontinalis* Hedwig, 1801. Тип рода — *F. antipyretica* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные разветвленные стебли. Водные, сильно полиморфные, преимущественно крупные мхи, растущие в стоячих и текучих водах. Плавающий стебель удлиненный, обильно, иногда кустисто ветвистый, остро трехгранно или почти округло облиственный, в основании голый, с удлиненными, заостренными ветвями. Листья трехрядно расположенные, из сбегающего основания яйцевидные до узколанцетных, острокилевато сложенные или трубчато- и широко-округложелобчатые, чаще плоско- и цельнокрайние, иногда в верхушке зубчатые. Жилка отсутствует. Клетки прозенхиматические, длинно- и узколинейные, иногда изогнутые, только в основании окрашенные и пористые; в углах листа обособленные и часто вздутые, прямоугольные или квадратные до шестиугольных, двуслойные, окрашенные или бесцветные. Растения двудомные; перихециальные листья крупнее, плотно прилегающие к коробочке, широко-обратнояйцевидно-округлые, тупые, с возрастом по краю расщепленные. Коробочка на короткой прямо стоячей ножке, почти или полностью погружена в перихециальные листья, овальная или яйцевидная. Перистом двойной, с зубцами одинаковой длины. Крышечка коническая, прямая. Колпачок конусовидный (рис. 155). 55 видов. В ископаемом состоянии два новых вида. С олигоцена. Олигоцен окрестностей Армиссана (Франция), верхний миоцен у Пьемонта (Франция). Современное распространение — преимущественно в холодных и умеренных зонах северного полушария, с наибольшим видовым разнообразием в С. Америке.

*Dichelyma* M u g i n, 1832. Тип рода — *Fontinalis falcata* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные веточки. Водные, обычно крупные мхи, растущие в текучих водах рыхлыми дерновинками с плавающими стеблями. Стебель слабый или мощный, удлиненный, трехгранно облиственный, неправильно или почти правильно перисто-ветвистый с крючковидно загнутыми кончиками ветвей. Листья обращены в одну сторону или серповидно согнуты, со слабо сбегающим основанием, ланцетные до ланцетно-шиловидных, острокилеватые, складчатые, с плоскими, слабо-зубчатыми краями. Жилка хорошо отграниченная, полная или длинно выступающая. Клетки узкие, линейные, в основании иногда слабопо-

ристые, клетки ушков не выражены. Растения двудомные; внутренние перихециальные листья без жилки, сильно вытянутые, трубчатые, спирально завитые вокруг ножки. Коробочка на длинной ножке, прямо стоячая, удлиненно-яйцевидная, с двойным перистомом. Крышечка почти равна по длине урочке, коническая, часто с косым или изогнутым клювиком. Колпачок клубковидный, иногда остающийся на ножке. Пять видов. В ископаемом состоянии найден один, сходный с современным. С плиоцена. Плиоцен окрестностей Чорштына З. Карпаты, (Польша). Современное распространение — в умеренных и холодных зонах северного полушария, указывается и для Антарктики.

#### СЕМЕЙСТВО METEORIACEAE KINDBERG, 1897

Растения мелкие или крупные. Стебель ползучий, обычно свисающий, округло или плоско облиственный, чаще расставленно- и неправильно-перистый. Листья яйцевидные до ланцетных, от коротко до длинно заостренных. Жилка чаще простая, редко двойная. Клетки прозенхиматические, в основании листа более рыхлые, в его углах иногда дифференцированные. Коробочка обычно правильная, маленькая, с двойным перистомом. 16 родов, около 330 видов, встречающихся в тропических и субтропических областях на стволах деревьев.

*Papillaria* C. M ü l l e r, 1876. Тип рода — *Hypnum nigrescens* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известна облиственная веточка. Мелкие или крупные дернинки на стволах деревьев. Стебли многочисленные, удлиненные до очень длинных, свисающие, расставленно и неправильно перистые, с густо облиственными ветвями. Листья продолговато-яйцевидные и ланцетные, тупые, с шиловидным или нитевидным кончиком, редко коротко заостренные, с ушковидным или сердцевидным, иногда коротко избегающим основанием, цельнокрайние или мелкозубчатые. Жилка простая, узкая. Клетки ромбоидальные, с узкими до овальных просветами, с несколькими папиллами, непросвечивающие, в основании листа и вдоль жилки гладкие, просвечивающие. Коробочка погруженная или возвышающаяся на короткой прямой ножке, овальная или продолговато-овальная, с двойным перистомом. 69 видов. В СССР не произрастает. В ископаемом состоянии определен до рода. С миоцена. Тортона близ Старых Гливиц (Польша). Современное распространение — в тропиках и субтропиках всех континентов, кроме Европы.

## СЕМЕЙСТВО NECKERACEAE C. MÜLLER, 1848

Первичный стебель ползучий, вторичные — прямостоячие или свисающие, часто плоско облиственные и перисто-ветвистые. Листья языковидные, часто несимметричные или яйцевидные, иногда поперечно волнистые. Жилка простая, реже двойная или отсутствует. Клетки ромбические, внизу часто линейные, обычно гладкие. Коробочка с двойным перистомом. Колпачок клубковидный. 12 родов, 267 видов, распространенных главным образом в умеренных и тропических зонах, особенно в северном полушарии.

*Leptodon* Mohr, 1803. Тип рода — *Hypnum smithii* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известен обрывок перисто разветвленного, облиственного стебля, длиной около 0,5 см. Преимущественно лесные, довольно крупные мхи, растущие рыхлыми дерновинками на старых стволах деревьев и на скалах. Первичный стебель древовидный, с возрастом безлистный, вторичные стебли лежащие или восходящие, однажды или дважды перисто-ветвистые, с многочисленными линейными парафиллиями, при высыхании улиткообразно завернутые. Листья слегка низбегающие, несимметричные, иногда слабо продольноскладчатые, округлояйцевидные до языковидных, на верхушке тупые или с коротким острием, гладкие, цельнокрайние. Жилка в верхушке листа исчезающая. Клетки мелкие, четырех- или шестиугольные, в средней части основания листа удлиненные. Растения двудомные; внутренние перихециальные листья удлинено-ланцетные, заостренные, трубчато свернутые, с тонкой жилкой. Коробочка погруженная, на короткой ножке, овальная. Перистом двойной. Крышечка с заостренным клювиком. Колпачок клубковидный, с длинными, прямыми волосками. Четыре вида. В ископаемом состоянии один вид. С олигоцена. Оligocen Франции (известняк из окрестностей Экса). Современное распространение — в тропиках и умеренных широтах земного шара.

*Neckera* Hedwig, 1801. Тип рода — *N. pennata* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные стебли. Эпифитные, стелющиеся или свисающие мхи от мелких до крупных размеров, образующие рыхлые дерновинки на стволах деревьев, на скалах и камнях. Первичный стебель ползучий, прикрепляющийся ризоидами, часто с мелкооблиственными столонами; вторичные стебли удлиненные, восходящие или свисающие, плоские, плотно двурядно облиственные, просто или дважды перисто-ветвистые с тупыми или ните-

видно удлиняющимися флагеллевидными мелкими ветвями. Листья нитевидных побегов правильные, яйцевидные, вогнутые, без жилок. Листья на нормально развитых побегах восьми рядные, спинные и брюшные — прилегающие, боковые — отстоящие, плоские, часто поперечно-волнистые, из коротко низбегающего, овального, немного расширенного основания, коротко- или длинноязыковидные, заостренные или тупые, с верхушкой, усеченные или закругленные, в основании с одной стороны загнутые. Жилка реже простая, оканчивающаяся в середине листа, чаще вильчато разветвленная, короткая, двойная или отсутствует. Клетки чаще пористые, в верхушке листа ромбические или ромбоидальные, книзу часто линейные, в углах листа более или менее дифференцированные, мелкие и квадратные. Растения двудомные и обоеполые; внутренние перихециальные листья высоковлагищные, тонко заостренные. Коробочка прямостоячая, погруженная или возвышающаяся, овальная. Перистом двойной, наружный — с ланцетно-линейными зубцами. Крышечка с косым и острым клювиком. Колпачок клубковидный. 127 видов. В ископаемом состоянии обнаружено четыре вида, тождественных современным. С миоцена. Киммерийские отложения Дуаба Абхазии; тортон близ Старых Гливиц (Польша), плиоцен окрестностей Чорштына и Кросциенко на р. Дунайце (Польша), плиоцен Ломбардии (Италия), Франкфурта-на-Майне (Германия) и близ Кэстль-Идена (Англия). Современное распространение — умеренные и тропические области земного шара.

*Homalia* (Bridel) Bruch et Schimper, 1850. Тип рода — *Leskea trichomanoides* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные стебли разной сохранности. Эпифитные мхи средних размеров, образующие дерновинки на коре деревьев, на скалах и камнях. Первичный стебель ползучий, прикрепляющийся ризоидами, часто с многочисленными столонами; вторичные стебли многократно вильчато ветвящиеся, неправильно или реже перисто-ветвистые, без флагелл, плоско облиственные, с короткими и тупыми отстоящими веточками. Листья четырехрядные, прижатые, плоские и гладкие, двусторонне отстоящие, коротко низбегающие, с односторонне отвернутым основанием, языковидные, иногда почти округлые, тупые, сверху зубчатые или цельнокрайние. Жилка простая, не достигающая верхушки, редко отсутствует. Клетки мелкие, шестиугольно-ромбические или ромбические, иногда почти округлые, внизу, по крайней мере вдоль середины листа, удлиненные,

реже все линейные. Растения двудомные, реже обоеполые; внутренние перихециальные листья коротковлагалищные, ланцетно заостренные. Коробочка на удлиненной, чаще гладкой ножке, прямостоячая или наклоненная, из суженного основания продолговатая, с возрастом несколько согнутая, реже почти висючая, широкоовальная. Перистом двойной, наружный с линейно-шиловидными зубцами. Крышечка конусовидная с острым клювиком. Колпачок клубовидный (рис. 157; табл. IX, фиг. 3—7). 19 ви-

Идена (Англия). Современное распространение — чаще в субтропических и умеренно теплых зонах земного шара.

#### СЕМЕЙСТВО THAMNIACEAE МОЕНКЕМЕЙЕР, 1927

Первичный стебель ползучий, вторичные — прямостоячие, чаще древовидно разветвленные. Листья яйцевидные до яйцевидно-ланцетных, коротко заостренные, без ушков, с мощной простой жилкой, нижние листья треугольные, чешуевидные. Клетки паренхиматические, округлые или ромбоидальные. Коробочка прямостоячая, с двойным перистомом. Колпачок клубовидный. Пять родов, 164 вида субтропического и тропического распространения.

*Pinnatella* (C. Müller) Fleischer, 1906. Тип рода — *Neckera mucronata* Bryologia javanica, 1861—1870; современный. В ископаемом состоянии известны обломки облиственных стеблей. Мелкие, преимущественно эпифитные мхи, образующие дернинки на стволах деревьев и на скалах. Первичный стебель удлиненный, ползучий, с пучками ризоидов, голый или с далеко расставленными мелкими листьями; вторичный стебель горизонтально отходящий от субстрата или свисающий,верху дважды перисто-ветвистый, округло или несколько плоско облиственный, с тупыми или заостренными, редко с флаголлевидно удлиненными ветвями. Листья отстоящие, слегка вогнутые, с двумя складками, очень редко поперечноволнистые, широкоовальные, чаще тупо заостренные, реже языковидные, с плоскими, цельными или вверху мелкозубчатыми краями. Жилка очень мощная, чаще перед верхушкой исчезающая. Клетки мелкие, округло-четырёх-шестиугольные до ромбоидальных, толстостенные, верхние — с одной очень маленькой папиллой над просветом. Растения двудомные. Перихеции мелкие, часто с оттопыренно отстоящими листьями. Коробочка на короткой (3—5 мм) слабо бородавчатой ножке, овальная. Перистом двойной. Крышечка с коротким косым клювиком. 37 видов. В СССР не найден. В ископаемом состоянии найден один вид. С плиоцена. Плиоцен Кросциенко на р. Дунайце (Польша), Ревера у голландско-германской границы. Современное распространение — исключительно в тропических и субтропических областях.

*Thamnum* Bruch, Schimper, Gümbel, 1852 (*Porotrichum* Bridel, 1827). Тип рода — *Hypnum alopecurum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные обломки стеблей и ветви. Преимущественно лесные, напочвенные или скальные мхи довольно крупных размеров, образу-

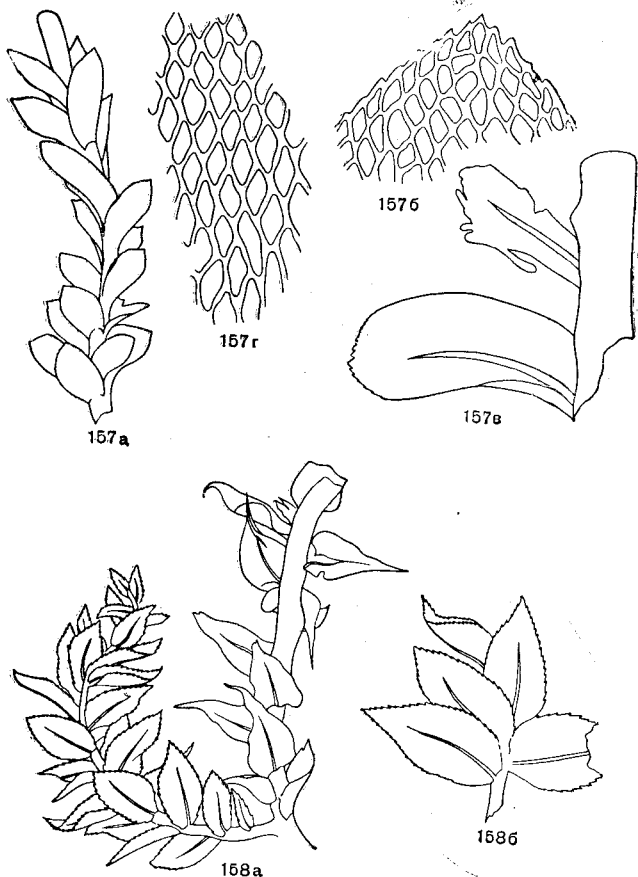


Рис. 157—158.

157 — *Homalia trichomanoides* (Hedwig) Bruch et Schimper: 157a — молодая веточка; 157b — клетки верхушки листа молодой веточки; 157c — часть стебля с листьями; 157d — клетки верхней части листа над жилкой; все сильно увел.; плиоцен, Н. Кама (А. и И. Абрамовы, 1956). 158 — *Eurhynchium pulchellum* (Hedwig) Dixon: 158a — часть стебля с веточкой; 158b — часть веточки; все сильно увел.; плиоцен, Н. Кама (А. и И. Абрамовы, 1956).

дов. В ископаемом состоянии три вида, отождествляемых с современными. С плиоцена. Ср. плиоцен Н. Камы, киммерийские отложения Дуаба (Абхазия); плиоцен Кросциенко и Чорштына на р. Дунайце (Польша), в. плиоцен Кэстль-



щие рыхлые дерновинки. Первичный стебель ползучий, с более или менее развитым ризоидным войлоком; вторичный стебель прямостоячий или восходящий, в нижней части обычно неветвистый, с удаленно расположенными листьями, в верхней половине древесновидно дважды перисто-ветвистый; ветви плоско облиственные или с прямо отстоящими листьями. Листья гладкие, яйцевидно-продолговатые до яйцевидно-ланцетных, округлые или острые, вверху тонко- или грубозубчатые. Жилка мощная, исчезающая перед верхушкой листа или коротко выступающая, часто на спинке зубчатая. Клетки гладкие, округлые, четырех-шестиугольные, овальные и ромбические, в основании листа удлинённые. Растения двудомные, редко однодомные. Коробочка на длинной, гладкой ножке, чаще горизонтальная до висячей, неправильная, реже прямостоячая, правильная. Перистом двойной, наружный — с ланцетно-шиловидными зубцами. Крышечка с косым клювиком. Колпачок клубковидный (табл. X, фиг. 1—4). 29 видов. В ископаемом состоянии указывается только один вид. С миоцена. Киммерийские отложения Дуаба (Абхазия); тортон близ Старых Гливиц (Польша), н. плиоцен у Франкфурта-на-Майне (Германия). Современное распространение — в умеренных тропических областях земного шара.

#### СЕМЕЙСТВО LEMBORNYLLACEAE BROTHERUS, 1906

Стебель столонобразный, ползучий, лежащий или дуговидно приподнимающийся, древесновидно разветвленный или неправильно перистоветвистый, с округло или плоско облиственными ветвями. Листья продолговато- до обратнояйцевидных, вогнутые, симметричные, вверху зубчатые. Клетки часто прозенхиматические, редко паренхиматические, толстостенные, гладкие или папиллозно выступающие, в углах листа мелкие, округлые или квадратные. Коробочка возвышающаяся, прямостоячая или наклоненная, с двойным перистомом. 12 родов, 83 вида, распространенные в умеренных областях земного шара.

### ПОРЯДОК HOOKERIALES. ГУКЕРИЕВЫЕ

Преимущественно многолетние мхи от очень мелких до крупных. Стебель большей частью плоско облиственный, лежащий, умеренно ветвистый или с ползучим, войлочным первичным стеблем и восходящим перисто- или древесноветвистым вторичным стеблем, реже без облиственного стебля с дихотомически ветвящейся долговременной протонемой. Листья яйцевидные до удлинённо-ланцетных, часто несим-

*Isoethecium* Bridel, 1827. Тип рода — *Isoethecium* Bridel, 1827; современный. В ископаемом состоянии известна облиственная веточка. Дернинки крупные, растущие на деревьях и скалах. Стебель восходящий или прямостоячий, вверху кустисто или древесновидно разветвленный, с густо и округло облиственными, заостренными ветвями. Листья рыхло прилегающие, яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, вогнутые, заостренные, вверху мелкопильчатые, в основании с отогнутыми краями; жилка обычно простая. Клетки вверху ромбоидальные, внизу линейные, гладкие, толстостенные, в углах квадратные, хорошо отграниченные. Коробочка прямостоячая, иногда слегка согнутая, продолговатая до цилиндрической. 18 видов. С плиоцена. Киммерийские отложения Дуаба (Абхазия). Современное распространение — в умеренных областях северного полушария.

#### СЕМЕЙСТВО ECHINODIACEAE BROTHERUS, 1909

Стебель удлинённый, от основания плотно и округло облиственный, в верхней части более или менее правильно перисто-ветвистый. Листья из яйцевидно-ланцетного, более или менее складчатого основания, постепенно длинно вытянутые, цельнокрайние или вверху мелкозубчатые. Жилка простая, кончается перед верхушкой листа или длинно выступает. Клетки округлые или овальные, вдоль жилки удлинённые, гладкие, с утолщенной оболочкой. Коробочка наклоненная до горизонтальной, овальная, с двойным перистомом. Один род с 10 видами, распространенными в субтропиках и тропиках.

*Echinodium* Juratzka, 1866. Тип рода — *Hypnum hispidum* Hooker et Wilson, 1844; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные веточки. Дернинки крупные, рыхлые, растущие на стволах деревьев и на скалах. 10 видов, в СССР не произрастает. С плиоцена. Из киммерийских отложений Дуаба (Абхазия) описан один вымерший вид.

метричные, с простой или двойной жилкой. Клетки от широкоромбических до удлинённых, гладкие, реже папиллозные. Спорогонии обычно боковые. Перистом двойной. Шесть семейств.

#### СЕМЕЙСТВО NEMATACEAE FLEISCHER, 1899

Гаметофит представлен дихотомически ветвящейся долговременной протонемой с почковидными мужскими и женскими побегами.



Ассимиляционные функции выполняются системной пальчато разветвленной нитевидной протонемой. Коробочка прямостоячая с нормально развитым двойным перистомом. Монотипное семейство с двумя видами, произрастающими в тропических и умеренных широтах южного полушария, в пределах Малайского архипелага, Нов. Гвинеи, Тасмании, Нов. Зеландии и соседних островов.

*Ephemeropsis* G o e b e l, 1898. Тип рода — *E. tjibodensis* Goebel, 1898; современный. В ископаемом состоянии известны обрывки протонемы. Очень мелкие мхи, образующие низкие дерновинки на листьях и стеблях папоротников и покрытосеменных растений. Долговременная протонема из ветвящихся ползучих нитей, прикрепленных к субстрату короткими, дихотомическими разветвлениями, и из прямостоячих, часто щетиновидно оканчиваю-

щихся нитевидных побегов с пальчато сближенными, дихотомически разветвленными, расположенными этажами горизонтальными ассимиляционными ветвями. Якоревидные выводковые тельца довольно обычны. Растения двудомные и однодомные, с мелкими почковидными мужскими и женскими побегами на коротких боковых нитях; перигиональные и перихециальные листья яйцевидные, заостренные, без жилки; клетки ромбические, гладкие. Спорогонии одиночные. Ножка длиной до 2 мм, прямостоячая, гладкая. Коробочка почти прямостоячая, маленькая, эллипсоидальная, гладкая, с двойным перистомом. Крышечка с косым клювиком. Колпачок шапочковидный. Два вида. В СССР не произрастает. В ископаемом состоянии известен один вид. С эоцена. Бурые угли долины р. Гейзель у Галле (Германия). Современное распространение — в тропических и умеренных широтах южного полушария.

## ПОРЯДОК HYPNOBRYALES. ГИПНОБРИЕВЫЕ

Многолетние мхи с лежачим или восходящим ветвистым стеблем. Листья ланцетные или яйцевидные, иногда обращенные в одну сторону или серповидно согнутые, большей частью симметричные, часто с обособленными ушками, с простой, двойной жилкой или без жилки. Клетки или мелкие, паренхиматические, чаще папиллозные, или же удлинённые, гладкие. Спорогонии боковые. Перистом двойной. Колпачок клобуковидный. Двенадцать семейств.

### СЕМЕЙСТВО FABRONIACEAE NAMPE, 1847

Стебель тонкий, чаще ползучий, с прямостоячими, плотно облиственными ветвями. Листья яйцевидные или ланцетные, часто длинно-заостренные, жилка простая, короткая и тонкая, реже отсутствует. Клетки паренхиматические, гладкие, чаще тонкостенные, по обе стороны в основании листа квадратные или поперечно-прямоугольные. Коробочка прямостоячая, с простым или двойным перистомом, реже перистом отсутствует. 16 родов, 169 видов, приуроченных к тропическим и субтропическим областям земного шара. Особенно распространены в Америке и Африке.

*Fabronia* R a d d i, 1808. Тип рода — *F. pusilla* Raddi, 1808; современный. В ископаемом состоянии известен облиственный стебелек. Мелкие, преимущественно эпифитные мхи, растущие рыхлыми дерновинками на стволах деревьев, реже на скалах. Стебель ползучий, местами с пучками ризоидов, неправильно-ветвистый, частично столонообразный, с плотно

округло облиственными ветвями. Листья отстоящие, сухие — рыхло черепитчато прижатые, иногда несколько обращенные в одну сторону, отогнутые, яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, часто шиловидно или волосовидно заостренные, с плоскими, гладкими или острозубчатыми краями, иногда реснитчато разделенными. Жилка чаще нежная и короткая, иногда неясная. Клетки удлинённо-ромбические или удлинённо-шестиугольные, с несколькими рядами квадратных в углах листа, реже недифференцированные. Растения однодомные; внутренние перихециальные листья влагалищные, с шиловидной верхушкой, зубчатые или реснитчатые, без жилки. Коробочка на короткой (1—7 мм), тонкой, гладкой ножке, прямостоячая, правильная, обратная яйцевидная или грушевидная. Перистом простой или отсутствует. Крышечка плоско-коническая или с коротким клювиком. 92 вида. В ископаемом состоянии один вид. С эоцена. Янтарь с побережья Балтийского моря. Современное распространение — преимущественно в тропических и субтропических областях.

*Clasmatodon* H o o k e r et W i l s o n, 1842. Тип рода — *C. pusillus* Hooker et Wilson, 1842; современный. В ископаемом состоянии известны верхушки веточек и обрывки стеблей. Мелкие дернинки, растущие на стволах и ветвях деревьев, иногда на влажных скалах. Стебли ползучие, неправильно-ветвистые, с короткими, прямыми, густо облиственными ветвями. Листья яйцевидные до овальных, с плоским краем, сильно вогнутые, коротко заостренные, только в

верхушке мелкозубчатые. Жилка тонкая, оканчивается в середине листа. Клетки удлинненно-ромбические, в углах листа квадратные. Коробочка прямостоячая, правильная, овальная. Наружный перистом нитевидный, внутренний отсутствует. Монотипный. С плиоцена. Киммерийские отложения Дуаба (Абхазия). Современное распространение — в центральных районах Европы и в С. Америке.

#### СЕМЕЙСТВО LESKEACEAE RAVENHORST, 1848

Стебель ползучий, с короткими прямостоячими или приподнимающимися ветвями. Парафиллии обычно имеются. Листья яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, с мощной простой жилкой, реже жилка короткая или отсутствует. Клетки паренхиматические, редко удлинненные, чаще папиллозные. Коробочка прямостоячая, на длинной ножке. Перистом двойной. 15 родов, 161 вид, распространенные главным образом в умеренных зонах земного шара.

*Leskea* Hedwig, 1801. Тип рода — *L. polycarpa* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны обломки облиственного стебля и отдельных листьев. Мелкие мхи, образующие тонкие и рыхлые дерновинки на стволах деревьев и на скалах. Стебель ползучий, с редкими ризоидами, густо округло облиственный, более или менее перисто-ветвистый, с короткими прямостоячими или приподнимающимися ветвями. Парафиллии часто немногочисленные, короткие, линейно-ланцетные или шловидные, редко отсутствуют. Листья отстоящие, сухие — рыхло или плотно прилегающие, иногда обращенные в одну сторону, из слабо низбегающего сердцевидного или яйцевидного основания. коротко или длинно заостренные, острые или тупые, в основании с двумя складками, с одной или с двух сторон отогнутые, цельнокрайние, редко на верхушке неясно-мелкозубчатые. Жилка мощная, перед верхушкой исчезающая. Клетки тонкостенные, округло-шестиугольные, с одной, реже с двумя или несколькими папиллами над просветом, в основании почти квадратные, посредине ромбоидальные или толстостенные, овальные или продолговатые; веточные листья мельче. Растения однодомные; внутренние перихециальные листья влагалищные, коротко или длинно заостренные, с тонкой жилкой, исчезающей перед верхушкой листа, и с вытянутыми гладкими клетками. Коробочка на длинной ножке, прямостоячая, удлинненно-цилиндрическая, иногда несколько согнутая и слабо наклоненная. Перистом двойной. Крышечка высоко-коническая. 14 видов. В СССР известен один вид. Родовая принадлежность ископаемых образцов не вполне достоверна. С плиоцена.

Киммерийские отложения Дуаба (Абхазия); плиоцен Тегелена (близ германо-голландской границы), н. плиоцен у Франкфурта-на-Майне. Современное распространение — преимущественно в умеренных областях земного шара.

#### СЕМЕЙСТВО THUIDIACEAE KINDBERG, 1897

Первичный стебель ползучий, вторичные — неправильно или правильно, однажды или дважды-трижды перисто-ветвистые. Парафиллии обычно многочисленны, реже отсутствуют. Листья яйцевидные до языковидных, тупые или длинно-заостренные, с простой жилкой; стеблевые и веточные листья часто отличаются. Клетки преимущественно паренхиматические, мелкие, толстостенные, вдоль жилки посредине или в основании листа часто удлинненные, пористые, одно- или двусторонне папиллозные или же мамиллозные, редко гладкие. Коробочка прямостоячая или наклоненная, с двойным перистомом. 12 родов, 221 вид, произрастающие преимущественно в умеренных и тропических зонах.

*Heterocladium* Bruch et Schimper, 1852. Тип рода — *Pterogonium heteropterum* Bruch, 1827; современный. В ископаемом состоянии известны обломки облиственного стебля. Мелкие и довольно крупные напочвенные и скальные мхи, образующие тонкие и рыхлые дерновинки. Стебель ползучий, нитевидный, с обоих концов столонovidный, посредине густо облиственный, неправильно-перисто разветвленный, с короткими мелкооблиственными ветвями. Стеблевые листья прямо отстоящие до растопыренно отогнутых из низбегающего обратно-сердцевидного основания, внезапно или постепенно длинно и тонко заостренные, неясно-роздчатые, по плоскому краю кругом мелкопильчатые или благодаря выступающим папиллам зубчатые. Жилка короткая, неясная, простая, вильчатая и двойная. Клетки середины листа продолговатые, остальные округло-четырех- и шестиугольные, гладкие, с одной или несколькими папиллами над просветом. Веточные листья мельче, широкояйцевидные, острые. Растения двудомные; внутренние перихециальные листья почти оттопыренные, длинно заостренные. Коробочка на длинной ножке, наклоненная до горизонтальной, согнутая, яйцевидная или продолговатая. Перистом двойной. Крышечка тупоконическая или с клювиком. Шесть видов. В ископаемом состоянии один вид. С плиоцена. Киммерийские отложения Дуаба (Абхазия); н. плиоцен у Франкфурта-на-Майне. Современное распространение — в полярных и умеренных областях Евразии и С. Америки, а также в горах.

*Anomodon* Hooker et Taylor, 1818. Тип рода — *Neckera viticulosa* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны обломки листьев и облиственных стеблей с частично сохранившимися листьями. Ползучие или свисающие, обычно крупные мхи, образующие рыхлые дернины на стволах деревьев или на камнях. Стебель жесткий, простой или ветвистый, со столонами в основании, ветви густо округло облиственные, иногда нитевидно удлиненные. Листья отстоящие до отогнутых, в сухом состоянии черепитчатые, из яйцевидного или удлинено-яйцевидного, редко коротко низбегающего основания языковидные, ланцетные до шиловидных, чаще плоские и цельнокрайние. Жилка мощная, обычно в верхушке листа исчезающая. Клетки мелкие, округло-шестиугольные, двусторонне густопапиллозные, реже с одной папиллой над просветом, только посредине основания листа удлиненные или ромбические, гладкие. Растения двудомные; внутренние перихециальные листья удлиненные, в основании влагалищные. Коробочка на более или менее удлиненной ножке, чаще прямостоячая, правильная, удлиненная до цилиндрической, редко согнутая. Перистом двойной, с ланцетно-линейными зубцами. Крышечка конусовидная, тупая, острая или с клювиком (табл. X, фиг. 5). 19 видов. В ископаемом состоянии один вид; большинство остатков определяется только до рода. С плиоцена. Киммерийские отложения Дуаба (Абхазия); плиоцен окрестностей Чорштына и Кросциенко на Дунайце (Польша), н. плиоцен у Франкфурта-на-Майне. Современное распространение — в умеренных и субтропических областях земного шара.

*Claopodium* (Lesquereux et James) Reppauld et Cardot, 1893. Тип рода — *Hypnum crispifolium* Hooker, 1818; современный. В ископаемом состоянии обнаружены обломки веточек и стебельков разной сохранности. От довольно крупных до слабых растений, образующих плоские дерновинки на стволах деревьев, на скалах и на почве. Стебли простертые, более или менее удлиненные, неправильно- или правильно-перистые, гладкие или слабо-папиллозные, с простыми или слабо-ветвистыми, густо облиственными ветвями. Парафиллии редкие. Стеблевые листья из широкояйцевидного основания внезапно или постепенно ланцетно или шиловидно заостренные, иногда с нитевидным кончиком. Жилка мощная, простая, обычно оканчивающаяся перед верхушкой листа. Клетки угловато-округлые или угловато-овальные, в основании листа и близ жилки продолговатые, чаще с одной, реже с несколькими па-

пиллами, по краю листа часто гладкие и вытянутые. Веточные листья, более коротко заостренные. Коробочка наклоненная до горизонтальной, продолговато-овальная, неправильная, с двойным перистомом. Около 20 видов, из них три в ископаемом состоянии. С плиоцена. Киммерийские отложения Дуаба (Абхазия). Современное распространение — от умеренных до тропических широт в основном северного полушария, исключая Африку.

*Thuidium* Bruch et Schimper, 1852. Тип рода — *Hypnum tamariscifolium* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны обломки облиственных ветвей и облиственные стебли с ветвями. Преимущественно напочвенные, довольно крупные лесные и луговые мхи, образующие рыхлые дернины или коврики. Стебель распростертый, приподнимающийся или прямостоячий, слабо разветвленный, правильно одно-, дважды-, трижды-перистоветвистый. Парафиллии многочисленные, простые, многократно вильчато разделенные, растопыренно ветвистые, папиллозные, ланцетные, чаще отсутствующие на ветвях второго и третьего порядков. Листья прямо отстоящие, сухие — прижатые; стеблевые листья из несколько низбегающего, суженного основания треугольные до яйцевидно-сердцевидных, ланцетно- или ланцетно-шиловидно заостренные, с отогнутыми краями, цельнокрайние или сверху зубчатые. Жилка мощная, перед верхушкой листа исчезающая или выступающая. Клетки округло-, овально- или продолговато-шестиугольные, двусторонне или только на спинке папиллозные, со многими или с одной папиллой над просветом. Веточные листья первого порядка чаще сходны со стеблевыми, второго и третьего порядков — много меньше, чаще яйцевидно-ланцетные, с более короткой и слабой жилкой, на верхушке листа часто оканчивающиеся тупой, двух-, четырехраздельной конечной клеткой. Растения однодомные или двудомные; внутренние перихециальные листья прилегающие, ланцетные, продольноскладчатые, часто волосовидно оканчивающиеся, иногда по краю реснитчатые, с жилкой, исчезающей перед верхушкой, чаще с линейными гладкими клетками. Коробочка на длинной ножке, наклоненная до горизонтальной, согнутая, продолговато-овальная до цилиндрической. Перистом двойной. Крышечка с косым клювиком (рис. 156). 164 вида. В ископаемом состоянии шесть видов, из них два вымерших. С олигоцена. Ср. плиоцен Н. Камы, киммерийские отложения Дуаба (Абхазия); олигоцен Армиссана (Франция), миоцен Энингена (С. Швейцария), плиоцен окрестностей Чорштына и Кросциенко на р. Дунайце (Польша),



в. плиоцен Кэстль-Идена (Англия). Современное распространение — почти по всему земному шару, исключая крайние полярные области.

#### СЕМЕЙСТВО CRATONEURACEAE MOENCKEMEYER, 1927

Стебель неправильно или правильно перисто-ветвистый; обычно с парафиллиями. Листья ланцетные или треугольно-сердцевидные, часто серповидно согнутые, продольноскладчатые, с простой жилкой. Клетки от паренхиматических до узколинейных, гладкие или папиллозные, ушки выпуклые из тонко- или толстостенных клеток. Коробочка наклоненная, на длинной ножке, с двойным перистомом. Один род, 11 видов, встречающихся почти исключительно в умеренных зонах.

*Cratoneuron* (Sullivant) Spruce, 1867. Тип рода — *Hypnum filicinum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны обломки облиственных стеблей. Крупные кальцефильные мхи, образующие преимущественно на ключевых болотах большие рыхлые дернины. Стебель распростертый, удлинённый до восходящего или прямостоячий, иногда с обильно развитыми ризоидами, густо облиственный, чаще правильно перисто-ветвистый. Парафиллии обычно многочисленные, но иногда единичные, изменчивой формы. Листья чаще сильно продольноскладчатые и обращенные в одну сторону, серповидные, из низбегающего суженного основания треугольно-сердцевидные или овальные, внезапно или постепенно вытянутые в трубчатую или ланцетно-шиловидную верхушку, с плоскими, часто только сверху зубчатыми краями. Жилка мощная, заходящая в верхушку или выполняющая ее. Клетки широко- или узкопаренхиматические, гладкие, реже папиллозные, с выпуклыми, обычно хорошо отграниченными ушками из рыхлых, тонко- или толстостенных, бесцветных или окрашенных клеток. Растения двудомные; внутренние перихециальные листья прямостоячие, продольноскладчатые, тонко заостренные, с длинной жилкой. Коробочка на длинной и толстой ножке, наклоненная до горизонтальной, согнутая, продолговато-цилиндрическая. Перистом двойной. Крышечка остроконическая. 11 видов. В ископаемом состоянии два вида, тождественные современным. С плиоцена. Плиоцен окрестностей Чорштына (Польша), Мон-Дор (Франция) и Тегелена близ германо-голландской границы. Современное распространение — преимущественно в умеренных областях северного и южного полушарий.

#### СЕМЕЙСТВО AMBLYSTEGIACEAE ROTH, 1899

Стебель неправильно-ветвистый, перисто-ветвистый, реже кустисто-разветвленный. Листья сердцевидные, ланцетные или языковидные, нередко остро и длинно вытянутые или притупленные, иногда обращенные в одну сторону и серповидно согнутые, жилка простая, двойная или отсутствует. Клетки широко-прозенхиматические до линейных, гладкие, очень редко папиллозные, в углах листа обычно ясно обособленные, иногда в виде выпуклых ушков. Коробочка наклоненная, на длинной ножке, с двойным перистомом. 14 родов, 228 видов. Распространены преимущественно в холодных и умеренных зонах земного шара.

*Amblystegium* Bruch et Schimper, 1853. Тип рода — *Hypnum serpens* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные стебли. Преимущественно мелкие мхи, образующие тонкие, распростертые дернинки на почве, камнях и на стволах деревьев. Стебель удлинённый, ползучий, местами или по всей длине с ризоидами, неправильно- до перисто-ветвистого, чаще с прямостоячими, всесторонне облиственными ветвями. Стеблевые и веточные листья несколько отличаются, мягкие, прямо отстоящие до отогнутых, коротко низбегающие, сердцевидно- или яйцевидно-ланцетные, внезапно или постепенно длинно заостренные, слегка вогнутые, плоско- или цельнокрайние, неясно- или ясно зубчатые. Жилка тонкая, исчезающая в середине листа или в верхушке. Клетки тонкостенные или с равномерно несколько утолщенными стенками, паренхиматически-четырёхугольные до прозенхиматически-шестиугольных, в плоских или слабо выпуклых ушках квадратные до прямоугольных. Растения однодомные; внутренние перихециальные листья прямостоячие, широколанцетные, чаще длинно заостренные, слабо продольноскладчатые, с жилкой. Коробочка на длинной, тонкой, часто изогнутой ножке, из прямой шейки наклоненная, согнутая, продолговатая до цилиндрической. Перистом двойной. Крышечка коническая (рис. 161). Род содержит от 47 до 80 видов — в зависимости от понимания его объема. В ископаемом состоянии три вида. С видом *p. Amblystegium* Шимпер сравнивал *Hypnum heerii* Schimper из олигоцена Армиссана. С миоцена. Сармат Венгрии, плиоцен Англии. Современное распространение — преимущественно в умеренных областях северного и южного полушарий.

*Campylium* (Sullivant) Mitten, 1869 (*Chrysohypnum* Hampe, 1852). Тип рода — *Hypnum hispidulum* Bridel, 1812; современный. В ис-



копаемом состоянии известны обломки облиственного стебля. Мелкие и довольно крупные, преимущественно напочвенные мхи, образующие рыхлые дерновинки в лесах, на лугах, на ключевых и низинных болотах. Стебель ползучий, с многочисленными пучками ризоидов или приподнимающийся до прямостоячего с немногими ризоидами неправильно перисто- или кустисто-разветвленный. Листья из несколько суженного, коротко низбегающего, широкояйцевидного или сердцевидного основания, постепенно или почти внезапно суженные в длинную, часто трубчатую, назад отогнутую шиловидную верхушку, с плоскими, цельнокрайними или зубчатыми краями. Жилка короткая, двойная, простая, тонкая и более длинная или отсутствует. Клетки узколинейные, гладкие; без ушков или со слабо-выпуклыми ушками, чаще из толстостенных мелких квадратных клеток. Растения двудомные, реже обоеполые; внутренние перихециальные листья влагалищные, ланцетно-шиловидные, продольноскладчатые. Коробочка на длинной ножке, наклоненная до горизонтальной, почти цилиндрическая, согнутая. Перистом двойной. Крышечка коническая. 25 видов. В ископаемом состоянии найден один вид, сходный с современным. С палеоцена. Палеоцен близ Норфолка (Англия). Современное распространение — в полярных и умеренных областях преимущественно северного полушария.

*Hydroamblystegium* Loeske, 1903 (*Amblystegium* Bruch et Schimper, 1855). Тип рода — *Hypnum iriguum* Hooker et Wilson, 1854; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные разветвленные стебли. Довольно крупные жесткие мхи, растущие рыхлыми дерновинками в воде или на влажных местах. Стебель удлиненный, неправильно- или перисто-ветвистый. Листья прямо отстоящие или слегка обращенные в одну сторону, яйцевидно- до удлиненно-ланцетных, плоско- и цельнокрайние или неяснозубчатые, с тупой или заостренной верхушкой. Жилка мощная, оканчивающаяся в верхушке листа или коротко выступающая. Клетки толстостенные, удлиненно-шестиугольные; в более или менее выпуклых ушках они более крупные, толстостенные, квадратные и прямоугольные или удлиненно-шестиугольные. Растения чаще однодомные; внутренние перихециальные листья продольноскладчатые, ланцетные, постепенно заостренные. Коробочка на длинной, тонкой ножке, наклоненная, согнутая, продолговатая или цилиндрическая. Перистом двойной. Крышечка коническая (рис. 162). 8 видов. Описан один ископаемый вид. С миоцена. Миоцен В. Роны (Швейцария). Современное распространение — почти по всему земному шару;

большинство видов этого рода имеет очень ограниченные ареалы.

*Drepanocladus* (C. Müller) Roth, 1899. Тип рода — *Hypnum aduncus* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны обломки облиственного стебля. Преимущественно водные или болотные, реже лесные, очень полиморфные мхи, образующие на низинных и переходных болотах рыхлые дерновины. Стебель обычно крупный, лежащий, восходящий или прямостоячий, чаще без ризоидов, правильно или неправильно, иногда расставленно перисто-ветвистый, реже простой, обычно с серповидно согнутыми верхушками. Листья чаще обращенные в одну сторону, серповидные, реже прямые, вогнутые, иногда продольноскладчатые, из суженного и несколько низбегающего основания яйцевидно-, треугольно- или сердцевидно-ланцетные, коротко или вытянуто шиловидно заостренные, цельнокрайние или слабозубчатые. Жилка простая, тонкая, исчезающая в середине листа или мощная до очень мощной, достигающая верхушки листа или длинно выступающая. Клетки линейные или удлиненно-линейные, гладкие; ушки часто выпуклые, хорошо отграниченные, иногда достигающие жилки, из крупных бесцветных тонкостенных или окрашенных толстостенных клеток, неясно отграниченные или реже недифференцированные. Растения двудомные, редко однодомные: перихециальные листья чаще прямостоячие, складчатые или нескладчатые, обычно длинно и тонко вытянутые. Коробочка на длинной прямостоячей, сверху согнутой ножке, наклоненная до горизонтальной, цилиндрическая. Перистом двойной. Крышечка конусовидная. 41 вид. В ископаемом состоянии восемь видов. С палеоцена. Ср. палеоцен Н. Камы; палеоцен окрестностей Чорштына и Кросциенко на р. Дунайце (Польша), Норфолка (Англия), Н. Рейна (Германия), также близ германо-голландской границы. Современное распространение — встречается на всех континентах, преимущественно в умеренных и холодных областях, но преобладает в северном полушарии.

*Hygrohypnum* S. O. Lindberg, 1872 (*Limbobium* Bruch, Schimper, Gumbel, 1853). Тип рода — *Hypnum luridum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные стебли. Довольно крупные, преимущественно водные мхи, произрастающие по берегам ручьев, рек, на увлажняемых камнях. Стебель вытянутый, лежащий, внизу часто безлистный, неправильно-ветвистый, с немногими ризоидами или без ризоидов. Листья отстоящие или часто черепитчато прижатые, обращенные в одну сторону, яйцевидно-ланцетные, с заост-

ренной верхушкой или широкояйцевидные, тупые, иногда почти округлые, цельнокрайние или зубчатые. Жилка чаще неправильно расщепленная, короткая и слабая, редко простая и почти полная. Клетки узколинейные, гладкие, в углах основания листа квадратные или прямоугольные, бесцветные или окрашенные, образующие хорошо ограниченную, маленькую группу клеток. Растения однодомные и двудомные; внутренние перихециальные листья прямостоячие, удлиненные, часто продольно-складчатые, с простой или вильчатой короткой жилкой. Коробочка на длинной ножке, наклоненная до горизонтальной, чаще овальная или продолговатая, высокая на спинке, сухая — согнутая. Перистом двойной. Крышечка коническая. 26 видов, один вид известен в ископаемом состоянии. С олигоцена. Ср. олигоцен Н. Рейна (Германия). Современное распространение — в холодных и умеренных областях земного шара.

*Hygrohypnidium* Kirchheimer, 1936. Тип рода — *H. ludwigii* Kirchheimer, 1936; в миоцен, Германия. В ископаемом состоянии известен обломок ветвящегося облиственного стебля. Стебель округлый, диаметром 4 мм, без наружной коры, разветвленный. Стеблевые листья прижатые, из коротко избегающего, суженного основания, вероятно, удлиненно-яйцевидные, длиной около 20 мм и шириной 10 мм, цельнокрайние. Жилка простая, в основании 40—60  $\mu$  шириной, перед верхушкой листа оканчивающаяся или выступающая. Клетки тонкостенные, гладкие, узколинейные, чаще с тупыми концами и несколько извилистые, 5—10  $\mu$  шириной и в 8—10 раз длиннее, по краю более узкие, вдоль жилки особенно вытянутые, к основанию короче и шире; клетки ушков немногочисленные, округло-многоугольные, с утолщенной оболочкой, до 15  $\mu$  шириной и свыше 20  $\mu$  длиной; от остальных клеток основания мало отличаются. Веточные листья сходные, более слабо развитые, с более тонкой жилкой. Один вид. Близок к представителям современных родов *Hygrohypnum* и *Calliergon*. В миоцен Фогельсберга (Германия).

*Platyhypnidium* Fleischer, 1922. Тип рода — *Hypnum riparioides* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные веточки. Крупные растения, образующие рыхлые дернины на влажных скалах или в воде. Стебли лежащие или плавающие, в основании безлистные, неправильно-ветвистые. Листья более или менее отстоящие, из суженного основания широко-яйцевидные или продолговато-овальные, с острой или тупой верхушкой, вокруг зубчатые. Жилка мощная, постепенно сужающаяся и ниже верхушки листа

исчезающая. Клетки узко-прозенхиматические, в углах листа более короткие. Коробочка наклоненная, с двойным перистомом. Около 20 видов. С плиоцена. Киммерийские отложения Дуаба (Абхазия). Современное распространение — от умеренных до тропических широт земного шара.

*Calliergon* (Sullivant) Kindberg, 1895. Тип рода — *Hypnum cordifolium* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны части облиственного стебля. Водные и болотные, преимущественно крупные мхи, образующие на низинных и переходных болотах рыхлые дернины. Стебель прямостоячий или лежащий, с ризоидами или без ризоидов, рыхло или густо прижато-облиственный, неправильно или почти правильно перисто-ветвистый, с прямыми притупленными верхушками. Стеблевые листья прямо отстоящие или черепитчато прижатые, вогнутые, продолговато-яйцевидные до округло-яйцевидных, с широкой, тупой, иногда кашпоновидной верхушкой, реже с коротким кончиком, более или менее избегающие, плоско- и цельнокрайние, редко в основании несколько отогнутые. Жилка чаще мощная, простая и почти полная, иногда на конце вильчато разделенная. Клетки удлиненно-, линейно-шестиугольные, гладкие, в верхушке нередко с широкими, бесцветными инициальными клетками, из которых со спинной стороны листа обычно вырастает пучок ризоидов; ушки чаще выпуклые, хорошо ограниченные, иногда достигающие жилки, из крупных, бесцветных, тонкостенных или окрашенных, часто толстостенных, квадратных и прямоугольных клеток; реже слабо дифференцированные. Веточные листья меньше и уже, в верхушке трубчато свернутые. Растения двудомные, редко однодомные; внутренние перихециальные листья прямостоячие, длинно вытянутые, с прямой жилкой. Коробочка на длинной, прямой ножке, наклоненная до горизонтальной, продолговато-яйцевидная до цилиндрической, сухая, изогнутая. Перистом двойной. Крышечка остро- или тупоконическая. 14 видов. В ископаемом состоянии три вида. С плиоцена. Плиоцен р. Бухтармы (Казахстан), Чорштына (Польша), Норфолька (Англия). Современное распространение — в умеренных и холодных областях земного шара.

*Calliergonella* Loeske, 1911 (*Acrocladium* Mitten, 1869). Тип рода — *Hypnum cuspidatum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны обломки облиственного стебля. Крупные болотные и луговые мхи, образующие рыхлые дернины на замоховелых лугах, низинных и ключевых болотах. Стебель обычно

прямостоячий, правильно-перисто-ветвистый, густо вверх прижато-облиственный, с остро заканчивающейся верхушкой, без ризоидов. Стеблевые листья прямостоячие, из более узкого сбегающего основания широкояйцевидно-ланцетные, на верхушке притупленные, с коротким, острым кончиком, цельнокрайние. Жилка двойная, короткая или отсутствует. Клетки очень узкие, линейно извитые, в основании листа более широкие и пористые; ушки сильно выпуклые, хорошо отграниченные, из рыхлых тонкостенных бесцветных клеток. Веточные листья мельче, яйцевидные до яйцевидно-ланцетных. Растения двудомные; внутренние перихециальные листья прямостоячие, глубоко продольноскладчатые, широколанцетные, коротко заостренные. Коробочка на длинной, прямостоячей ножке, горизонтальная, до высахания — бороздчатая, сильно согнутая, продолговатая. Перистом двойной. Крышечка коническая. Монотипен. С плиоцена. Плиоцен из окрестностей Чорштына (Польша). Современное распространение — широко представлен в северном полушарии, встречается в Аргентине и Нов. Зеландии.

#### СЕМЕЙСТВО ВРАСНУТНЕСИАСЕАЕ ROTH, 1899

Стебель ползучий, восходящий, редко прямостоячий, всесторонне облиственный, чаще неправильно-перисто-ветвистый. Листья сердцевидно-яйцевидные, продолговато-яйцевидные до ланцетных, длинно-заостренные, иногда притупленные, обычно с простой жилкой. Клетки удлинено-ромбоидальные, линейные, гладкие, редко в верхнем углу папиллозно выступающие, в основании листа часто пористые; ушки обычно обособленные, из квадратных или прямоугольных клеток, иногда выпуклые. Коробочка наклоненная или прямостоячая, на длинной ножке, с двойным перистомом. 25 родов, 550 видов, распространенных по всему земному шару.

*Homalothecium* Bruch et Schimper, 1851. Тип рода — *Neckera sericea* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны обломки стебля. Крупные эпифитные мхи, образующие большие рыхлые дернины на стволах деревьев и на скалах. Стебель ползучий, отчасти столоновидный, с многочисленными пучками ризоидов, с густо расположенными короткими, прямыми, в сухом состоянии часто одно-сторонне согнутыми или удлинненными, обильно кустисто разветвленными ветвями. Листья прямо отстоящие, иногда обращенные в одну сторону, сухие, прижатые, слабо или ненизбегающие, сильнопродольноскладчатые, яйцевидно-ланцетные, длинношиловиднозаостренные, мелкозубчатые. Жилка далеко перед верхушкой

или в верхушке листа исчезающая. Клетки узко прозенхиматические, извилистые, тонкостенные, гладкие или со слабо выступающими верхними углами, в основании более рыхлые, пористые, в маленьких ушковидных невздутых углах листа — многочисленные овальные или квадратные. Растения двудомные; внутренние перихециальные листья сильно удлинненные, внезапно или постепенно длинношиловидно заостренные. Коробочка на длинной, чаще бороздчатой ножке, прямостоячая, прямая или слабо согнутая, удлиннено-эллипсоидальная. Перистом двойной, зубцы внутреннего более короткие. Крышечка удлиннено-коническая до длинно и остро вытянутой. 16 видов. В ископаемом состоянии найден один вид, сходный с современным. С плиоцена. Киммерийские отложения Дуаба (Абхазия); в. плиоцен Тегелена (близ германо-голландской границы). Современное распространение — преимущественно в умеренных зонах земного шара.

*Pleuropus* Griffith, 1849. Тип рода — *P. fenestratus* Griffith, 1849; современный. В ископаемом состоянии известны обломки облиственного стебля. Крупные, преимущественно лесные эпифитные мхи, образующие большие дернины у основания и на стволах деревьев. Стебель удлинненный, ползучий, отчасти столоновидный, с многочисленными пучками ризоидов, с густо расположенными короткими, прямыми и удлинненными, восходящими перисто- и кустисто разветвленными ветвями. Листья прямо отстоящие, часто обращенные в одну сторону, ненизбегающие, с несколькими глубокими продольными складками, из сердцевидного основания постепенно ланцетно заостренные, только в углах листа отогнутые, острозубчатые. Жилка простая, выше середины листа исчезающая. Клетки узкопрозенхиматические, извилистые, тонкостенные, в верхней половине листа — ромбические, утолщенные, гладкие, в маленьких невздутых ушках — овальные и квадратные. Растения двудомные; внутренние перихециальные листья сильно удлинненные, внезапно или постепенно длинно и тонко заостренные. Коробочка на длинной, гладкой ножке, прямостоячая, правильная, цилиндрическая, реже наклоненная, несколько несимметричная. Перистом двойной, зубцы внутреннего чаще бывают короче. Крышечка с длинным клювиком (табл. X. фиг. 6,7). 15 видов. С плиоцена. Киммерийские отложения Дуаба (Абхазия); плиоцен Кросциенко на р. Дунайце (Польша). Современное распространение — преимущественно в тропических и субтропических областях.

*Brachythecium* Bruch et Schimper, 1853. Тип рода — *Hypnum albicans* Hedwig,



1801; современный. В ископаемом состоянии известны обломки облиственного стебля и ветвей. Преимущественно напочвенные мелкие и крупные, обычные лесные, реже скальные и луговые мхи, образующие дернины на почве, камнях и древесине. Стебель лежащий или ползучий, с пучками ризоидов, иногда восходящий до прямостоячего, густо облиственный, неправильно или прерывисто перисто-ветвистый, часто на конце столоновидный. Стеблевые и веточные листья обычно различаются между собой; стеблевые листья отстоящие, вогнутые, продольноскладчатые или без складок, из суженного коротко или длинно избегающего яйцевидного или треугольно-сердцевидного основания, узко- или широко-ланцетные, более или менее длинно заостренные, с плоскими, зубчатыми вокруг или только сверху, иногда цельными краями. Жилка простая, оканчивающаяся выше середины листа, редко полная. Клетки удлиненно-ромбоидальные до линейных, гладкие, в основании листа более рыхлые и короткие, в углах квадратные, прямоугольные или удлиненно-шестиугольные, редко ушки выпуклые, иногда из более крупных клеток. Веточные листья короче и уже, с короткой и слабой жилкой, чаще более зубчатые. Растения двудомные и однодомные; перихециальные листья длинно и тонко заостренные, прямые или отогнутые. Коробочка на длинной, гладкой или бородавчатой ножке, наклоненная до горизонтальной, редко прямостоячая, короткояйцевидная, реже удлиненно-цилиндрическая. Перистом двойной, зубцы периста одинаковой длины. Крышечка тупо- или остроконическая. Около 230 видов. В ископаемом состоянии чаще устанавливается только родовая принадлежность. С миоцена. Ср. плиоцен Н. Камы, киммерийские отложения Дуаба (Абхазия); тортон близ Старых Гливиц (Польша), н. плиоцен у Франкфурта-на-Майне, в. плиоцен Кэстль-Идена (Англия). Современное распространение — широко представлен в умеренных зонах земного шара.

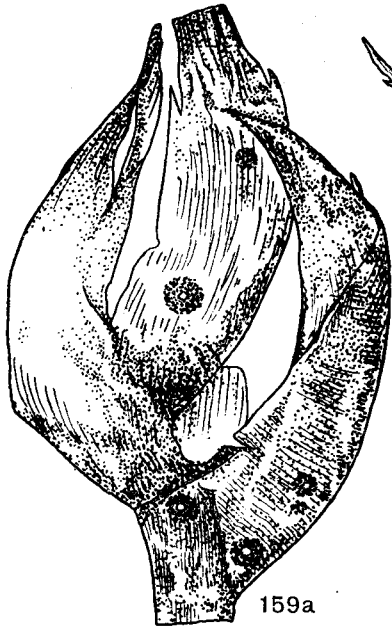
*Cirriphyllum* Grout, 1895. Тип рода — *Hypnum piliferum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные кончики ветвей. Напочвенные, обычно довольно крупные лесные или скальные высокогорные мхи, образующие рыхлые дернины. Стебель ползучий до восходящего, иногда столоновидный, перисто или кустисто разветвленный, с прямыми или приподнимающимися, густо и округло облиственными ветвями. Листья прямо отстоящие, сухие — черепитчато прилегающие, вогнутые, слабоскладчатые или нескладчатые, из несколько суженного, более или менее избегающего основания яйцевидные до продол-

ватых, сверху ланцетно или волосовидно заостренные, с плоскими цельными или яснозубчатыми краями. Жилка простая, исчезающая в середине или выше середины листа, иногда двойная. Клетки узкопрозрачные, в основании листа более короткие, с утолщенными стенками и пористые, в углах — многочисленные квадратные или прямоугольные. Растения двудомные; внутренние перихециальные листья из влагилистного основания быстро до внезапно длинно и тонко заостренных. Коробочка на длинной прямостоячей, чаще бородавчатой ножке, наклоненная до горизонтальной, овальная до удлиненно-овальной, реже прямая и почти цилиндрическая. Перистом двойной. Крышечка с клювиком. 15 видов. В ископаемом состоянии два вида, сходных с современными. С плиоцена. Киммерийские отложения Дуаба (Абхазия); н. плиоцен у Франкфурта-на-Майне. Современное распространение — преимущественно в умеренных зонах северного полушария.

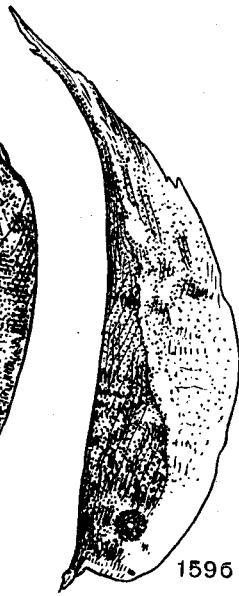
*Eriodon* Montagne, 1845. Тип рода — *E. conostomus* Montagne, 1845; современный. В ископаемом состоянии найдены обломки побегов. Довольно мелкие растения, образующие широкие дерновинки на деревьях. Стебель удлиненный, ползучий, неправильно-перистый, с несколько уплощенными, рыхло облиственными ветвями. Листья яйцевидные, с более узким, часто наполовину перевернутым кончиком листа, по краю острозубчатые. Жилка простая, исчезающая выше середины листа. Клетки более или менее вытянутые, с папиллозно выступающими верхними углами, в основании листа более короткие и рыхлые, в его углах слабо дифференцированные. Коробочка прямостоячая до несколько наклоненной, продолговатая или цилиндрическая, почти правильная, с двойным перистомом. Два вида. В СССР не произрастает. С миоцена. Тортон близ Старых Гливиц (Польша). Современное распространение — в тропиках и субтропиках Ю. Америки.

*Eurhynchium* Bruch et Schimper, 1854. Тип рода — *Hypnum striatum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные стебли с ветвями. Преимущественно лесные мхи от крупных до мелких, образующие дернинки на почве, камнях и древесине. Стебель ползучий, распростертый до восходящего, местами или полностью столоновидный, с пучками ризоидов, перисто, кустисто или древовидно разветвленный, с густо облиственными ветвями. Стеблевые и веточные листья часто отличаются друг от друга; ясно-продольноскладчатые; стеблевые листья отстоящие до отогнутых, вогнутые, из суженного, широко избегающего основания, яйцевидно-сердцевидные

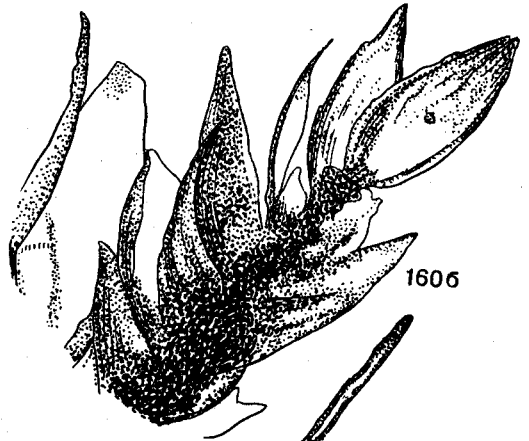




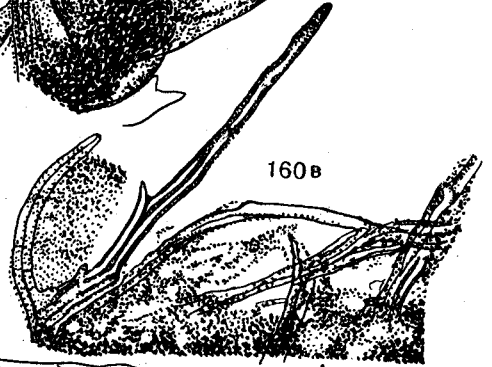
159a



159b



160c



160d



160a



161b



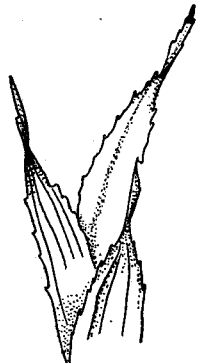
161a



162b



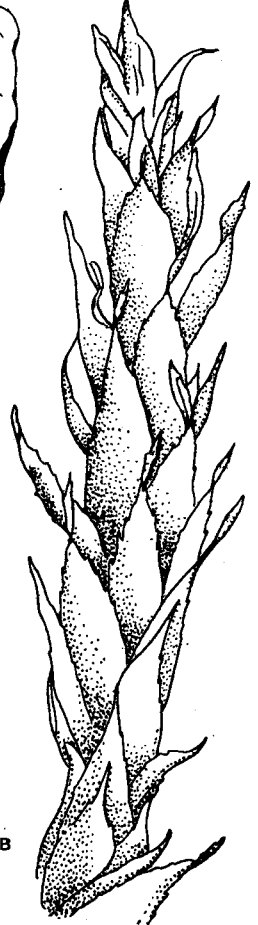
162a



163b



163a



163b

до треугольно-сердцевидных, коротко и широко или длинно и тонко заостренные, с плоскими зубчатыми краями. Жилка простая, более или менее удлинённая, часто на спинке шиловидно оканчивающаяся. Клетки узкопрозенхиматические, гладкие, в основании листа более короткие, с утолщенными и пористыми стенками; клетки ушков обычно дифференцированные, квадратные, неправильные или короткопрямоугольные. Веточные листья меньших размеров, более плоские, яйцевидно-ланцетные до ланцетных. Растения двудомные, редко однодомные; внутренние перихециальные листья с шиловидной отогнутой верхушкой. Коробочка на длинной, гладкой или бородавчатой ножке, наклоненная до горизонтальной, яйцевидная до почти цилиндрической. Перистом двойной. Крышечка с длинным клювиком (рис. 158; табл. X, фиг. 8, 9). В зависимости от понимания объема рода в него включают от 15 до 30 видов. В ископаемом состоянии шесть видов. С плиоцена. Ср. плиоцен Н. Камы, киммерийские отложения Дуаба (Абхазия); плиоцен окрестностей Чорштына и близ Кросциенко на р. Дунайце (Польша), около Тегелена (на германо-голландской границе), в. плиоцен Кэстль-Идена (Англия). Современное распространение — преимущественно в умеренных широтах Евразии и С. Америки.

#### СЕМЕЙСТВО HYPNACEAE FLEISCHER, 1914

Стебель ползучий или восходящий, правильно-, реже неправильно-ветвистый. Листья сердцевидно-яйцевидные до ланцетных, обращенные в одну сторону, серповидно согнутые, длинно заостренные, с короткой двойной жилкой или без жилки. Клетки прозенхиматические, гладкие, очень редко папиллозные, в углах листа обычно обособленные, из немногих мелких квадратных клеток или более крупных прямоугольных; иногда ушки выпуклые. Коробочка прямостоячая или наклоненная, на длинной ножке, с двойным перистомом. Колпачок клубковидный. 31 род, 643 вида, распространенных по всему земному шару.

*Ectropothecium* Mitten, 1868. Тип рода — *Hypnum globithecum* C. Müller, 1851; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные обломки стебля. Довольно мелкие или

крупные лесные и скальные мхи, образующие дерновинки на почве, камнях и стволах деревьев. Стебель длинный, ползучий, редко свисающий, только в плотных дерновинках восходящий до прямостоячего, простой или ветвистый, чаще правильно- до гребневидно-перистого, с отстоящими, обычно плоско облиственными короткими ветвями. Парафиллии чаще отсутствуют, реже маленькие, ланцетные до шиловидных. Листья коротко низбегающие или низбегающие, несимметричные, обращенные в одну сторону, до серповидных; нередко спинные, боковые и брюшные листья различаются; стеблевые листья яйцевидные или овально- до яйцевидно-ланцетных, коротко или шиловидно заостренные. Жилка короткая, двойная или отсутствует. Клетки узкопрозенхиматические, иногда более или менее ясно папиллозно выступающие, в основании короче и крупнее, в углах немногочисленные, мелкие, прямоугольные до квадратных. Растения однодомные или двудомные; внутренние перихециальные листья широко-ланцетные, постепенно или внезапно длинно и тонко заостренные. Коробочка на длинной ножке горизонтальная до висячей, широко-овальная до цилиндрической, иногда вследствие мамиллозно выступающих клеточных стенок несколько шероховатая. Крышечка крупная, тупоконическая, с коротким носиком (рис. 159). Около 100 видов. В СССР не произрастает. В ископаемом состоянии определен до рода. С плиоцена. Плиоцен Кросциенко на р. Дунайце (Польша). Современное распространение — приурочен исключительно к субтропическим и тропическим областям, где замещает р. *Hypnum*.

*Ctenidium* (Schimper) Mitten, 1869. Тип рода — *Hypnum molluscum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны обломки облиственного стебля и веточек. Довольно крупные мягкие лесные и скальные мхи, образующие рыхлые дернинки чаще на стволах деревьев и на скалах. Стебель длинный, лежащий, местами с пучками ризоидов, более или менее правильно перисто-ветвистый; ветви короткие, горизонтально распростерты. Листья прижатые, отстоящие или обращенные в одну сторону, серповидно согнутые, широко сбегающие, иногда слабо продольноскладчатые, из широкосердцевидного основания ланцетно-

Рис. 159—163.

159 — *Ectropothecium* sp.: 159a — часть стебля с листьями; 159б — лист. 160 — *Hylacomium splendens* (Hedwig) Bruch et Schimper: 160a — часть стебля с веточкой; 160б — веточка; 160в — парафиллии; рис. 159—160 — плиоцен, Красциенко, Польша (Szhanigan, 1948). 161 — *Hypnum heerii* Schimper: 161a — на породе; 161б — кончик стебля, увел.; 161в — отдельный лист, сильно увел. олигоцен, Армиссан (Schimper, 1879). 162 — *Hypnum heppii* Heer: 162a — на породе; 162б — веточка, увел.; плиоцен, р. Рол (Schimper, 1874). 163 — *Muscites tortifolium* Caspary et Klebs: 163a — растение, × 4; 163б, 163в — облиственные верхушки веточек: × 60; январь, побережье Балтийского моря (Caspary, 1907)

шиловидно заостренные, зубчатые. Жилка двойная, очень короткая или отсутствует. Клетки узколинейные, часто в верхнем углу с нижней стороны листа более или менее ясно папиллозно выступающие, в углах листа квадратные и прямоугольные, иногда слабовыпуклые. Веточные листья более узкие, яйцевидно-ланцетные. Растения двудомные; внутренние перихециальные листья прямостоячие, продолговатые, внезапно шиловидно заостренные. Коробочка на длинной, гладкой или почти гладкой ножке, наклоненная до горизонтальной, удлинненно-овальная, на спинке высокая. Перистом двойной. Крышечка остро- или тупоконическая. 28 видов. В ископаемом состоянии один вид, сходный с современным. С плиоцена. Киммерийские отложения Дуаба (Абхазия). Современное распространение — преимущественно в тропических областях обоих полушарий, реже в умеренной зоне.

#### СЕМЕЙСТВО RHYTIDIACEAE FLEISCHER, 1914

Стебель лежачий, восходящий или прямо стоячий, перисто-ветвистый или неправильно разветвленный, с отдельными расставленными ветвями, плотно облиственный. Листья многорядные, симметричные, яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, длинно вытянутые, иногда складчатые, на спинке часто шероховатые. Жилка тонкая, простая или двойная. Клетки прозенхиматические, гладкие, в углах листа более или менее ясно обособленные. Коробочка чаще горизонтальная до висячей, реже прямостоячая, на длинной, гладкой ножке, с двойным перистомом. Восемь родов, 34 вида, распространенных преимущественно в умеренных и холодных областях земного шара.

*Rhytidiadelphus* Warnstorff, 1906. Тип рода — *Hypnum triquetrum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны обрывки облиственного стебля. Лесные или луговые напочвенные крупные мхи, образующие рыхлые ковры. Стебель длинный, восходящий до прямостоячего, без ризоидов, простой, неправильно-ветвистый, с отдельными ветвями или почти правильно-перисто-ветвистый; ветви короткие и тупые, отчасти более длинные и заостренные, часто отогнутые вниз, с ризоидами на конце. Листья плотно прижатые, с отогнутой верхней половиной, иногда обращенные в одну сторону, чаще ясно продольно-складчатые, из яйцевидного или сердцевидного основания внезапно или постепенно длинно заостренные, с плоскими острозубчатыми краями. Жилка двойная, короткая, более длинная или отсутствует. Клетки узколинейные, гладкие или с остро выступающими верхними угла-

ми на спинке листа, в основании листа окрашенные, более широкие и короткие, с утолщенными, пористыми стенками, в углах листа чаще недифференцированные. Растения двудомные; внутренние перихециальные листья с отогнутой шиловидной верхушкой, нескладчатые и чаще без жилки. Коробочка на длинной, гладкой, извитой ножке, горизонтальная или наклоненная, из очень короткой шейки широко-овальная. Перистом двойной. Крышечка остроконическая. Пять видов. В ископаемом состоянии два вида, сходные с современными. С эоцена. Эоцен — балтийский янтарь; плиоцен Кэстль-Идена (Англия). Современное распространение — исключительно в холодных и умеренных областях северного полушария.

*Gollania* Brotherus, 1908. Тип рода — *Hypnum berthelotianum* Montagne, 1846; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные веточки и листочки. Мощные растения, образующие крупные дернинки. Стебель ползучий, иногда дуговидно приподнимающийся, несколько плоско облиственный, с короткими, прямыми и длинными перисто разветвленными побегами. Листья более или менее ясно односторонние, широко-яйцевидные или овальные, внезапно или постепенно шиловидно заостренные, вверху поперечноморщинистые, коротко низбегающие, вверху острозубчатые, жилка двойная. Клетки узколинейные, с папиллозно выступающими верхними углами клеток, в основании листа — более короткие и рыхлые, в углах его — квадратные. Коробочка горизонтальная, из короткой шейки овальная до цилиндрической, с двойным перистомом. Более 10 видов. С плиоцена. Из киммерийских отложений Дуаба (Абхазия). Современное распространение — на юге умеренной и в субтропической зонах, преимущественно в В. Азии.

#### СЕМЕЙСТВО NYLOCOMIACEAE FLEISCHER, 1914

Стебель восходящий или прямо стоячий, дрововидно разветвленный или с дуговидно отогнутыми, расположенными этажами, дважды или трижды перистыми годичными побегами, с парафиллиями. Листья многорядные, симметричные, вогнутые, яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, коротко или длинно заостренные; стеблевые и веточные листья более или менее ясно различаются. Жилка короткая, двойная. Клетки прозенхиматические, часто папиллозно выступающие в углах листа; ушки слабо дифференцированы или недифференцированы. Коробочка наклоненная или вися-



чая, редко прямостоячая, на длинной, гладкой ножке, с двойным перистомом. Семь родов, 17 видов, распространенных в умеренных и холодных широтах, а также в тропических горных лесах.

*Macrothamnium* Fleischer, 1904. Тип рода — *Hypnum macrocarpum* Reinwardt et Hornschuch, 1928; современный. В ископаемом состоянии найдена одна веточка. Крупные или довольно мелкие растения с извилистым, восходящим, в основании коротковетвистым и рыхло облиственным стеблем, вверху кустисто- и густоветвистым. Листья полиморфные, стеблевые, чаще отогнутые, широко-яйцевидные до сердцевидных, коротко заостренные, иногда неясноскладчатые, зубчатые до шиповатозубчатых. Жилка двойная. Клетки линейно-ромбоидальные до овальных, в верхнем углу часто с маленькой папиллой, в основании листа более короткие и рыхлые. Веточные листья мельче, от широкояйцевидных до продолговато-яйцевидных, рыхло черепитчато расположенные. Коробочка наклоненная до повисающей, продолговато-яйцевидная, с двойным перистомом. Шесть видов. В СССР не найден. С миоцена. Предположительно указывается из тортона близ Старых Гливиц (Польша). Современное распространение — в лесах горных областей субтропиков и тропиков Азии.

*Hylocomiastrum* Fleischer, 1914. Тип рода — *Hypnum umbratum* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии обнаружен обрывок веточки. Крупные растения в рыхлых дернинах. Стебель удлиненный, одно- или дуперисто-ветвистый. Парафиллии многочисленные, крупные, сильно ветвистые. Листья продолговато-яйцевидные, глубокоскладчатые, грубозубчатые, на спинке гладкие. Жилка двойная. Клетки узколинейные, гладкие, в основании листа продолговатые, красно-желтые, в углах его недифференцированные. Коробочка горизонтальная, неправильно-овальная, с двойным перистомом. Три вида. С плиоцена. Предположительно указывается из киммерийских отложений Дуаба (Абхазия). Современное распространение — в горных и равнинных лесах преимущественно умеренной зоны северного полушария.

*Hylocomium* Bruch et Schimper, 1852. Тип рода — *Hypnum splendens* Hedwig, 1801; современный. В ископаемом состоянии известен обломок облиственного стебля с ветвями и многочисленными парафиллиями. Напочвенные, преимущественно лесные, крупные мхи, образующие рыхлые ковры. Стебель длинный, восходящий, с дуговидно отогнутыми, расположенными этажами, правильно дважды и

трижды перисто-ветвистыми годичными побегами. Парафиллии обильные, разветвленные. Стеблевые листья рыхло-черепитчато налегающие, слабо-продольноскладчатые, широко-яйцевидно-продолговатые, внезапно суженные в длинную извилистую верхушку, мелкозубчатые, по спинке иногда удаленно шиповатобороздавчатые. Жилка короткая, двойная. Клетки узкие, линейные, в основании листа продолговатые, окрашенные, в углах недифференцированные. Веточные листья первого порядка овальные, внезапно тонко заостренные; веточные листья второго порядка продолговатые, постепенно тупо заостренные. Растения двудомные; внутренние перихециальные листья чаще отогнутые, нитевидно вытянутые. Коробочка на длинной, извитой, гладкой ножке, наклоненная, коротко- или продолговато-овальная. Крышечка коническая (рис. 160). Один — два вида. С плиоцена. Плиоцен у Кросциенко на р. Дунайце (Польша). Современное распространение — широко распространен на равнине и в горах вплоть до высокогорий в холодных и умеренных областях северного полушария; известен также из Нов. Зеландии.

#### Роды неопределенного систематического положения

*Salairia* Neuburg, 1960. Тип рода — *S. longifolia* Neuburg, 1960; н. пермь, Кузбасс. Листья длинные, неширокие, сужающиеся к основанию и к закругленной верхушке. Средняя жилка резкая, сложена узкими, длинными клетками с косыми поперечными перегородками. Клетки пластинки листа крупные, полигональные (табл. XI, фиг. 5, 6). Один вид. Пермь Кузбасса. Предполагается принадлежность к Bryales.

*Usskatia* Neuburg, 1960. Тип рода — *U. conferta* Neuburg, 1860; в. пермь, Кузбасс. Побеги обильно ветвящиеся, густо облиственные. Стебли продольнобороздчатые, листья мелкие, многорядные, спирально расположенные, яйцевидно-ланцетные, иногда несимметричные, стеблеобъемлющие, с приостренной или округло-приостренной верхушкой и ровным краем. Средняя жилка резкая, сложенная толстостенными узкими и длинными клетками. Клетки пластинки полигональные, ромбические или прямоугольные; по обе стороны жилки прослеживается по одному ряду узких прямоугольных клеток. Кайма одностойная, однодвухрядная, из узких толстостенных клеток (табл. XII, фиг. 1, 2). Один вид. Пермь Кузбасса. Предполагается принадлежность к Bryales.



*Polyssea* Neuburg, 1956 Тип рода — *Walchia spinulifolia* Zallesky, 1936; в. пермь, Кузбасс. Побеги ветвящиеся, с тонкими продольнобороздчатыми стеблями, густооблиственными, особенно на верхушках. Листья мелкие, многорядные, спиральные, с расширенным основанием и вытянутой верхушкой, обычно ладьевидно или серповидно (вдоль жилки) сложенные, оттопыренные, шиповидные или дугообразно отгибающиеся, с более или менее вогнутым, часто стеблеобъемлющим основанием и с ровным краем. Средняя жилка резкая, многослойная, с боковыми ветвящимися жилками из узких, прямоугольных клеток. Клетки пластинки листа в основании широкие, прямоугольные, ромбические или полигональные, в верхней половине листа — узкие, вытянуто-полигональные. Кайма однослойная, из одного или двух рядов клеток, узких, длинных, полигональных (табл. XII, фиг. 3, 4). Два вида. В. пермь Кузбасса и Печорского бассейна. Возможно, принадлежит к бокоплодным мхам из Bryales.

*Bajdaevia* Neuburg, 1960. Тип рода — *B. linearis* Neuburg, 1960; в. пермь, Кузбасс. Стебли тонкие. Листья спирально расположенные, расставленные, оттопыренные, почти прямые, ланцетно-линейные, с закругленной или закругленно-конусовидной верхушкой и ровным краем. Средняя жилка резкая, сложенная толстостенными узкими клетками и ответвляющаяся боковые ряды клеток. Клетки пластинки листа в его основании вытянуто-полигональные и узкопрямоугольные, ориентированные параллельно краю закругленного основания листа. В верхней части листа они или узконеправильно-полигональные или неправильно-ромбические. Кайма из узких толстостенных клеток (табл. XII, фиг. 5, 6). Один вид. В. пермь Кузбасса. Предполагается принадлежность к Bryales.

*Bachtia* Neuburg, 1960. Тип рода — *B. ovata* Neuburg, 1960; в. пермь, Тунгусский бассейн. Побеги густо облиственные. Листья яйцевидные или овально-яйцевидные, с пластинкой неправильно-продольноволнистой, с сердцевидным основанием, с коротко приостренной верхушкой и ровным краем. По краям листа, с обеих сторон его основания, заметны обособленные крыловидные полоски пластинки, закругленные внизу и выклинивающиеся кверху. Средняя жилка резкая, продольнобороздчатая, не доходящая до верхушки листа и сложенная узкими, длинными прямоугольными толстостенными клетками. Клетки пластинки листа в основном полигональные, колленхиматические, то изодиаметрические, то

более вытянутые и косо направленные к жилке. Клетки крыловидных боковых полосок пластинки узкие, неправильно-прямоугольные, с неправильным утолщением стенок, вытянутые параллельно краю листа (табл. XII, фиг. 7, 8). Один вид. В. пермь Тунгусского и Кузнецкого бассейнов. Предполагается принадлежность к Bryales.

*Junjagia* Neuburg, 1960. Тип рода — *J. glottophylla* Neuburg, 1960; н. пермь, Печорский бассейн. Побеги с густо расположенными узкояйцевидными и продолговатыми листьями, с плоской или поперечноплойчатой пластинкой, с закругленной верхушкой и ровным краем. Средняя жилка резкая, вероятно, многослойная, доходящая до верхушки листа. Пластинка листа с явно выраженным диморфизмом клеток: а) клетки хлорофиллоносные, более или менее продолговатые, овальные или округлые, в количестве до восьми, слагающие петли ассимиляционной сетки; б) клетки гиалиновые — водоносные, ромбовидные, заполняющие эти петли. Гиалиновым клеткам свойственны прямые одиночные перегородки, расположенные вкось к длинной оси клеток (табл. XIII, фиг. 1, 2). Один вид. Н. пермь Печорского бассейна. Предполагается принадлежность к сфагновым мхам.

*Vorcutannularia* Pogorevitsch in litt., emend. Neuburg, 1960. Тип рода — *V. plicata* Neuburg, 1960; н. пермь, Печорский бассейн. Листья спирально, густо расположенные, на верхушках побегов собранные в плотные розетки. Листья овальные или яйцевидно-продолговатые, с широким основанием, с закругленными краями, с ровным, бесцветно окаймленным краем, сужающиеся к закругленной верхушке. Пластинка листа по обеим сторонам средней жилки несет параллельные волнообразные складки, прямые или изогнутые под углом и косо направленные к жилке. Средняя жилка резкая, сложенная толстостенными узкими, длинными клетками. Клеточная сеть листа с ясно выраженным диморфизмом клеток: а) клетки хлорофиллоносные, узкие, прямые или изогнутые, в количестве от четырех до шести, слагающие петли ассимиляционной сетки; б) клетки гиалиновые — водоносные, ромбовидные до полигональных, заполняющих эти петли. Гиалиновым клеткам свойственны прямые одиночные перегородки, обычно расположенные вкось к длинной оси клеток. В основании пластинки петли хлорофиллоносных клеток и соответственно гиалиновые клетки, иногда очень крупные, а перегородки в последних множественные. Краевая кайма или отсутствует, или выражена одним рядом про-

зехиматических клеток (табл. XIII, фиг. 3—6). Один вид. Н. пермь Печорского бассейна. Предполагается принадлежность к сфагновым мхам.

*Protosphagnum* Neuburg, 1960. Тип рода — *P. nervatum* Neuburg, 1960; в. пермь, Кузбасс. Листья плоские, овальные и вытянуто-овальные, с зубчатым, бесцветно окаймленным краем и мощной средней жилкой, отделяющей боковые жилки и сложенной толстостенными, узкими, длинными клетками с поперечными перегородками. Клеточная сеть листа с отчетливо выраженным диморфизмом клеток: а) клетки хлорофиллоносные — овально-червеобразные или узкие, прямые или изогнутые, в количестве четырех-пяти, слагающие петли ассимиляционной сетки; б) клетки гиалиновые — ромбовидные, заполняющие эти петли. Те и другие клетки образуют триады. Гиалиновым клеткам свойственны перегородки прямые или извилистые, простые и Т-образные, расположенные вкось к длинной оси клеток. Краевая кайма представлена одним или двумя рядами прозенхиматических клеток (табл. XI, фиг. 1, 2). Один вид. В. пермь Кузбасса.

Примечание. М. Ф. Нейбург считает, что по общему морфологическому и анатомическому строению листьев этот род обнаруживает сходство с современными мхами из подкласса сфагновых, но отличается постоянно выраженной мощной срединной жилкой. Указание на наличие жилки ставит под сомнение правильность отнесения этого рода к сфагновым мхам, анатомо-морфологическая структура которых исключает возможность существования жилки. Выяснение действительного родства найденных образцов представляет большой филогенетический интерес.

*Hypnites* Ettingshausen, 1853. Тип рода — *H. haeringianus* Ettingshausen, 1853; эоцен, Австрия. В ископаемом состоянии известен обломок облиственного стебля. Стебель нитевидный, у основания ветвящийся; ветви удлиненные, флагеллевидные, неравномерно облиственные. Листья очередные, расставленные, в верхней части ветвей, по-видимому, сгущенные, оттопыренно отстоящие, серповидно согнутые, яйцевидно-ланцетные, заостренные или острые, складчатые. Предлагается, считая этот род сборным, включать в него ископаемые бокоплодные виды, листья которых имеют простую жилку. Эоцен близ Геринга в Тироле (Австрия).

*Palaeohypnum* Steere, 1946 (*Hypnum* Hedwig sensu lato, *Archaeomnium* Britton apud Knowlton, 1926). Тип рода — *Palaeohypnum arnoldianum* Steere, 1946; миоцен, С. Америка.

В ископаемом состоянии известны облиственные стебли и ветви. Сборный род, в который включены ископаемые остатки бокоплодных мхов, систематическое положение которых из-за отсутствия микроскопических диагностических признаков вследствие плохой сохранности образцов более точно определить невозможно. Род *Palaeohypnum* в понимании Стира совершенно тождествен роду *Hypnites*, предложенному Эттингсхаузену еще в 1953 г. С нашей точки зрения, объем р. *Palaeohypnum* следует ограничить, включив в него бокоплодные мхи, близкие по формальным признакам к сем. Нурпасае, т. е. виды, у которых лист без жилки или с короткой двойной жилкой. К роду же *Hypnites* следует относить ископаемые виды бокоплодных мхов, листья которых имеют простую жилку. Несколько видов. Третичные Европы и С. Америки.

*Muscites* Brongniart, 1828. Тип рода — *M. tournalii* Brongniart, 1828; олигоцен, Армиссан, Франция. В ископаемом состоянии известен по отпечаткам и включениям в янтарь облиственных стеблей. Установлен для тех ископаемых, которые ясно обнаруживают признаки листостебельных мхов, но систематическое положение которых не может быть более точно определено в пределах этого класса. Гаметофит состоит из облиственного стебля. Листья расположены на стебле по спирали, реже в два ряда. Спорофит не соединен с гаметофитом или отсутствует (рис. 163). До 20 ископаемых видов. В. карбон — миоцен, в. пермь Кузбасса, эоцен побережья Балтийского моря (янтарь), миоцен р. Крынки у Александровки; в. карбон Комментри (Германия), р. Луары близ С. Этьена (Франция), в. мел шт. Теннесси (США), третичные Армиссана и Экса (Франция) и Штирии (Австрия).

*Palaeothecium* Saporta, 1888. Тип рода — *P. ambiguum* Saporta, 1888; олигоцен, Франция. В ископаемом состоянии известны спорогонии и части спорогонов. Установлен для спорогонов мхов из подкласса Bryales, известных в ископаемом состоянии, при отсутствии возможности установить более точно их действительное родство. Включаются ископаемые корбочки на ножке, с крышечкой и колпачком или только отдельные части спорогона мхов. Несколько видов. Олигоцен. Олигоцен известняков близ Экса (Франция), свиты Флорисант, шт. Колорадо (США), шт. Виктория (Австралия).

## ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова А. Л. и Абрамов И. И. 1955. Мхи из киммерийских отложений Дуаба. Докл. Акад. наук СССР, т. 103, № 4, стр. 699—700.— 1956. Мхи из плиоцена Нижней Камы. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения.— 1959. Киммерийские мхи Дуаба (Абхазия). Тр. Ботан. ин-та Акад. наук СССР, сер. II. Спорные растения, вып. 12, стр. 301—359. Абрамова А. Л., Ладыженская К. И. и Савич-Любickaя Л. И. 1954. Систематическая часть. В кн.: Флора споровых растений СССР. Листостебельные мхи, вып. 2. Л., стр. 135—307.
- Болховитина Н. А. 1959. Спорово-пыльцевые комплексы мезозойских отложений Вилуйской впадины и их значение для стратиграфии. Тр. Геол. ин-та, вып. 24, стр. 1—186.
- Голова Т. Ф. 1948. Ископаемые растения из Кемчугского бурогольного месторождения Чулымо-Енисейского угленосного бассейна. Тр. Томск. гос. ун-та, т. 99, сер. геол.
- Залесский М. Д. 1937. Описание некоторых ископаемых растений из бардинского яруса Урала. Пробл. палеонтол., т. 2—3, стр. 39. Зеров Д. К. 1945. Проблема происхождения археогиальных растений. Сов. ботаника, т. 13, стр. 3—13.— 1951. Филогения мохоподобных і їх місце в системі рослинного світу. Ботан. журн. Акад. наук УРСР, т. 8, № 4, стр. 3—14.
- Криштофович А. Н. 1920. О меловой флоре русского Сахалина. Изв. Геол. ком., т. 39, № 3—6, стр. 455—501.— 1929. Печеночник из средних слоев Дайд в Корее и отложений никанского яруса в Южно-Уссурийском крае. Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва, т. 8, стр. 144, табл. 15.— 1931. Сарматская флора с р. Крынки. Тр. Главн. геол.-развед. упр., вып. 98, стр. 4—5, табл. I.— 1933. Ангарская свита. Байкальский отдел. Тр. Всес. геол.-развед. объедин., вып. 326, стр. 13 и 20, табл. 17.— 1937. Меловая флора Сахалина, т. I. Мгач и Половинка. Тр. Дальневост. фил.-ла Акад. наук СССР, сер. геол., т. 11, стр. 22, 29, 32 и 36, табл. I.— 1941. Палеоботаника. Изд. 3-е. Госгеолиздат, 495 стр.— 1956. История палеоботаники в СССР. Изд-во Акад. наук СССР, стр. 110. Криштофович А. Н. и Принада В. П. 1932. Материалы к мезозойской флоре Уссурийского края. Изв. Всес. геол.-развед. объедин., т. 51, вып. 22, стр. 363—364.— 1933. О рэт-лейасовой флоре Челябинского бурогольного бассейна. Тр. Всес. геол.-развед. объедин., вып. 346, стр. 1—40.
- Лазаренко А. С. 1955. Определитель лиственных мхов Украины. Киев, 466 стр.— 1960. Про *Desmatodon (Pottia) heimii* (Hedw.) Lazar. із середнього міоцену України. Укр. ботан. журн., т. 17, № 5, стр. 97—100.
- Мейер К. И. 1922. Происхождение наземной растительности. М., стр. 76. То же, изд. 1946 г., М., стр. 1—144.— 1948. К вопросу о происхождении археогиальных растений. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 129, Тр. Ботан. сада, кн. 6, стр. 35—39.
- Наумова С. Н. 1939. Споры и пыльца углей СССР. В кн.: Труды XVII сессии Междунар. геол. конгр. 1937 г., т. I. Госгеолиздат, стр. 355—366.— 1953. Спорово-пыльцевые комплексы верхнего девона Русской платформе и их значение для стратиграфии. Тр. Ин-та геол. наук Акад. наук СССР, вып. 143, геол. сер. (№ 60). Нейбург М. Ф. 1956. Открытие листостебельных мхов в пермских отложениях СССР. Докл. Акад. наук СССР, т. 107, № 2, стр. 321—324, табл. 1, фиг. 10.— 1960. Листостебельные мхи из пермских отложений Ангариды. Тр. Геол. ин-та, вып. 19, стр. 1—104.
- Озолина В. 1955. Спорово-пыльцевой комплекс огрской свиты верхнего девона Латвийской ССР. Изв. Акад. наук Латв. ССР, 2(91), стр. 60—61.
- Померанцева А. А. 1953. Стратиграфия нижнемезозойских угленосных отложений Тургайской депрессии по флоре. Автореф. диссерт. Л.
- Радченко Г. П. 1956. Род *Riccioopsis* Radzenko, gen. nov. Новые семейства и роды. Мат. по палеонтол. Палеонтология, нов. сер., вып. 12, стр. 190—194, табл. 34, фиг. 2, 3.
- Савич-Любickaя Л. И. 1952. Сфагновые (торфяные) мхи. Sphagnales. В кн.: Флора споровых растений СССР, т. I. Листостебельные мхи, вып. 1. Л., стр. 1—252.— 1954. Ископаемые мхи. В кн.: Флора споровых растений СССР, т. 3. Листостебельные мхи, вып. 2. М.-Л., стр. 15—113. Савич-Любickaя Л. И. и Абрамов И. И. 1958. Геологическая летопись мохообразных. Ботан. журн., т. 43, № 10, стр. 1409—1417. Савич Л. И. и Ладыженская К. И. 1936. Определитель печеночных мхов севера Европейской части СССР. Изд-во Акад. наук СССР, стр. 309. Станиславский Ф. А. 1953. Верхнотрассовая таюрская флора Великого Донбасу. Геол. журн. Акад. наук УССР, т. 13, вып. 4, стр. 59—65. Сьюорд А. Ч. 1936. Века и растения. Главн. ред. геол.-развед. и геодез. лит-ры.
- Тахтаджан А. Л. 1950. Филогенетические основы системы высших растений. Ботан. журн., т. 35, № 2, стр. 113—139.
- Чиркова-Залеская Е. Ф. 1957. Деление терригенного девона Урало-Поволжья на основании ископаемых растений. М., стр. 122.
- Шмальгаузен И. Ф. 1887. Ueber tertäre Pflanzen aus dem Thale des Flusses Buchtorma am Fusse des Altaigebirges. Palaeontogr., Bd. 33, S. 193. Штемпель Б. М. 1926. Угловский район. Отчет о геологическом исследовании осенью 1924 г. (с двумя картами). Мат. по геол. и полезн. ископ. Дальнего Востока, № 45, стр. 30.
- Щекина Н. О. 1959. Про знахідку спорогона моху із родини Pottiaceae в середньоміоценових відкладах Львівської області. Укр. ботан. журн., 16, № 6, стр. 70—74.
- Andrews H. N. 1955. Index of generic names of fossil plants. 1820—1950. Geol. Surv. Bull., N 1013, 262 p.— 1960. Notes on Belgian specimens of *Sporogonites*. Palaeobotanist, v. 7, N 2, p. 85—89. Arnold Ch. A. 1932. Microfossils from Greenland coal. Pap. Mich. Acad. Sci., Arts Lett., v. 15, p. 51—61, pl. I—IV.— 1947. An introduction to paleobotany. New York — London, p. 58—61.
- Barckman J. 1950. Over de phylogenie der Levermossen. Buxbaumia, Jaarg. 4, N 2/3, N 4/5, S. 32—55. Berry E. W. 1928. Contribution to the Mesozoic flora of the Atlantic Coastal plain. XV, Bull. Torrey Bot. Club, v. 55, p. 55, tab. 11, figs. 1—3. Britton E. G. 1899. A new tertiary fossil moss. Bull. Torrey Bot. Club, v. 26, p. 79—81, fig. 1. Britton E. G. a. Hollick A. 1907. American fossil mosses, with description of a new species from Florissant, Colorado. Bull. Torrey Bot. Club, v. 34, p. 139—141, pl. 9.— 1915. A new american fossil moss. Bull. Torrey Bot. Club, v. 42, p. 9—10, figs. 1—2. Brongniart A. 1828. Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe, v. 1. Paris, 136 p.— 1849. Végétaux plantes. Dans le Dictionnaire universel d'histoire naturelle, t. 13. Paris, p. 49—173. Brothier V. F. 1924—1925. Musci. In: Engler A. u. K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihrer Gattungen. Leipzig, Bd. 10, S. 129—478; Bd. 11, 542 S.— 1925. Fossile Andreaeales und Bryales. In: Engler's Natürl. Pflanzenfam. ..., Aufl. 2, Bd. 11. Leip-



zig, S. 523. Buckman. 1844. In: Murchison R. J. «Outline of the geology of the neighbourhood of Cheltenham». New ed., Cheltenham—London, p. 81. Buckman J. 1850. On some fossil plants from the Lower Lias. Quart. J. Geol. Soc., v. 6, p. 413—418, figs. 2—4.

Campbell D. H. 1907. On the distribution of the Hepaticae and its significance. New Phytologist. Cambridge, v. 6, N 1, p. 203—212.— 1940. The evolution of the land plants (Embryophyta). London, 731 p. Caspary R. 1886. Einige neue Pflanzenreste aus dem samlandischen Bernstein. Nebst Taf. I. Schr. K. Physik. Öconom. Ges. zu Königsberg, Bd. 26.— 1906—1907. Die Flora des Bernsteins und anderer fossiler Harze des ostpreussischen Tertiärs (bearb. von R. Klebs). Abh. Geol. Landesanst., H. 4, Atlas. Castle H. 1946. The Bryophyta in Sinnott E. Botany, principles and problems. Ed. 4. New York, p. 544—587. Chadeaud M. 1950. Les Psilotinées et l'évolution des Archégoniates. Bull. Soc. Bot. France, t. 97, N 426, p. 99—100. Christensen T. 1954. Some considerations on the phylogeny of the Bryophyta. Botan. Tidskr., v. 51, p. 53—58.

Dixon H. N. 1915. Musci. In: Reid C. a. Reid E. «The Pliocene floras of the Deutch-Prussian Border. Hague.— 1916. *Mnium antiquorum* Cardot and Dixon an extinct moss. Bryologist, v. 19, N 4, p. 51—52.— 1927. Muscineae In: Fossilium catalogus ed. a W. Jongmans. 2. Plantae, pt. 13. Berlin, p. 116.— 1932. Fossil mosses from Kerguelen. Rev. bryol. et lichén, nouv sér., t. 5, N 1, p. 29—30, pl. 1. Dixon H. N. a. Jameson H. G. 1924. The student's Handbook of British mosses, ed. 3. Eastborne, 582 p.

Ettingshausen C. 1853. Tertiäre Flore von Häring in Tirol. K. K. Geol. Reichsanst., Wien, Bd. 2, Abt. 3, N 2, S. 27, Taf. IV, Fig. 12.— 1877. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Flora von Parschlug in Steiermark. Teil I. Denkschr. d. k. Akad. Wiss. Wien, Bd. 38, Abt. I, S. 1—12.

Fliche P. et Bleicher G. 1882. Etude sur la flore de l'oolithe inférieure aux environs de Nancy. Bull. Soc. Sci. Nancy, fasc. 13, figs. 1, 1a, p. 16. Frye T. C. a. Clark L. 1937—1947. Hepaticae of North America. I—V. Univ. Wash. Publ. Biol. Washington, 1937, v. 6, pt. 1, p. 162; 1943, v. 6, pt. 2, p. 163—336; 1945, v. 6, pt. 3, p. 337—564; 1946, v. 6, pt. 4, p. 565—733; 1947, v. 6, pt. 5, p. 735—1022. Fulford M. 1948. Recent interpretations of the relationships of the Hepaticae. Botan. Rev., v. 14, p. 127—173.

Gams H. 1932. Quarternary distribution. Man. Bryol. Hague, p. 297—329. Goebel K. 1930. Organographie der Pflanzen, Teile 2, 3, Jena, S. 643—1378. Goepfert H. R. 1853. Ueber die Bernsteinflora. Monatsber. Berl. Akad. Wiss., S. 450—477. Goepfert H. R. u. Behrendt G. C. 1945. Der Bernstein und die in ihm befindlichen Pflanzenreste der Vorwelt, Bd. I, Abt. 1. Berlin, S. 113. Gothan W. et Weyland N. 1954. Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin, S. 65—68. Gottsche Dr. 1886. Über die im Bernstein eingeschlossenen Lebermoose. Botan. Cbl. Cassel, Bd. 25, S. 95—97, 121—123.

Halle T. G. 1913<sub>1</sub>. The Mesozoic flora of Graham Land. Wiss. Ergebn. Schwed. Südpolar. Exped. 1901—1903. Stockholm, p. 90—92.— 1913. Some Mesozoic plantbearing deposits in Patagonia and Tierra del Fuego and their floras. Kgl. Svensk. Vet. Akad. Handl., Stockholm, Bd. 51, N 3, p. 6—12, pl. 5, figs. 14—16.— 1916. A fossil Sporogonium from the Lower Devonian of Roragen in Norway. Botan. Notes, p. 79—81.— 1936. Notes on the Devonian genus *Sporogonites*. Svensk. Botan. Tidskr., Bd. 30, p. 613—623, pl. 3—4. Harris T. M. 1931. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Part I: Cryptogams (exclusive of Lycopodiales). Meddel. Grønland, København, Bd. 85, N 2, p. 1—104, 18 pls.— 1938. The British rhaetic flora. Brit. Mus. Nat. Hist., London, p. 1—84, 5 pls.— 1939.

Naiadita, a fossil Bryophyte with reproductive organs. Ann. Bryolog., Leiden, v. 12, p. 57—70, figs. A—G.— 1942. On two species of Hepatica of the Yorkshire Jurassic flora. Ann. a. Mag. Nat. Hist., London, ser. II, v. 9, p. 57—70. Haskell G. 1949. Some evolutionary problems. Concerning the Bryophyta. Bryologist, v. 52, p. 49—57. Herd A. a. Jones J. F. 1931. *Eohepatica dyfriensis* a liverwort-like plant from the Lower Downtonian of the Llandovery district. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci., p. 330—331.— 1931. A new plant (*Thallomia*) showing structure from the Downtonian rocks of Llandovery, Carmarthenshire. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 87, p. 551—562. Hedwig J. 1801. Species *Muscorum frondosorum*. Lipsae, 352 p. Herzog T. 1925. Anatomie der Lebermoose. In: Linsbauer K. «Handbuch der Pflanzen-Anatomie», Bd. VII. Berlin, 112 p.— 1926. Geographie der Moose. Jena, 439 S., 150 Figs, 8 Taf. Howe M. A. a. Hollick A. 1922. A new american fossil hepatic. Bull. Torrey Bot. Club, v. 49, p. 207—209, fig. 1.

Jensen C. 1923. Danmarks mosser. 2. Andreaeales og Bryales, Köpenhamn, 569 S., 29 Tavle.

Kirchheimer F. 1934. Das Hauptbraunkohlenlager der Wetterau. Wetterausche Ges. Naturk. Hanau, 73 S.— 1936. Eine Mooskohle aus dem Salzhauser Braunkohlenlager. Cbl. Min., Geol. u. Paläontol., Abt. B, N 8, S. 337—343.— 1937. Grundzüge einer Pflanzenkunde der deutschen Braunkohlen. Halle, 153 S.— 1950. Mikrofossilien aus Salzablagerungen des Tertiärs, Paleontogr. B, N 9. Khowlton F. N. 1894. A new fossil hepatic from the Lower Yellowstone in Montana. Bull. Torrey Bot. Club, v. 21, N 10, p. 458—460, pl. 29, 3 figs.— 1908. Description of a new fossil liverwort from the Fort Union beds of Montana. Proc. U. S. Nat. Mus., v. 35, p. 157—159, pl. 35.— 1916. A review of the fossil plants in the United States National Museum from the Florissant lake at Florissant, Colorado, with descriptions of new species and list of type specimens. Proc. U. S. Nat. Mus., v. 51, p. 241—297, pls. 12—27.— 1919. A catalogue of the Mesozoic and Cenozoic plants of North America. U. S. Geol. Surv. Bull., v. 696, 815 p.— 1926. Flora of the Latah formation of Spokane, Washington, and Coeur d'Alène, Ydago. U. S. Geol. Surv., prof. pap., v. 140, p. 17—81, pls. 8—31. Knox E. M. 1939. The spores of Bryophyta compared with those of carboniferous age. Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh, v. 32, pt. 4.— 1949. Microspores and their significance in biological problem (Presidential Address). Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh, v. 35, pt. 2, p. 118—119.

Leckenby I. 1864. On the sandstones and shales of the oolites of Scarborough, with descriptions of some new species of fossil plants. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 20, p. 76, 81. Lignier O. 1914. Sur une mousse houillièrre à structure conservée. Bull. Soc. Linn. Normandie, sér. 6, v. 7. Lorch W. 1931. Anatomie der Laubmoose. In: Linsbauer K. «Handbuch der Pflanzen-Anatomie», Bd. 7. Berlin, 358 S., 230 Figs. Lundblad B. 1954. Contributions to the geological history of the Hepaticae. Svensk. Botan. Tidskr., Bd. 48, H. 2, S. 381—417.— 1955. Contributions to the geological history of the Hepaticae. 2. On a fossil member of the Marchantiineae from the Mesozoic plantbearing deposits near Lago San Martin, Patagonia (Lower Cretaceous). Botan. Notis., v. 108, fasc. 1, p. 22—39.— 1959. On *Ricciisporites tuberculatus* and its occurrence in certain strata of the «Höllviken. II» «boring in S. W. Scania. Grana Palinologica, N. S., v. 2, N 1, p. 1—10, pl. 1. Lundquist C. 1919. Fossile Pflanzen der Glossepteris-Flora aus Brasilien. Kgl. Svensk. Vet. Akad. Handl. Stockholm, Bd. 60, N 3, S. 5, Taf. I, Fig. 1.

Macvicar S. M. 1926. The student's Handbook of British Hepatics, Ed. 2. London, p. 464. Mägdelfrau K. 1953. Paläobotanik. Fortsch. d. Botanik, Bd. 14— 1956.



- Paläobiologie der Pflanzen, Aufl. 3. Jena, S. 443.—1957. Flechten und Moose in Baltischen Bernstein Berichte. Dtsch. Botan. Ges., Bd. 70, H. 9, S. 433—435. *M a t t h e w G. F.* 1907. On some new species of Silurian and Devonian plants. Trans. Roy. Soc. Canada, Ottawa, ser. 3, v. 1, sect. 4, p. 186, pl. 1, fig. 1. *M e d w e l l L. M.* 1954. A review and revision of the flora of the Victorian Lower Jurassic. Proc. Roy. Soc. Victoria, v. 65, pt. 2, p. 79—80, pl. 6, fig. 21. *M i n e r E. L.* 1935. Paleobotanical examinations of Cretaceous and Tertiary coals. Amer. Midl. Nat., t. 16, p. 585—625, pls. 18—24. *M ö n k e m e y e r W.* 1927. Die Laubmoose Europas. In: Rabenhorst's «Krypt. Flora», Bd. 4. Leipzig, 960 S. *M ü l l e r K.* 1906—1916. Die Lebermoose. In Rabenhorst's «Krypt. Flora». Deutschland, Österreich und der Schweiz, Bd. 6, Abt. 1 (1906—1912), Leipzig, 870 S.; Abt. 2 (1912—1916), 947 S.—1951—1954. Die Lebermoose Europas (Musci hepatici). In Rabenhorst's «Krypt. Flora» Deutschland, Österreich und der Schweiz, Bd. 6. Aufl. 3, Lief. 1—5. Leipzig, 756 S.
- O i s h i S.* 1940. The Mesozoic flora of Japan. J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., ser. 4, v. 5, N 2—4, p. 183, tab. 1, fig. 1.
- R a c i b o r s k i M.* 1889. O obecnym stanie mych badan flory kopalnei ogniotrwalych glinek Krakowskich. Sprawozd Kom. Fizyjn. Akad. Umiejtn. Krakow, t. 23, N 140, p. 134—136.—1894. Flora copalna ogniotrwalych glinek Krakowskich. Czesc. I. Rodniowce (Archegoniatae). Pamietn. Akad. Umiejtn., Wyzs. Math.-Przyr. Krakow, t. 18, p. 143—243. *R e i d C. a. R e i d E.* 1915. The Pliocene floras of the Deutsch.-Prussian Border. Hague. *R e i d E.* 1920. Two preglacial floras from Castle Eden. Quart. J. Geol. Soc. London, t. 86. *R e i s s i n g e r A.* 1950. Die «Pollenanalyse» ausgedehnt auf alle Sedimentgesteine der geologischen Vergangenheit, Teil 2. Palaeontographica, Bd. 90, Abt. B, Paläophytol., S. 99—126. *R e n a u l t B. e t Z e i l l e r R.* 1885. Sur des mousses de l'époque houillère. C. R. Acad. Sci. Paris, t. 100, p. 660—662.
- S a d e b e c k A.* 1886. Fossil plants. Botan. Cbl., Bd. 25, p. 121—123. *S a p o r t a G.* 1868. Prodrome d'une flore fossile des travertins anciens de Sézanne. Mém. Soc. géol. France, sér. 3, t. 8, N 3, p. 308—312, pl. 1, figs. 1—9.—1873. Revision de la flora des gypses d'Aix. Ann. Sci. Nat., sér. 5, t. 17, p. 6—82, pl. 1, fig. 3; t. 18, p. 137—235.—1888. Dernière adjonction à la flore fossile d'Aix-en-Provence. Ann. Sci. Nat., sér. 7, botanique, v. 7—8, p. 8—18. *S a v i c z - L j u b i t z k a j a L. I. a. A b r a m o v I. I.* 1959. The Geological Annals of Bryophyta. Revue bryologique et lichénologique, t. 28, fasc. 3—4, p. 330—342. *S c h i f f n e r V.* 1909. Hepaticae (Lebermoose). In: Engler A. u. Prantl K. Natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen. T. I, Abt. 3, H. 1. Leipzig, S. 3—141. *S c h i m p e r W. P.* 1860. Icones morphologicae atque organographicae introductionis Synopsi muscorum europaeorum. Stuttgartiae, p. 1—26, pls. I—XI.—1869. Traité de paléontologie végétale. I. Paris, 256 p.—1874. Traité de paléontologie végétale. Paris, Atlas de 110 planches. *S m i t h G. M.* 1938. Cryptogamic botany. 2. Bryophytes and Pteridophytes. N. Y., 380 p. *S t e e r e W. C.* 1946. Cenozoic and Mesozoic Bryophytes of North America in symposium on paleobotanical taxonomy. Amer. Midl. Nat., v. 36, p. 298—324, pls. 1—2. *S t e i n b ö c k H.* 1954. Gedanken zur Phylogenie der Moose. Agronomia Lusatana, t. 16, N 2, p. 115—149. *S t e p h a n i F.* 1900—1924. Species Hepaticarum, v. 1—6. Geneva; v. 1 (1900), 413 p.; v. 2 (1906), 65 p.; v. 3 (1906—1909), 693 p.; v. 4 (1909—1912), 824 p.; v. 5 (1912—1914), 70 p.; v. 6 (1924), 765 p. *S z a f e r W.* 1954. Pliocenska flora okolic Czorsztyna i jej stosunek do Pleistocenu. Inst. Geol. Prace, Warszawa, t. II, 238 p., 20 pls., 10 figs. *S z a f r a n B.* 1948. Mosses from the Pliocene deposits of Kroszowice in Poland. Acad. Pol. Sci. Lett. Bull. Intern. Kraków, ser. B, str. 101—115, pls. 1—4.—1949. *Trachycystis szaferei*, a new species of moss from the Miocene of Poland. Acta Soc. Botan. Poloniae, Warszawa, v. 20, N 1, str. 247—250.—1958. Tortonskie mchy ze Starych Gliwic na Slasku. Monogr. Botan. v. 7, str. 61—68, tabl. 1—11. *S z e H. C.* 1933. Beiträge zur mesozoischen Flora von China. Palaeontol. Sin. Peking, ser. A, v. 4, fasc. 1.
- T e i x e i r a C.* 1958. Flora Mesozoica Portuguesa. 1. Dir. Ger. Min. Serv. Geol. Portugal, Lisboa. *T h i e r g a r t F.* 1942. Anthoceros-Sporen aus jüngeren Braunkohlen Bein. Botan. Cbl., Bd. 61, Abt. B, N 3, S. 619—621, Taf. 12.—1949. Der Stratigraphische Wert mesozoischer Pollen und Sporen. Palaeontogr., Bd. 89, Abt. B. *T o w n r o w J. A.* 1959. Two triassic Bryophytes from South Africa. J. of South African Botany, v. 25, pt. 1, p. 1—22. *T r o l l W.* 1927. Bryophyta. In: Hirmer M. «Handbuch der Paläobotanik», Bd. I. München u. Berlin, S. 137—146, Figs. 130—146.
- W a l t o n J.* 1923. On a new method of investigating fossil plant impressions or incrustations. Ann. Bot., v. 37, p. 379—391, pl. 9.—1925—1928. Carboniferous Bryophyta. I, II. Ann. Bot., v. 39, p. 563—572; v. 42, p. 707—716, pl. 12.—1949. A Thalloid plant (cf. *Hepaticites* sp.) showing evidence of growth in situ, from the Coal Measures at Dollar, Clackmaunanshire. Trans. Geol. Soc. Glasgow, t. 21, pt. 2, p. 278—279.—1953. An introduction to the study of fossil plants. Ed. 2. London, p. 22—24. *W a r n s t o r f C.* 1906. Laubmoose in Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, Bd. 2. Leipzig, 1160 S. *W a t e l e t A. d.* 1866. Description des plantes fossiles du Bassin de Paris, p. 40, pl. 11, fig. 6. *W e t t s t e i n R. V.* 1933. Handbuch der Systematischen Botanik, Bd. 2, Teil I. Leipzig, S. 337—349. *W e y l a n d H.* 1925. Beiträge zur Kenntnis fossilen Moos. I. Die Moose der oberpliocänen Flora des Frankfurter Klärbeckens. Senckenbergiana, Bd. 7, Teil 8.
- Y a b e H.* 1905. Mesozoic plants from Korea. J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, v. 20, pt. 8, p. 41, tab. 3, figs. 6a, b, c. *Y a s u i K.* 1925. Studies on the structure of lignite brown coal and bituminous coal in Japan. J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, sect. 3, Botany, v. 1, pt. 1, p. 439, tab. 22, figs. 95—103.—1926. Description of internal structure of a tertiary moss. Botan. Mag. Tokyo, v. 40, p. 469—470, tab. 1, figs. 1—6.
- Z i m m e r m a n n W.* 1930. Phylogenie der Pflanzen. Jena, 452 p.—1932. Phylogenie der Moose. Man. of Bryology. Haag, p. 433—464.—1955. Phylogenie des Archegoniaten-Generationswechsels. Festschrift Th. Herzog. Feddes Repert., Bd. 58, N 13, S. 283—307.

# ТИП LYCOPSIDA. ПЛАУНОВИДНЫЕ

## ОБЩАЯ ЧАСТЬ<sup>1</sup>

### История изучения

Первые научные сведения о вымерших плауновидных растениях нашли отражение в ряде работ виднейших палеоботаников XIX в., заложивших своими трудами основу научных исследований остатков флор прошлого, упоминания о которых известны еще со времен средневековья.

Описания вымерших форм плауновидных впервые появились в работах Штернберга (Sternberg, 1820—1838) и Броньяра (Brongniart, 1822, 1828—1838), которыми были установлены такие основные типы этой группы растений, как *Lepidodendron* (с дополнительными родами *Lepidostrobus*, *Lepidophyllum*, *Knorria*; этими названиями обозначались отдельные части или состояние сохранения растений), *Sigillaria*, *Syringodendron*, *Lepidophloios*. Несколько позже Линдлеем и Хаттоном (Lindley a. Hutton, 1831—1837) были открыты новые представители группы древовидных плауновидных растений и установлены роды *Ulodendron* и *Bothrodendron*.

Упомянутый выше французский палеоботаник Броньяр в своем классическом труде «Histoire des végétaux fossiles» дал обширную сводку, охватывающую группу известных к тому времени форм вымерших растений с их описаниями и атласом. Работа эта не утратила своего значения и в настоящее время, являясь сводкой голотипов большинства представителей основных групп растений прошлого, среди которых значительное место занимают и плауновидные. Однако представления Броньяра о систематике последних существенно устарели и не соответствуют современным взглядам на филогению некоторых групп этих растений.

Начавшееся в первой половине XIX в. развитие палеоботанических исследований несколько затихает к середине столетия, но вновь усиливается во второй половине XIX столетия — в начале XX в. В этот период крупнейшие палеоботаники Европы Гепперт, Корда, Гольденберг, Вейс, Рено, Цейлер и др. не только расширили своими исследованиями представления о плауновидных растениях, уже установленных ранее, но также дополнили сведения о типе в целом, открытием представителей не известных ранее форм плауновидных.

Гёпперт (Goepfert, 1852) обнаружил в нижнедевонских отложениях Германии самое древнее из известных тогда плауновидных растений — *Drepanophycus*, установив тем самым истоки возникновения группы плауновидных растений.

В то же время палеоботаником Корда (Corda in Germer, 1852) была установлена одна из наиболее молодых ископаемых форм плауновидных — *Pleuromeia*, морфолого-анатомические особенности строения которой обнаружили генетическую связь ее с р. *Sigillaria*.

Значительный интерес приобретают также исследования немецкого палеоботаника Гольденберга (Goldenberg, 1855—1862), давшего в своих работах детальное изучение главных групп плауновидных растений, частично с описанием их анатомического строения. Остатки сигиллярий Гольденберг сближает с изотетовыми растениями, систематизируя их по морфологическому типу строения коры, с разделением на четыре секции (*Leiodermariae*, *Clathrariae*, *Rhytidolepis* и *Syringodendron*), которые в дальнейшем пересматривались другими исследователями.

<sup>1</sup> Составила М. О. Борсук.

Во второй половине XIX в. исследованиями Хотона (Haughton, 1860), Вуда (Wood, 1861), Даусона (Dawson, 1862), Шимпера (Schimper, 1869—1874), Гейнитца (Geinitz, 1873) были пополнены сведения о группе плауновидных растений путем открытия новых форм, на основе которых были созданы роды *Cyclostigma*, *Asolanus*, *Leptophloeum* и установлено специальное родовое название *Sigillariostrobus* для спороносных шишек, отнесенных к сигилляриям. Значительно позже со спороношением сигиллярий связывали спороносные шишки структуры *Mazocarpon* (Benson, 1918), однако дальнейшие исследования дали основание считать эти представления ошибочными (Bochen-ski, 1939) или во всяком случае ставить их под сомнение.

Накопившиеся к середине XIX в. богатые сведения по вымершим флорам всех геологических эпох, в том числе сведения по плауновидным растениям, были обобщены в сводке Шимпера (Schimper, 1869—1874), разделившего основные из известных к тому времени форм на два больших раздела: Acotyledones (бессемядольные), соответствующие Cryptogames (тайнобрачным), и Cotyledones (семядольные), соответствующие Phanerogames (явнобрачные) Линнея. Плауновидные растения были описаны им в составе группы Acotyledones и разделены на четыре семейства: Lycopodiaceae, Lepidodendreae, Isoeteae, Sigillariaceae. Таким образом, во второй половине прошлого столетия в литературе уже были известны и систематизированы основные группы плауновидных растений.

К концу XIX в. сведения о вымерших плауновидных снова пополнились работами Крейчи, Стура, Сапорта, Вейса, Бертрана, которые открыли еще ряд новых форм, позволивших выделить роды *Protolpidodendron* (Krejčí, 1880), *Barrandeina* (Stur, 1881—1882), *Pinakodendron* (Weiss, 1893), *Isoetopsis* (Saporta, 1888), *Miadesmia* (Bertrand, 1895). Исследованиями Рено (Renault, 1893—1896), Вейса (Weiss, 1887, 1893), Цейлера (Zeiller, 1886—1888) была уточнена классификация одной из основных групп плауновидных — р. *Sigillaria*, который был разделен Вейсом на два подрода: *Eusigillaria* — группа ребристых сигиллярий и *Subsigillaria* — гладкоствольных сигиллярий (без ребер).

Изоетовые растения, редко встречающиеся в ископаемом состоянии, впервые были описаны из эоценовых отложений Франции упомянутым выше французским палеоботаником Сапорта под родовым названием *Isoetopsis* Saporta, хотя остатки изоетовых, отнесенные к другим растениям, были известны и раньше. Значительно позже Брауном (Brown, 1939) был уста-

новлен еще один род изоетовых — *Isoetites*, в который им были объединены остатки растений, рассматривавшиеся раньше как плоды цикадофитов (*Carpolithes horridus* Dawson, 1883) и цветы беннетитов (*Williamsonia marilandica* Berry, 1916). Родовое название *Isoetites*, употребленное Брауном для этих несомненных остатков изоетовых, может оказаться, однако, неправомочным, так как уже было употреблено раньше Мюнстером (Münster, 1839—1843) для растения, по мнению некоторых исследователей, ошибочно отнесенного им к изоетовым.

Открытия указанных выше новых форм плауновидных оказались особенно ценными не только в смысле количественного обогащения данных о вымершей группе плауновидных растений, но также и потому, что они давали материал для воссоздания филогенетического развития группы лепидофитов в целом.

В России в XIX в. изучением вымерших растений занимались русские ученые Г. И. Фишер, Э. И. Эйхвальд, С. С. Куторга. Особенно широкие исследования древних растений (от девонских до третичных), и в том числе плауновидных, проведены были в конце XIX в. известным палеоботаником И. Ф. Шмальгаузенем. До этого остатки вымерших растений с территории России изучались в основном иностранными специалистами. С начала XX в. палеозойскими флорами России начинает заниматься М. Д. Залесский. Работами этого ученого, проводившимися на протяжении почти полувека, был освещен основной состав известных в настоящее время палеозойских флор Союза. Плауновидные растения, составляющие одну из основных групп палеозойской растительности, были изучены им по флорам Донецкого, Кузнецкого и Минусинского бассейнов, Подмосковья, Урала, Печоры и других мест Советского Союза. В составе палеозойской флоры Донбасса М. Д. Залесским была установлена и детально изучена не только группа плауновидных растений, известных из каменноугольных бассейнов З. Европы, но также открыты и представители новых родов, обнаруживающих неизвестные до того времени ветви филогенетического развития плауновидных. В составе флоры Кузбасса и других бассейнов на территории Азии М. Д. Залесским также были установлены и изучены новые своеобразные представители плауновидных, не известные в палеозойских тропических и субтропических флорах З. Европы, характерные для флор зоны умеренного климата палеозойской эры. В опубликованном в 1918 г. атласе «Палеозойская флора ангарской серии» М. Д. Залесским впервые изображаются два установленных им новых

своеобразных рода древесных плауновидных растений: *Angarodendron* и *Caenodendron*.

В 30-х годах XX в. тем же автором, работавшим совместно со своей ученицей, палеоботаником Е. Ф. Чирковой, был установлен ряд новых форм плауновидных растений, преимущественно из Донбасса, а также из других районов Союза (*Micheevia*, *Demetria*, *Blasaria*, *Lepeocaulus*, *Paichoia*, *Heleniella*, *Helenia*, *Volnovakhia*, *Belonophyllum*, *Pholidophloios*, *Lophoderma* и др.). Некоторые из них являются формальными родами, представляя лишь специальные названия отдельных изолированных частей растений естественных родов или состояние их сохранности. Систематическое положение других форм до настоящего времени остается неясным.

В зарубежной литературе в самом начале столетия исследованиями английских палеоботаников Кидстона (*Kidston*) и Скотта (*Scott*) и немецкого палеоботаника Рихтера (*Richter*) была установлена группа растений, давших вновь дополнительные материалы к истории развития плауновидных. Кидстоном (*Kidston*, 1901) из верхнедевонских отложений Англии был установлен р. *Archaeosigillaria* — один из наиболее древних известных тогда членов группы плауновидных растений. Этот род автор основал на форме, отнесенной ранее Гёппертом к р. *Sigillaria* (*Sigillaria vanuxemi* Goerpert, 1852), считая его родоначальной формой сигиллярий, которую следует рассматривать в качестве особого, самостоятельного рода. Связь этого растения с группой сигиллярий, однако, не признается другими исследователями. Скотт (*Scott*, 1900, 1901) обнаружил в каменноугольных отложениях Англии новое плауновидное растение *Lepidocarpon* с далеко подвинутым в эволюционном отношении развитием мегаспоры.

Рихтер (*Richter*, 1909) установил из нижнемеловых отложений Германии очень своеобразное растение *Nathorstiana*, по анатомо-морфологическим особенностям строения несомненно генетически связанного с палеозойскими и раннемезозойскими плауновидными (*Sigillaria*, *Pleuromeia*), представляя их доживающую, реликтовую форму. Значительно позже Мэгдефрау провел дополнительные исследования остатков этого растения (*Mägdefrau*, 1932). Этим же автором изучены и остатки *Pleuromeia* (*Mägdefrau*, 1931, 1956), на основании которых он установил неизвестные до того характерные особенности строения этих растений — такие, как наличие лигулы и двойного проводящего пучка в филлоидах. Исследования остатков *Pleuromeia*, проведенные в последнее время М. Ф. Нейбург (1960) на богатых материалах с

Русской платформы, внесли новые, еще более существенные изменения в представления о строении стробила, анатомии стебля и отчасти морфологии коры этого растения. В той же работе М. Ф. Нейбург установила новый род *Tundrodendron* из пермских отложений Печорского бассейна и значительно дополнила характеристику известного оттуда же р. *Viatcheslavia*. Своеобразный характер скульптуры коры *Tundrodendron* позволил автору отметить если не полную идентичность, то во всяком случае достаточно тесные генетические связи его с гондванской формой *Lycopodiopsis*, что представляет значительный интерес с точки зрения истории развития и расселения растительности палеозойского времени. Древнейшим плауновидным и вопросам филогении некоторых групп этих растений посвящен ряд работ русских и зарубежных исследователей. М. Д. Залесский (1930, 1934<sub>2</sub>, 1936, 1937<sub>1</sub>, 1944) установил упомянутые ранее древние роды *Demetria*, *Micheevia*, *Blasaria*, *Lophiodendron*, *Lepeocladus*; Г. П. Радченко (1955, 1956<sub>1,2</sub>, 1960) — роды *Siberiodendron*, *Tomiodendron*, *Abacodendron*, *Ursodendron*; Натгорст (*Nathorst*, 1920), Гёрих (*Hörich*, 1920), Лутц (*Lutz*, 1933), Ланг и Куксон (*Lang a. Cookson*, 1935), Арнольд (*Arnold*, 1937), Готан и Циммерман (*Gothan u. Zimmermann*, 1937), Шмидт (*Schmidt*, 1954) и Дансе-Корсан (*Dansé-Corsin*, 1958<sub>1,2</sub>) выделили роды *Sublepidodendron* *Nathorst*, *Protosolanus* *Hörich*, *Lepidodendropsis* *Lutz.*, *Baragwanathia* *Lang et Cookson*, *Gilboaphyton* *Arnold*, *Protolpidodendropsis* *Gothan et Zimmermann*, *Sugambrophyton* *Schmidt*, *Prelepidodendron* *Dansé-Corsin*.

Исследования Крейзеля и Вейланда (*Kräusel u. Weyland*, 1940, 1949) касаются вопросов изучения и систематики некоторых древнейших представителей плауновидных растений.

Из крупных сводок монографического, справочного или обзорно-учебного типа, в которых рассматриваются плауновидные растения, следует упомянуть работы Потонье, Скотта, Сьюорда, Хирмера, Амберже, Готана и Вейланда, Циммермана и др.

Потонье посвящает ряд своих работ вопросам изучения вымерших плауновидных растений. В опубликованном им атласе палеозойских растений (*Potonié*, 1903—1906) даются иллюстрации основных известных до того времени плауновидных, которые сопровождаются описаниями как старых, известных ранее, так и новых, устанавливаемых им видов. Скотт в своем неоднократно переиздававшемся труде «*Studies of fossil botany*» (*Scott*, 1900) посвятил обширную главу детальному рассмотрению плауновидных растений.



Сьюорд (Seward, 1910) фундаментально исследовал группы плауновидных растений не только с освещением их морфологии и анатомического строения, но также с критическим пересмотром существующих о них представлений. Работа представляет детальную сводку по этому вопросу, отчасти уже устаревшую, однако не утратившую значения и до настоящего времени.

Более позднюю крупную сводку, в которой критически рассматривается вся сумма сведений о группе плауновидных растений, представляет работа Хирмера (Hirmer, 1927), которая отличается глубиной проработки вопросов морфологии и анатомии ископаемых плауновидных.

В руководствах по палеоботанике Амберже (Emberger, 1944), Готана и Вейланда (Gothan u. Weyland, 1954), Циммермана (Zimmermann, 1959), помимо изложения общих сведений о плауновидных растениях, критически рассматриваются вопросы филогении некоторых представителей этой группы.

Из работ, касающихся специальных вопросов анатомии вымерших растений, в том числе плауновидных, следует упомянуть труды Гофман (Hoffmann, 1934) и Буро (Bouveau, 1954), хотя фундаментальным исследованиям по анатомии отдельных групп этих растений посвящены были значительно раньше труды Бинне (Binney, 1875), Вильямсона (Williamson, 1872 и др.), Кидстона (Kidston, 1901), Залесского — 1908, 1909<sup>2</sup>, 1912 и других ученых, начиная еще со времен Броньяра (Brongniart, 1822).

В СССР в настоящее время по палеозойским флорам работают А. Р. Ананьев, М. Ф. Нейбург<sup>1</sup>, Е. О. Новик, Г. П. Радченко, Е. Ф. Чиркова, Н. А. Шведов и др., расширившие своими исследованиями сведения о составе и распространении ископаемых плауновидных на территории Советского Союза, а также общей филогении этих растений. Некоторым мезозойским плауновидным (*Isoetites*, *Pleuromeia*) с территории СССР посвящены работы А. Н. Криштофовича (1923, 1953<sub>1</sub>) и М. И. Брик (1936).

### Общая характеристика и морфология

Тип плауновидных представляет особую ветвь в эволюционном развитии высших растений и характеризуется следующими отличительными чертами строения. Стебли прямые, нечленистые, листья нетеломные, представляют листовидные выросты на стеблях — филлоиды, не играющие заметной роли в общем объеме тела растения. В основном это древесные, реже травянистые или вторично травянистые формы,

в большей или меньшей степени дихотомически ветвящиеся. Филлоиды обычно простые, реже вильчатые, с одним, редко с двумя простыми проводящими пучками (жилками), не образующими лагун в стеле. По наличию или отсутствию особого образования — язычка или лигулы при основании филлоидов — делятся на плауновидные безязычковые (*Lycopsidea eligulata*) и плауновидные язычковые (*Lycopsidea ligulata*). Среди плауновидных имеются изоспоровые и гетероспоровые растения. Известна способность к вегетативному размножению.

Характерно одиночное расположение спорангиев на верхней стороне спорофиллоидов, или в их пазухах, или же у самых примитивных — на стебле над ними. Спорангии преимущественно сгруппированы в стробилы или колоски, или же стробилы отчетливо не выражены.

Гаметофиты (заростки) надземные или у более примитивных форм (порядок *Lycopodiales*) — целиком или частично подземные, разнообразные по форме и размерам.

Плауновидные представляют собой очень древнюю группу растений, генетически тесно связанных с псилофитами. Преемственные связи этих групп выражаются в общности линии развития фотосинтезирующих органов, возникших в виде выростов у псилофитов (*Asteroxylon*) и развивающихся в листовидные филлоиды у плауновидных растений, а также в особенностях анатомического строения и морфологии стебля у первичных лепидофитов.

Большинство представителей известно по остаткам вымерших растений; до настоящего времени сохранились лишь плауны, селлагинеллевы и изоетовые — травянистые формы, являющиеся потомками древних травянистых или редуцированных древовидных плауновидных растений.

Споры плауновидных с большей или меньшей детальностью изучены у растений из порядков (*Lycopodiales*, *Selaginellales*, *Lepidodendrales* и *Isoetales*, хотя и не для всех семейств. Известны с силура.

Остатки плауновидных растений обычно встречаются в виде больших или меньших участков окаменелой коры и стеблей или их отпечатков; реже находят окаменелые части стеблей с сохранившимся внутренним строением. Известны, однако, и отдельные находки почти полных стволов. Стебли плауновидных значительно варьируют в размерах и форме. У древнейших родоначальных форм, имевших травянистый облик, так же как у современных форм этой группы растений, стебли тонкие, прямостоячие или вьющиеся, ползучие, большей частью дихотомически разветвленные или имеющие ветвле-

<sup>1</sup> Скончалась в 1962 г.

ие, близкое к моноподиальному. Кустарниковые и полукустарниковые формы древних плауновидных растений отличались незначительной высотой и толщиной стебля (3—4 см).

Древовидные ликопсиды были мощными деревьями с ровным, прямым стволом до 35—40 м высоты и 2 м в поперечнике у основания; у верхушки они обычно формировали густую крону или не развивали ее. Стволы, разветвляясь у основания, давали подземные ветви — ризофоры-стигмари (*Stigmaria*). У более молодых — мезозойских — представителей стебель значительно редуцирован, укорочен: у *Pleuromeia* — до 1—2 м, у *Nathorstiana* — до 14 см, или даже приобретает клубневидную форму у вторично травянистых — у *Isoetes*.

Поверхность стволов и ветвей покрыта правильно расположенными рубцами, представляющими места прикрепления опавших филлоидов, расположенных непосредственно на коре или на специальных разросшихся образованиях коры, называемых листовыми подушками. Дихотомирующие разветвления основания стебля, образующие горизонтальные подземные ризофоры (стигмари), несут на своей поверхности следы прикрепления опавших придаточных корней (аппендиксов) в виде округлых рубцов с центральным рубчиком проводящего пучка в центре.

Филлоиды значительно варьируют в размерах и форме: линейные, ланцетные, шиловидные, чешуевидные, мелкие или очень мелкие, реже крупные, мечевидные, размером до 0,5—1 м (у *Sigillaria*). Они развиваются на молодых частях растений и большей частью опадают на старых ветвях и побегах. Филлоиды прикреплены к стержню побега под различными углами: от острых (прижатые к побегу филлоиды) до более открытых или почти прямых (тогда они отстоят от стержня), располагаясь в парастихах (косыми рядами — по спирали) или в ортостихах (вертикальными рядами). У некоторых из травянистых плауновидных растений (из родов *Lycopodium*, *Selaginella*) на одном побеге развиваются различные по форме и размерам вегетативные филлоиды, либо расположенные в определенном порядке, либо почти без какого-либо порядка. Близ основания филлоидов в их пазухах у группы язычковых лепидофитов развиваются особые образования — язычок, или лигула, находящийся в небольших углублениях (в язычковых камерах).

Филлоиды основного рода *Lepidodendron* простые, с одной жилкой (проводящим пучком), вдоль которой на нижней поверхности проходят две глубокие бороздки с расположенными на дне их устьицами, что служит защитным приспособлением от излишнего испарения влаги.

У некоторых форм *Sigillaria* и у *Pleuromeia* филлоиды с двойным проводящим пучком, что, вероятно, обусловлено крупными размерами филлоидов.

Как уже упоминалось выше, филлоиды у ряда лепидофитов прикреплялись к специальным разросшимся образованиям внешнего слоя коры, называемым листовыми подушками. Листовые подушки были расположены на коре в соответствии с расположением листьев, обычно по спирали, реже противопоставленно, в шахматном порядке, косыми (пологими), или более крутыми, или же вертикальными рядами. Их размеры и морфология, а также характер расположения на коре значительно варьирует у разных систематических категорий. Размеры подушек колеблются от миллиметра до нескольких сантиметром; форма их меняется от основной веретеновидной и ромбической, характерной для *Lepidodendron*, обычно с оттянутыми верхним и нижним углами, до поперечно-ромбической (*Lepidophloios*), эллиптической (*Kazakhiodendron*), округло- и поперечно-эллиптической (*Cyclostigma*, *Caenodendron*).

Разрастаясь вместе с корой лепидофитов, подушки увеличиваются в размерах, скульптура их огрубевает. Листовые подушки у разных систематических групп плауновидных либо сближены, разделяясь только тонкими извилистыми участками коры, либо расположены на значительном расстоянии друг от друга, находясь на морщинистой или более или менее гладкой поверхности коры.

У разных биологических типов плауновидных и характер прикрепления филлоидов был различным. У тропических и субтропических форм филлоиды были обычно опадающими. После их опадения на листовой подушке оставался листовой рубец, представляющий собой четко отграниченное место прикрепления опавшего филлоида. У лепидофитов умеренного климата филлоиды чаще были неоппадающими, и соответственно после их высыхания на листовой подушке наблюдались нечетко оконтуренные валикообразные возвышения различных очертаний со следами прикрепления ранее сидевших на них филлоидов и представляющие так называемую дополнительную подушку.

Анатомическое строение стеблей различно у примитивных и более высокоорганизованных плауновидных растений. В развитии их наблюдается несколько этапов эволюционных изменений. Для первичных плауновидных характерен наиболее просто организованный основной — протостелический — тип строения проводящей системы. Протостела состоит из цилиндра ксилемы,

окруженного флоэмой. В центре ксилемного цилиндра сердцевина не образуется.

У первичных плауновидных (*Baragwanathiales*, *Protolepidodendrales*, *Lycopodiales*) происходит переход от простой формы протостелы (гаплостелы, характерной для псилофитов) к более сложным — актино- и плектостеле. Древесинный, ксилемный, пучок протостелы приобретает выступы и становится в разрезе лучистым, образуя типичную актиностелу. Такое строение стебля наблюдается и у некоторых псилофитов (*Asteroxylon*). У представителей порядка *Baragwanathiales*; переходного от псилофитов к плауновидным, стебель имеет актиностелическую проводящую систему. Протостелический стебель с трехлучевой экзархной ксилемой установлен у представителей сем. *Protolepidodendraceae*. У *Lycopodiaceae* существует актиностелическая проводящая система, переходящая в плектостелическую. При формировании плектостелы строение центральной древесины (ксилемы) усложняется и она даже распадается на отдельные тяжи, между которыми располагаются участки луба (флоэмы).

У более высокоорганизованных травянистых и древовидных плауновидных протостела эволюционирует в сифоностелу. В сифоностелическом стебле, в отличие от протостелического, в проводящем цилиндре развивается сердцевина. Во взрослом состоянии стебля сердцевина, разрушаясь, образует внутреннюю полость, окруженную кольцами древесины, луба и наружным кольцом эндодермы.

У травянистых *Selaginellaceae* развитие проводящей системы идет в направлении выработки сифоностелического стебля, варьируя от протостелы к сифоностеле. В этом же направлении развитие проявляется и у древовидного *Lepidodendron*, у которого протостелическое строение молодых частей растения сменяется сифоностелическим в поздние образующихся частях взрослого растения. В составе этого рода имеются также и формы с проводящей системой переходного типа.

По сравнению с диаметром ствола сама стела у древовидных плауновидных растений (*Lepidodendron*) была очень тонкой, не превышающей в поперечном сечении 10 см, что составляет от 9 до 14% всего поперечного сечения ствола. Толщина и прочность стебля у древовидных лепидофитов достигалась за счет большой толщины коры, которая состояла из трех слоев и имела сложное строение. Внешний слой коры укреплялся вторично развившимся толстым слоем перидермы со склеренхимными клетками, выполнявшим опорную функцию.

Дальнейшая эволюция стебля плауновидных растений в направлении развития сифоностели-

ческой проводящей системы проявляется у представителей сем. *Sigillariaceae*. В основном эта система соответствовала проводящей системе лепидодендронов, однако различие между ними состояло в том, что протостелическое строение стебля, известное еще у лепидодендронов, во взрослых стеблях сигиллярий уже не встречалось. Следует отметить также особенности развития метаксилемы, которая в стволе сигиллярий имела несколько усложненное строение. Обычное полное кольцо метаксилемы, известное у лепидодендронов, у некоторых видов сигиллярий уже разделялось на отдельные пучки, формируя более высокий тип организации сифоностелы — эвстелу (рис. 74б).

Большая древность возникновения типа плауновидных растений и вместе с тем доживание некоторых примитивных травянистых форм этой группы до настоящего времени позволяют проследить у них существенные изменения в развитии морфологии органов спороношения. Вместе с тем следует отметить значительный консерватизм этих органов у ряда примитивных форм, у которых почти не изменился тип спороношения от палеозоя до настоящего времени. Органы спороношения плауновидных — спорангии — представляют мешочковидные образования кожицы, в которых развиваются споры. Спорангии плауновидных либо прикреплялись непосредственно к стеблю или филлоиду (называемому спорофиллоидом), либо соединялись с ним при помощи специальной ножки. Спорангии развиваются эвспорангиатным путем, т. е. возникают из группы поверхностных клеток кожицы. Стенка спорангия состоит из нескольких (до трех) слоев клеток, из которых внутренний превращается в специальный питательный слой — тапетум. В спорангиях происходит образование мелких спор — микроспор, развивающихся в большом количестве, и более крупных единичных — мегаспор.

У наиболее примитивных древних плауновидных — *Baragwanathia*, которые рассматриваются как связующая форма между псилофитами и плауновидными растениями, спорангии были расположены уже не на концах веточек, как у псилофитов, а на стеблях между филлоидами или вблизи их верхней поверхности. У р. *Drepanophycus* из той же примитивной группы барагванатиевых они перешли уже на верхнюю поверхность спорофиллоидов, что характерно и для порядка *Protolepidodendrales*. Спорофиллоиды у древних примитивных форм (*Baragwanathia*, *Drepanophycus*, *Protolepidodendron*) морфологически не отличались от вегетативных филлоидов и не были организованы в явные стробилы (спороносные шишки).



Форма и расположение спорофиллоидов у представителей более подвинутого в эволюционном отношении порядка Lycopodiales значительно варьирует. Спорофиллоиды их либо не отличимы от вегетативных филлоидов, либо морфологически уже отличаются от них, уменьшаясь или увеличиваясь в размерах или приобретая чешуевидную форму, рассеяны по стеблю или расположены чередующимися зонами, или собраны в рыхлые стробилы. Иногда все филлоиды являются спорофиллоидами. Спорангии располагались на стебле над филлоидами или у более подвинутых в эволюционном отношении — на верхней поверхности филлоидов.

Рассмотренные примитивные плауновидные — Baragwanathiales, Protolapidodendrales, Lycopodiales — равноспоровые (изоспоровые) растения.

Для более подвинутой в эволюционном отношении группы травянистых плауновидных — порядка Selaginellales, представляющих другой биологический тип (язычковых плауновидных), характерна разноспоровость (гетероспория). Мега- и микроспорофиллоиды обычно концентрируются у этой группы на концах побегов совместно в одном стробиле, реже — раздельно, образуя мужские и женские стробилы. После формирования стробилов может продолжаться вегетативный рост побега, и таким образом спороносные зоны побега оказываются чередующимися с вегетативными. В обоопольных стробилах *Selaginella* мегаспорофиллоиды располагаются в нижней части, микроспорофиллоиды — в верхней, или они расположены вертикальными рядами, реже — без определенного порядка. Спорангии развиваются эвспорангиатно, с двуслойной стенкой, почковидные или яйцевидные; расположены по одному в пазухах филлоидов, или над ними, прикрепляясь короткими ножками. На развивающемся из мегаспоры заростке (гаметофите), несущем архегонии с яйцеклетками, после их оплодотворения формируется зародыш, остающийся долгое время в связи с заростком внутри мегаспорангия. Женские и мужские гаметофиты обычно сильно различаются по размерам, что также служит прогрессивным признаком порядка. Большой интерес с точки зрения эволюции спороносных органов представляет развитие мегаспоры у вымершей травянистой нижнекаменноугольной формы *Miadesmia*, принадлежащей к порядку Selaginellales. Развитие репродуктивных органов у этой формы пошло гораздо дальше, чем у *Selaginellites* и *Selaginella*. Спорофиллоиды *Miadesmia* были собраны в явные стробилы, а мегаспорангии содержали только одну функционирующую мегаспору, которая развивалась в женский гаметофит внутри споран-

гия, покрытого видоизмененным спорофиллоидом.

Таким образом, *Miadesmia* представляла особую, далеко эволюционировавшую в отношении спороносных органов ветвь развития травянистых ликопсид.

Древовидные формы язычковых плауновидных растений (Lepidodendraceae, Sigillariaceae и др.), как и рассмотренные выше травянистые, развивали мягкие, но плотные стробилы крупных размеров (длиной от 3 до 30 см и более), которые были расположены на концах мелких разветвлений кроны (*Lepidodendron* — рис. 48), или на крупных, лишенных филлоидов ветвях (*Lepidophloios*, *Bothrodendron*, *Ulodendron* — рис. 58, 68, 109), или же на верхушках стволов (*Pleuromeia* — рис. 84). Стробилы *Lepidodendron* состояли из многочисленных, густо расположенных по спирали или мутовками мега- и микроспорофиллоидов, собранных в одной спороносной шишке или реже — раздельно. В тех случаях, когда стробилы были обоопольными, мегаспорангии располагались в их нижней части, а микроспорангии — в верхней части. Плотные сложенные стробилы защищали спорангии снизу и сверху сближенными горизонтальными участками спорофиллоидов, к которым прирастали единичные спорангии; сбоку стробильную шишку прикрывали загнутые кверху участки спорофиллоидов с разрастающейся от них книзу пластинкой (рис. 54).

В микроспорангиях развивались многочисленные мелкие микроспоры (диаметром от 0,003 до 0,3 мм). Мегаспоры были значительно крупнее (от 0,3 до 3 мм) и развивались в количестве от 4 до 16 в одном спорангии, длина которого достигала 17 мм и более, а ширина — 5 мм. Стенка спорангия состояла из одного слоя призматических клеток. Мегаспора трехлучевая, экзина сильно кутинизирована и покрыта щетинками. Спорангии опадали вместе со спорофиллоидом, и споры освобождались после разрушения спорангия.

Аналогичное строение спороносных органов характерно и для других представителей порядка Lepidodendrales или близких к ним форм. Среди них у р. *Bothrodendron* происходит более полное развитие мегаспоры, из которой формировался внутри спорангия женский гаметофит с архегониальными полостями, выступающими из оболочки спорангия (рис. 70). У р. *Pleuromeia*, представляющего реликтовую, дожившую до триаса форму древовидных плауновидных растений, напоминающую редуцированную сигиллярию, стробил помещается на верхушке неветвящегося стебля. Для вида *P. sternbergii* Corda предполагают однополые



стробилы и двудомность растений. Однако, по данным новейших исследований, у вида *P. rossica* Neuburg установлены гетероспоровые стробилы. Это меняет представление о двудомности рода в целом и позволяет считать, что оно было основано на изучении материалов недостаточной сохранности. Спорофиллоиды *Pleuromeia* крупные, морфологически совершенно отличные от вегетативных филлоидов, имели почковидную, овальную или чешуевидную форму (фиг. 85). Наиболее редуцированным, укороченным и даже уплощенным спорофитом отличаются ископаемые и современные представители сем. Isoetaceae. Стробил у этих растений, сидящий на верхушке спорофита, составляет основную надземную часть растения, вследствие чего спорофиллоиды принимают на себя функции вегетативных филлоидов. Спорофиллоиды расположены на стебле по спирали пучком, в котором внешние филлоиды несут мегаспоры, а внутренние — микроспоры (рис. 103).

Наиболее высокоорганизованные и эволюционировавшие спороносные органы древовидных ликопсид обнаружены, однако, не у доживающих в современной флоре потомков их, а у вымершей в каменноугольное время формы — *Lepidocarpon*. В мегаспорангии *Lepidocarpon*, покрытом разросшимся, видоизмененным спорофиллоидом, развился из мегаспоры, заполняя его, женский гаметофит. В этом отношении *Lepidocarpon* сближался с *Miadesmia*, хотя морфологическая организация этих спороносных образований у травянистых *Miadesmia* и древовидного *Lepidocarpon* была довольно различна.

### Принципы систематики

Наиболее важные морфолого-анатомические признаки плауновидных растений, которые положены в основу их систематики, следующие: наличие или отсутствие язычка при основании филлоидов (что, однако, не всегда обнаруживается у ископаемых форм); положение и строение спороносных органов; равно- и разноспоровость. При выделении более низких систематических категорий (семейство, род) особенно большое значение у вымерших форм приобретают характер скульптуры коры, наличие или отсутствие листовых подушек, их морфология, а также характер прикрепления и расположения филлоидов, травянистость или деревянистость побегов. Существенное значение имеет и анатомическое строение растений.

Со времени первых систематических исследований современной растительности и флор

прошлого было создано значительное количество различных систем классификации растений, по-разному трактовавших филогенетические связи тех или иных групп. В основу данного издания положена филогенетическая система классификации растений, разработанная А. Л. Тахтаджаном. Эта система дополнена для некоторых разделов исследованиями Г. П. Радченко.

Наиболее древние и примитивные плауновидные растения, входящие в естественную систему классификации, объединены в порядок *Baragwanathiales*, заключающий одно семейство *Drepanophyceae* с родами *Baragwanathia*, *Drepanophycus*, *Sugamrophyton*.

Представители этого семейства — травянистые и небольшие деревянистые формы плауновидных растений с дихотомическим разветвлением стебля и актиностелической проводящей системой. Стебель покрыт многочисленными тонкими или более грубыми шиповидными укороченными филлоидами, не развивающимися при основании язычка, и по анатомическому, а также морфологическому типу сходный со стеблями псилофитов.

Наиболее примитивный представитель семейства — силурийский род *Baragwanathia*, у которого еще наблюдается расположение спорангиев не только на филлоидах, но и на стеблях между филлоидами. Эти формы представляют собой связующее звено между плауновидными и псилофитами. Второй основной род этого семейства — *Drepanophycus*, характерный для среднего девона, более эволюционно подвинут в части развития спороносных органов, оставаясь, однако, на той же примитивной ступени в отношении морфологии и анатомии стебля, что и барагванатия. Спорангии у *Drepanophycus* уже передвинуты из стеблевого или пристеблевого положения, характерного для *Baragwanathia*, на верхнюю поверхность филлоидов.

Происхождение барагванатиевых выводится от псилофитов типа *Asteroxylon*. Единственным возражением против этой концепции происхождения является параллельное существование барагванатиевых и псилофитов с в. силура, что наводит на мысль о возможно независимом их происхождении от одного общего предка.

Второй порядок — *Protolepidodendrales* — с единственным семейством *Protolepidodendraceae*, объединяющим два рода — *Protolepidodendron* и *Colpodexylon*, выводится непосредственно из барагванатиевых. Подобно барагванатиевым, представители порядка являются мелкими равноспоровыми травянистыми формами с дихотомически разветвленными побегами, отличающаяся мелкими, преимущественно вильчатыми филлоидами, морфологически не отличимыми

от спорофиллоидов. Спорофиллоиды их, однако, уже не разбросаны по стеблю, как это характерно для барагванатиевых, а сгруппированы вместе, располагаясь зонами, хотя они и не образуют явно выраженных стробиллов. Филлоиды имеют тенденцию к закономерному (по ортости-хам) размещению и расположены на зачаточных листовых подушках. Стебли протостелические с почти мезархной трехлучевой ксилемой. Мезархный характер ксилемы и положение спорангиев на филлоидах, в отличие от их стеблевого положения, наблюдающегося у *Baragwanathia*, свидетельствует о прогрессивном развитии порядка, уже утерявшего некоторые характерные особенности первых, примитивных представителей типа *Lycopsidea*.

В третий порядок — *Lycopodiales* — объединены древние травянистые формы, известные еще из отложений ср. девона и доходящие почти в неизменном состоянии до настоящего времени, а также большая группа вымерших палеозойских кустарниковых и древовидных форм, связанных общностью таких характерных филогенетических признаков, как равноспоровость, отсутствие язычка при основании филлоидов, определенная организованность в расположении на побеге спорофиллоидов и вегетативных филлоидов и появление и развитие листовых подушек. Порядок *Lycopodiales* связан с *Protolepidodendrales* общностью некоторых из указанных признаков, частично проявляющихся у протолепидодендроновых еще в первоначальной, зачаточной форме (листовые подушки). *Protolepidodendrales* отличаются, кроме того, от представителей *Lycopodiales* вильчатым разветвлением филлоидов, что является архаичным признаком, свидетельствующим об относительной древности их и об особой линии развития порядка. В состав порядка *Lycopodiales* объединены четыре семейства: современное *Lycopodiaceae* и вымершие *Lepidodendropsidaceae* (с подсемействами *Lepidodendropsidaceae*, *Sublepidodendroideae*, *Tomiodendroideae*), *Caenodendraceae* и *Eleutherophyllaceae*. С этим же порядком сближено некоторое количество родов, более точное положение которых в системе пока неясно. Сем. *Lycopodiaceae* включает ископаемый род *Lycopodites* и два современных — *Lycopodium* и *Phylloglossum*.

Достоверная принадлежность к р. *Lycopodites* некоторых из многочисленных остатков вымерших форм, известных под этим названием в отложениях от девонского до третичного времени, не является несомненной. Часть их может принадлежать остаткам р. *Selaginella*; другие, например, каменноугольная форма, известная под названием *Lycopodites carbonaceus*, ничем не отличаются от молодых побегов ботродендрона

и, вероятно, принадлежат именно этим растениям. Внешние морфологические черты вымерших *Lycopodites* близко соответствуют как современным представителям *Lycopodium*, так и облиственным побегам *Bothrodendron*, вследствие чего в ископаемом состоянии могут быть легко спутаны.

Современные *Lycopodium*, широко известные во всех областях и климатах земного шара, сохранили до настоящего времени примитивные морфолого-анатомические особенности своих вымерших предков. Примитивными чертами строения этих растений, соответствующим особенностям строения их палеозойских предшественников, является дихотомическое ветвление их осевых частей, протостелическое строение проводящей системы, равноспоровость, эвспорангиантное развитие спорангиев (из группы поверхностных клеток) и некоторые другие признаки. Поэтому изучение современных представителей р. *Lycopodium* позволяет уточнить анато-морфологические особенности древних примитивных форм плауновидных растений, не всегда доступных для изучения у вымерших видов. Спорофиты у всех видов сем. *Lycopodiaceae*, как вымерших, так и современных (исключая современный монотипный род *Phylloglossum*), представляют в основном мелкие травянистые формы с дихотомически разветвленными стеблями. Стебель их состоит из эпидермы, коры и стелы протостелического строения. Корни все придаточные, дихотомически разветвленные. У примитивных групп современных форм *Lycopodium* спорангии находятся на стебле, над филлоидами и в пазухах филлоидов; у более развитых, формирующих рыхлый стробил, они перемещены на верхнюю поверхность филлоидов.

Два других, вымерших в палеозое семейства — *Lepidodendropsidaceae* и *Caenodendraceae* — связаны с *Lycopodiaceae* некоторыми из отмеченных выше, общими для них признаками, характерными для порядка *Lycopodiales* в целом. В отличие от травянистых *Lycopodiaceae*, члены семейств *Lepidodendropsidaceae*, *Caenodendraceae* и сближаемые с ними роды — в основном древовидные и полудревовидные формы, а также кустарниковые с отчетливо организованными листовыми подушками. Листовые подушки этих растений отличаются своеобразной морфологией поверхности, связанной с развитием на них так называемых дополнительных листовых подушек, характерных для плауновидных с непадающими филлоидами. Форма и расположение листовых подушек, а также детали их морфологии и характер коры между ними являются основными систематическими признаками для выделения в составе

порядка вымерших семейств *Lepidodendropsidaceae* и *Caenodendraceae*, а также входящих в них подсемейств и родов.

Одной из основных отличительных особенностей, связывающих членов порядка *Lycopodiales* в целом между собой, а также с порядком *Protolopodioidales*, являются строение и положение спороносных органов, образующих на побегах спороносные зоны (в том числе и конечные), без формирования специализированных конечных стробилов, образование которых характерно для группы более подвижных в эволюционном отношении лепидофитов.

Сем. *Eleutherophyllaceae* с единственным родом *Eleutherophyllum*, отнесенное к порядку *Lycopodiales*, в СССР не установлено. Оно представляет особую ветвь развития древних плауновидных растений.

Четвертый в рассматриваемой системе современный порядок *Selaginellales* также представляет особую ветвь примитивных плауновидных травянистых растений, характеризующихся наличием при основании или в пазухах филлоидов особого образования — так называемого язычка, или лигулы. В составе порядка объединено два семейства: современное *Selaginellaceae* и ископаемое *Miadesmiaceae*. По сравнению с представителями порядка *Lycopodiales* они отличаются подвижностью в эволюционном развитии как своей проводящей системы, так и органов спороношения. Прогрессивными особенностями развития порядка в целом являются разноспоровость спорофитов, формирование конечных стробилов, различие в размерах мужских и женских гаметофитов, а также усложненность строения проводящей системы. Сем. *Selaginellaceae* представлено ископаемым родом *Selaginellites*, известным с каменноугольного времени, и современным родом *Selaginella*. Морфологически ископаемые формы *Selaginellites* полностью соответствуют современным *Selaginella*, и принадлежность *Selaginellites* к этому семейству не вызывает сомнений. У каменноугольного вида *Selaginellites elegans* отчетливо выражена гетерофилия. У вида *S. suissei* Zeiller из в. карбона Франции хорошо сохранились характерные стробилы в виде конечных колосков. Аналогичной анатомией и морфологией спороносных органов и вегетативных частей растения характеризуются вымершее монотипное сем. *Miadesmiaceae* с монотипным родом *Miadesmia*, известным из торфо-доломитов н. карбона Англии.

Как и все представители порядка *Selaginellales*, *Miadesmia* является мелким травянистым язычковым растением, у которого спорофиллоиды уже собраны в явные стробилы. В стебле его, так же как и у селлагинелл, между внутрен-

ней корой и стелой обнаружено присутствие трабекулярной ткани. Особенно характерно у этого растения развитие мегаспоры, которая разрасталась в проталлий, не выходя из оболочки спорангия. Свернутый спорофиллоид со специализированными лопастями и нитевидными выростами, вероятно, сложившийся как приспособления для задержания микроспор, покрывает мегаспору *Miadesmia*. До последнего времени р. *Miadesmia* совместно с другим вымершим родом *Lepidocarpon*, отличающимся аналогичным развитием мегаспоры, рассматривался в качестве особой группы семенных плауновидных растений — *Lepidocarpaceae*.

В пятый порядок *Lepidodendrales* — объединены древовидные формы язычковых лепидофитов. Характерными особенностями этого порядка являются крупные размеры спорофитов, имевших древовидных представителей, способность этих растений ко вторичному утолщению стебля и корней, а также дихотомическое ветвление верхушки и основания. Все представители порядка — разноспоровые растения с отчетливо сформированными стробилами, расположенными в основном на концах крупных побегов.

Порядок делится на шесть семейств: *Prelepidodendraceae*, *Lepidodendraceae*, *Bothrodendraceae*, *Sigillariaceae*, *Lepidocarpaceae*, *Pleuropteraceae*.

Анатомо-морфологические черты строения ствола *Lepidodendron*, являющегося основным родом сем. *Lepidodendraceae* и порядка *Lepidodendrales*, в основном характерны и для других представителей порядка.

В этом отношении некоторое исключение составляют лишь члены сем. *Prelepidodendraceae*, возможно, являющиеся родоначальными для группы родов сем. *Lepidodendraceae*. У р. *Prelepidodendron* только начали складываться, но еще не выработались специфические черты анатомического строения лепидодендронов. На листовых подушках *Prelepidodendron* имелись уже настоящие листовые рубцы, представляющие собой место прикрепления опадающих филлоидов, — явление, характерное для лепидофитов тропического и субтропического климата каменноугольного периода. На них, однако, не наблюдается следов парихи и неясно присутствие лигулы, обычных на листовых подушках лепидодендронов и других плауновидных зоны субтропиков.

Отражает ли такое строение листовых подушек *Prelepidodendron* раннюю стадию развития указанных органов приспособления растений к жаркому и влажному климату, или оно вызвано другими факторами, как, например, обитание их в несколько иных климатических усло-



виях, пока неясно. Неясны также, с точки зрения существующих представлений о биологических особенностях растений жаркого и умеренного климата, факт сбрасывания филлоидов у лепидофитов тропической и субтропической зон каменноугольного времени и сохранение их у растений умеренного климата.

Проводящая система лепидодендронов протостелическая или чаще сифоностелическая. Имелись формы с проводящей системой переходного типа от протостелы к сифоностеле; эти формы отличались смешанной сердцевинной стебля.

Развитие спороносных органов у рассматриваемых древовидных язычковых лепидофитов направлено по той же линии формирования мягких конечных стробилов, что и у травянистых форм этой группы растений (у *Selaginella*). Спорофиллоиды лепидодендронов морфологически отличаются от филлоидов, собраны в крупные стробилы (длиной от 3 до 30 см и более). Мегаспоры их прорастали еще внутри мегаспорангия, образуя многоклеточный женский гаметофит, похожий на гаметофит селлагинелл.

Сем. *Bothrodendraceae* основано на р. *Bothrodendron*, стоящем в непосредственной близости, с одной стороны, к лепидодендронам, с другой — к сигилляриям. Спорофиты *Bothrodendron* представляли собой крупные деревья с многократно дихотомирующей, как у *Lepidodendron*, верхушкой, образующей крону, и с дихотомирующим основанием. Основное различие между этими растениями заключалось в морфологии коры, на которой, как на стволе сигиллярий, рубцы сидели непосредственно на гладкой (слегка морщинистой) поверхности, без признаков листовых подушек, которые обнаруживаются, однако, на молодых побегах *Bothrodendron*. Строение стробилов аналогично строению их у лепидодендрона. Интерес представляет развитие мегаспоры *Bothrodendron*, внутри которой формируется женский гаметофит, выступающий из оболочки споры и заключающий несколько полостей, которые соответствуют архегональным полостям. К *Bothrodendraceae* ранее причисляли р. *Porodendron*, в настоящей работе мы рассматриваем его за пределами естественной системы плауновидных ввиду неясности его систематического положения.

Монотипное семейство *Sigillariaceae* представляет особую ветвь развития плауновидных растений, параллельную во времени лепидодендроновым и происшедшую от общего с ними предка — девонских *Baragwanathiales* или, возможно, *Archaeosigillaria*. Род *Sigillaria* развился несколько позже *Lepidodendron*, отличаясь от лепидодендронов более сложной проводящей системой, имеющей характер

сифоностелы. Протостелический тип строения, еще известный для некоторых лепидодендронов, у взрослых экземпляров сигиллярий отсутствует и наблюдается только у молодых. Строение ствола соответствует строению сифоностелического ствола лепидодендронов, отличаясь, однако, большей сложностью и развитием эвстелы (у группы видов, объединенных в подрод *Subsigillaria*). Строение спорангиев и их расположение на спорофиллоидах тоже аналогичны таковым у лепидодендронов. Спорофиллоиды морфологически значительно отличались от филлоидов; вертикально поднимающаяся часть спорофиллоида была игловидной, а не пластинчатой, как у *Lepidodendron*. Различно для этих родов строение стробилов, для которых у сигиллярий с достоверностью выявлен только более прогрессивный тип однополых стробилов при вероятной двудомности растений. Являлись ли, однако, все сигиллярии двудомными растениями, пока окончательно не установлено. Систематика сем. *Sigillariaceae* построена на расположении и форме листовых рубцов (морфология коры), а также на общей морфологии и анатомии ствола.

Монотипное семейство *Lepidocarpaceae* установлено на роде *Lepidocarpon*, развивающем древовидный спорофит, размеры и структура которого соответствовала в основном размерам и структуре *Lepidodendron*.

Спорофиллоиды *Lepidocarpon* были собраны в крупные стробилы типа *Lepidostrobus*. Принципиальное различие между ними заключается в развитии мегаспоры. Из четырех мегаспор, заключенных в спорангии, только одна достигала зрелости, занимая собой всю полость спорангия, остальные же находились рядом с нею в недоразвитом виде (подобно травянистой *Selaginella*). Внутри мегаспоры лепидокарпонов, заключенной в мегаспорангий, иногда обнаруживали хорошо сохранившийся заросток. Развитие мегаспоры и ее покров, образованный спорофиллоидом у *Lepidocarpon*, находилось на самой высокой ступени формирования репродуктивных органов древесных лепидофитов. Эволюция спороносных органов древовидных *Lepidocarpon* в этом отношении шла по тому же направлению, что и у травянистых форм *Miademia*.

Монотипное семейство *Pleuromeiaceae* основано на р. *Pleuromeia*. Род *Pleuromeia* связан с палеозойскими сигилляриями и вместе с тем имеет общие черты строения с представителями современного семейства *Isoetaceae*, особенно с его вымершим родом *Nathorstiana*, являясь как бы переходной формой между ними. Морфологически спорофит плевромей напоминает маленькую редуцированную сигиллярию с пря-



мым укороченным стволем и короткими, редуцированными, но массивными ризофорами. Ризофоры по типу строения гомологичны ризофорам *Lepidodendron* и *Sigillaria*. Имеются указания на сифонстелическое строение проводящей системы плевромей, которую раньше считали протостелической (Нейбург, 1960). Возможно, у *Pleuromeia*, как и у *Sigillaria*, молодые стебли были протостелические, а взрослые обладали сифонстелой. Таким образом, *Pleuromeia* представляла дальнейшую ветвь развития древовидных *Lepidodendrales*, являясь уже в значительной степени доживающей, редуцированной формой.

Порядок Isoetales, в состав которого входит современное семейство Isoetaceae с вымершими родами *Nathorstiana*, *Isoetites*, *Isoetopsis* и современным *Isoetes*, обнаруживает через *Nathorstiana* несомненные преемственные связи с триасовыми *Pleuromeia*. Род *Nathorstiana*, установленный из неокомских отложений Гарца, образует, подобно плевромейам, при основании стебля клубневидный запасающий орган — ризофор. Прямостоячие стебли этого растения редуцированы еще более значительно, чем стебли плевромей.

У ископаемых родов *Isoetopsis* и *Isoetites*, известных из меловых и третичных отложений, и у современной формы *Isoetes* прослеживается дальнейшее угасание рассматриваемого биологического типа плауновидных, представлявших в тот период уже доживающие, редуцированные формы с укороченными до уплощенных клубневидными стеблями. Морфолого-анатомические особенности их строения могут быть наиболее полно изучены на современных изюетах.

В результате дальнейшей (сравнительно с *Nathorstiana*) сильной редукией стебля и его уплощения вегетативные филлоиды спорофита изюетовых исчезли, и на нем остались только спорофиллоиды, расположенные в центре стебля по спирали, и принявшие на себя функцию фотосинтеза. Внутри спорофиллоидов современного *Isoetes* проходят один сильно редуцированный проводящий пучок и четыре цилиндрических воздухоносных канала, сплошные или перегородженные поперечными стенками. Элементы такого же анатомического строения филлоидов обнаружены на остатках вымерших изюетов, а также предположительно и плевромей. У основания спорофиллоидов *Isoetes*, на их верхней стороне, находятся крупные (от 4 до 7 мм), спорангии, погруженные в ткань и расположенные в особых ямках, прикрытых выростами листа, подобно индузию папоротников, что тоже частично установлено на отпечатках вымерших изюетов (рис. 97, 98).

За пределы принятой классификации плауновидных вынесены роды, филогенетические связи которых с растениями, входящими в систему, остаются неясными.

### Историческое развитие

Наиболее древней группой примитивных плауновидных растений являются представители порядка Baragwanathiales. Они появляются уже в силуре и вымирают в ср. девоне (обнаруживая еще по своим морфолого-анатомическим особенностям строения непосредственные связи с псилофитами типа *Asteroxylon*). Порядок включает одно сем. Drepanophycaceae. Растения характеризуются травянистыми побегами и простыми или незакономерно вильчатыми на верхушке неоппадающими филлоидами с широким основанием.

Древнейшее из известных в настоящее время вымерших наземных растений — р. *Aldanophyton*, установленный А. Н. Криштофовичем по отпечаткам из кембрийских отложений Сибири, стоит наиболее близко к представителям порядка Baragwanathiales. Недостаточная сохранность этого отпечатка затрудняет выяснение его точного систематического положения, однако морфология травянистого побега с шиповидными филлоидами, соответствующего стеблям *Drepanophycus*, позволяет сблизить его с барагванатиевыми. Высказывается также мнение о возможной принадлежности данного растения непосредственно к псилофитам. В настоящем труде этот род рассматривается в числе палеозойских растений неопределенного систематического положения, описание которых следует за псилофитами (и условно причисляется к порядку Baragwanathiales).

Из угасающего в ср. девоне порядка травянистых Baragwanathiales уже в раннем и ср. девоне начинает развиваться новая группа плауновидных, тоже еще очень примитивных, однако в эволюционном отношении уже более значительно отошедших от псилофитов. Это — представители порядка Protolpidodendrales и древние девонские члены порядка Lycopodiales. Развитие данной группы из барагванатиевых растений идет по двум линиям эволюционной направленности: одна — по линии перехода от травянистых форм барагванатиевых к более толстостебельным кустарникам, небольшим древовидным Protolpidodendrales и девонским членам сем. Lepidodendropsidaceae и позже сменявшимися древовидными формами растений этого типа; другая — по линии совершенствования травянистой природы барагванатиевых. Последняя привела к выработке травянистых форм порядка Lycopodiales.

Таким образом, в составе порядка *Lycopodiales* выделяют две основные группы: 1) древние травянистые растения, известные со среднедевонского времени, — сем. *Lycopodiaceae*; 2) первые кустарниковые, небольшие древовидные и затем (преимущественно позже) древовидные формы, объединенные в семейства *Lepidodendropsidaceae* и *Caenodendraceae*. Травянистые формы плауновидных растений, входящие в порядок *Lycopodiales* в составе единственного семейства *Lycopodiaceae*, по своему морфолого-анатомическому строению, как уже упоминалось ранее, обнаруживают несомненные филогенетические связи с порядком *Baragwanathiales*. Потомки вымерших форм (*Lycopodites*) дошли почти в неизменном состоянии до настоящего времени (*Lycopodium*). В современной флоре они являются в основном обитателями тропических и субтропических зон земного шара, хотя известны также и в умеренных широтах. Первые кустарниковые и небольшие древовидные представители порядка *Lycopodiales*, входящие в сем. *Lepidodendropsidaceae* (подсемейства *Lepidodendropsidae* и *Sublepidodendroideae*), появляются в ср. девоне — н. карбоне, вымирая не позже намюрского времени. Для них характерны небольшие размеры густо расположенных листовых подушек, несущих своеобразную скульптуру, сохранившуюся от прикрепления неоппадающих филлоидов после их отсыхания или отгнивания.

Древовидные формы этого семейства, известные в составе подсем. *Sublepidodendroideae*, а также формы, объединенные в подсем. *Tomiodendroideae*, характерны для отложений н. карбона, частично появляясь еще с в. девона (*Tomiodendron*). Увеличение размеров этих растений отражается, по-видимому, и на морфологии их коры, несущей более крупные или отстоящие друг от друга листовые подушки со следами неоппадающих филлоидов. Облик настоящих деревьев того же биологического типа, с сильным стволом, вырабатывается у родов *Caenodendron* и *Pinakodendron*, объединенных М. Д. Залесским (1944) в подсем. *Caenodendroideae*, известное с намюра до конца вестфала, позднее переведенного в ранг семейства.

В составе каменноугольной флоры Северной Евразии в то же время — с раннего карбона до конца каменноугольного периода и в ранней перми — появляются формы плауновидных, близкие по своей организации к группе древовидных форм порядка *Lycopodiales*, такие, как сближаемые с этим порядком роды *Abacodendron*, *Lophoderma*, *Tundrodendron*. Общим для них и членов порядка *Lycopodiales* является отсутствие лигулы и следов парихн на листовом рубце.

Развитие другого биологического типа плауновидных, а именно — язычковых, характерных главным образом для субтропического и тропического климата палеозоя, также идет по двум направлениям: по линии совершенствования травянистых форм, с одной стороны, и выработки специализированных древовидных форм ликопсид — с другой. Травянистые формы язычковых плауновидных объединены в порядок *Selaginellales* и известны с карбона. К этому порядку относятся современное семейство *Selaginellaceae* и вымершее семейство *Miadesmiaceae* с единственным родом *Miadesmia*. Строение репродуктивных органов у *Miadesmia*, а также характер развития мегаспоры свидетельствует о значительной эволюционной подвинутости рода в его развитии от какой-то родоначальной примитивной формы, вероятно, еще девонского времени.

Древовидные формы язычковых лепидофитов, происхождение которых, возможно, связано с девонским *Protolopidodendron*, объединены в порядок *Lepidodendrales* на основании общности их биологического типа и особенностей морфолого-анатомического строения. В составе порядка выделены семейства *Prelepidodendraceae*, *Lepidodendraceae*, *Bothrodendraceae*, *Sigillariaceae*, *Lepidocarpaceae* и *Pleuromeiaceae*. Они получили широкое распространение и доминирующее значение в тропической и субтропической флоре вестфальской флористической зоны Евразии. Основное семейство этого порядка — *Lepidodendraceae* — с достоверностью известно только с низов н. карбона, хотя филогенетические корни его прослеживаются значительно раньше. Достигая максимального расцвета в ср. карбоне (вестфальский ярус), основной род семейства — *Lepidodendron* — окончательно вымирает в позднем карбоне — ранней перми. Время существования других членов семейства — ср. и поздний карбон — пермь.

Появление и развитие сем. *Sigillariaceae* происходит несколько позже, а именно, в конце раннего — в начале ср. карбона, когда в составе его определяются два типа обширного рода *Sigillaria*: более ранний *Eusigillaria* и развившийся позже *Subsigillaria*, различающиеся по морфологии скульптуры ствола и отчасти по его анатомии. Расцвет семейства и обильное видообразование приурочены к ср. карбону. К концу позднего карбона — началу перми с изменением климата в сторону ксерофитизации представители семейства вымирают. Приспособление плауновидных к возрастающей в перми ксерофитизации климата выражается в уменьшении размеров растений. Своеобразная триасовая *Pleuromeia* (сем. *Pleuromeiaceae*) по морфологии стебля напоминает маленькую,

редуцированную форму сигиллярий. Дальнейшее изменение во времени этого типа растений продолжается в направлении редукции стебля и в соответственных морфологических изменениях как стебля, так и филлоидов и стробила. Это хорошо прослеживается на представителях современного порядка *Isoetales*, известного с отложений юрского времени. Ископаемые роды этого порядка — *Nathorstiana* и *Isoetites*, а также современный род *Isoetes* представляют крайнюю степень редукции этого типа растений с клубневидно укороченными стеблями, еще обнаруживаемыми, однако, в анатомическом строении свои генетические связи с *Pleuromeia*.

Помещенные вне принятой системы роды плауновидных представляют разновозрастную группу растений — от девона до перми, известных из различных климатических и географических областей на территории СССР.

### Экология

Плауновидные растения современной флоры представляют небольшую группу травянистых форм — реликтовых потомков травянистых и древовидных ликопсид палеозоя.

Потомками древних палеозойских форм, почти не изменивших до настоящего времени своей морфологии, являются представители семейства *Lycopodiaceae* и *Selaginellaceae*. В состав первого входят современный род *Lycopodium*, включающий до 180 видов, а также монотипный род *Phylloglossum* — тропическая форма, известная только в Австралии, Тасмании и Нов. Зеландии. *Lycopodium* также в основном представлен тропическими видами, однако, он включает и виды, широко распространенные в умеренных и холодных климатических областях земного шара. Современное семейство *Selaginellaceae* с р. *Selaginella* представлено преимущественно тропическими формами, содержит до 700 видов травянистых растений. В основных чертах они не отличаются от своих палеозойских предков, а некоторые группы с ними почти сходны. Обращают на себя внимание постоянство внутреннего строения и морфология обоих этих типов травянистых плауновидных растений, безъязычковых *Lycopodiaceae* и язычковых *Selaginellaceae*, у которых наблюдается особая гибкость организации, позволившая им сохраниться в почти неизменном состоянии с каменноугольного периода до настоящего времени. Иначе обстоит дело с другой современной группой травянистых лепидофитов, принадлежащих к порядку *Isoetales*. Представители этого порядка являются вторичными травянистыми формами, произошедшими от древовидных форм каменноугольного времени в ре-

зультате приспособления их к возрастающей ксерофитизации климата последующих геологических периодов. Слишком большая специализация древовидных форм лепидофитов, которая была достигнута ими в условиях субтропического и тропического климата палеозойского времени, привела к изменению климата в сторону аридизации к массовому их вымиранию в позднем карбоне и в перми. К новым условиям жизни смогли приспособиться лишь единичные формы древовидных лепидофитов, постепенно изменивших свою организацию и внешний облик. Последние отпрыски их проявляются еще в конце мезозоя и в кайнозое (*Pleuromeia*, *Nathorstiana*, *Isoetites*) и в качестве реликтов доживают до настоящего времени (*Isoetes*). Приспособленность их выражается главным образом в постепенной редукции оси растения, значительно уменьшающейся в размерах уже у триасовых форм (*Pleuromeia*) и доходящей у юрских и меловых родов до еще большего укорочения (*Nathorstiana*), а у современных *Isoetes* — до почти полного уплощения.

Современные представители *Isoetes* преимущественно водные растения, распространены по всему земному шару и произрастают в водоемах на небольших глубинах.

Вымершие плауновидные растения занимали, как это установлено в настоящее время, господствующее положение во флоре палеозоя и отличались в период своего расцвета значительным богатством и разнообразием форм. По своему анатомическому строению и особенностям морфологии они представляли разные биологические типы, а именно: тип умеренной и тип теплолюбивой тропической или субтропической растительности. В распространении этих форм наблюдается приуроченность их к определенным географическим районам. А. Н. Криштофович, на основании анализа состава палеозойских флор, отмечает отчетливое проявление зональности в распределении растений уже с начала ср. карбона и выделяет три климатические флористические зоны: вестфальскую, соответствующую зоне тропического и субтропического климата, проходившую в Евразии через Центральную Европу и Азию, и две умеренные, расположенные к северу и югу от нее, на территории древних материков Ангариды и Гондваны. Сведения об ископаемых плауновидных растениях до сравнительно недавнего времени в основном накапливались по флорам тропической и субтропической зон палеозоя, в то время как плауновидные умеренных областей оставались малоизученными. Проведенные в последнее время работы Г. П. Радченко и его учеников в Минусинском и Кузнецком бассейнах, в районе распространения северной уме-



ренной климатической зоны палеозоя, значительно расширили наши представления о составе и общем облике этих флор. На основании анализа изученного богатого комплекса плауновидных растений северных районов Союза, а также ревизии синхронной им Евразийской флоры северных умеренных областей, Г. П. Радченко приходит к заключению, что наличие зональности климата, указанное А. Н. Криштофовичем для ср. карбона, начинает проявляться во флоре палеозоя еще ранее — уже с раннего карбона. В составе флоры плауновидных северной умеренной климатической зоны раннего карбона отмечено наличие специфических форм, отсутствующих в динантской субтропической флоре вестфальской флористической области или во всяком случае отличных от растений этой области. Таковы недавно установленные Г. П. Радченко роды *Tomiodendron*, *Ursodendron* и некоторые другие из известных ранее форм (*Protasolanus*). Возможное распространение этих форм в северных районах субтропической зоны объясняется территориальной близостью их к южной границе умеренной области, допускающей явления миграции отдельных элементов флоры в районы со сходными климатическими условиями.

Специфические биологические особенности плауновидных теплолюбивой субтропической или тропической флоры и флоры умеренного климата выражаются в своеобразии их анатомического строения, а также в морфологии поверхности стебля и листьев. К этим особенностям у лепидофитов тропической зоны палеозоя относятся: 1) наличие в стеблях и листьях тяжелой воздухоносной ткани, способствующей газообмену растений; 2) потребность в сбрасывании филлоидов (после отпадания которых на листовых подушках остаются настоящие листовые рубцы с четкими контурами); 3) развитие особого органа — язычка, или лигулы, функции которого остаются неясными до конца. В связи с отмеченными биологическими особенностями субтропических форм лепидофитов на листовых подушках у них обычно наблюдаются листовая рубец, следы парихн и рубчик лигулы. Совокупность этих признаков обычно не обнаруживается у древних плауновидных, остатки которых обнаружены вне зоны субтропического климата палеозоя. Кора этих растений, как правило, несет другие особенности морфологии. На листовых подушках у них обычно отсутствуют рубчики парихн и язычка (лигулы), кроме того, они лишены настоящего листового рубца — места прикрепления опадающих филлоидов. Вместо листового рубца у них имеются валикообразные утолщения, без четких контуров, на которых сидели непадаю-

щие филлоиды с низбегающим по подушке основанием. Утолщения эти обычно были расположены поперек листовой подушки, в верхней ее части. После естественного отмирания (высыхания или отгнивания) филлоидов на листовой подушке оставался след от их прикрепления, который вместе с упомянутым валикообразным утолщением создавал особую скульптуру листовой подушки — так называемую дополнительную листовую подушку. Очертания дополнительной подушки имеют значение при разработке систематики этой группы растений. С точки зрения представлений о современной растительности, необъяснимой (с достаточной убедительностью), является потребность растений тропического и субтропического климата палеозоя сбрасывать филлоиды и, наоборот, сохранять их в умеренной зоне. Наметившаяся в н. карбоне специфика флоры умеренного и субтропического климата усиливается в ср. карбоне вследствие вымирания группы древних лепидофитов, не давших потомков (или доживающих форм) во флоре северной умеренной зоны и, наоборот, пышно развившихся в тропическом и субтропическом климате вестфальской флористической зоны. Поэтому, начиная со ср. карбона и в более позднее время, биологические и экологические особенности лепидофитов могут быть прослежены в основном на группе господствовавших в вестфальской флористической зоне Евразии древесных форм порядка *Lepidodendrales*. Представители этого порядка, несомненно, являются обитателями прибрежно-речных или прибрежно-морских заболоченных пространств в районах с жарким и влажным климатом. Об этом свидетельствуют как внешний облик их (крупные размеры, наличие ризофоров, удерживающих гигантские деревья в рыхлой болотной почве), так и отмеченные ранее морфолого-анатомические особенности их строения (наличие парихн, лигулы и др.). Ксерофитизация климата с позднего палеозоя постепенно приводит к морфолого-анатомическим изменениям в строении этих типов плауновидных, идущим, как уже отмечалось ранее, по линии уменьшения их размеров и постепенной редукции древовидного стебля и ризофоров. Проявление этого процесса особенно отчетливо прослеживается при рассмотрении в хронологической последовательности растений ряда *Sigillaria*, *Pleuromeia*, *Nathorstiana*, *Isoetes*.

#### Геологическое значение

Остатки вымерших плауновидных растений имеют большое геологическое значение ввиду существенной роли их во флоре палеозойского времени. Составляя основные мас-



сивы лесов каменноугольного периода, произрастающих обычно на заболоченных почвах, лепидофиты служили основным материалом для угленакопления. Большое количество отпечатков различных частей плауновидных — от стеблей, участков стволов, коры, окаменелой

древесины до филлоидов, спороносных органов и спор — делает остатки этих растений очень ценными при разработке стратиграфии палеозоя. Этому способствует массовое существование их в течение сравнительно короткого отрезка геологического времени.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### ПОРЯДОК BARAGWANATHIALES. БАРАГВАНАТИЕВЫЕ<sup>1</sup>

Древнейшие плауновидные сосудистые травянистые растения небольших размеров. Ветвление осей преимущественно дихотомическое. Анатомическое строение побегов простое, без вторичного роста. Филлоиды микрофильного типа, с проводящим пучком. Спорофиллоиды имеют одинаковое строение со стерильными филлоидами и несут на верхней стороне по одному спорангию, или спорангии расположены на стебле близ основания филлоидов, которые не обособляются, однако, в особые спороносные органы. Вследствие плохой сохранности спор изоспорию изучить не удалось.

Типичным и пока единственным семейством порядка является сем. Drepanophycaceae, встречаемое от силура до ср. девона.

#### СЕМЕЙСТВО DREPANOPHYCACEAE KRÄUSEL ET WEYLAND, 1949

Растения с прямостоячими вильчато разветвляющимися стеблями, покрытыми беспорядочно или спиралевидно расположенными игловидными или шипообразными филлоидами. Толщина наиболее старых стеблей достигает 5—6 см. На отпечатках стеблей после опадения филлоидов иногда наблюдаются округлые бугорки, не несущие каких-либо признаков листовых подушек или рубцов. Пучки проводящей ткани из кольчатых трахеид простые, без вторичного роста, пронизывают не только побеги, но и проходят в филлоиды.

В составе семейства объединены три рода: *Baragwanathia*, *Drepanophycus*, *Sugambrophyton*. В силур — ср. девон. Наиболее широкое географическое распространение и расцвет семейства приходятся на ранний девон Евразии и С. Америки.

*Baragwanathia* Lang et Cookson, 1935. Тип рода — *B. longifolia* Lang et Cookson, 1935; силур (н. лудлоу), шт. Виктория (Австралия). Известны облиственные простые или дихотомически разветвленные обрывки стеблей

диаметром от 0,4 до 6,5 см, чаще 1—2 см, с вегетативными и спороносными филлоидами. Филлоиды простые, снабженные одной жилкой, мягкие, нешиповидные шириной 0,5—1,0 мм, длиной до 4 см, с притупленной или немного заостренной верхушкой; сидят на побегах спирально, оставляя после опадения или обламывания округлые рубчики. Почковидные спорангии (диаметром 2 мм) расположены на обычных побегах, прикрепляясь, по-видимому, к верхней стороне основания филлоидов или частично — к стеблю между филлоидами; споры диаметром 45—55 м. Центральный проводящий пучок звездчатой формы и состоит из кольчатых трахеид (рис. 3, 4). Два вида. Силур (ландовер) Центр. Европы, силур (н. лудлов) Австралии.

*Drepanophycus* Goepfert, 1852 (*Arthrostigma* Dawson, 1871). Тип рода — *Drepanophycus spinaeformis* Goepfert, 1852; н. девон, Гахенбург (Германия). Известны участки побегов с вегетативными и спороносными филлоидами и спорами. Наземное растение высотой до 0,5 м, с ползучими стеблями и поднимающимися от них прямостоячими, дихотомически разветвленными или простыми побегами, покрытыми шиповидными филлоидами. Филлоиды до 1—2 см длины, жесткие, прямые или серповидно изогнутые, с широким основанием и острой верхушкой, размещаются вокруг побегов беспорядочно или спирально. У старых побегов филлоиды далеко отстоят друг от друга и стебли покрыты грубыми морщинами. Округлые спорангии (диаметром не менее 6 мм) прикрепляются короткими ножками к верхней стороне филлоидов обычных побегов на разных расстояниях от их оснований и содержат споры диаметром 26—45 м. В побегах и филлоидах проходят проводящие пучки из кольчатых трахеид. В эпидермисе побегов и филлоидов имеются щелевидные отверстия — дыхательные устья (рис. 1, 2). Три вида. Н. — ср. девон. Н. девон Казахстана, н. — ср. девон 3. Сибири (Торгашино, Шира, Тува, Алтай); н. девон Шотландии, Бельгии, Рейнской обл., 3. Норвегии, Китая, В. Канады (Гаспе),

<sup>1</sup> Составили: А. Р. Ананьев (порядок Baragwanathiales, сем. Drepanophycaceae, роды *Baragwanathia*, *Sugambrophyton*); М. А. Сенкевич, род *Drepanophycus*.

.-з. Ньюфаундленда (США), ср. девон Центр. Европы, Чешского (Богемского) массива.

*Sugambrophyton* Schmidt, 1954. Тип рода — *S. pilgeri* W. Schmidt, 1954; н. девон (н. зиген), слои гамберг в Рейнской обл. В ископаемом состоянии известны облиственные участки побегов. Побеги дихотомически разветвленные, покрытые грубыми шиповидными филлоидами (в основании до 2,6 см ширины). В нижней части побегов филлоиды простые, расставлены редко и беспорядочно, в средней части они

становятся однократно вильчатыми, располагаясь гуще, с тенденцией к спиральному размещению; в верхней части побегов филлоиды двух- и трехкратно-вильчатые, густо покрывают самые тонкие верхушечные части растения. Недоразвитые побеги имеют облик *Thyrsophyton*. В целом растение нижней частью близко напоминает *Drepanophycus*, а средней частью — *Protolepidodendron*. Спороносные органы и анатомическое строение растения недостоверны. Один вид. Н. девон Рейнской обл.

## ПОРЯДОК PROTOLEPIDODENDRALES. ПРОТОЛЕПИДОДЕНДРОВЫЕ<sup>1</sup>

Травянистые растения с горизонтальным корневищем и прямостоячими, дихотомически разветвленными стеблями, несущими многочисленные мелкие вильчато разветвленные на концах филлоиды, не сопровождаемые лигулой, сидящие на бугорках типа зачаточных листовых подушек. Спорофиллоиды не отличимы по форме и размерам от стерильных филлоидов, не собраны в стробилы.

Порядок включает одно семейство *Protolpidodendraceae*. Н. девон — в. девон.

### СЕМЕЙСТВО PROTOLEPIDODENDRACEAE KRÄUSEL ET WEYLAND, 1949

Филлоиды однажды или дважды — трижды вильчато разветвленные, узкие, расположены на побегах спирально (косыми рядами) или почти мутовчато. Места прикрепления филлоидов обозначены на побегах невысокими веретеновидными или продолговатыми округлоромбовидными вздутиями, напоминающими листовую подушку мелких лепидодендронов, но, по-видимому, без настоящего листового рубца, вместо которого иногда видны лишь неясно очерченные следы прикрепления филлоидов с одним рубчиком в центре. Лигулярная ямка отсутствует. Спорофиллоиды не отличаются от вегетативных филлоидов. Споры достоверно не известны. Два рода. Н. девон — в. девон; расцвет семейства и широкое географическое распространение в северном полушарии приходятся на ср. и в. девон.

*Protolpidodendron* Křeji, 1880. Тип

рода — *P. scharyanum* Křeji, 1880; ср. девон, Чешский (Богемский) массив. В ископаемом состоянии известны участки побегов с вегетативными и спороносными филлоидами. Мелкие травянистые растения высотой до 20—30 см, с горизонтальными корневищами. От корневища поднимаются прямостоячие тонкие дихотомизирующие побеги толщиной в среднем 3—5 мм и больше (до 10 мм), покрытые однократно вильчато разветвленными на концах филлоидами длиной до 0,6 см. Филлоиды имеют форму узкой пластинки шириной до 0,5 мм, быстро расширяются у основания, с одним (двумя?) проводящими пучками; они сидят на утолщенных листовых основаниях или зачаточных подушках узкоромбовидной или веретеновидной формы. Настоящие листовые рубцы отсутствуют, но в отдельных случаях наблюдается подразделение листовых подушек двумя параллельными бороздками на три поля. Расположение этих кнориевых подушек обычно описывается как спиральное, но на хорошо сохранившихся образцах оно кажется мутовчатым, причем в смежных мутовках филлоиды чередуются. Овальные спорангии (1—2 мм длины) не обособлены в спороносные органы, а располагаются по одному на верхней стороне спорофиллоидов, в верхней части обычных побегов (рис. 5—8; табл. XIV, фиг. 1, 2). Споры достоверно не известны. Два вида. Н. — ср. девон. Ср. девон Казахстана, Алтая, Минусинской впадины, Тувы; н. — ср. девон Германии, Бельгии, ср. девон Чешского (Богемского) массива, Ю. Китая (Юннань). Вне СССР: *Colpedoxylon* Banks, 1944.

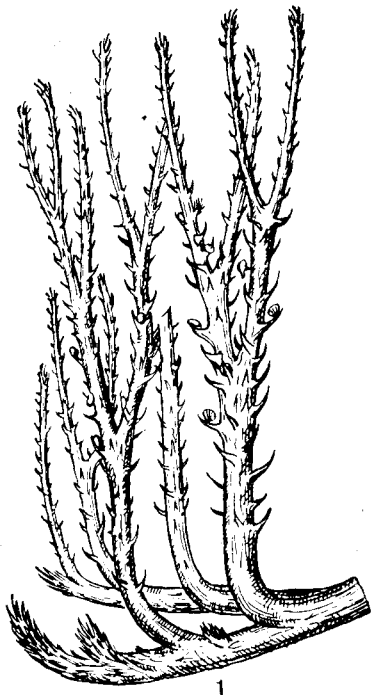
## ПОРЯДОК LYCOPODIALES. ПЛАУНОВЫЕ<sup>2</sup>

Порядок объединяет плауновидные самого различного облика, существовавшие с середины девонского периода до настоящего времени, об-

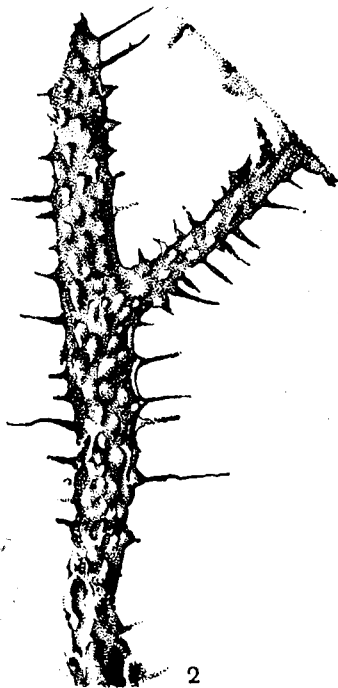
щими признаками которых являются: равноспоровость; отсутствие язычков в пазухах

<sup>1</sup> Составил Г. П. Радченко при участии М. А. Сенкевич (р. *Protolpidodendron*).

<sup>2</sup> Составил Г. П. Радченко при участии М. О. Борсука (характеристика сем. *Lycopodiaceae*, роды *Tundrodendron*, *Helenia*, *Volnovakhia*), В. П. Владимирович (р. *Lycopodites*) и А. А. Любер (описание спор).



1



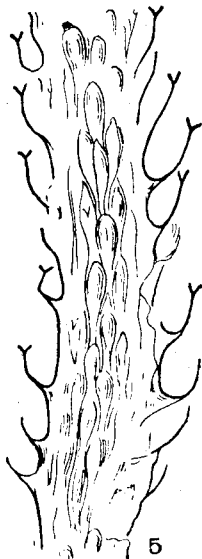
2



3



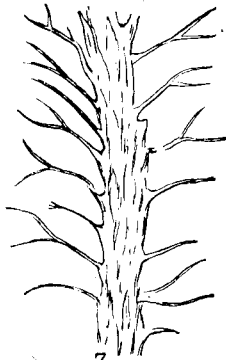
4



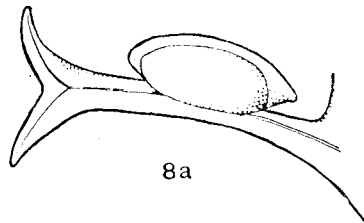
5



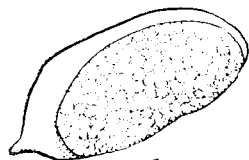
6



7



8a



8b

филлоидов и тяжелой воздухоносной ткани, выходящих на поверхность листовой подушки; преобладание протостелы; боковое и пазушное расположение спорангиев (лишь у наиболее развитых современных *Lycopodium* спорангии сдвинуты на верхнюю сторону спорофиллоидов); рыхлость стробилоидов (резко очерченные терминальные полные стробилы известны лишь у немногих современных *Lycopodium* и *Phylloglossum*). Среди представителей порядка имеются травянистые и древесные формы, причем первые оказались наиболее пластичными и сумели дожить до настоящего времени (сем. *Lycopodiaceae*). Представители вымерших в конце карбона сем. *Lepidodendropsidaceae* и *Caenodendraceae* были по преимуществу древесными растениями.

Порядок объединяет современное семейство *Lycopodiaceae* и вымершие семейства *Lepidodendropsidaceae* (с подсемействами *Lepidodendropsidae*, *Sublepidodendroideae* и *Tomiodendroideae*), *Caenodendraceae* и монотипное семейство *Eleutherophyllaceae*.

Представители последнего не известны из СССР и поэтому не описываются. Со ср. девона до ныне.

#### СЕМЕЙСТВО LYCOPODIACEAE RICH, 1805

Небольшие травянистые растения с прямостоячими или вьющимися ползучими стеблями. Стебли тонкие, достигающие у самых крупных форм в поперечнике не более нескольких сантиметров, большей частью дихотомически разветвленные, чаще неправильно дихотомирующие или почти моноподиальные. Настоящих корней нет, имеется ползучее корневище, развивающее надземные стебли и подземные придаточные корни. Филлоиды многочисленные, у большинства видов мелкие (от 2 до 10 мм), простые, с одной жилкой или лишенные жилки, шиловидные или чешуевидные, с широким основанием, избегающим на стебель; расположены густо, чаще по спирали, супротивно или перекрестно-попарно, реже мутовками, или без определенного порядка. Устьица помещаются на эпидерме стебля и на обеих сторонах

филлоидов. Спорофиллоиды не отличаются от филлоидов или различаются между собой по размерам и форме (от серповидной до чешуевидной). У некоторых видов все филлоиды являются спорофиллоидами, у других последние группируются либо на верхушке стебля в виде стробила, либо в любой части стебля, чередуясь на побеге с группами вегетативных филлоидов. Проводящая система протостеллическая, с формированием актино- и плектостелы. Споры у *Lycopodiaceae* трехлучевые, диаметром до 20—60 м. По форме они тетраэдрические, реже сферические, треугольные и округлые (рис. 9—12). Треугольные споры у некоторых современных видов *Lycopodium* имеют притупленные углы со своеобразными выростами экзины (рис. 12б, в). Такие же образования, но значительно более разнообразные, наблюдаются и у некоторых изолированных спор из н. карбона, позволяя отнести последние к этому же семейству (рис. 11). Экзина мелкоямчатая (оспенная), сетчатая, иногда с пленчатыми выростами и как исключение — шиповатая.

Споры *Phylloglossum* только сетчатые. В состав семейства входят три рода: вымерший *Lycopodites* и современные *Lycopodium* и *Phylloglossum*. Ср. девон—ныне.

*Lycopodites* (Brongniart, 1822, nom. nud.); Brongniart, 1849. Тип рода — *L. falcatus* Lindley et Hutton, 1831; юра, Англия. В ископаемом состоянии известны побеги, стробилы, споры. Травянистые формы; побеги длинные, узкие, дихотомически разветвленные, густо покрытые радиально или спирально расположенными филлоидами. Филлоиды с одной неясной жилкой, нежные, мелкие, ланцетные, линейно-шиловидные, с приостренной верхушкой, прикрепляются к оси побега всей шириной основания. Стробилы расположены на концах разветвлений побегов. Плауновые этого типа, находимые в более молодых отложениях, иногда описываются под родовым названием *Lycopodium* Linné. Среди ископаемых изолированных спор имеются формы, сходные с некоторыми типами спор современных плауновых. Ископаемые споры обычно

Рис. 1—8.

1 — *Drepanophycus spinaeformis* Goepfert: реконструкция, 1/6; н. девон, Рейн (Kräusel u. Weyland, 1930). 2 — *Drepanophycus spinaeformis* Goepfert: участок побега; н. девон, З. Сибирь (А. Р. Ананьев, 1954). 3 — *Baragwanathia longifolia* Lang et Cookson: участок облиственного побега, 2/3; силур, Австралия (Lang et Cookson, 1935). 4 — *Baragwanathia longifolia* Lang et Cookson. × 3: окончание облиственного побега со спорангиями (черные точки); силур, Австралия (Lang et Cookson, 1935). 5 — *Protolpidodendron scharyanum* Krejčí: отпечаток побега, × 4; в. девон, Чехословакия (Potonié et Bertrand, 1904). 6 — *Protolpidodendron scharyanum* Krejčí: облиственный участок побега, × 3; н. девон, Юннань (Halle, 1936). 7 — *Protolpidodendron wanbachense* Kräusel et Weyland: облиственный участок побега, 3/2; н. девон, З. Германия (Kräusel u. Weyland, 1932). 8 — *Protolpidodendron scharyanum* Krejčí: 8a — спорофиллоид со спорангием, × 8; 8б — отдельные спорангии, × 14; в. девон, Чехословакия (Kräusel u. Weyland, 1932)



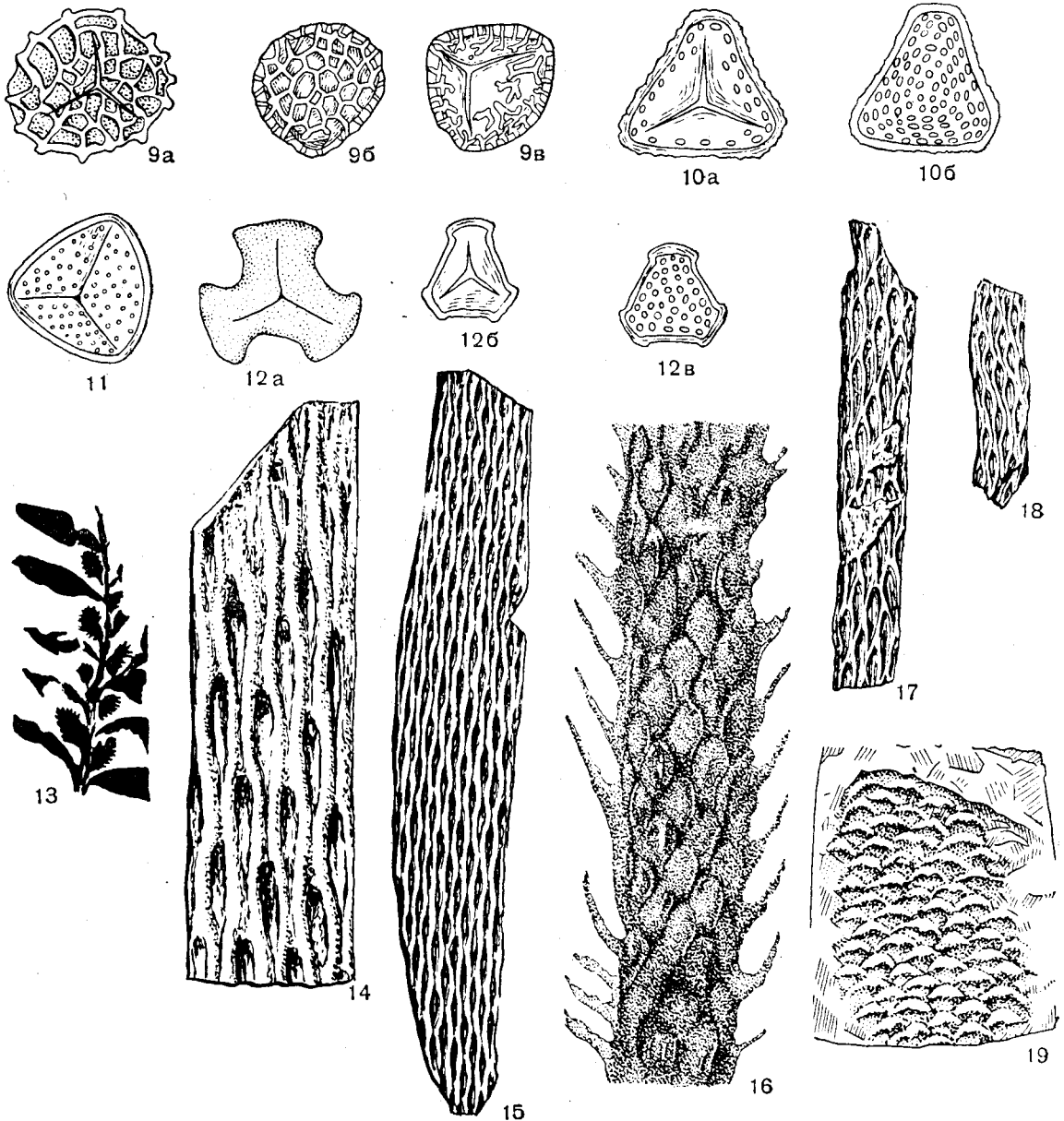


Рис. 9—19.

9a — спора *Lycopodites subrotundum* (Kara-Mursa),  $\times 450$ ; юра, Караганда (колл. А. А. Любер); 9б, 9в — спора *Lycopodium contiguum* Klotzch.,  $\times 450$ ; соврем. (Nox, 1950). 10a, 10б — спора *Lycopodium selago* Linné,  $\times 450$ ; соврем. (Nox, 1950). 11 — спора *Lycopodium lindenii* Spring,  $\times 450$ ; соврем. (Nox, 1950). 12 а — спора *Zonotriletes labophorus* Waltz,  $\times 450$ ; н. карбон, Урал (Любер и Вальц, 1941); 12б, 12в — споры *Lycopodium serratum* Thunb.,  $\times 450$ ; соврем. (Nox, 1950). 13 — *Lycopodites zelleri*, Halle: участок побега, нат. вел.; ср. карбон, Саксония (Halle, 1908). 14 — *Protolepidodendropsis pulchra* Høeg: отпечаток коры,  $\times 4,5$ ; ср. девон, Шпицберген (Høeg, 1942). 15 — *Protolepidodendropsis pulchra* Høeg: отпечаток коры,  $\times 1,5$ ; ср. девон, Шпицберген (Høeg, 1942). 16 — *Lepidodendropsis concinna* Radzenko: отпечаток коры,  $\times 3$ ; н. карбон, Минусинская котловина (Радченко, 1960). 17 — *Sublepidodendron subfallax* Nathorst: участок стебля; н. карбон, Центр. Казахстан колл. (Г. П. Радченко). 18 — *Sublepidodendron subfallax* Nathorst: участок коры; н. карбон, Центр. Казахстан (колл. Г. П. Радченко). 19 — *Lophiodendron tyrganense* Zalesky: участок коры; н. карбон, Кузбасс (Залесский, 1936)

описываются под современным родовым названием *Lycopodium* (рис. 13). До 40 видов. Девон — третичные. Карбон Донбасса, пермь З. Урала, в. пермь З. Сибири, н. юра С. Казахстана, юра Украины (Каменка), Иркутского бассейна, Ср. Азии, н. мел Приморского края; палеозой Германии, Франции, Норвегии, Шотландии, С. Америки, мезозой Германии, Англии, Швеции, Бельгии, Японии, Шпицбергена, Португалии и др., кайнозой Франции, Гренландии и др.

#### СЕМЕЙСТВО LEPIDODENDROPSIDACEAE RADZENKO, 1956

Вымершие плауновые с изометрически ветвящимися древовидными спорофитами. Филлоиды неопавшие, простые, односторонние, чаще шиловидные, реже уплощенные узколанцетные, расположенные на листовых подушках различного очертания и взаиморасположения. Основание филлоидов, сжатое с боков и оттянутое, сильно избегает на подушку, нередко достигая ее нижнего конца; сами филлоиды отходят от верхнего конца подушки. Лигула и парихны отсутствуют. После утери неопавших естественным путем (сезонно) филлоидов на поверхности листовых подушек оставался не листовый рубец, а выпуклость той или иной формы (или же дополнительная подушка), соответствующая основанию обломанного или сгнившего филлоида. Нижняя часть дополнительной подушки, соответствующая избегающей части филлоида, имеет вид узкого валика. Спорофиллоиды либо совсем не отличаются от стерильных филлоидов, либо являются немного расширенными, образуя на ветвях стробилоподобные зоны, или ярусы, чередующиеся с зонами вегетативных филлоидов. Споры изучены недостаточно. Объединяет три подсемейства: *Lepidodendrosideae*, *Sublepidodendroideae* и *Tomiodendroideae*. С конца живетского века до середины каменноугольного периода.

#### ПОДСЕМЕЙСТВО LEPIDODENDROPSIDAE DANSÉ-CORSIN, 1958

Стволы и ветви покрыты более или менее удлиненными листовыми подушками, расположенными одновременно в вертикальных и горизонтальных или слабо наклоненных рядах. Дополнительная подушка имеет в плане либо булавовидное очертание с расширенной верхней частью и весьма узкой оттянутой нижней частью, либо узкоклинновидное, либо, наконец, почти прямоугольное. Филлоиды тонкие, большей частью шиловидные, реже узколанцетные. В большинстве — кустарники и деревья. В со-

став подсемейства входят два рода: *Protolepidodendropsis* и *Lepidodendropsis*. Живет — на мур.

*Protolepidodendropsis* Gothan et Zimmermann, 1937. Тип рода — *P. frickei* Gothan et Zimmermann, 1937; франкий ярус, в. девон, Н. Силезия. В ископаемом состоянии известны остатки вегетативных и спороносных побегов, отпечатки коры. Некрупные древовидные растения, частично кустарники. Спорофиты вильчато разветвленные через значительные интервалы, несут сильно сближенные небольшие листовые подушки, расположенные в почти шахматном порядке; вертикальные ряды подушек разделены узкими и извилистыми, непрерывающимися полосками коры. Концы листовых подушек приостренные, иногда вытянутые, соприкасаются или даже сливаются у смежных подушек в одном вертикальном ряду. Дополнительная подушка слабо приподнята, узкобулавовидного очертания; расширенная ее часть почти округлого очертания несет в центре один круглый рубчик от выхода сосудистого пучка. Филлоиды шиловидные, прямые, длинные. Спорангии округлые, небольшие, расположены либо в пазухе неизмененных филлоидов, либо прямо на стебле, над основанием филлоидов (рис. 14, 15). Три вида. Ср. девон — турне. В. девон и н. турне Центр. Казахстана и Минусинской котловины, в. девон Донбасса; франкий ярус Силезии (Польша), в. живет (?) или низы франского яруса (?) Шпицбергена.

*Lepidodendropsis* Lutz, 1933. Тип рода — *L. hirmeri* Lutz, 1933; турне, Германия. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные побеги, отпечатки коры. Преимущественно древовидные растения, дихотомически ветвящиеся. Листовые подушки небольшие, симметричные от узко-обратнояцевидных до веретеновидных и продолговатых в вертикальных и горизонтальных рядах. Расстояние между подушками у различных видов значительно варьируют. Филлоиды цельные, тонкие, шиловидные, часто более или менее серповидно изогнутые. Очертания дополнительной подушки значительно варьируют, но в общем она в большей или меньшей степени вытянутая, с более широкой (от эллиптической и почти круглой до поперечно-эллиптической) верхней частью и узкой валикообразной нижней частью; верхняя часть сильно приподнята, с одним точковидным рубчиком выхода сосудистого пучка в центре. Спорофиллоиды либо вовсе не отличаются от стерильных филлоидов, либо серповидно сильнее изогнуты. Спорангии округлые или эллипсоидальные, расположены в пазухе филлоида или в слегка сдвинутом положении по

отношению к верхней (адаксиальной) стороне. У *Lepidodendropsis*, в отличие от *Protolopodendropsis*, отчетливее выражены горизонтальные ряды листовых подушек, почему иногда считают, что филлоиды у этих растений характеризуются мутноватым расположением (рис. 16; табл. XIV, фиг. 3—8). Не менее 12 видов. Ср. девон — намюр. В. живет Центр. Казахстана, С. Прибалхашья, в. девон Донбасса, Приуралья, Центр. Казахстана, Минусинской котловины, н. карбон Ю. Урала, Казахстана, Кузбасса, Минусинской котловины, Тувы; ср. девон Китая, н. карбон США, Германии, Монголии, Китая.

Примечание. Названием *Helenia* М. Д. Залесский (1931) предложил обозначать отпечатки декоративной поверхности стволов плауновидных (табл. XIV, фиг. 9), вероятно всего из членов подсем. *Lepidodendropsidae*, у которых листовые подушки были расположены вертикальными рядами, в чем и состоит отличие этого рода от *Bergeria* (см. ниже). В. девон — н. карбон Донбасса.

Под названием *Volnovakhia* М. Д. Залесский (1931) обозначает отпечатки еще более глубоких слоев коры плауновых из той же группы *Lusorodiales*, на которых среди грубых морщин с трудом различимы небольшие рубцы, также расположенные вертикальными рядами. В. девон Донбасса.

#### ПОДСЕМЕЙСТВО SUBLEPIDODENDROIDEAE RADZENKO, SUBFAM. NOV.

Древовидные растения. Поверхность стволов и ветвей несет сильно сближенные листовые подушки, характеризующиеся слабой асимметрией, веретеновидными или узкоромбическими очертаниями и спиральным расположением; более или менее оттянутые концы подушек отогнуты в противоположные стороны. Место прикрепления филлоида в виде поперечного гребня, изогнутого углом кверху или чевицеобразного в очертании, находится у самой верхней части подушки; от поперечного гребня отходит вниз узкий, длинный валик; постепенно выклинивающийся. Филлоиды длинные, шиловидные или узколанцетные. Споросные органы неизвестны.

Объединяет раннекаменноугольные роды *Sublepidodendron* и *Lophiodendron*.

*Sublepidodendron* Nathorst, 1920, emend. Dansé-Corsin, 1958. Тип рода—*Lepidodendron (Sublepidodendron) mirabile* Nathorst, 1920; н. визе, Шпицберген. В ископаемом состоянии встречены вегетативные побеги и отпечатки коры. Преимущественно небольшие деревья, частью, вероятно, кустарники. Филлоиды небольшие, шиловидные, с сильно низбегающим основанием, часто серповидно изогнутые. Листовые подушки очень небольшие, узкие, в очертании веретеновидные или обратнотанцет-

ные, с более или менее сильно оттянутыми и заметно отогнутыми в противоположные стороны верхним и нижним концами. В одном спиральном ряду подушки сливаются своими концами. Место прикрепления филлоида имеет форму дугообразного или изогнутого углом кверху небольшого гребня, который разделяет подушку на две резко неравные части: верхнюю, очень маленькую, и нижнюю, очень крупную. От середины гребня книзу протягивается более или менее длинный, узкий валик, постепенно выклинивающийся. До шести видов (рис. 17, 18). Н. карбон. Турне и н. визе Ю. Урала, Центр. Казахстана, северной оконечности Салаира, Гиссарского хребта; турне Монголии, Китая, Синайского п-ва, н. визе Германии и Шпицбергена.

*Lophiodendron* Zalesky, 1936. Тип рода—*L. tyrganense* Zalesky, 1936; намюр, Кузбасс. В ископаемом состоянии — участки стерильных ветвей, отпечатки коры. Крупные древовидные плауновые с узколанцетными, довольно длинными филлоидами. Листовые подушки сближенные, небольшие, выпуклые, ромбического очертания, довольно короткие, с едва отогнутым в сторону нижним острым концом, расположены в перекрещивающихся равно наклоненных спиральных рядах. Место прикрепления филлоида в виде поперечного гребнеобразного возвышения линзовидной формы, в центре которого расположен один неотчетливый рубчик от выхода сосудистого пучка. Книзу от поперечного гребня протягивается широкий, но быстро выклинивающийся валик, который вместе с поперечным возвышением образует на поверхности подушки Т-образную скульптуру (рис. 19). Два вида. Н. карбон Минусинской котловины и Кузбасса; н. визе Монголии.

#### Род, условно сближаемый с Sublepidodendroideae

*Angarodendron* Zalesky, 1918, emend. Radzenko, 1957. Тип рода—*A. obrutschewii* Zalesky, 1918; карбон, Тунгусский бассейн. В ископаемом состоянии остатки облиственных стерильных ветвей, отпечатки коры. Древовидные растения с довольно короткими, уплощенными филлоидами ланцетной или линейноланцетной формы. Листовые подушки расположены спиральными рядами; они выдаются, но имеют плоскую поверхность, очертания их от почти круглых до поперечно-эллиптических и поперечно-ромбических; киль, парихны и лигулы отсутствуют. В самой верхней части подушки располагается поперечное валикоподобное возвышение с одним нечетким рубчиком в центре. Репродуктивные органы неизвестны.

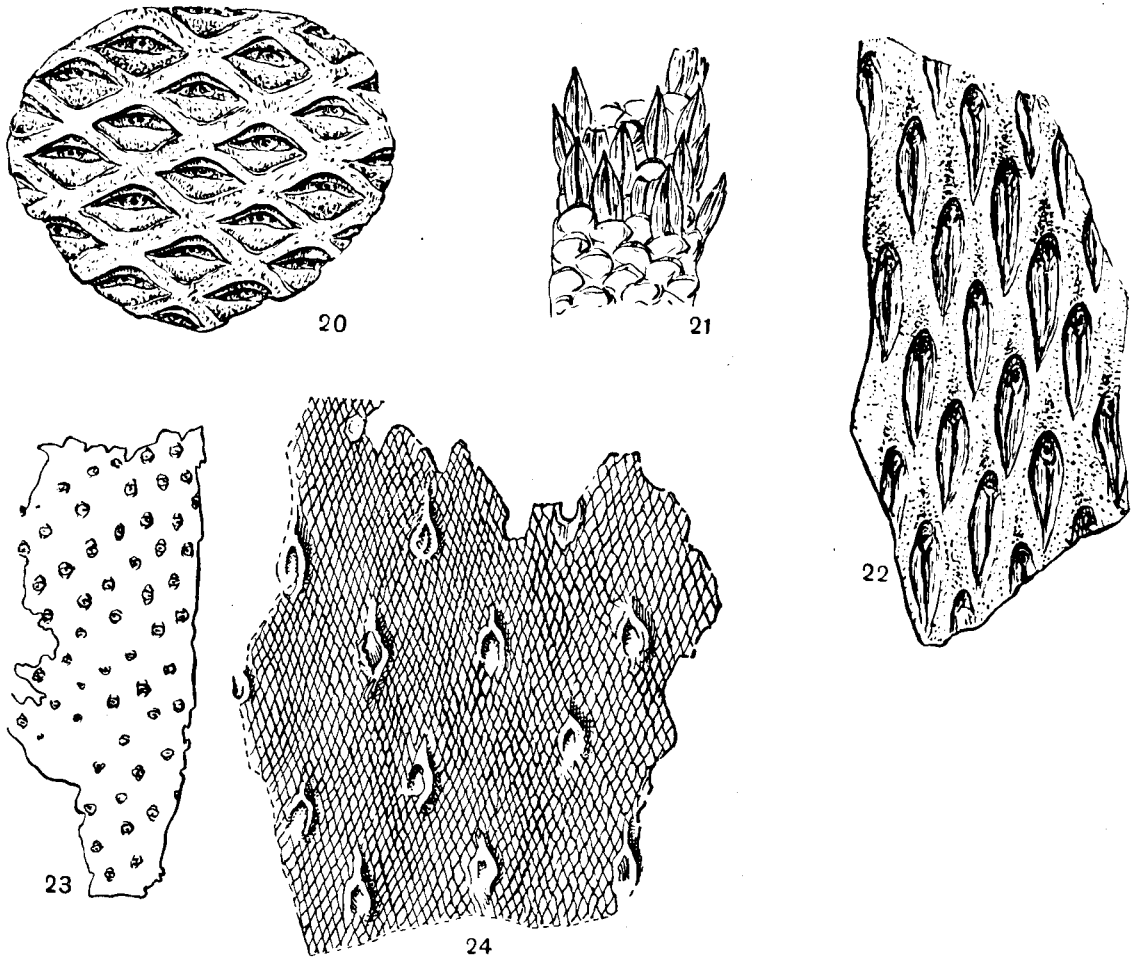


Рис. 20—24.

20 — *Angarodendron obrutchevii* Zalessky: схематический рисунок участка коры с деталями морфологии листовых подушек,  $\times 3$ ; н. — ср. карбон, Минусинская котловина (Залесский, 1933). 21 — *Angarodendron obrutchevii* Zalessky: участок коры с широкими копьевидными филлоидами,  $\times 3$ ; н. карбон, Минусинская котловина, Аскизное месторождение (Радченко, 1957). 22 — *Tomiodendron kemeroviense* (Chachlov) Radczenko: участок коры; н. карбон (острогская свита), Кузбасс (колл. Г. П. Радченко). 23 — *Caenodendron neuburgianum* Radczenko: участок коры; н. карбон, Минусинская котловина (Радченко, 1955). 24 — *Pinakodendron musivum* Weiss: участок коры,  $\times 3$ ; ср. карбон (свита  $S_2^2$ ), Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938)

Шесть видов (рис. 20, 21; табл. XV, фиг. 1). Визе — в. карбон В. Казахстана, Кузбасса, Минусинской котловины, Тунгусского бассейна; н. карбон Монголии.

ПОДСЕМЕЙСТВО TOMIODENDROIDEAE  
RADCZENKO, 1957

Преимущественно древовидные плауновые с симметричными или чаще слегка асимметричными листовыми подушками веретеновидной, ромбической или вытянуто-обратнояйцевидной формы, которые были расположены на поверхности стеблей спиральными рядами, обычно на некотором удалении друг от друга. Поверхность

подушек плоская, иногда с небольшим вдавлением. Место прикрепления филлоида расположено в верхнем конце подушки, очень плохо оконтурено, имеет полукруглые (почковидные) или чаще эллиптические очертания, постепенно переходит в широкий валик различной длины. Филлоиды довольно короткие, шиловидной или граненой формы. Репродуктивные органы неизвестны. Два рода: *Tomiodendron* и *Demetria*. В. девон — намюр.

*Tomiodendron* Radczenko, 1956, emend. Radczenko. Тип рода — *Lepidodendron ostrogianum* Zalessky, 1935; намюр (низы острогской свиты), Кузбасс. В ископаемом состоянии



известны участки облиственных ветвей и отпечатки коры. Листовые подушки слегка асимметричные, расставленные, в очертании веретеновидные, эллиптические, ромбически-веретеновидные или вытянуто-обратнояцевидные, с приостренным нижним и более или менее закругленным верхним концом; имеют плоскую поверхность. Подушки образуют четкие перекрещивающиеся спиральные ряды, причем в более крутых рядах они расположены теснее по отношению друг к другу, чем в пологих рядах. Место прикрепления филлоида находится в самой верхней части подушки и имеет вид слабо оконтуренного небольшого овального или полукруглого бугорка, от которого отходит книзу довольно широкий и невысокий валик различной длины. В центре бугорка один плохо различимый рубчик. Филлоиды шиловидные или граненые, довольно короткие. До шести видов (рис. 22). Верхи в. девона — намюр. Фамен — турне Центр. Казахстана, визе — намюр Кузбасса и окрестностей Томска, турне — намюр Минусинской котловины и Тувы; н. карбон В. Германии и Монголии.

*Demetria* Z a l e s s k y, 1930. Тип рода — *D. amadoca* Zalessky, 1930; в. визе (свита  $C_1^2$ ), Донбасс. В ископаемом состоянии встречены только отпечатки участков коры. Крупные стволы несут на своей поверхности далеко отстоящие друг от друга, слабо приподнятые, с плоской поверхностью крупные листовые подушки от широкоэллиптических до почти веретеновидных очертаний; верхний конец подушки постепенно сходит на нет, нижний оконтурен более четко. Подушки расположены в отчетливо-перекрещивающихся спиральных рядах, причем расстояние между подушками выдерживается более или менее равным в обоих рядах. Место прикрепления филлоида имеет вид очень небольшого полукруглого, почковидного или треугольного бугорка с нечеткими границами, расположенного в верхней части подушки и несущего один довольно крупный рубчик от выхода сосудистого пучка в филлоид. Вниз от бугорка протягивается клиновидный, быстро сужающийся книзу валик. Два вида (табл. XV, фиг. 2). Визе — н. намюр (свиты  $C_1^2$ — $C_1^4$ ) Донбасса и намюр (нижняя половина острогской свиты) Кузбасса.

#### СЕМЕЙСТВО CAENODENDRACEAE RADZENKO, FAM. NOV.

Семейство объединяет несколько родов весьма своеобразных вымерших плауновых, представленных преимущественно древовидными формами. Стволы этих растений несли очень

маленькие более или менее далеко отставленные друг от друга листовые подушки пятиугольной, неправильно-округлой, широко- или поперечно-эллиптической формы, расположенные перекрещивающимися спиральными рядами. Листовые подушки по всей периферии очень четко оконтурены весьма узким валиком. Выше и ниже подушки нередко замечаются небольшие, сходящие кверху и книзу на нет гладкие выпуклости коры, которые многими исследователями принимаются за окончания листовой подушки (а настоящая подушка соответственно принимается за листовую рубец). Это объясняется тем, что поверхность коры у всех представителей семейства покрыта либо грубыми волнистыми или тонкими прерывающимися морщинками, либо тонкими, пересекающимися линиями, образующими едва заметную для невооруженного глаза сеточку. Та и другая скульптура отсутствует на отмеченных выше выпуклостях; морщинки как бы обтекают их. В верхней части четко оконтуренной листовой подушки расположено слабо выраженное возвышение округлой или эллиптической формы с одним точковидным рубчиком в центре, соответствующее месту прикрепления филлоида. Лигула и парихны отсутствуют. Филлоиды шиловидные, торчащие, тонкие, иногда изогнутые. Спорангии эллипсоидальные, располагаются в пазухе неизмененных филлоидов. Два рода: *Caenodendron* и *Pinakodendron*. Н. — в. карбон.

*Caenodendron* Z a l e s s k y, 1918. Тип рода — *C. primaevum* Zalessky, 1918; н. карбон, Экибастуз (С. Казахстан). В ископаемом состоянии известны лишь отпечатки коры. Древовидные плауновые, поверхность стволов которых несет очень маленькие (1—3,5 мм) и сильно приподнятые листовые подушки почти округлого, округло-пятиугольного или поперечно-эллиптического очертания; поверхность подушек слабовыпуклая. Верхний край подушки всегда закругленный, нижний — большей частью широкотреугольный или округло-треугольный. В верхней части подушки расположено более или менее четкое возвышение, широкопоперечно-эллиптического или широкопоперечно-ромбического контура с одним отчетливым круглым рубчиком в центре, соответствующим месту прикрепления филлоида; но это возвышение, в отличие от настоящего листового рубца лепидодендроновых, не имеет четких линейных границ. Поверхность коры между далеко отставленными друг от друга листовыми подушками покрыта грубыми волнистыми продольными морщинками, как бы обтекающими листовые подушки. Эти морщинки соответствуют утолщениям кутикулы коры (рис. 23; табл. XV,

фиг. 4). Три вида. Н. вize — наюр восточного склона Урала, Центр. Казахстана (Караганда, Экибастуз), В. Казахстана, наюр Кузбасса, Минусинской котловины.

*Pinakodendron Weiss*, 1893. Тип рода — *P. musivum* Weiss, 1893; вестфальский ярус, Германия. В ископаемом состоянии остатки вегетативных и спороносных побегов, отпечатки коры. Листовые подушки (многими исследователями принимаемые за листовые рубцы) очень маленькие, расположены в правильном шахматном порядке, далеко отстоят друг от друга, сильно приподняты в нижней части, которая отграничена узким валиком, округлые или широкопоперечно-эллиптические. Кверху и книзу от каждой подушки протягиваются более или менее заметные выпуклости гладкой коры, постепенно сходящие на нет. Место прикрепления филлоида в виде относительно крупного возвышения, концентрического к контурам подушки, но слегка замещенного кверху и занимающего большую ее часть. В центре возвышения один точковидный рубчик. Поверхность коры между листовыми подушками покрыта очень тонкими пересекающимися линейными морщинками, образующими едва заметную для невооруженного глаза сеточку (рис. 24). Филлоиды длинные, шиловидные. Спорангии в пазухе или на адаксиальной стороне неизмененных филлоидов. Несколько видов. Н. вize — ср. карбон. Вестфал (свита  $S_3^2$ ) Донбасса, Карагандинского бассейна, ср. (?) карбон Тунгусского бассейна; вестфал Германии, Голландии, Бельгии, Франции, Англии.

Под названием *Ptychodendron* В. А. Хахлов (1940) обозначает отпечатки декортицированной поверхности стволов плауновидных из группы *Caenodendraceae*. На грубой морщинистой коре *Ptychodendron* обозначаются удлиненные очертания листовых подушек, расположенных по спирали, с точечным рубчиком листового следа в верхней части (табл. XV фиг. 3).

### Роды, условно сближаемые с *Lycopodiales*

*Abacodendron Radczeko*, 1956. Тип рода — *A. lutuginii* Radczeko, 1956; н. наюр (низы острогской свиты), Кузбасс. В ископаемом состоянии известны участки стволов, отпечатки коры и филлоидов. Древовидные растения. Поверхность стволов несет очень слабо приподнятые и поэтому иногда неясно оконтуренные, совершенно плоские листовые подушки ромбического очертания, расположенные в правильных вертикальных, горизонтальных и круто наклонных рядах. Подушки не соприкасаются, будучи отставленными друг от дру-

га. Верхний край подушек закругленный, либо имеет очень узкую и неглубокую выемку, либо к нему подходит от листового рубца узкий и неглубокий желобок. Листовой рубец округлый или овальный, расположен в небольшой вдавленности на поверхности подушки, имеет один центральный рубчик. Следов парихи и лигулы нет. Филлоиды шиловидные сравнительно короткие, изогнутые кверху (рис. 25—27). Три вида. Визе — наюр Кузбасса, Минусинской котловины, Тувы.

*Lophoderma Zalesky*, 1937. Тип рода — *L. sibirica* Zalesky, 1937; н. пермь (кемеровская подсвита), Кузбасс. В ископаемом состоянии известны отпечатки участков коры. Древовидные растения. Стволы, по-видимому, достигали значительных размеров. Поверхность стволов покрыта выпуклыми листовыми подушками поперечно-ромбической или поперечно-овальной формы, тесно расположенными в спиральных рядах и часто имеющими несколько оттянутые боковые углы. Вдоль верхнего выпуклого края листовой подушки протягивается невысокое узкое, вытянутое поперек возвышение в виде уступа или гребня. В центре подушки расположен довольно крупный, с неотчетливыми границами округлый листовой рубец с одним сочковидным рубчиком в центре. Иногда поверхность подушек покрыта серией продольных морщинок (рис. 28). Два вида. Н. пермь Кузбасса (верхи верхнебалахонской свиты и кузнецкая свита).

*Micheevia Zalesky*, 1930. Тип рода — *M. uralica* Zalesky, 1930; н. вize, восточный склон Урала. В ископаемом состоянии известны отпечатки коры. Поверхность стволов покрыта косыми рядами очень мелких, сильно сближенных, соприкасающихся, совершенно плоских, почти не выступающих листовых подушек с заметно оттянутым и слегка изогнутым вбок нижним концом и более коротким, иногда закругленным верхним. Листовой рубец округленно-ромбического или широко-овального очертания, расположен в верхней части подушки, слабо приподнят, несет в центре округлый рубчик от выхода сосудистого пучка. Продольный киль отсутствует. Филлоиды и спороносные органы неизвестны (табл. XV, фиг. 5). Три вида. Н. карбон — вize восточного склона Урала, Воронежской обл., Джунгарского Алатау, Гиссарского хребта.

Следует отметить, что р. *Micheevia* рассматривается как сборный, так как некоторые отнесенные к нему формы принадлежат, как выяснено в последнее время, к другим родам: *Micheevia pulchella* Zalesky — к р. *Lepidodendrop-*

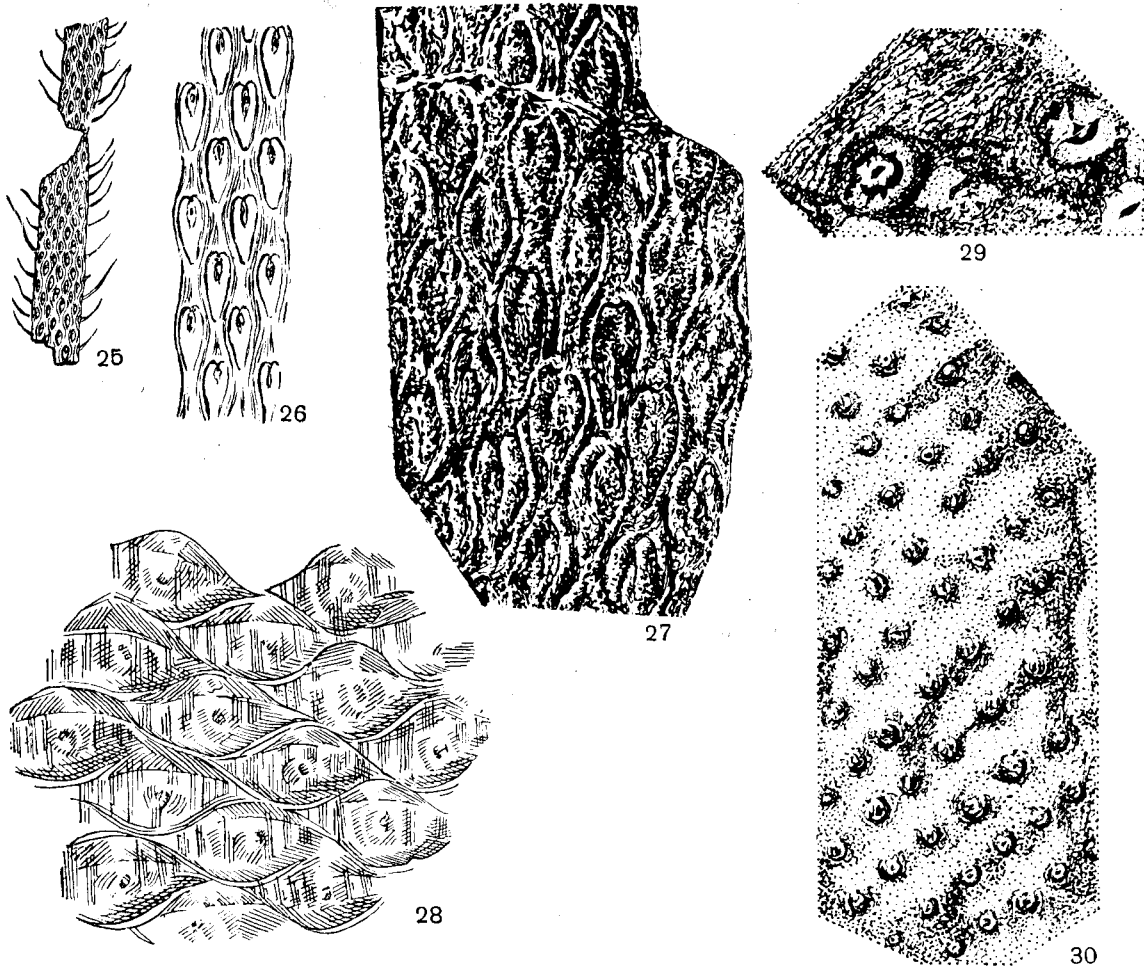


Рис. 25—30.

25 — *Abacodendron minutum* Radczenko: участок облиственного побега; н. карбон, Минусинский бассейн (колл. Г. П. Радченко). 26 — *Abacodendron minutum* Radczenko: схематический рисунок участка коры,  $\times 6$ ; н. карбон (острогская свита), Кузбасс (колл. Г. П. Радченко). 27 — *Abacodendron lutuginii* Radczenko: отпечаток коры,  $\times 3$ ; н. карбон (острогская свита), Кузбасс (Радченко, 1956). 28 — *Lophoderma sibirica* Zalessky, участок коры,  $\times 2$ ; пермь, верхне-балахонская свита, Кузбасс (Залесский, 1937). 29 — *Tundrodendron petschorense* (Zalessky) Neuburg: участок отпечатка коры с листовыми рубцами и рубчиками выхода проводящих пучков,  $\times 3$ ; в. пермь, печорская свита, Печорский бассейн, правый берег р. Адзвы (Нейбург, 1960). 30 — *Tundrodendron petschorense* (Zalessky) Neuburg: рельеф коры; в. пермь, печорская свита, Печорский бассейн, правый берег р. Адзвы (Нейбург, 1960)

*sis*, *M. rimnensis* Zalessky — к особому, вероятно, новому роду.

*Tundrodendron* Neuburg, 1960. Тип рода — *Bothrodendron petschorense* Zalessky, 1927; пермь, Печорский бассейн. Древовидные растения. В ископаемом состоянии известны участки коры, каменные ядра. Кора тонко-продольноморщинистая или почти гладкая. Листовые рубцы мелкие, округлые или поперечно-овальные, слегка приподнятые в средней части; расположены непосредственно на коре, без листовых подушек. В центре листового рубца на-

ходится углубление, соответствующее рубчику выхода проводящего пучка, в котором иногда наблюдаются тонкий канальчик или ямка. Рубчиков парихн и лигулы не установлено. Один вид (рис. 29, 30). В. пермь Печорского бассейна.

Аналогичные морфолого-анатомические особенности строения коры встречены у ряда гондванских лепидофитов, известных из пермских флор Африки, Индии, Австралии и Бразилии под родовым названием *Lycopodiopsis* Renault, вид *L. pedroanus* (Carruthers) Edwards (1952). В настоящее время нет достаточных оснований



решать, относятся ли отпечатки, описанные из Печорского бассейна (Тунгусская область), в качестве особого, самостоятельного рода *Tundrodendron*, к тому же роду, что и упомянутые гондванские формы (*Lycopodiopsis*), или же эти растения принадлежат разным, хотя и гене-

тически близким родам. Значительная территориальная разобщенность местообитаний этих растений заставляет, однако, считать более правильным рассмотрение их в качестве особых, самостоятельных, хотя, вероятно, и родственных родов.

## ПОРЯДОК SELAGINELLALES. СЕЛАГИНЕЛЛЕВЫЕ<sup>1</sup>

Травянистые растения мелкие (до 5—10 см) или достаточно крупные (от 2—3 до 20 м длины), большей частью многолетние, разноспоровые. Стебли без признаков вторичного утолщения, лежачие, дорсовентральные или реже прямо стоячие. Корни все придаточные. В основании филлоидов развивается язычок (лигула). Спорофиллоиды собраны в явные стробилы. Женские и мужские заростки значительно различаются по величине, сильно редуцированы, развиваются или начинают развиваться, не выходя из оболочки спорангия.

Порядок включает два семейства: вымершее — *Miadesmiaceae*, установленное с раннего карбона, и современное — *Selaginellaceae*, известное тоже с раннего карбона до ныне. Споры изучены довольно подробно из сем. *Selaginellaceae*. Н. карбон — ныне.

### СЕМЕЙСТВО MIADESMIACEAE HIRMER, 1927

Включает единственный вымерший род *Miadesmia*.

*Miadesmia* Vertraud, 1895. Тип рода — *M. membranacea* Bertrand, 1895; н. карбон, Англия. В ископаемом состоянии известны вегетативные и репродуктивные органы: стебель, филлоиды, спорангии, мега- и микроспоры. Мелкие нежные травянистые растения, по внешнему виду и внутреннему строению сходные с *Selaginella*. Стебель более или менее разветвленный, филлоиды мелкие — длиной до 2 мм, значительно расширенные у основания. В пазухах филлоидов развивается крупная лигула. Спорофиллоиды собраны в рыхлые стробилы, размещены совместно или раздельно. Микроспорофиллы напоминают стерильные филлоиды, развивают крупные микроспорангии с многочисленными микроспорами тетраэдрической формы. Мегаспорангии закрывают только одну мегаспору, в которой развивается, не выходя из оболочки спорангия, женский гаметофит (заросток). Мегаспорангий покрыт оболочкой, представляющей видоизмененный спорофиллоид с лопастями и нитевидными выроста-

ми. Морфология спор не изучалась. Мегаспора, по-видимому, обладала тонкой экзиной, какая наблюдается у *Lepidocarpon* (рис. 31). Один вид. Н. карбон Англии.

### СЕМЕЙСТВО SELAGINELLACEAE METT, 1856

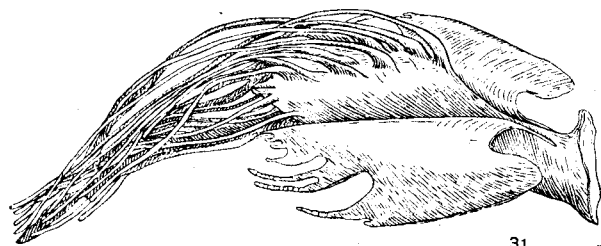
Травянистые разноспоровые растения, морфологически разнообразные — от нежных, моховидных, ползучих, до лазающих, вьющихся и дерновинных. Стебли лежачие, большей частью дорсовентральные, с прямо стоячими ветвями или реже прямо стоячие. Ветвление стеблей дихотомическое. Филлоиды простые, мелкие, в виде круглых или овальных чешуек, с одним проводящим лучком, однородные или различающиеся по форме, симметричные или асимметричные. Расположены по спирали или у дорсовентральных стеблей супротивно, чаще обычно в четырех продольных рядах. Устьица находятся на нижней стороне филлоидов, на верхней стороне у их основания развивается погруженный в ямочку язычок (лигула), малозаметный у взрослых филлоидов. У видов с лежачим или полулежачим стеблем имеются особые образования — ризофоры — корневые подставки, представляющие безлистные ветви, возникающие в местах ветвления побега, и растущие вниз, иногда попарно. Корни все придаточные, появляются на нижней стороне стебля или на верхушке ризофоров.

Стебель селлагинелл покрыт эпидермой, лишенной устьиц, за которой находится слой механических клеток, придающих прочность стеблю. Между корой и проводящими тканями стебля находится ткань из удлиненных хлорофиллоносных клеток эндодермы (трабекулы) с большими межклеточными воздухоносными пространствами. Трабекулярная ткань подходит к основанию филлоида, где имеется особая группа рыхлосоединенных клеток, через которую воздух проникает в стебель. Такое устройство коры заменяет отсутствие устьиц в эпидерме стебля. Проводящая система селлагинелл варьирует от простотелы до полициклической сифонотелы, иногда разделенной на меристелы. В ризоидах стела всегда цельная. Ксилема экзархная, метаксилема обычно состоит из лестничных трахеид.

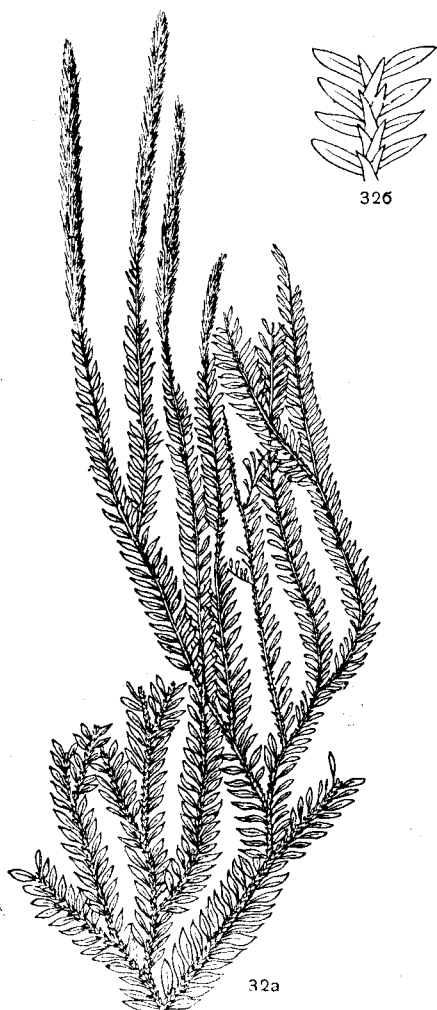
<sup>1</sup> Составлен М. О. Борсук при участии В. П. Владимирович (р. *Selaginellites*) и А. А. Любер (описание спор).



Спорофиллоиды малоотличимы от филлоидов. Спорангии развиваются эвспорангиатно, имеют почковидное или обратнойцевидное очертание и помещаются между язычком и основанием спорофиллоида, прикрепляясь к



31



32b

32a

Рис. 31—32.

31 — *Mria desmia membranacea* Bertrand; реконструкция мегаспорофилла,  $\times 15$ ; карбон, Англия (Бенсон, 1908). 32 — *Selaginellites guibieri* (Goerppert): 32a — побег с верхушечными стробилами, уменьшено; 32b — схема расположения филлоидов на побеге.  $\times 2$ ; в. карбон, Саксония (Hirmer, 1927)

нему короткой ножкой. Мега- и микроспорофиллоиды обычно собраны в одном стробиле на концах побегов, расположены по спирали. В микроспорангиях селлагинелл образуется большое количество мелких микроспор с трехлучевыми рубцами; в мегаспорангии в основном формируется одна мегаспора. Из микро- и мегаспор развиваются мужские и женские гаметофиты, из которых первые сильно редуцированы. Развитие мужского гаметофита происходит внутри нераскрывшегося микроспорангия. Зрелый гаметофит представляет собой микроспору с массой двужгутиковых сперматозоидов. Женский гаметофит тоже начинает свое развитие из мегаспоры, не выходя из спорангия и иногда достигая в нем стадии формирования архегония или даже вплоть до значительного развития зародыша. Оплодотворение и развитие зародыша происходит в раскрывшихся спорангиях, находящихся на растении или опавших на землю.

Два рода: ископаемый — *Selaginellites* и современный — *Selaginella*. С н. карбона.

*Selaginellites* Zeiller, 1906. Тип рода — *Lycopodites suissei* Zeiller, 1900; в. карбон, Франция. В ископаемом состоянии известны известные побеги, стробилы, споры. Побеги узкие, длинные, дихотомически разветвленные, покрыты тесно расположенными филлоидами, различающимися по величине и форме; нижние филлоиды сравнительно крупные, овально-ланцетные, слегка изогнутые, расположенные в два противопоставленных ряда, верхние — очень мелкие, треугольной формы, плотно прижатые к стеблю. На внутренней стороне филлоидов и спорофиллоидов, у их основания, имеется язычок (лигула). Стробилы длинные, узкие, занимают конечное положение на побегах (рис. 32). Остатки плауновых этого типа, находимые в более молодых отложениях, описываются под родовым названием *Selaginella*, что указывает на более тесную связь их с современным родом *Selaginella*. Среди изолированных ископаемых спор встречаются формы, напоминающие типы современных селлагинелл, описываемые под современным родовым названием *Selaginella*. Споры с трехлучевой щелью диаметром 40—70  $\mu$ , треугольные или округлые. Экзина с перепончатой оторочкой, расположенной по экватору. Поверхность экзины гладкая, мелкозернистая, точечная, мелко- или крупнобугорчатая, иногда с короткими или длинными выростами или шипами (рис. 33—41). До 20 видов. Н. карбон — в. мел. Юра Забайкалья, н. мел Приморья; карбон Германии, Бельгии, Англии, Франции, триас Гренландии, н. мел Англии, палеоцен Америки.

## ПОРЯДОК LEPIDODENDRALES. ЛЕПИДОДЕНДРОВЫЕ<sup>1</sup>

Спорофиты большинства представителей порядка — крупные древовидные разноспоровые растения со способностью к вторичному утолщению стебля и корней, реже (в более позднюю эпоху) — мелкие, редуцированные формы. Стебли с дихотомически разветвляющимся основанием и дихотомирующей, реже неразветвленной верхушкой. У редуцированных форм ветвление выражено неотчетливо или внешне почти не проявляется.

Подземные дихотомические разветвления основания стебля — ризофоры-стигмарины (*Stigmalaria*) несут придаточные корни (аппендиксы), после отпадения которых на поверхности коры ризофоров остаются округлые рубчики (стигмы — табл. XVI, фиг. 3). Поверхность коры на стволе несет следы опавших филлоидов в виде листовых рубцов, сидящих на специальных образованиях коры, так называемых листовых подушках, или расположенных непосредственно на коре в строго определенном порядке. Филлоиды линейные, линейно-ланцетные, обычно относительно мелкие или значительно более крупные, снабжены у основания язычком. Спорофиллоиды собраны в стробилы.

Порядок объединяет шесть семейств: *Prelepidodendraceae*, *Lepidodendraceae*, *Bothrodendraceae*, *Sigillariaceae*, *Lepidocarpaceae*, *Pleurogomeiaceae*.

Споры, достоверно принадлежащие семействам *Lepidodendraceae*, *Sigillariaceae*, *Bothrodendraceae*, *Lepidocarpaceae*, изучены очень слабо, большей частью из единичных изолированных спорношений. Несколько больший материал имеется по сем. *Lepidodendraceae*. Хорошо изучены споры *Pleurogomeiaceae*, полученные из мега- и микроспорангиев стробила *Pleuromeia*.

### СЕМЕЙСТВО PRELEPIDODENDRACEAE DANSE-CORSIN, 1958

Растения древовидные с дихотомическим ветвлением спорофита. Листовые подушки отчетливые, удлиненные, симметричные, расположены горизонтальными или вертикальными рядами, равномерно выпуклые, лишены кля. Листовой рубец отчетливый, плоский, довольно крупный, округлого очертания, расположен

в самой верхней части подушки, несет в центре один крупный рубчик от выхода сосудистого пучка в филлоид. Парихны отсутствуют. Отсутствие лигулы не доказано. От листового рубца книзу протягивается более или менее длинный невысокий валик, соответствующий месту прикрепления низбегающей основной части филлоидов. Последние были опадавшими, шиловидными, длинными. Спорангии, вероятно, характеризовались боковым расположением. Два рода: *Prelepidodendron* и *Siberiodendron*. Н. карбон.

*Prelepidodendron* Dansé-Corsin, 1958, s. lato. Тип рода — *Lepidodendropsis cyclostigmatoides* Jongmans, Gothan, Dargah, 1937; н. карбон, США. В ископаемом состоянии обильные стерильные ветви и фертильные отпечатки коры. Листовые подушки среднего размера, симметричные, расположены в пологих, спиральных, иногда почти правильных горизонтальных рядах, более или менее сближенные, четко ограниченные, в очертании от широколанцетных до удлиненно-обратнояйцевидных, иногда почти прямоугольные, с широким закругленным верхним и острым нижним концами. Смежные подушки не соединяются друг с другом концами. В верхней, более приподнятой части подушки расположен отчетливый, плоский, круглый или широкоэллиптический листовый рубец. Центральный рубчик крупный, резко выражен. Продольный валик разной длины, малоотчетливый (рис. 42, 43, 44). Филлоиды шиловидные, спорангии крупные. Пять видов. Н. карбон. Турне — виле Минусинской котловины, Рыбинской впадины, Тувы; н. карбон Монголии, шт. Пенсильвания (США).

*Siberiodendron* Radzenko, 1955. Типовой вид — *S. elongatum* Radzenko, 1955; намюр (низы острогской свиты), Кузбасс. В ископаемом состоянии известны отпечатки коры. Листовые подушки расположены в правильных вертикальных и одновременно в спиральных рядах. Они гладкие, более или менее выпуклые, симметричные, в очертании от обратнояйцевидных до веретеневидных, с закругленным верхним концом и длинным острым нижним концом, постепенно сходящим на нет. В верхней, более приподнятой части подушки расположен плоский, крупный, круглый, слабо оконуренный листовый рубец с одним резко выраженным рубчиком в центре. На некоторых остатках над верхним краем листовой подушки четко наблюдается довольно крупный бугорок, возможно, соответствующий месту прикрепления утерянного спорангия (для лигулы он

<sup>1</sup> Составлено Е. О. Новик при участии М. О. Борсук (характеристика порядка *Lepidodendrales*, а также роды *Bergeria*, *Knorria*, *Belonophyllum*, *Lepidostrobohyllum*, *Kazakhiodendron*, *Viatscheslavia*, *Rhizodendron*, дополнения (анатомия) к родам *Lepidodendron*, *Sigillaria*, сем. *Lepidocarpaceae*, *Pleurogomeiaceae*), А. А. Любер (споры), Г. П. Радченко (сем. *Prelepidodendraceae*).

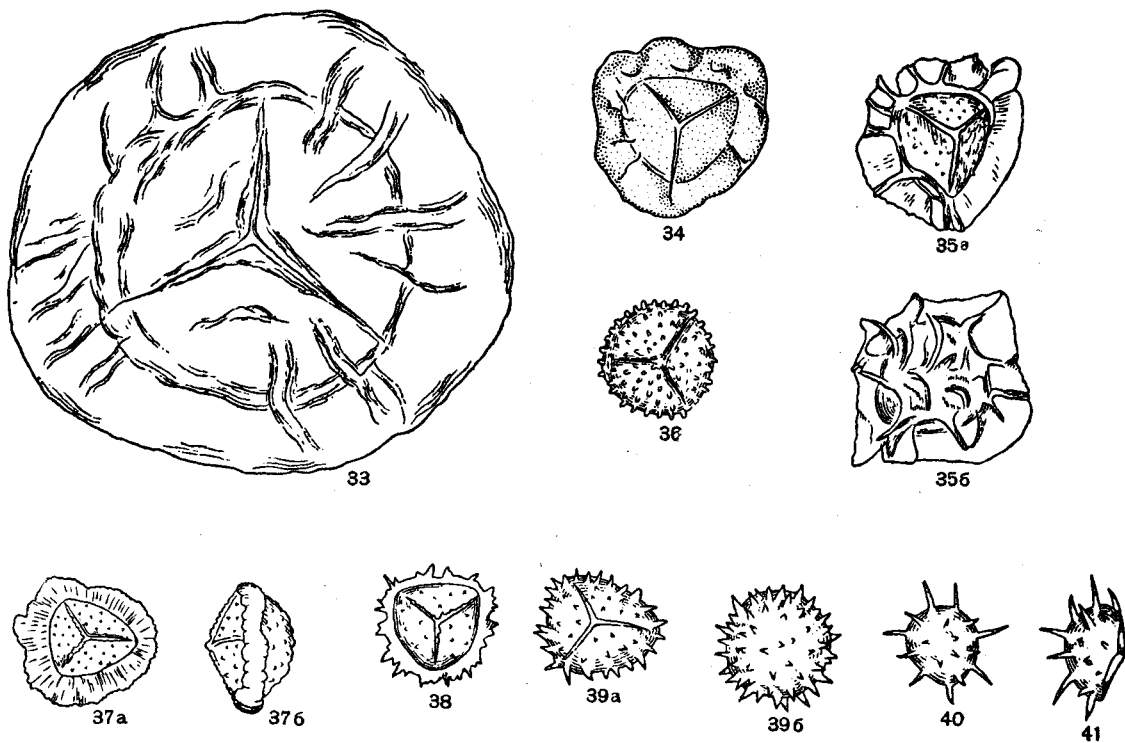


Рис. 33—41.

33 — *Zonotriletes psilopterus* Luber: спора,  $\times 450$ ; пермь, Тунгусский бассейн (колл. А. А. Любер). 34—*Selaginella arenicula* Underw.: спора,  $\times 450$ ; соврем. (Nox, 1950). 35a, 35b — *Selaginella semicordata* Spring: споры,  $\times 450$ ; соврем. (Nox, 1950). 36 — *Selaginella polystachya* (Warb.) Hieron.,  $\times 450$ ; соврем. (Nox, 1950). 37a, 37b — *Selaginella stellata* Spring: споры,  $\times 450$ ; соврем. (Nox, 1950). 38 — *Selaginella pedata* Klotzsch.: споры,  $\times 450$ ; соврем. (Nox, 1950). 39a, 39b — *Selaginella uncinata* Spring.: споры,  $\times 450$ ; соврем. (Nox, 1950). 40 — *Selaginella spanieleva* Alston: споры,  $\times 450$ ; соврем. (Nox, 1950). 41 — *Selaginella brooksii* Hieron: спора,  $\times 450$ ; соврем. (Nox, 1950)

расположен слишком высоко над листовой подушкой). Два вида (рис. 45). Намюр (низы острогской свиты) Кузбасса.

#### СЕМЕЙСТВО LEPIDODENDRACEAE ENDLICHER, 1836

Мощные деревья до 30 м высоты и 2 м в поперечнике у основания, дихотомически ветвящиеся (рис. 47, 48). Поверхность стволов и ветвей покрыта правильными рядами спирально расположенных листовых подушек от веретеновидного до ромбического и округлоэллиптического очертания, на которых прикреплялись филлоиды. Филлоиды простые, с язычком при основании, с одной жилкой, линейные до ланцетных, небольшие или мелкие, особенно на молодых побегах, но иногда достигающие в длину 0,5 м и более (рис. 49). Спорофиллоиды собраны в стробилы. В окаменелых стволах лепидодендровых различают следующие зоны тканей в направлении к поверхности ствола: 1) центральная стела, содержащая проводящие элементы, у некоторых форм с сердцевинной (паренхимой) в центре; 2) зона вторичной древесины, образу-

ющая сплошной цилиндр; 3) кора, распадающаяся на внутреннюю и внешнюю части; 4) внешняя субэпидермальская ткань и кожица. Семейство объединяет пять родов: *Lepidodendron*, *Lepidophloios*, *Pholidophloios*, *Kazakhiodendron*, *Viatsheslavica*. Появившись в н. карбоне, представители семейства достигли расцвета в ср. карбоне и постепенно вымерли к н. перми.

*Lepidodendron* Sternberg, 1820. Тип рода *L. dichotomum* Sternberg, 1820; в. карбон, Чехословакия. В ископаемом состоянии встречаются отпечатки коры, различной степени сохранности облиствененные ветви, спороносные шишки, спорофиллоиды, споры, реже большие или не очень большие участки окаменелых стволов и корневой системы. Кора покрыта выпуклыми листовыми подушками ромбической или веретенообразной формы, соприкасающимися или отстоящими, расположенными по спирали, с оттянутыми и слегка загнутыми верхним и нижним концами, или концы подушек укорочены, незагнуты (табл. XV, фиг. 6 и 8; табл. XVI, фиг. 1). Посредине или ближе к верхнему краю

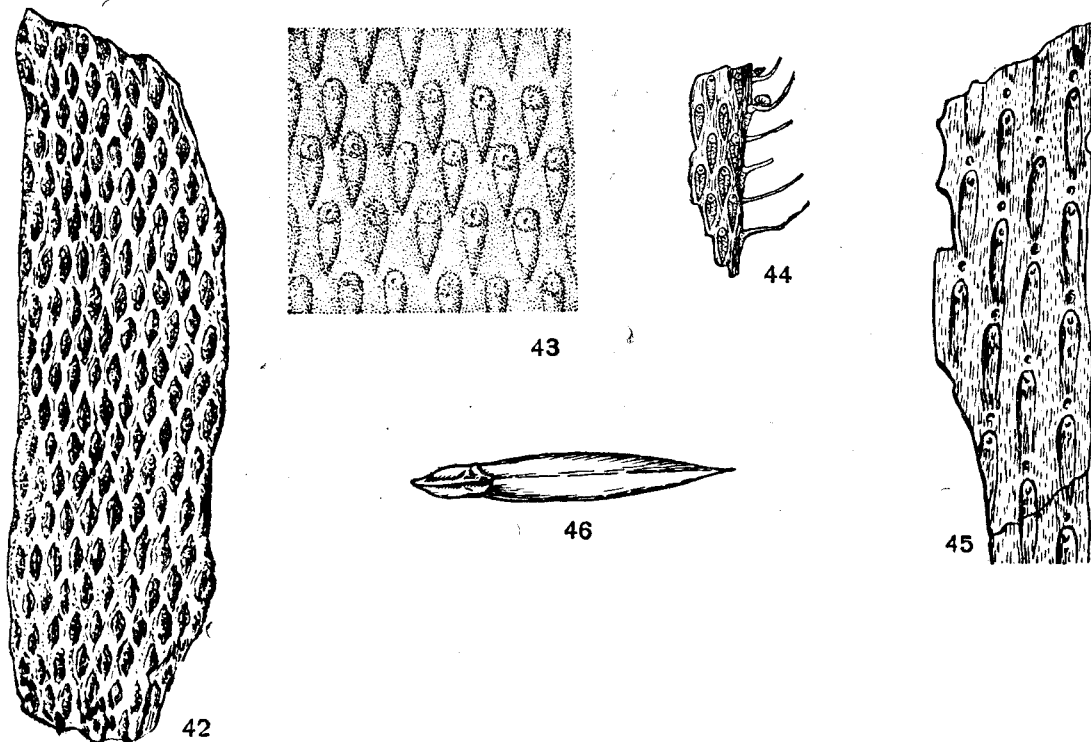


Рис. 42—46.

42 — *Prelepidodendron varium* Radczenko: отпечаток коры; н. карбон, Минусинская котловина (Радченко, 1960). 43 — *Prelepidodendron varium* Radczenko: отпечаток коры; н. карбон, Минусинская котловина (колл. Г. П. Радченко). 44 — *Prelepidodendron varium* Radczenko: участок облиственного побега с вегетативными и спороносными филлоидами вверху; н. карбон, Минусинская котловина (колл. Г. П. Радченко). 45 — *Siberiodendron elongatum* Radczenko: участок коры,  $\times 1,5$ ; н. карбон (острогская свита), Кузбасс (Радченко, 1955). 46 — *Lepidophyllum lanceolatum* Lindley et Hutton; ср. карбон, Донбасс (Залесский, 1907)

подушки (чаще в ее верхней трети) расположен листовая рубец — место отпадения листа (рис. 50). Над листовым рубцом находится маленький рубчик, соответствующий входу в язычковую камеру, язычку или лигуле. Листовой рубец несет на себе три рубчика: средний рубчик листового следа, отмечающий точку выхода проводящего пучка из ствола или ветви в лист, и два боковых (парихны), представляющих точки вступления в лист тяжей воздухоносной ткани — аэренхимы. Листовой рубец делит подушку на две части: над рубцом расположено меньшее, верхнее поле подушки, под рубцом — большее, нижнее, поле. На нижнем поле, непосредственно под рубцом, находятся два рубчика, представляющие выходы воздухоносной ткани непосредственно в воздухе (парихны). Верхнее и нижнее поля листовой подушки разделены на две половины более или менее ясно выраженным продольным ребром, или килем, несущим иногда поперечные морщинки. Проводящая система лепидодендронов протостелическая или чаще сифоностелическая, имелись и

переходные формы от протостелы к сифоностеле, отличающиеся смешанной сердцевинной стебля. У некоторых форм главный стебель был сифоностелический, а тонкие молодые побеги — протостелические. Молодые лепидодендроны обладали протостелой. Анатомическое строение стебля хорошо изучено у *Lepidodendron vasculare* Binney, отличающегося смешанной сердцевинной (рис. 51). Сердцевина *L. vasculare* состояла из паренхимы и коротких трахеид. Ксилема была экзархной. Трахеиды метаксилемы и вторичной ксилемы были длинные, с лестничными, окаймленными порами. За цилиндром вторичной ксилемы следовал слой камбия, за которым находился луб (флоэма), окруженный перидермой. Кнаружи от него располагался слой первичной коры, имеющей сложное строение и распадающейся на внутреннюю и внешнюю части с сильно вторично развитым слоем перидермы. Во внутренней коре брали начало лакуны воздухоносной ткани, которая затем в виде паренхимных тяжей пронизывала весь слой коры. Проходя через внешнюю кору,



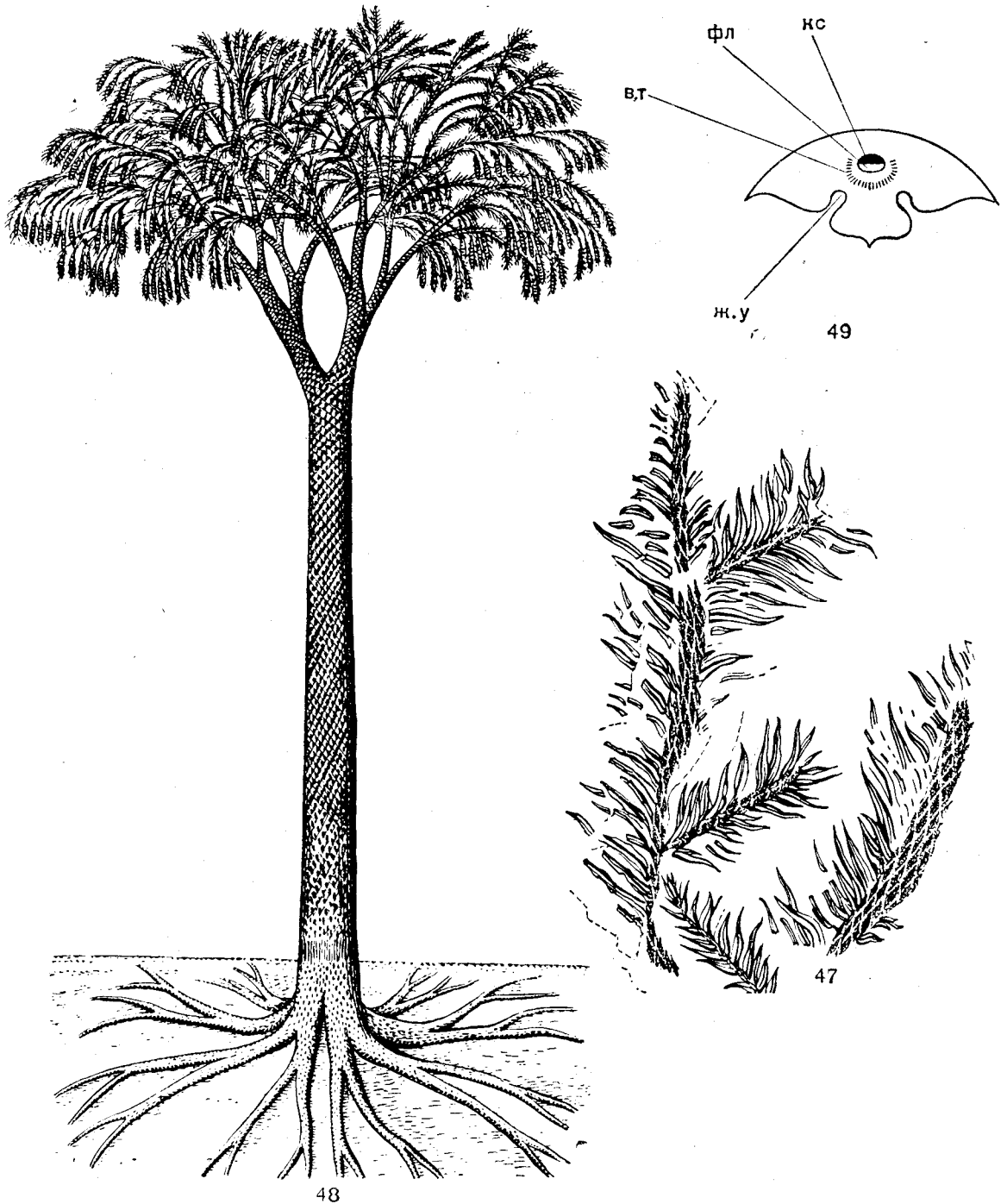


Рис. 47—49.

47 — *Lepidodendron acuminatum* Goerpert; облиственные побеги; н. карбон, восточный склон Урала (Чиркова, 1937).  
 48 — *Lepidodendron*: реконструкция дерева *L. obovatum* Sternberg со стробилами на концах тонких дихотомизирующих побегов (Hirmer, 1927). 49 — схема строения листа *Lepidodendron*: кс — ксилема, фл — флоэма, в.т — воздухоносная ткань, ж.у — желобки с устьицами (Hirmer, 1927)

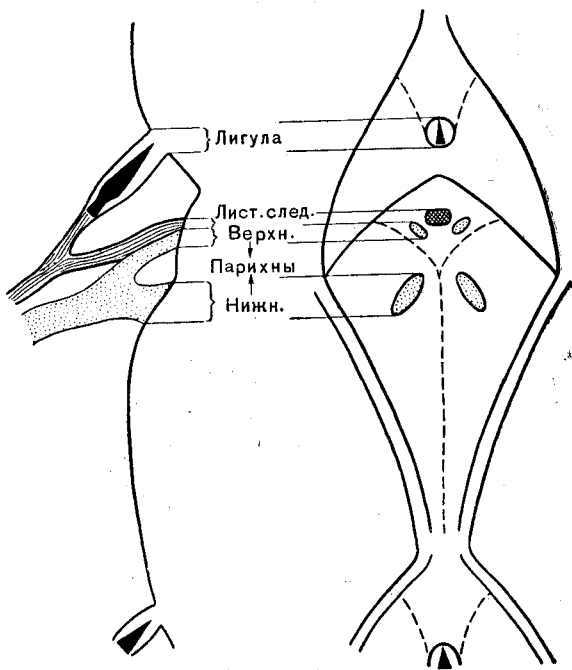


Рис. 50. Схема строения листовой подушки у лепидодендрона (Zimmermann, 1930)  
(слева — продольный разрез, справа — вид прямо)

паренхимные тяжи, дихотомически разветвляясь выходили наружу; одна пара сопровождала с обеих сторон проводящий пучок, входя совместно с ним в филлоид (парихны листового рубца), вторая выходила непосредственно на поверхность подушки под листовым рубцом (нижние парихны). Во внешней части первичной коры были заложены элементы механической ткани, придающей прочность стволу. Следующая за ней к периферии внутренняя часть перидермы, толстая, богатая склеренхимой, осуществляла опорные функции и была отделена от наружной тонким слоем феллогена. На наружной поверхности коры развивались листовые подушки.

В развитии р. *Lepidodendron*, существовавшего с н. карбона по н. пермь, различаются две стадии. В раннем карбоне (визе — низы ср. карбона) он был представлен секцией *Volkmannianum*, в которую объединены виды с более примитивным строением, сменяющиеся позже типичными каменноугольными лепидодендронами, объединенными в секцию *Obovatum*. Описано свыше 100 видов.

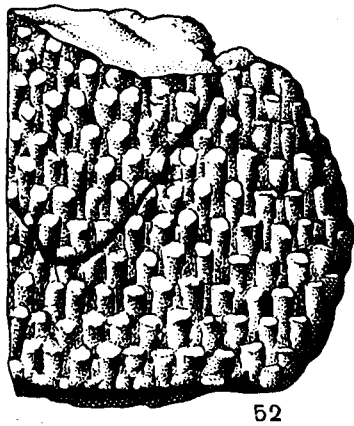
Секция *Volkmannianum* Novik, 1952, Тип секции — *Lepidodendron volkmannianum* Sternberg, 1825; н. карбон, Германия. Листовые подушки то полукруглые, расширенные кверху и суженные книзу, со срезанными верхним и ниж-

ним концами, расположенные скорее по вертикали, чем по диагонали (табл. XV, фиг. 6), то удлинненно-веретенообразные с длиной, в 2 раза превышающей ширину, с верхним и нижним окончаниями, вытянутыми в острый кончик, но не соединяющимися, а только соприкасающимися с соседними листовыми подушками; или удлинненно-веретенообразные с длиной, в 5—8 раз превышающей ширину, и особой неправильно-ромбической и округло-ромбической формой листового рубца. Около 15 видов. Н. карбон — низы ср. карбона. Визе — намыр Львовско-Брестской впадины, Донбасса, Подмосковного бассейна, Мугоджар; н. карбон — низы ср. карбона Евразии; каменноугольный известняк Англии, кульм и низы продуктивного карбона Германии, Франции и М. Азии, н. карбон Чехословакии (островские и вагштедские слои).

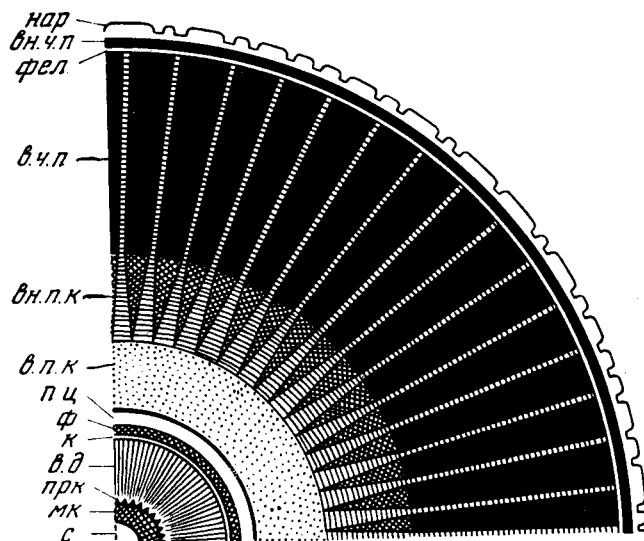
Секция *Obovatum* Novik, 1952. Тип секции — *Lepidodendron obovatum* Sternberg, 1820; в. карбон, Германия. Листовые подушки ромбической или удлинненно-ромбической до веретенообразной формы (табл. XV, фиг. 8; табл. XVI, фиг. 1), расположенные по парастихам, с прилежащими, более или менее соединяющимися верхними и нижними концами соседних подушек, отогнутыми в противоположные стороны. Ближе к верхнему краю листовых подушек или посредине находится листовый рубец с ясно заметными тремя рубчиками. Выше и ниже листового рубца проходит киль, часто пересеченный поперечными морщинками. Около 40 видов. Н. карбон — н. пермь. Визе — ср. карбон Львовско-Брестской впадины, карбон Донбасса, Ср. Поволжья, С. Кавказа, Казахстана; вестфал Англии, Франции, Голландии. Германии, М. Азии; пенсильванец С. Америки, карбон — н. пермь Китая (Кайпин).

От степени сохранности ствола *Lepidodendron* до фоссилизации зависит та или иная морфология отпечатков поверхности коры, которые условно описываются под особыми родовыми названиями: *Bergeria*, *Knorria*, *Aspidiaria*. Особые родовые названия установлены также для вегетативных и споронных филлоидов лепидодендронов: *Lepidophyllum*, *Belonophyllum*, *Lepidostrobophyllum* и для стробилов — *Lepidostrobus*.

*Bergeria* Presl, 1838. Тип рода — *B. acuta* Presl, 1838; карбон, Чехословакия (Богемия). Отпечатки стволов *Lepidodendron*, лишенных ткани кожицы до фоссилизации. На поверхности отпечатка наблюдаются слабо отграниченные листовые подушки с рубцом листового следа, расположенным ниже, чем на соответственной подушке полностью сохранившейся коры растений (табл. XVI, фиг. 5). Карбон СССР, З. Европы, Китая, С. Америки.



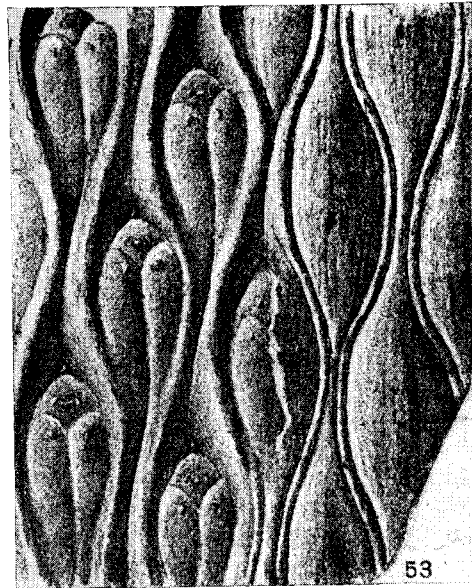
52



51

Рис. 51—53.

51—схематический поперечный разрез через ствол *Lepidodendron vasculare* Binney: с—сердцевина, мк—метаксилема, прк—протоксилема, в. д—вторичная древесина, к—камбий, ф—флоэма, пц—перикцикл, в. п. к—внутренняя первичная кора с эндодермой внутри, вн. п. к—внешняя первичная кора (просто заштрихованная—паренхиматическая, накрест—механическая ткань), в. ч. п—внутренняя часть перидерма, фел—фелоген, вн. ч. п.—внешняя часть перидерма, нар—наружная часть первичной коры с листовыми подушками (Higmer, 1927). 52—*Knorria* sp.: состояние сохранения коры *Lepidodendron* (колл. Г. П. Радченко). 53—отпечаток коры *Lepidodendron* с хорошо сохранившимися листовыми подушками (слева) и с декортицированным участком типа сохранения *Aspidiaria* (справа), представляющим более глубокую часть, обратную сторону внешней части коры; карбон, Германия (Potonié, 1905)



53

*Knorria* Sternberg, 1825. Тип рода—*K. imbricata* Sternberg, 1825; карбон, Германия. Отпечатки или (чаще) каменные ядра стволы лепидофитов, потерявших до фоссилизации не только наружные ткани кожицы, но и более глубокие части коры. На отпечатках листовые подушки обычно совсем не видны, а сохраняются лишь листовые следы с парихнами, имеющие вид прямых выпуклых, направленных вертикально валиков (рис. 52; табл. XVI, фиг. 4). Карбон СССР, З. Европы, Китая, С. Америки.

*Aspidiaria* Presl, 1838. Тип рода—*A. schlothemina* Presl, 1838; карбон, Чехословакия (Богемия). Отпечаток (слепок) обратной (внутренней) стороны поверхностных частей

коры *Lepidodendron* (рис. 53), обнаруживающий более глубокие части коры, чем *Bergeria*. Карбон Юга СССР, З. Европы, Китая, С. Америки.

*Belonophyllum* Zalesky, 1934, Тип рода—*B. aciculatum* Zalesky, 1934; ср. карбон, С. Кавказ. Игольчатые жесткие узколинейные филлоиды *Lepidodendron* или *Lepidophloios* пробегают одной жилкой. На нижней поверхности филлоидов вдоль килля, соответствующего жилке, с каждой стороны проходит желобок, в котором находились устьица; длина филлоидов свыше 6 см, ширина 2 мм. Известен один сборный вид. Ср. карбон (московский ярус) С. Кавказа.

*Lepidostrobophyllum* Hirmer, 1927. Тип рода — *Lepidophyllum majus* Brongniart, 1828; карбон, Англия. Изолированные спорофиллоиды линейно-ланцетные, у верхушки заостренные, с хорошо заметной средней жилкой. Основание клиновидное, снабжено срединной складкой. На верхней стороне основания спорофиллоидов находилось по одному спорангию. Могли принадлежать как р. *Lepidodendron*, так и *Lepidophloios* (рис. 46; табл. XV, фиг. 7). Около 10 видов. Н. — ср. карбон. Ср. карбон Донбасса; н. карбон Чехословакии (гульштинские сланцы ниже островских слоев), ср. карбон (вестфал) Франции, Бельгии, Голландии, Германии.

*Lepidostrobus* Brongniart, 1828. Тип рода — *L. ornatus* Brongniart, 1828; вестфал, Франция. Формальный род, охватывающий стробилы (спороносные шишки) лепидодендронов. Стробилы цилиндрической формы, продолговатого или яйцевидного очертания длиной до 25 см, шириной 2—5 см. Ось стробила несет тесно сближенные между собой или более свободные спорофиллоиды, морфологически отличающиеся от стерильных филлоидов. Спорофиллоиды состоят из горизонтальной части, к которой прикреплялся сросшийся с нею по всей длине спорангий, и вертикально поднятой верхушки. Верхушки спорофиллоидов, соприкасаясь между собой по краю стробила, защищали находившиеся в нем спорангии. Стробилы — как обоеполые, так и раздельнополые. В обоеполых стробилах микроспорангии располагались в верхней части, микроспорангии — в нижней. В микроспорангии развивалось большое количество мелких микроспор (от 0,02 до 0,03 мм), в мегаспорангии — от 1 до 16 мегаспор (от 0,3 до 3 мм) (рис. 54; табл. XVI, фиг. 2).

Для отдельных изолированных спорофиллоидов и филлоидов *Lepidodendron* Броньяр (1828) установил название *Lepidophyllum*; позже Хирмер (Hirmer, 1927) описывает спорофиллоиды как *Lepidostrobophyllum*. Около 10 видов.

В настоящее время некоторые стробилы привязаны к определенным лепидодендронам, а именно:

#### Ствол

*Lepidodendron acuminatum* (Goepfert)  
Zeiller  
*Lepidodendron veilheimii* Sternberg  
*Lepidodendron aculeatum* Sternberg

#### Спороносные шишки

*Lepidostrobus zaleskyi* Tschirkova  
*Lepidostrobus veilheimianus* Sternberg  
*Lepidostrobus variabilis* Lindley et Hutton

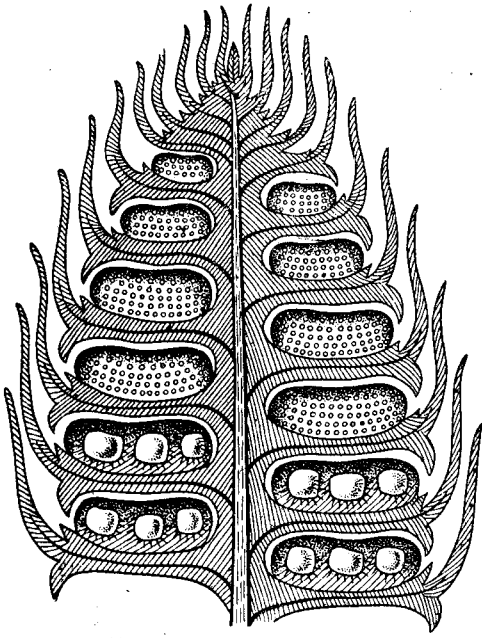
Примечание. Аналогичные или близкие изолированные споры, рассматриваемые как споры лепидодендронов, известны под названием *Zonotriletes*

Мегаспоры, выделенные из шишек *Lepidostrobus*, — трехлучевые, диаметром 80—120 м. Арея разрослась в виде вытянутого клюва с гладкой экзиной. Тело округлое или удлиненное (овальное). Экзина толстая, гладкая или с утолщениями при основании, неветвистыми шипами или редкими бугорками. Присутствие клювовидного выроста служит важным диагностическим признаком для мегаспор данного семейства (споры типа *Lagenicula*, рис. 55—56). Подобные мегаспоры найдены в изолированном состоянии. Микроспоры, извлеченные из стробилосов лепидодендроновых, — трехлучевые, диаметром 20—35 м. Очертания округло-треугольные. Длина лучей почти равна радиусу тела. По экватору споры имеет узкая оторочка, несколько утолщенная по краю или в месте прикрепления к телу. Экзина от тонкой точечной мелкозернистой до мелкобугорчатой и шиповатой, реже почти гладкая (рис. 57). Н. и ср. карбон. Визе — на юр Львовской впадины, н. — ср. карбон Донбасса ( $C_1^2$  —  $C_2^7$ ), н. карбон восточного склона Урала; вестфал Германии, Голландии, М. Азии, пенсильваниен С. Америки.

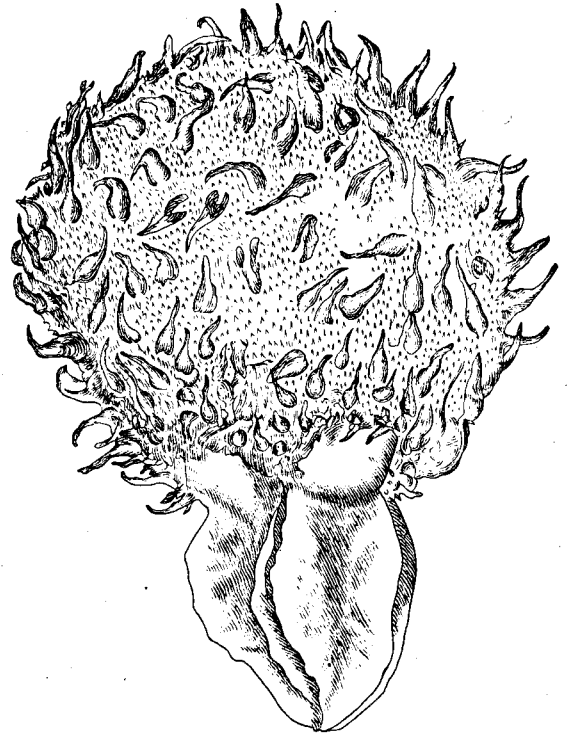
*Lepidophloios* Sternberg, 1825. Тип рода — *Lepidodendron laricinus* Sternberg, 1820; в. карбон, Германия. В ископаемом состоянии встречаются отпечатки стволов и ветвей, носящих название галониальных. Характерным признаком коры р. *Lepidophloios* является строение листовых подушек ромбической формы, вытянутых в поперечном направлении. Листовой рубец ромбического очертания, поперечно вытянутый, с закругленными верхним и нижним углами и сильно заостренными боковыми углами, находится в нижней части листовой подушки. Внутри листового рубца, как у *Lepidodendron*, имеются три точковидных рубчика из них средний соответствует выходу листового следа, боковые — выходам парихн; над листовым рубцом заметна ямка лигулы. Филлоиды *Lepidophloios* иглообразные, узкие, ланцетные или удлиненно-ланцетные, пробегаются одной жилкой, напоминают филлоиды *Lepidodendron*. Анатомическое строение *Lepidophloios* аналогично строению *Lepidodendron*. Галониальные

*pusillus* (Ibrahim) Waltz (рис. 576), *Zonotriletes subtriqueartus* Lubert, *Lycospora* Potonié.

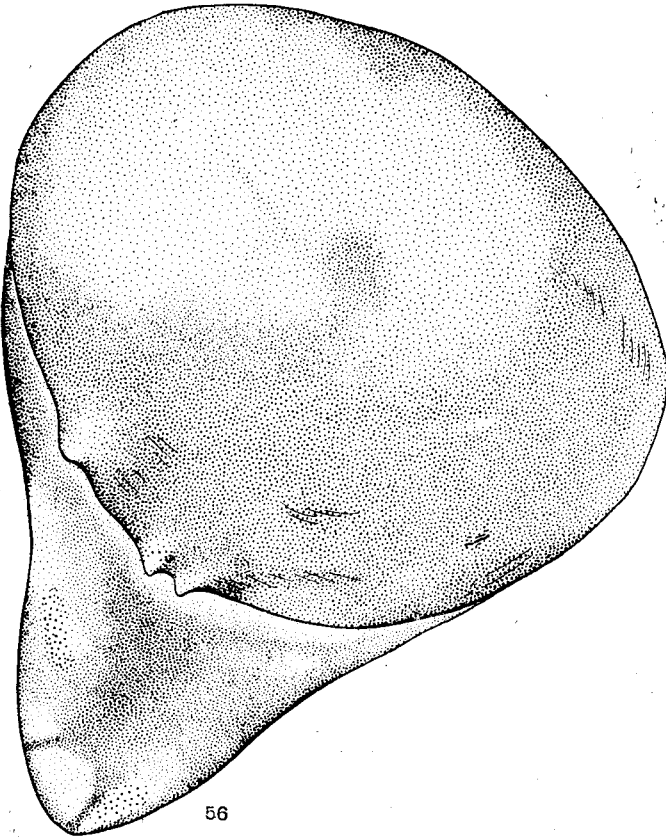




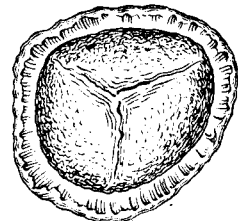
54



55



56



57

ветви были известны раньше вне связи со стволами *Lepidophloios* и описывались в качестве особого, самостоятельного рода *Halonia* (Lindley et Hutton, 1831—1837). Ветви иногда дихотомирующие, с ясно выступающими на поверхности ромбическими поперечно вытянутыми бугорками, а также с бугорками, тесно расположенными в спиральном порядке, вытянутыми сверху вниз. Назначение галониальных ветвей неясно; возможно, на них сидели спороносные шишки, по-видимому, на опадавших ветвях (рис. 58—61, табл. XVII, фиг. 1, 2). Около 10 видов. Н. — ср. карбон. Намюр Львовской впадины, н. — ср. карбон Донбасса (свиты  $C_1^2$  —  $C_2^3$ ), Евразии, верхи ср. карбона С. Кавказа; н. карбон Англии, Германии, Чехословакии, вестфал Англии, Франции, Бельгии, Голландии, Германии, Польши.

*Pholidophloios* Zalesky, 1934. Тип рода — *Ph. calmiusicus* Zalesky, 1934; ср. карбон, Донбасс. В ископаемом состоянии известны остатки коры. Кора с ясно выступающими, расположенными по спирали (в парастихах) сравнительно крупными листовыми подушками более или менее ромбического очертания. Верхние и нижние края подушек остроконечны; верхние слегка дугообразно изогнуты с загибом наружу, нижние, наоборот, образуют заостренный угол с загибом внутрь; боковые углы подушек слегка закругленные. На выступающей средней части подушки, ближе к нижнему углу, находится крупный вдавленный листовый рубец неправильно-ромбического очертания; верхний край его дугообразно закруглен, боковые углы округлены и направлены вниз; нижние края аркообразно вогнуты, образуют оттянутый нижний угол. В центре листового рубца находится только один крупный рубчик листового следа треугольного или округлого очертания. Над рубцом, на верхушке небольшой выпуклости листовой подушки, помещается крупное треугольное углубление — след от входа в язычковую камеру (лигула). Верхушка, на которой расположена лигула, ограничена треугольным вдавлением, за которым верхний край подушки приподнят в виде валика, с неясными продольными морщинками или иногда с коротким неотчетливым килем. Нижняя часть листовой подушки уплощенная, иногда покрытая

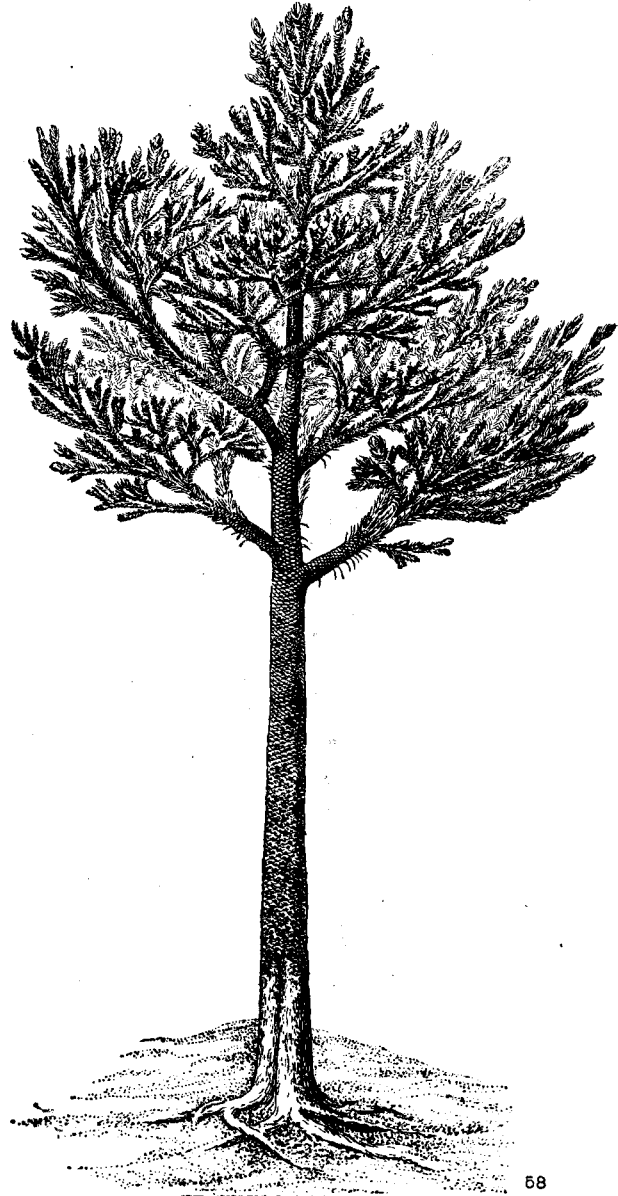
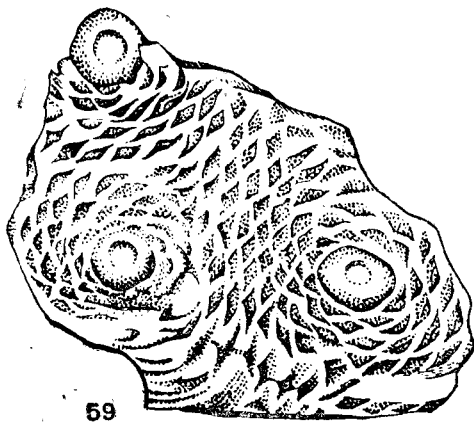


Рис. 58. *Lepidophloios laricinus* Sternberg: реконструкция дерева (Залесский и Чиркова, 1938)

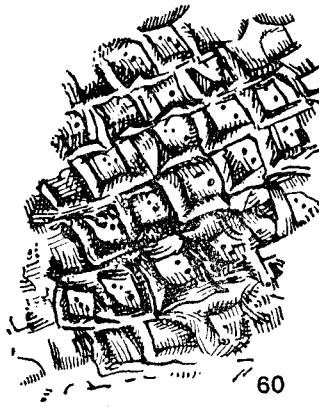
продольными морщинками или струйчатая (рис. 62). Известен только один вид. Ср. карбон Донбасса (свита  $C_2^3$ ).

Рис. 54—57.

54 — *Lepidostrobus*: схема строения гетероспоровой шишки *Lepidodendron* (с каждой стороны вверху по четыре микроспорангия, внизу — по два мегаспорангия, перед спорангием лигула) (Zimmermann; 1930). 55 — мегаспора *Lagenicula horrida* Zerdth.  $\times 50$ ; н. и ср. карбон, З. Европа (Potonié et Kremp, 1954). 56 — мегаспора *Lagenicula* sp.,  $\times 50$ ; н. карбон, Казахстан (колл. А. А. Любер). 57 — микроспора *Lepidozon otriletes pusillus* (Ibr.),  $\times 600$ ; ср. карбон Донбасс (колл. А. А. Любер)



59



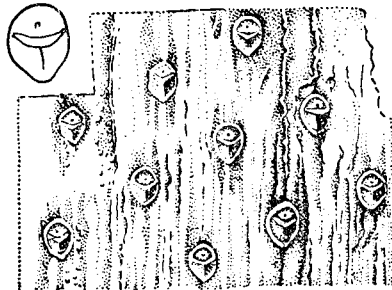
60



61



62



63

Рис. 59—63.

59 — *Lepidophloios laricinus* Sternberg: участок побега с галонными рубцами,  $\times 1/2$ ; ср. карбон, Донбасс (Залесский, 1907). 60—*Lepidophloios laricinus* Sternberg: участок побега,  $\times 2$ ; ср. карбон (свита  $C_1^1$ ), Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938). 61—*Lepidophloios laricinus* Sternberg: участок побега; ср. карбон (свита  $C_1^1$ ), Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938). 62—*Pholidophloios calmiusicus* Zalesky: участок коры; ср. карбон (свита  $C_2^5$ ), Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938). 63 — *Kazakhiodendron karagandense* Votsuk: участок коры; ср. карбон, Караганда (колл. М. О. Борсуку)

*Kazakhiodendron* Votsuk, 1956. Тип рода — *Kazakhiodendron karagandense* Votsuk, 1956; ср. карбон (вестфал), Карагандинский бассейн. В ископаемом состоянии известна только кора, несущая листовые подушки. Кора морщинистая, с короткими извилистыми утолщениями кутикулы, сгущенными у листовых подушек. Листовые подушки мелкие — длиной 3—4 мм, шириной 2—3 мм, плоские; расположены в парастихах в шахматном порядке, на значительном расстоянии друг от друга. Очертания подушек от эллиптического до широкоэллиптического; верхний край округленный, нижний — ширококлиновидный с едва приподнятым, оттянутым наподобие мысика кончиком. В верхней части подушки, ближе к ее середине, расположен листовый рубец седлообразного или близкого к треугольному очертанию, занимающий всю ширину подушки. Над рубцом отчетливо выделяется лигулярная

ямка; под рубцом, на нижнем поле подушки, прослеживается короткий, слабый, не всегда отчетливо выраженный киль; на рубце следы проводящего пучка и парихн неотчетливые или в основном не наблюдаются вовсе (рис. 63). Один вид. Ср. карбон (верхи карагандинской свиты) Карагандинского бассейна.

*Viatscheslavia* Zalesky, 1936, emend. Neuburg, 1960. Тип рода — *V. vorcutensis* Zalesky, 1936; н. пермь, Печорский бассейн (Воркутское месторождение). В ископаемом состоянии известны участки побегов, отпечатки коры и филлоиды. Кора с небольшими, несколько выступающими листовыми подушками, соприкасающимися между собой или разделенными промежутками коры. Листовые подушки овально-ромбические, продольно-овальные или округлые, с небольшой остроугольной выемкой по верхнему краю или без нее; разделены тонким поперечно извилистым гребешком на верхне

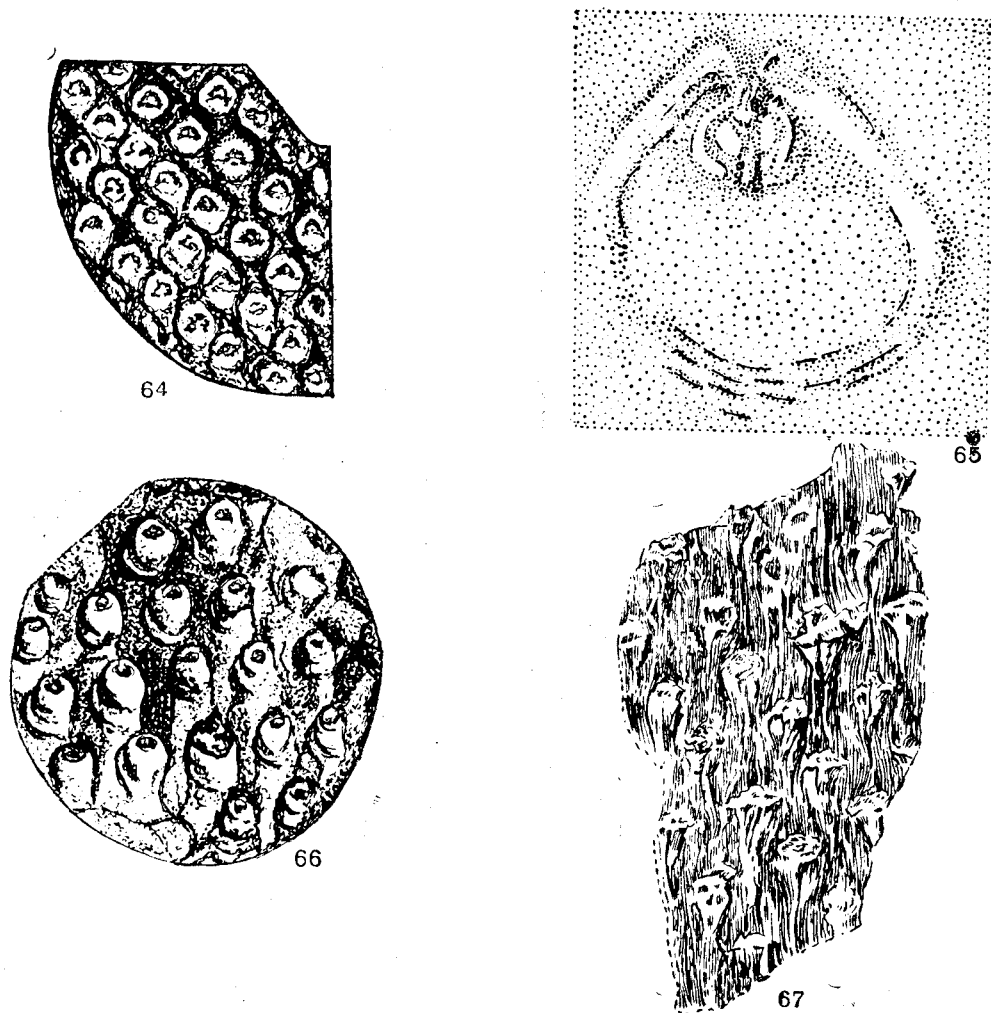


Рис. 64—67.

64 — *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky, emend. Neuburg: участок внутренней поверхности коры; н. пермь, воркутская серия, Печорский бассейн (Нейбург, 1960). 65 — *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky, emend. Neuburg: отпечаток отдельной листовой подушки,  $\times 7$ ; н. пермь, Печорский бассейн (Нейбург, 1960). 66 — *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky, emend. Neuburg: н. пермь, Печорский бассейн (Нейбург, 1960). 67 — *Rhizodendron rossicum* Zalessky: участок коры; н. пермь, Донбасс (Залесский, 1937)

и нижнее поля. Нижнее поле более выпуклое, гладкое, верхнее немного покатое от гребешка вперед, с несколько оттянутыми вниз боковыми углами. Листовой рубец, округлый, поперечно-овальный или сердцевидный, помещается в середине верхнего поля листовой подушки и слегка вдавлен в него; несет три рубчика; центральный — от выхода проводящего пучка и два боковых — следы парихн. Над листовым рубцом помещается рубчик от входа в язычковую камеру (рис.64—66). Длинные линейные филлоиды, связываемые с видом *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky, рассматриваются в качестве особого, формального рода *Viatcheslaviophyllum*

Neuburg, 1960, тип рода — *Viatcheslaviophyllum vorcutense* Neuburg, 1960. Пять видов. Пермь. Печорский бассейн (Воркутское месторождение).

Под родовыми названиями *Knorriopsis* и *Tylo-dendron* М. Д. Залесский описал формы сохранения типа *Knorria* коры лепидофитов, вероятно, относящихся к р. *Viatcheslavia* (Залесский, Чиркова, 1937).

*Rhizodendron* Zalessky, 1937. Тип рода — *R. rossicum* Zalessky, 1937; пермь, Донбасс. Субэпидермальное (типа *Bergeria*) состояние сохранности коры древовидных лепидофитов, возможно, *Viatcheslavia*. Кора несет небольшие



возвышенности или бугорки, соответствующие листовым подушкам. Бугорки ромбического или обратнотреугольного очертания, расположены по спирали (в парастихах) сближенно между собой. В верхней части бугорки листовых подушек образуют крутое, срезанное сверху возвышение, на площадке которого расположен листовая рубец округло пяти-шестиугольного очертания. На рубце наблюдаются рубчики от проводящего пучка и парихн. Верхняя часть подушки над листовым рубцом короткая, неотчетливая, нижняя, под рубцом, удлиненная, постепенно уплощающаяся, сливается с поверхностью коры, несет на себе киль, или гребешок. Кора между подушками (бугорками) морщинистая (рис. 67). Два вида. Н. пермь Донбасса, н. — в. пермь Печорского бассейна.

#### СЕМЕЙСТВО BOTHRODENDRACEAE ROTONIE, 1899

Древовидные, более или менее обильно ветвящиеся растения с общей морфологией и анатомией ствола, аналогичной типу *Lepidodendron*. Поверхность ствола гладкая, покрытая мелкими, спирально расположенными рубцами, сидящими непосредственно на коре, без листовых подушек. В. девон — н. ср. карбон.

*Bothrodendron* Lindley et Hutton, 1833. Тип рода—*B. punctatum* Lindley et Hutton, 1833; карбон, Англия. В ископаемом состоянии известны отпечатки коры стволов, облиственные ветви, спороносные шишки, споры. Кора гладкая, покрытая мелкими, отстоящими, спирально расположенными листовыми рубцами округлой или поперечно-овальной формы. Над листовыми рубцами находится рубчик от входа в язычковую камеру; внутри рубца три рубчика: средний — от выхода проводящего пучка из ствола или ветви в лист и два боковых, соответствующих выходам тяжей воздухоносной ткани (парихны). Листовые рубцы рано сглаживаются и на старых стволах малозаметны или почти незаметны; кора у таких стволов имеет шагрелевую поверхность. На конечных молодых веточках листовые рубцы сближены между собой и сидят на приподнятых частях коры типа листовых подушек. Молодые дихотомирующие облиственные ветви *Bothrodendron*, морфологически почти не отличимые от побегов *Lycopodites*, (табл. XVII, фиг. 4), густо покрыты линейно-ланцетными однонервными филлоидами длиной около 0,5 см, малостойкими, легко опадающими. Спороносные шишки известны под названием *Bothrostrobus* (рис. 69; табл. XVII, фиг. 3). У *Bothrodendron* на диаметрально противоположных сторонах ствола имелось по ряду больших овальных рубцов (до 10 см в диаметре). Известно около

шести видов, из них вид *Bothrodendron minutifolium* Bouley восстановлен почти полностью. Облиственные ветви известны под названием *Lycopodites carbonaceus* Feistm., спороносные шишки — *Bothrostrobus olyri* (Zeiller) Zalessky (рис. 68; табл. XVII, фиг. 3—6). Микроспоры неизвестны; мегаспоры, выделенные из стробиллов *Bothrostrobus*, трехлучевые, диаметром 90—150 м. Очертания спор округлые. Края щели разверзания утолщены. Экзина толстая, гладкая на площадях ареи, редко бугорчатая и редко шиповатая на теле. Шипы вильчатые, длинные. Иногда есть оторочка по экватору. Ключевидный вырост на арее небольшой или его нет. Женский гаметофит формируется в мегаспоре (рис. 70, 71), известной под названием *Setosisporites* (Ibrahim). Ср. карбон (вестфал) Донбасса, С. Кавказа, Англии, Франции, Бельгии, Голландии, Германии. Изолированные споры указанного типа встречены в н. карбоне Подмосковного угольного бассейна, в карбоне Германии, Англии.

#### СЕМЕЙСТВО SIGILLARIACEAE UNGER, 1842

Древесные растения высотой до 30 м. Ствол прямой, у основания конически расширенный, дихотомически ветвящийся, имеет ризофоры — стигмарию; верхушка ствола редко дихотомирующая, или неразветвленная. Верхушка несет крупные филлоиды, расположенные непосредственно на коре, лишенной листовых подушек. Филлоиды оставляют после отпадения листовые рубцы со следами лигулы над ними. Один род *Sigillaria* с двумя под родами: *Eusigillaria* и *Subsigillaria* (рис. 72). Н. карбон (наюр) — пермь.

*Sigillaria* Brongniart. 1822. Тип рода — *S. scutellata* Brongniart, 1822; карбон, Франция. В ископаемом состоянии известны отпечатки коры, стволов, листья, спороносные шишки, споры, корневая система (ризофоры). Кора гладкая или продольнорребристая. Листовые рубцы шестиугольные, иногда более или менее округло-овальные с закругленными верхним и нижним углами и заостренными боковыми, расположены на небольших возвышениях вертикальными рядами на продольных ребрах, разделяющих ствол, или непосредственно на гладкой (нерребристой) коре. Ряды листовых рубцов сближены между собой, иногда разделяясь между рубцами поперечными бороздками, или расположены на значительном расстоянии, чередуясь в соседних рядах по спирали. Внутри листовых рубцов (рис. 80) три рубчика: средний — от выхода проводящего пучка и два боковых — от выходов воздухоносной ткани.

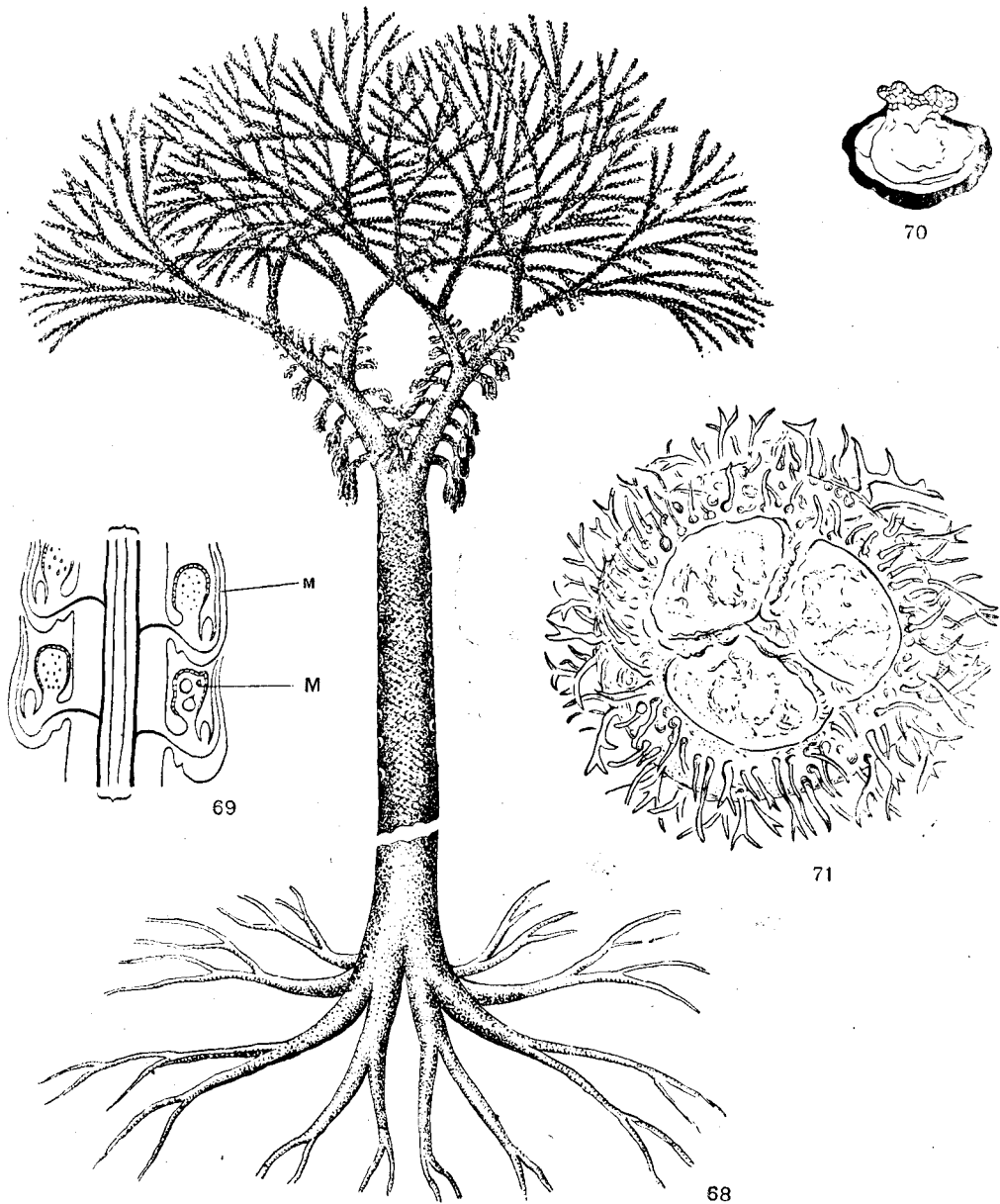
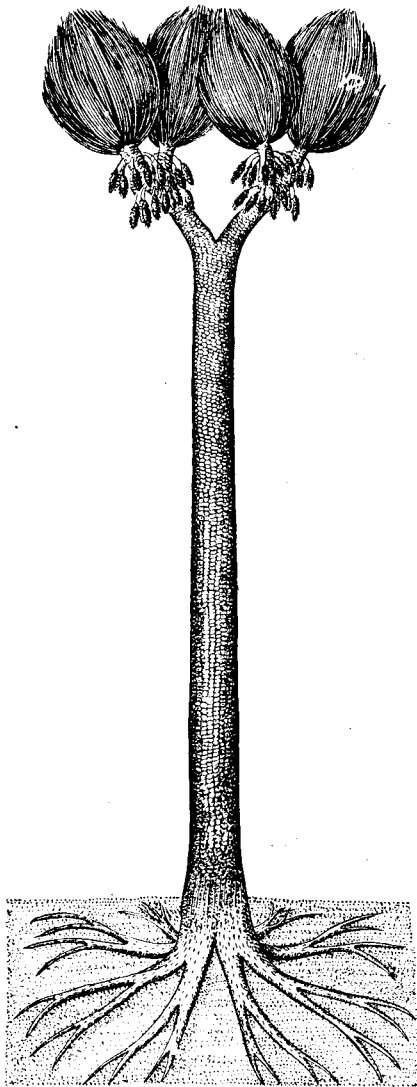


Рис. 68—71.

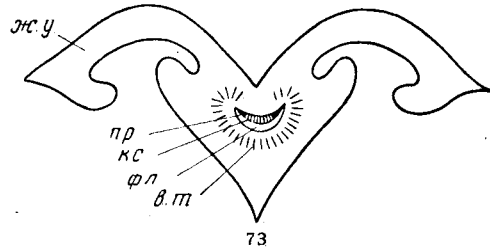
68 — *Bothrodendron minutifolium* Boulay: реконструкция дерева; верхи ср. карбона, З. Европа (Hirmer, 1927). 69 — *Bothrostrobilus mundus* Williamson: схема продольного разреза стробила *Bothrodendron*: м—микроспорангий. М—мегаспорангий, увеличено; ср. карбон (Ambergé, 1944). 70—мегаспора *Bothrodendron*: женский заросток,  $\times 20$ ; ср. карбон, Англия (Ambergé, 1944). 71 — мегаспора *Setosisporites hirsutus* Ibrahim: из шишки ботродендрона,  $\times 50$ ; н. и ср. карбон, З. Европа (Potonié et Kremp, 1954)

Непосредственно над рубцом — отверстие язычковой камеры. Филлоиды крупные, кожистые, ланцетные, мечевидные, с одной простой, реже вильчатой жилкой и подвернутыми краями. На нижней стороне пластинки протянуты два желобка с расположен-

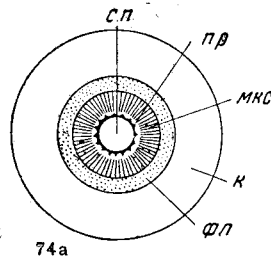
ными в них устьицами (рис. 73). Края желобка несли эпидермальные волоски, которые являлись, вероятно, дополнительным защитным приспособлением против испарения влаги. Анатомическое строение ствола сигиллярий соответствовало строению сифоностелического ствола лепи-



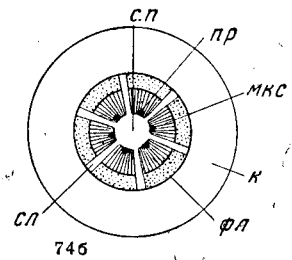
72



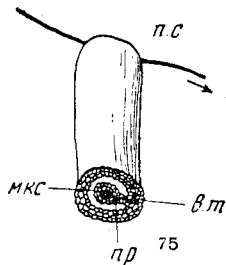
73



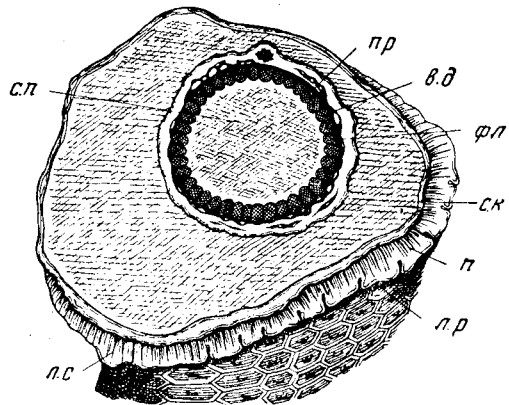
74а



74б



75



76

Рис. 72—76.

72 — *Sigillaria elegans* Brongniart; реконструкция; ср. карбон (Hirmer, 1927). 73 — *Sigillaria brardii* var. *spinulosa* Renault; схематический поперечный разрез листа: кс — метаксилема, пр — протоксилема, фл — флоэма, вт — воздухоносная ткань, жу — желобки с устьицами (Hirmer, 1927). 74 — схема строения стелы *Sigillaria*: 74а — сифоностела; 74б — эвстела: сп — сердцевинная полость, пр — протоксилема, мкс — метаксилема, фл — флоэма, к — кора, сл — сердцевинные лучи (Hoffmann, 1934). 75 — поперечный разрез аппендикса *Stigmara ficoides* Brongniart: пр — протоксилема, мкс — метаксилема, в. т — воздухоносная ткань, п. с — поверхность стигмари (Ambergé, 1944). 76 — *Sigillaria menardii* Brongniart: поперечный разрез ствола: сп — сердцевинная полость, пр — протоксилема, вд — вторичная древесина, фл — флоэма, с. к — средняя кора (разрушена), п — перидерма, л. р — листовые рубцы, л. с — листовые следы; около 1/3 нат. вел (Scott, 1920)

додендронов (рис. 76). Ксилема экзархная, метаксилема из лестничных трахенд, в большинстве случаев представляла собой непрерывный цилиндр (рис. 74а), разделенный, однако, у некоторых форм на отдельные пучки, давая уже тип эвстелы (рис. 74б). Кнаружи от волнистой поверхности протоксилемы был расположен тонкий слой вторичной ксилемы. В мощной вторично развитой перидерме внешней части коры, как у лепидодендронов, заключались склеренхимные клетки, придававшие стволу прочность. Анатомическое строение ризофор (стигмарий) было несколько отличным. Придаточные корни возникали в зоне первичной ксилемы ризофоров в виде сильного первичного пучка. Во внутренней полости аппендикса центральный проводящий пучок проходил, как в чехле, оставаясь соединенным с ним только узкой перемычкой ткани (рис. 75).

Как и другие крупные древовидные растения, сигиллярии в ископаемом состоянии обычно представлены не цельными деревьями, а их отдельными частями различной степени сохранности. Спорозисные шишки сигиллярий известны под названием *Sigillariostrobus* (табл. XVIII, фиг. 5). Корневые образования с дихотомическим ветвлением (ризофоры) известны под названием *Stigmaria* (табл. XVI, фиг. 3), листья — *Sigillariophyllum*, поверхность стволов, лишенная внешнего слоя коры — *Syringodendron* (рис. 8; табл. XVIII, фиг. 4). Характер листовых рубцов и тип расположения их на коре легли в основу выделения в составе обширного и морфологически разнообразного рода *Sigillaria* двух подродов: 1) *Eusigillaria* с секциями *Rhytidolepis* и *Favularia* и 2) *Subsigillaria* с секциями *Leiodermaria* и *Clathraria*. Микроспоры достоверно не изучены. Мегаспоры, извлеченные из шишек *Sigillariostrobus*, трехлучевые, диаметром 80—120 м, очертания их округлые, реже треугольные. Край щели разверзания слегка утолщенные, длиной около радиуса. Экзина на арее гладкая, на теле — бугорчатая или гладкая. По экватору иногда бывает оторочка из расщепляющихся волосков, у спор треугольного очертания имеются выросты экзины на углах (рис. 77, 78). Мегаспоры такого типа были выделены из *Sigillariostrobus* cf. *crepini* и названы *Triletes rugosus* (Losse), а выделенные из *Sigillariostrobus feistmanteli* — *Triletes superbus* Bartlett. Известны также аналогичные изолированные мегаспоры. Всех сигиллярий свыше 60 видов. Намюр — н. пермь.

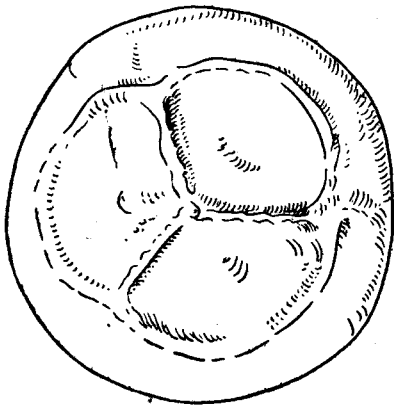
Подрод *Eusigillaria* Weiss, 1887. Стебли и ветви ребристые, с прямыми или слегка волнистыми ребрами, разделенными прямыми или из-

вилистыми бороздками. Листовые рубцы округлой, удлинненно-овальной или поперечно-вытянутой формы занимают всю ширину ребра или уже их; расположены вертикально на значительном расстоянии друг от друга или сближены между собой, чередуясь на соседних ребрах. Расположение листовых рубцов на ребрах, разделенных бороздками, способствовало обильному испарению влаги; это свойство появилось у сигиллярий в связи с болотными условиями жизни. По характеру борозд, разделяющих ребра, а также по размерам, форме и положению рубца подрод отчетливо делится на две секции: *Favularia* и *Rhytidolepis* (рис. 79а, б). Намюр — поздний вестфал; расцвет в вестфале.

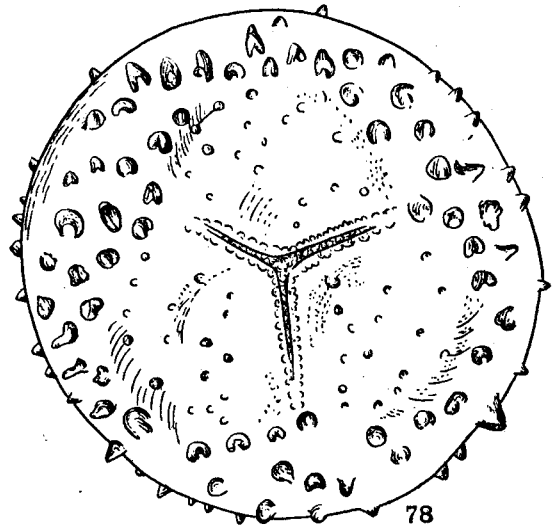
Секция *Favularia* Sternberg, 1826, emend. Novik, 1952. Тип секции — *F. obovata* Sternberg, 1826; ср. и в. карбон, Германия. Кора стеблей и ветвей с плоскими, гладкими, узкими ребрами, разделенными извилистыми бороздками. Листовые рубцы шестиугольные, занимают всю ширину ребер, почти соприкасающиеся, чередующиеся на соседних ребрах с выступающими острыми боковыми углами, что и вызывает зигзагообразность борозд (рис. 79а, 80; табл. XVIII, фиг. 6). Несколько видов. В. намюр — нижняя половина вестфала. Ср. карбон Донбасса (свиты  $C_2^1$  —  $C_2^5$ ); намюр — вестфал Германии, Англии, Франции, Бельгии, С. Америки

Секция *Rhytidolepis* Sternberg, 1822, emend. Zeiller, 1888. Тип секции — *Sigillaria ocellata* Sternberg, 1822; карбон, 3. Европа. Ребра прямые или слегка волнистые, разделены прямыми или извилистыми бороздками. Листовые рубцы расположены на ребрах на значительном расстоянии друг от друга, занимая половину, две трети или всю ширину ребер; рубцы, расположенные на соседних ребрах, чередующиеся. Поверхность ребер между листовыми рубцами гладкая или морщинистая. От боковых углов листового рубца часто спускаются морщинки, заметные до середины расстояния между листовыми рубцами. Иногда над листовым рубцом наблюдается поперечная прямая или слегка изогнутая складка (табл. XVII, фиг. 7; табл. XVIII, фиг. 1—3; схема морфологии коры — рис. 79б). Около 50 видов. В. намюр — ср. карбон. Намюр — вестфал Львовско-Брестской впадины, Донбасса (свиты  $C_2^1$ — $C_2^5$ ), Ср. Поволжья (тепловская свита), башкирский ярус С. Кавказа; намюр Германии, Польши, вестфал Англии, Франции, Бельгии, Голландии, Германии, Польши, Чехословакии, М. Азии (бассейн Эрегли), С. Америки.

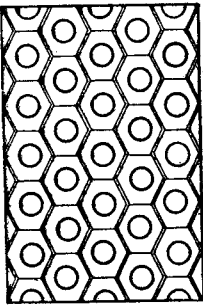




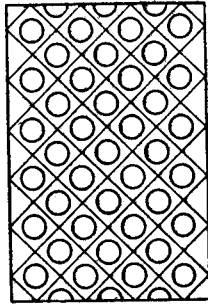
77



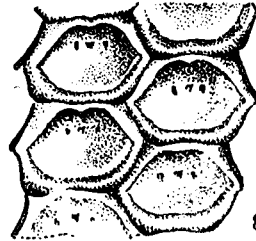
78



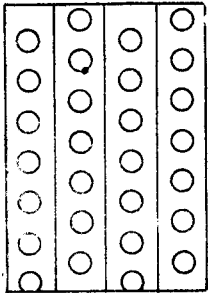
79a



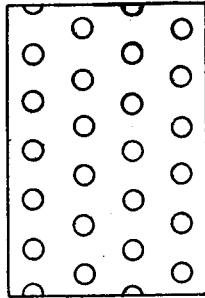
79b



80



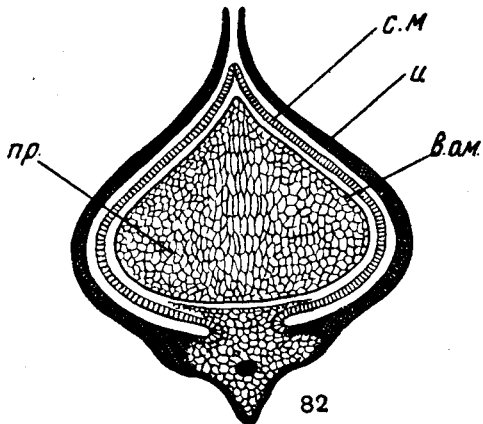
79g



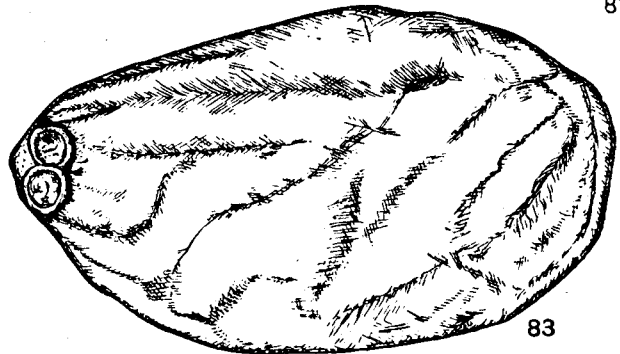
79r



81



82



83

Подрод *Subsigillaria* Weiss, 1893, emend. Novik, 1952. Ствол гладкий, без ребер. Листовые рубцы ромбической формы с шириной, несколько превышающей высоту, сближенные между собой или удаленные друг от друга, расположенные по спирали (табл. XVIII фиг. 7). Около 15 видов. В. карбон — н. пермь. Две секции: *Clathraria* *Leiodermaria* (рис. 79в, г).

Секция *Clathraria* Brongniart, 1822, emend. Zeiller, 1888. Тип секции — *Clathraria brardii* Brongniart, 1822; в. карбон, Франция. Кора гладкая, листовые подушки сильно сближенные, имеют вид рыбьей чешуи, с расположенными один над другим листовыми рубцами, шестигранными, разделенными продольными зигзагообразными бороздками. Обескоренный ствол продольноморщинистый, с ровной поверхностью, местами с едва проступающими контурами листовых рубцов (рис. 79в). Около шести видов. В. карбон — пермь. В. карбон ( $C_3^3$ ) Донбасса; в. карбон (стефан) Франции, Германии, бассейн Радниц (Югославия).

Секция *Leiodermaria* Goldenberg, 1855—1862, emend. Zeiller, 1888. Тип секции *Sigillaria lepidodendrifolia* Brongniart, 1822; карбон, Франция. Кора гладкая, без ребер, с расположенными на ней по диагонали листовыми рубцами шестиугольного очертания, сильно удаленными друг от друга. От нижнего угла листового рубца спускается вниз прямая, короткая бороздка (рис. 79г). Около семи видов. В. карбон — пермь. В. карбон Донбасса ( $C_3^2$ ), С. Кавказа ( $C_3$ ); вестфал — стефан Франции, в. карбон — н. пермь Германии.

*Syringodendron* Sternberg, 1820: Тип рода — *S. alternans* Sternberg, 1822; карбон, Германия. Обескоренные до фоссилизации стволы сигиллярий. Поверхность лишенной эпидермы коры продольнорубчатая от склеренхимных элементов коры. На стволах, наблюдаются парихны в виде двух вертикальных рубцов, соединенных посредине рубчиком листового следа. На старых стволах парихны достигают больших размеров, при слиянии образуют один

крупный рубец (высотой 18—20 мм, шириной 15—16 мм) с точечной поверхностью. Рубцы соседних рядов чередующиеся. В большинстве случаев обескоренные стволы описываются с теми сигилляриями, которым они принадлежат, однако известны экземпляры, не привязанные к соответствующим растениям и рассматриваемые в таком случае как особые формы *Syringodendron* (рис. 81; табл. XVIII, фиг. 4). Три вида. Ср. карбон — пермь. Вестфал Донбасса ( $C_2^3$  —  $C_2^2$ ); вестфал Англии, н. пермь Германии.

*Sigillariostrobos* Schimper, 1870. Тип рода — *S. tiegheimii* Zeiller, 1884; вестфал, Франция. Спороносные шишки (стробилы) сигиллярий. Стробилы цилиндрической формы, продолговатые, длиной 15—30 см, шириной 2—4 см; состоят из оси с прикрепленными к ней спорофиллоидами, мутовчатыми или расположенными по спирали. Спорофиллоиды состоят из расширенной базальной части с прикрепленным к ней яйцевидным спорангием и из вертикальной листовой пластинки с игловидным окончанием. Стробилы были прикреплены к стволу сигиллярий при помощи длинных черешков под их кроной. 10 видов, из них один — *Sigillariostrobos tiegheimii* Zeiller — связан с видом *Sigillaria (Eusigillaria) scutellata* Brongniart (табл. XVIII, фиг. 5). Ср. карбон — пермь. Ср. карбон Донбасса ( $C_2^5$ ); вестфал Франции, Канады, в. карбон — пермь Германии.

Примечание. По данным Бохенского (Bochenki, 1939), стробилы некоторых сигиллярий возникали периодически на верхушке ствола по мере его роста, располагаясь вокруг него между филлоидами под кроной и были однополыми.

## Род, сближаемый с *Sigillariaceae*

*Heleniella* Zalesky, 1930. Тип рода — *H. tschirkovaeana* Zalesky, 1930; н. карбон. Донбасс. Небольшие древовидные растения. В ископаемом состоянии известны отпечатки коры. Кора несет листовые рубцы, расположенные на

Рис. 77—83.

77 — мегаспора *Triletes glabratus* Zerdth: из шишки сигиллярий,  $\times 50$ ; н. и ср. карбон, 3. Европа (Potonié et Kremp; 1954). 78 — мегаспора *Triletes mamillarius* Bartlett: из шишки сигиллярий,  $\times 50$ ; н. и ср. карбон, 3. Европа (Potonié et Kremp; 1954). 79 — типы строения коры сигиллярий: подрод *Eusigillaria*; 79а — *Favularia*; 79б — *Rhithidolepis*; подрод — *Subsigillaria*; 79в — *Clathraria*; 79г — *Leiodermaria*. 80 — *Sigillaria elegans* Sternberg: участок коры,  $\times 4$ ; ср. карбон, Германия (Hirmer, 1927). 81 — *Syringodendron alternans* Sternberg: отпечаток коры, ср. карбон (свита  $C_2^3$ ), Донбасс (Новик, 1952). — 82 — *Lepidocarpon lomaxii* Scott: схематическая реконструкция мегаспорофилла,  $\times 25$ ; и — интегумент, см — стенка мегаспорангия, в. о. м — внешняя оболочка мегаспоры, пр — проталей (заросток) (Hirmer, 1927). 83 — мегаспора *Cystosporites* sp. из шишки *Lepidocarpon*,  $\times 50$  (Potonié et Kremp, 1954)

продольных ребрах, которые разделены волнистыми бороздками. Рубцы поперечно-ромбических очертаний с выемчатым верхним краем и заостренным нижним, чередующиеся между собой на смежных ребрах. В центре рубца — рубчик листового следа, сопровождающийся двумя боковыми рубцами парихн. М. Д. Залесский склонен рассматривать род как родоначальную форму лепидодендроновых — сигиллярий и лепидодендронов (табл. XIX, фиг. 1а, б). Несколько видов. Н. карбон Донбасса.

#### СЕМЕЙСТВО LEPIDOCARPACEAE HIRMER, 1927

Семейство с единственным родом *Lepidocarpon*, представляющим плауновидное растение с высокой степенью развития мегаспоры. Вегетативная структура *Lepidocarpon* напоминает таковую *Lepidodendron*. Один род. Карбон Европы и Америки.

*Lepidocarpon* Scott, 1901. Тип рода — *L. lomaxii* Scott, 1901; (вестфал) Англия. В ископаемом состоянии известны только репродуктивные части. Мега- и микроспорофиллы собраны в стробилы, похожие на стробилы лепидодендронов. Мегаспорангии прикреплены к верхней поверхности мегаспорофиллоидов, развивают тетраэду мегаспор, из которых лишь одна достигала полной зрелости. Мегаспора развивалась в женский гаметофит (в верхней части которого находились архегонии), заполняя мегаспорангии, но не выходя из его оболочки. Мегаспорангий с гаметофитом окружен разросшимся основанием спорофиллоида, представляющим бокалообразное вместилище с узким щелевидным отверстием вверху, подобное интегументу с микропиле у семенных растений. Все это образование в биологическом отношении аналогично семязачатку голосеменных растений отпадало от несущего стробила как одно целое (рис. 82). Известно три вида. Карбон Англии и Америки.

К семейству Lepidocarpaceae относятся микроспоры, аналогичные микроспорам Lepidodendraceae. Мегаспоры трехлучевые, сильно вытянутые вдоль полярной оси, диаметром до 3 мм. Лучи щели разверзания очень короткие. Иногда аррея в виде губчатой массы. Экзина очень тонкая, смятая складками. Споры располагаются в тетраэдрах, причем большей частью развивается одна мегаспора. Известны под названием *Cyclosporites* (рис. 83). Изолированные мегаспоры получили наименование *Cyclosporites* Schopf. Вестфал Англии и Америки. Мегаспоры известны из н. и ср. карбона З. Европы.

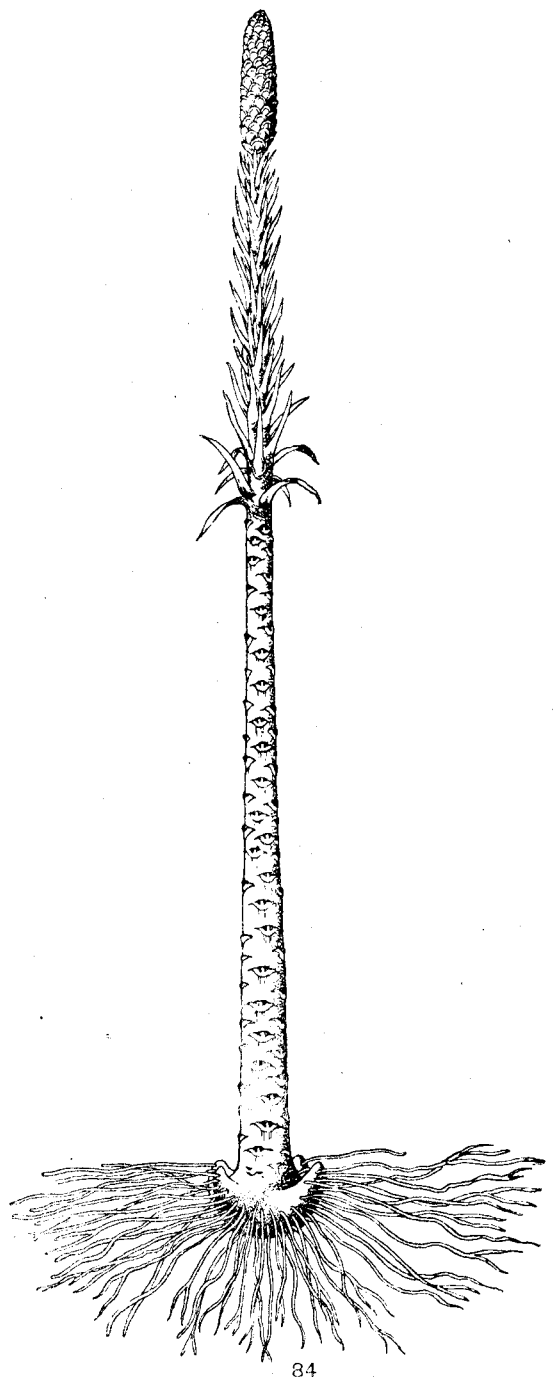


Рис. 84. *Pleuromeia sternbergii* Corda: реконструкция целого растения (Mägdefrau, 1931)

#### СЕМЕЙСТВО PLEUROMEIACEAE ROTONIÉ, 1904

Семейство с единственным родом *Pleuromeia*. Небольшие прямые (неветвящиеся) древовидные растения со способностью к вторичному

утолщению стебля и другими характерными особенностями строения растений порядка *Lepidodendrales*. Один род н. и ср. триас Евразии.

*Pleuromeia* Corda, 1852, emend. Neuburg, 1960. Тип рода — *Sigillaria sternbergii* Münster, 1839; н. триас, Германия. Известны все части растения. Стебель прямой, постепенно сужающийся кверху, до 1—2,1 м высоты и 10 см в поперечнике. Основание стебля более или менее значительно расширенное, образует клубневидный ризофор с четырьмя, реже шестью — восемью якоревидно загнутыми вверх массивными лопастями, или лопастями развиты значительно меньше, выделяясь наподобие рожек. Поверхность лопастей густо покрыта следами опавших корешков (аппендиксов) эллиптических очертаний, от 4 до 1 мм в диаметре (рис. 93), с несколько эксцентрически расположенным рубчиком проводящего пучка. Сами корешки сохраняются редко. Кора несет на гладкой поверхности довольно крупные или значительно более мелкие листовые рубцы поперечно-эллиптического очертания, пережатые в центре или с выемкой по верхнему краю. Рубцы расположены по спирали, пологой или более крутой, сгущаясь от основания к верхушке и одновременно уменьшаясь в размерах и изменяя свои очертания.

Морфолого-анатомические особенности строения листовых рубцов в настоящее время с полной достоверностью установлены только у *P. rossica* Neuburg (Нейбург, 1960). Рубцы поперечновытянутые, с контуром сечения чечевицы, заостренными боковыми углами и выемкой посреди верхнего края. Выемка делит рубец на два симметричных поля неправильного овально-треугольного контура, несущих в центре по одному поперечно-овальному рубчику парихи. Под выемкой на рубце обозначается полукруглое поле с тремя рубчиками, вероятно, соответствующее месту выхода листового пучка. Над выемкой, на уровне верхнего края листового рубца, имеется округлый рубчик

лигулы с точечным углублением в центре. В направлении к верхушке побега листовые рубцы *P. rossica* меняют свое очертание, приобретая форму двух сближенных основаниями равнобедренных треугольников. Филлоиды плевромей относительно крупные — до 10 см длины и 1,5 см ширины, удлинено ланцетные, с двойным проводящим пучком, располагаются в верхней части побега. Вверху стебель заканчивался эллипсоидальным или более укороченным яйцевидным плотным стробилом со спирально расположенными вокруг оси чешуевидными, овальными до округлых спорофиллоидами, плотно, черепитчато налегающими друг на друга (рис. 84). Спорангии крупные, лепешковидные, различающиеся по величине, расположены на верхней стороне спорофиллоидов в особых углублениях, занимая всю их центральную часть (рис. 85). Стробилы, по-видимому, у всех обоеполые; мегаспорангии крупные, располагались в нижней части шишки, микроспорангии — в верхней и были погружены в ткань спорофиллоида. Существующее представление об однополости стробиллов *P. sternbergii* и двудомности этого растения не было убедительно подтверждено фактическими материалами и, вероятно, ошибочно или, во всяком случае, нуждается в дополнительной проверке. Мегаспоры изучались из стробиллов *P. rossica*. Микроспоры заключены в скульптурный бугорчатый периспорий, сфероидальные несколько угловатые в очертаниях, с трехлучевой щелью разверзания. Размеры их в периспории 35—46 $\mu$ . Мегаспоры с трехлучевым рубцом; щели разверзания в очертании округлые или округло-угловатые, поверхность мелкобугорчатая, почти гладкая. Размер зерен от 300 до 340 $\mu$ , редко 415 $\mu$  (рис. 85—95). Три вида. Н. — ср. триас. Н. триас Русской платформы, Узбекистана, Южного Приморья, Русского острова; н. триас Германии (ср. и в. пестрый песчаник), ср. триас Франции, Испании.

## ПОРЯДОК ISOETALES. ПОЛУШНИКОВЫЕ<sup>1</sup>

Мелкие многолетние разноспоровые травянистые водные и прибрежноводные растения со способностью к вторичному утолщению. Стебель стробильного характера, образует уплощенный ризофор. Филлоиды язычковые. Порядок включает одно семейство Isoetales.

### СЕМЕЙСТВО ISOETACEAE RICH, 1805

В составе семейства четыре рода: вымершие *Nathorstiana*, *Isoetopsis*, *Isoetites* и современный *Isoetes*. Стебли укороченные до уплощенных, клубневидных, превращены в нижней части в ризофор, разделенный на лопасти, несущие длинные, дихотомирующие на концах корешки. У современных *Isoetes* ризофор разделен на две, реже на четыре лопасти широкими бороздами,

<sup>1</sup> Составлено М. О. Борсуком.



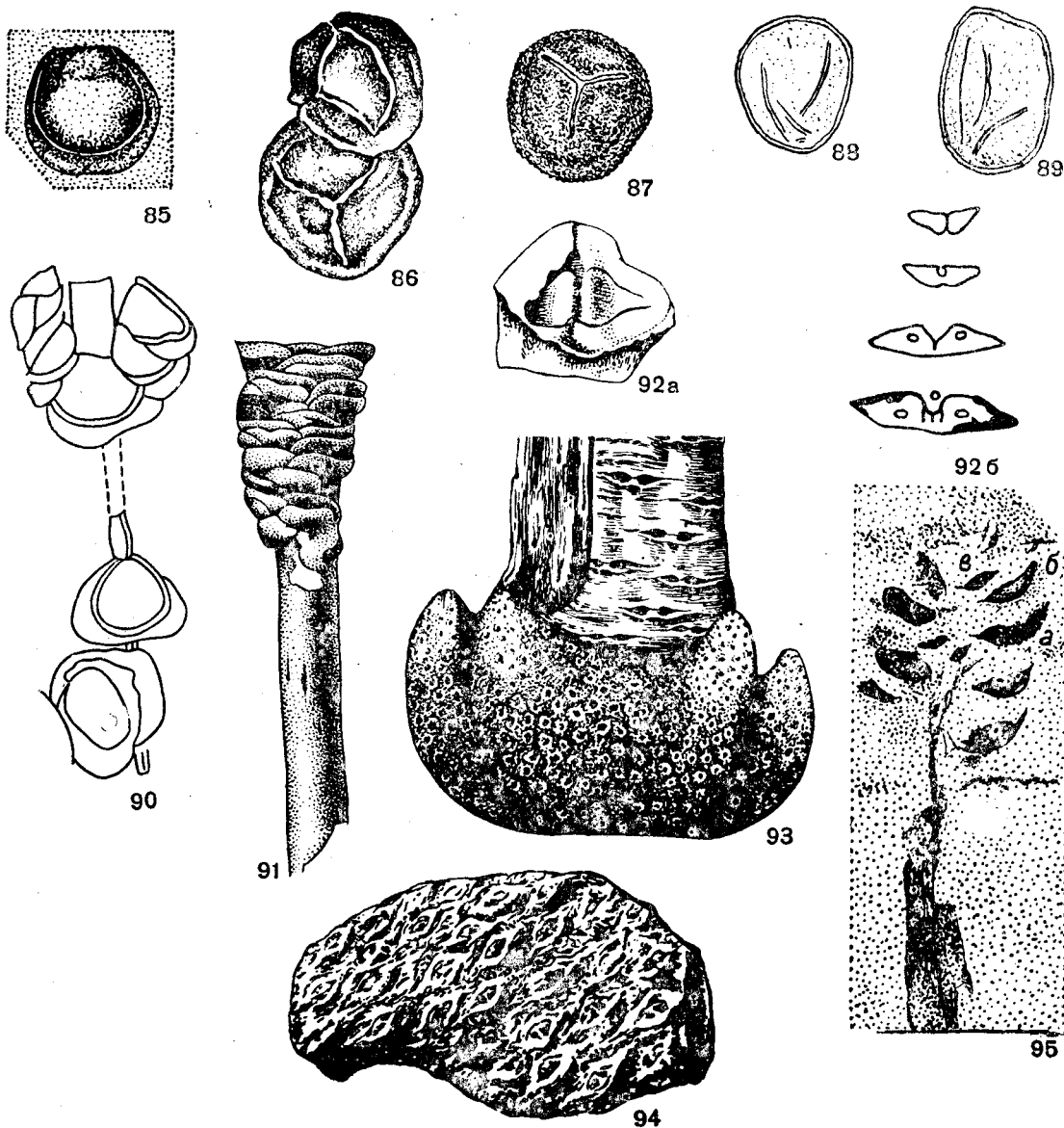


Рис. 85—95.

85—каменное ядро спорангия *Pleuromeia rossica* Neuburg, обрамленное краем выступающего из-под него чешуевидного спорофиллоида  $\times 2$ ; н. триас, Русская платформа (Нейбург, 1960). 86—мегаспоры *Pleuromeia rossica* Neuburg; извлеченные из мегаспорангия,  $\times 65$ ; н. триас, Русская платформа (Нейбург, 1960). 87—89—микроспоры *Pleuromeia rossica* Neuburg, извлеченные из микроспорангия,  $\times 500$ ; н. триас, Русская платформа (Нейбург, 1960). 90—*Pleuromeia sternbergii* Corda: участок стробила с чешуевидными мегаспорофиллоидами; н. триас, юг Приморья (Криштофович, 1923). 91—*Pleuromeia sternbergii* Corda: участок стебля с верхушечным стробилом; н. триас, пестрый песчаник, Германия (Potonié, 1904); 92a—*Pleuromeia sternbergii*: отпечаток рубца на побеге,  $\times 2,5$ ; н. триас, пестрый песчаник, Германия (Potonié, 1904); 92b—*Pleuromeia rossica* Neuburg: изменение формы листовых рубцов по направлению к верхушке ствола,  $\times 3$ ; н. триас, Русская платформа (Нейбург, 1960). 93—*Pleuromeia sternbergii* Corda: основание ствола со стигмариевидным разветвлением ризофора, несущего следы опавших корешков с рубцами опавших листьев на стволе,  $\times 1/4$ ; триас, Германия (Potonié, 1904). 94—*Pleuromeia oculina* (Blankenhorn) Potonié: отпечаток коры; н. триас, Ср. Азия (Брик, 1936). 95—*Pleuromeia rossica* Neuburg: обоеполюый стробил с мумифицированными спорангиями; 95a—мегаспорангий; 95b, 95в—микроспорангии

на поверхности которых развиваются корни. Проводящая система имеет вид короткого двух-четырёхлопастного якоря, лопасти которого не соответствуют внешним лопастям ризофора,

представляющим разросшуюся коровую ткань, а расположены внутри него, в области внешних борозд ризофора. Все филлоиды у представителей семейства развивают в основании споран-

гии, являясь спорофиллоидами, и выполняют вместе с тем функции фотосинтеза; расположены по спирали в виде розетки на верхушке побега. Внутри филлоида проходит проводящий пучок, сопровождающийся воздухоносными каналами, перегороженными поперечными стенками (рис. 103).

Споры изучались детально у представителей р. *Isoetes*, для которого установлено до 40 видов микроспор, разделяемых Ноксом (Кпox, 1950) на три группы: гладкие или зернистые, с сосочками и с шипами. Микроспоры трехлучевые, реже, возможно, однолучевые (?) или смятые, с неразличимой щелью, очень мелкие, диаметром 15—20 м. Форма тетраэдрическая и сферическая, очертания треугольно-округлые, округлые и овальные (у смятых форм). Край экзины лучей щели несколько приподнят. Экзина тонкая, шиповатая, зернистая, с сосочками (рис. 99). Мегаспоры трехлучевые, диаметром 100—150 м. Экзина толстая, с бугорками, шипами, гребенчатыми выростами и сеткой. Н. мел.—ныне. Современный род *Isoetes* широко распространен.

*Nathorstiana* Richter, 1909. Тип рода—*N. arborea* Richter, 1909; н. мел, Саксония. В ископаемом состоянии известны вегетативные и генеративные части растения. Растение мелкое (до 12 см высоты), с укороченным, но все же развитым стеблем, покрытым рубцами от опавших филлоидов. Рубцы удлиненные, расположены густо по спирали, напоминая рубцы *Isoetes*. Филлоиды относительно крупные, удлиненно-линейные, с расширенным основанием, сосредоточены на верхушке побега; в пазухах расположены раздельно мега- и микроспорангии. Основание побега снабжено массивным лопастевидным корненошцем — ризофором, со слабовильчато раздвоенными лопастями. Из ризофора выходят многочисленные удлиненно-линейные, иногда на концах дихотомирующие корни. После отпадения их на поверхности корненошца остаются мелкие кольцеобразные рубчики. Два вида (рис. 96). Неоком Гарца.

*Isoetopsis* Saporta, 1888 (*Isoetes* Saporta, 1894, *Delgadopsis* Saporta, 1894; *Isoetites* Seward, 1910). Тип рода — *Isoetopsis subafilla* Saporta, 1888; эоцен, Франция. В ископаемом состоянии известны вегетативные и репродуктивные части растений. Растение мелкое, сильно редуцированное, вытянутого побега не имеет, снабжено клубневидными образованиями бочкообразной формы или массивным донцем, покрытым множеством выходящих из него тонких корней, которые, опадая, оставляют на нем мелкие кольцеобразные рубчики. Филлоиды, вероятно,

ланцетные или сужающиеся, линейные, с расширенным основанием, расположены по спирали на верхней поверхности клубневидного образования в виде густой розетки. Вегетативные и спороносные филлоиды неразличимы. В основании спорофиллоидов помещаются мега- и микроспорангии зернистой структуры, мало различающиеся по размерам, с большим количеством спор. Вдоль средней линии филлоидов проходят два ряда воздухоносных полостей, создающих плейчатость края. Сохранившиеся полностью филлоиды не обнаружены (рис. 97, 101, 102). Известно два вида со значительным количеством синонимов. Мел — третичные. В. мел северо-восточных частей СССР (у Заводоуковска); н. мел Серкала (Португалия), эоцен Франции.

*Isoetites* Brown, 1939. Тип рода — *Isoetites horridus* (Dawson) Brown, 1939 (*Carpolithes horridus* Dawson, 1883); палеоген, США. В ископаемом состоянии известны вегетативные и репродуктивные части растений. Растение мелкое, редуцированное, с толстым укороченным или относительно вытянутым побегом, густо покрытым рубцами от опавших листьев. Из основания стебля, снабженного донцем, выходят многочисленные тонкие корни. Филлоиды узкие, линейные, по краю перепончатые, с расширенным основанием, значительно сужающиеся при переходе в среднюю часть пластинки и резко остролопаточно расширенные у верхушки, располагаются густо по спирали, образуя розетку. В пазухах филлоидов развиваются мега- и микроспорангии. Вдоль средней линии филлоидов проходит два ряда воздухоносных полостей, создающих плейчатость края, которая на отпечатках листьев имеет вид зубчатости (рис. 98, 100). Три вида. Н. мел—палеоген. В. мел бассейна р. Колымы; н. мел — палеоген С. Америки.

#### Роды плауновидных неустановленного систематического положения<sup>1</sup>

По поводу филогенетических связей приведенных ниже родов у исследователей существуют различные, иногда противоречивые мнения. Поэтому в настоящем издании они не объединены в искусственные филогенетические группы, а рассмотрены в порядке хронологической последовательности появления и развития во флорах прошлого.

<sup>1</sup> Составили: А. Р. Ананьев (*Archaeosigillaria*, *Lepeocladus*), М. О. Борсук (*Porodendron*), Е. О. Новик (*Asolanus*, *Ulodendron*), Г. П. Радченко (*Cyclostigma*, *Protasolanus*, *Ursodendron*), М. А. Сенкевич (*Barrandeina*, *Blassaria*, *Gillophyton*, *Leptophloeum*), Н. А. Шведов (*Paichoa*, *Signacularia*).

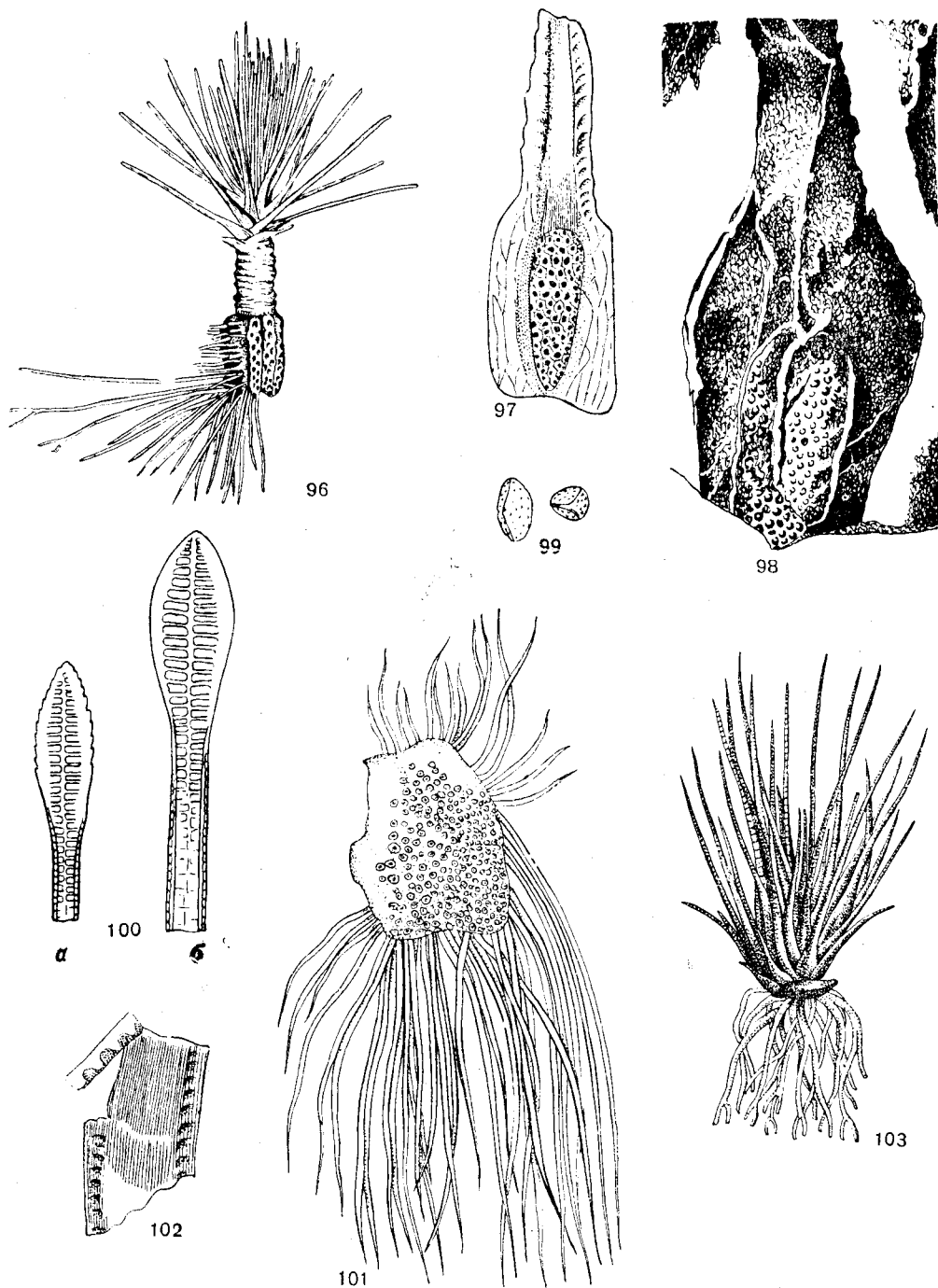


Рис. 96—103.

96 — *Nathorstiana arborea* Richter: спорофит, около  $\frac{1}{2}$  нат. вел.; н. мел, Германия (Mägdefrau, 1932). 97 — *Isoetopsis chojfatii* Saporta: спорофиллоид с зернистым спорангием,  $\times 3$ ; н. мел, Португалия (Saporta, 1894). 98 — *Isoetites onkilonicus* Kryštofovich: спорофиллоид со спорангием,  $\times 2$ ; в. мел, басс. р. Колымы (Криштофович, 1953). 99 — *Isoetes* sp.: микроспора, соврем.,  $\times 450$  (Nox, 1950). 100a — *Isoetites serratus* Brown, 100б — *I. horridus* (Daws.) Brown: схематическое строение листьев: в. мел, палеоген США (Brown, 1939). 101 — *Isoetopsis chojfatii* Saporta: клубневидное расширение побега с корнями и рубцами опавших корней,  $\times 2,5$ ; н. мел, Португалия (Saporta, 1894). 102 — То же, участок спорофиллоида с воздухоносными полостями; н. мел, Португалия (Saporta, 1894). 103 — *Isoetes lacustris* Linné; современное растение

*Archaeosigillaria* Kidston, 1901. Тип рода — *Sigillaria vanuxemi* Goepfert, 1852; в. девон, шт. Нью-Йорк. В ископаемом состоянии известны отпечатки стеблей, облиственных побегов, кора. Мелкие сигилляриеподобные растения, с дихотомически разветвленными побегами (толщиной до 2,5—3,0 см), довольно густо покрытые жесткими, короткими шиповидными филлоидами, иногда слегка серповидно изогнутыми. Чаще всего на отпечатках стволиков сохраняются только небольшие основания листьев, тесно прилегающие друг к другу, расположенные спирально по парастихам и вертикальными рядами и имеющие на юных побегах широковеретеновидную форму, а на старых — гексагональную. В центре листовых оснований виден один рубчик или листовой след от проводящего пучка. Анатомическое строение и спороносные органы неизвестны (табл. XIX, фиг. 2—5). Четыре вида. Ср. девон—н. карбон. Ср. девон Минусинской котловины, в. девон Казахстана; ср. девон шт. Нью-Йорк, З. Европы, н. карбон Англии, Шпицбергена.

*Barrandeina* (Krejčí) St u r, 1881. Тип рода — *Protolepidodendron duslianum* Krejčí, 1881; ср. девон (живет), Богемия. В ископаемом состоянии известны только участки побегов. Невысокие древовидные растения, в верхней части дихотомически ветвящиеся. Верхняя часть побега густо покрыта мелкими, узкими, простыми или вильчато разветвленными филлоидами; в нижней половине побега филлоиды предположительно веерообразные, с дихотомическим жилкованием, пальчато надрезанные, суженные в длинный, круглый, твердый черешок. Листовые рубцы длинные, низбегающие, слабывпуклые, плотно прилегающие один к другому и чешуйчато накладывающиеся друг на друга, напоминая кнорриевидную стадию сохранения лycopсид, до 20—40 мм длины и 2—9 мм ширины. Верхушка рубцов в нижней части побегов закруглена, в верхней части имеет пикообразную форму с тупым концом. Споросные побеги, вильчато разветвленные, расположены в верхней части растения, покрыты мелкими филлоидами, на внутренней стороне которых обнаружены крупные спорангии удлиненно-овальной формы. От нижней части растения отходили многочисленные вильчато разделенные придатки, условно относимые к корням. Анатомическое строение неизвестно (рис. 104; табл. XIX, фиг. 6). Четыре вида. Ср. девон Центр. Казахстана, Чехословакии, Норвегии, в. девон США.

*Blasaria* Z a l e s s k y, 1934. Тип рода — *Leptophloeum sibiricum* Kryshtofovich, 1927; ср. девон, З. Сибирь (у Колюбаева улуса в Южно-Минусинской впадине). В ископаемом состоянии известны участки побегов. Стебли прямые, до 3,5 см ширины, вильчато разветвляющиеся, покрытые листовыми подушками, расположенными по спирали. На старых побегах подушки шестиугольного, на молодых — ромбического очертания; верхний угол шестиугольника закруглен, а нижний оттянут вниз. Подушки отделены друг от друга узкими промежутками коры в виде борозд шириной до 1,2 мм. Максимальная высота подушек 3,2 мм. Поверхность их разделена поперечным гребнем на две асимметричные половины: верхняя половина уже и приподнята над нижней. На поперечном гребне, в центре подушки, находится пупковидный сосочек, представляющий собой рубчик листового следа — точку выхода проводящего пучка из ствола или ветви в филлоид. Филлоиды и спороносные органы неизвестны (табл. XX, фиг. 5,6). Один вид. Ср. девон Казахстана, З. Сибири.

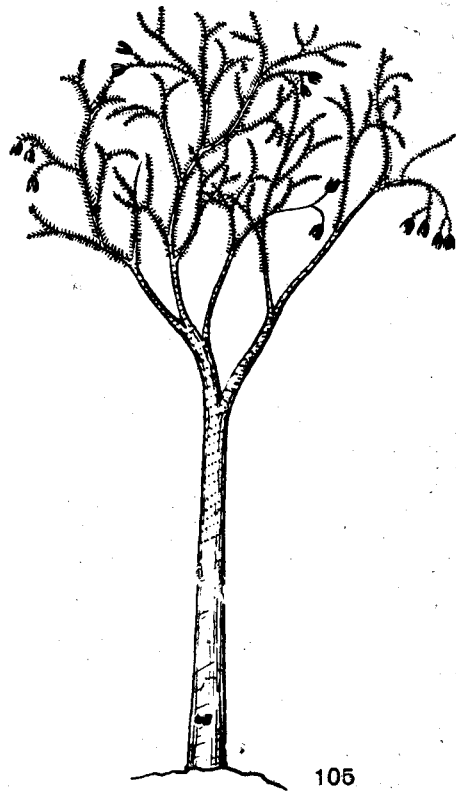
*Gilboaphyton* A r n o l d, 1937. Тип рода — *G. goldringiae* Arnold, 1937; ср. девон, восточная часть С. Америки. В ископаемом состоянии известны облиственные побеги, отпечатки коры и спорангии. Стебли тонкие (до 1,2 см), прямые или слегка изогнутые, дихотомически ветвящиеся, густо покрытые жесткими, короткими непадающими филлоидами (0,4—0,5 см длины) шиловидной или копьевидной формы. При обламывании филлоидов на поверхности стебля остаются круглые выпуклости типа листовых рубцов, расположенные на тонких побегах — по крутым спиралам, а на толстых побегах — по вертикали. В центре листовых рубцов (круглых выпуклостей) наблюдается сосочковидный рубчик — точка выхода проводящего пучка из стебля в филлоид. Края филлоидов пальчато-зубчатые; зубчики мелкие, по краю филлоида насчитывается три зубчика; тонкий проводящий пучок, идущий из стебля в филлоид, доходит до верхушки филлоида (табл. XIX, фиг. 7; табл. XX, фиг. 1). Один вид. Ср. девон Казахстана и восточной части С. Америки.

*Leptophloeum* D a w s o n, 1862. Тип рода — *L. rhombicum* Dawson, 1862; в. девон, Канада. В ископаемом состоянии известны участки побегов, достигающие 13 см ширины. Древовидные, дихотомически ветвящиеся растения. Кора покрыта листовыми подушками, расположенными по спирали, плоскими, или слегка выпуклыми, или слабовогнутыми, ромбического очертания, иногда незначительно вытянутыми в ширину, реже в высоту. У некоторых форм

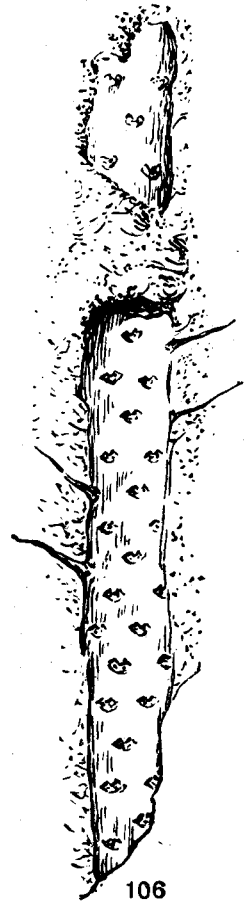




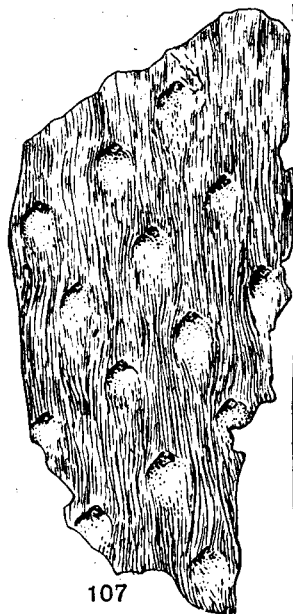
104



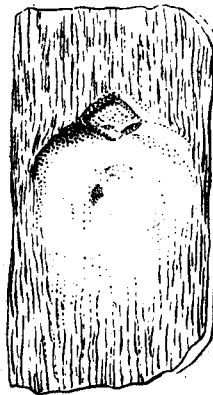
105



106



107



108

Рис. 104—108.

104 — *Barrandina dustiana* (Krejčí) Stur: участок побега,  $\times 5/6$ ; ср. девон, Богемия (Kräusel u. Weyland, 1933). 105 — *Cyclostigma killtorkense* Haughton: реконструкция спорофита; в. девон, Германия (Mägdefrau, 1932). 106 — *Protasolanus distans* (Chachlov) Radczenko: участок побега; н. карбон, Минусинская котловина (колл. Г. П. Радченко). 107 — *Ursodendron wijkianum* (Heer) Radczenko: участок коры; медвежий ярус, Шпицберген (Nathorst, 1894). 108 — *Ursodendron wijkianum* (Heer) Radczenko: листовая подушка,  $\times 5$ ; медвежий ярус, Шпицберген (Nathorst, 1894)

листовые подушки с закругленным нижним углом, как бы чешуевидные. Подушки часто плотно примыкают друг к другу или разделены полосками коры, выступающими в виде закругленных ребер или плоских промежутков до 1,2 мм ширины. Поверхность подушек гладкая, иногда покрытая тонкими, веерообразно расходящимися морщинками. Листовой рубец выпуклый, овального или продолговато-овального очертания, расположен в средней или в верхней половине поля подушки. Рубчик проводящего пучка маленький, продолговатый, помещается в центре листового рубца. Филлоиды тонкие, линейные, с одной жилкой. Спорофиллоиды щитовидные, Т-образной формы. Спорангии расположены на их горизонтальной оси (табл. XX, фиг. 2—4). Три вида. В. девон — н. карбон. В. девон — этрень Казахстана, в. девон З. Сибири, Нов. Земли; ср. — в. девон Шпицбергена, Канады, Китая, Австралии, этрень Австралии.

*Lepeocladus* Z a l e s s k y, 1937. Тип рода — *L. crassus* Zalesky, 1937; низы в. девона, Урал. В ископаемом состоянии известны участки отпечатков коры (до 2,2 см ширины). Кора покрыта листовыми подушками, расположенными по спирали, ромбического очертания, вытянутыми в ширину. Подушки плоские или слабовыпуклые, с закругленным верхним углом и менее закругленным нижним, плотно примыкают друг к другу; поверхность подушек гладкая. Листовой рубец округлого очертания, расположен в верхней половине поля подушки; детали его строения неясны. Филлоиды и спороносные органы неизвестны (табл. XX, фиг. 7). Один вид. Низы в. девона Урала (бассейн р. С. Сосьвы), в. девон Казахстана (с.-в. Прибалхашье).

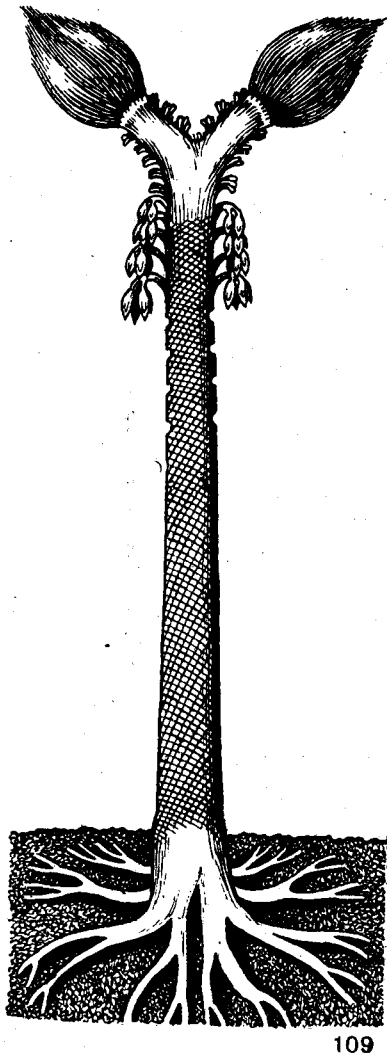
*Cyclostigma* H a u g h t o n, 1860. Тип рода — *C. kiltorkense* Naughton, 1860; верхи фамена, Ю. Ирландия. В ископаемом состоянии известны стерильные побеги, отпечатки участков коры, стробилоиды, споры и ризоиды. Древовидные плауновидные, ветви которых дихотомически разветвляются через значительные интервалы. Поверхность стволов несет спиральные ряды небольших, расставленных, никогда не соприкасающихся бугорков — листовых подушек, незначительно приподнятых, пенечкообразных или конусовидных. Листовые подушки постоянно скошены вперед (кверху) и имеют как бы срезанную, уплощенную верхушку. Почти всю площадь последней занимает округлый плоский листовой рубец, несущий три рубчика. Филлоиды шиловидные или овальные в сечении, обычно несколько серповидно изогнутые кверху. Корневые образования в виде

тонких стигмариеподобных, дихотомически разветвляющихся ризофор, несущих на поверхности беспорядочно расположенные небольшие округлые рубчики от опавших тонких аппендиксов. Генеративные органы в виде верхушечных (?) стробилоидов, образованных изогнутыми, брактееподобными спорофиллоидами, в пазухе или на верхней стороне которых близ основания расположены спорангии, заключающие споры двух типов (рис. 105; табл. XX, фиг. 9—11). До шести видов. В. девон — н. карбон. Турне Казахстана, Минусинской котловины, Тувы, в. девон — н. турне о-ва Медвежьего, Силезии, Гарца, Бельгии, Ирландии, Франции, США, Синайского п-ва, Китая.

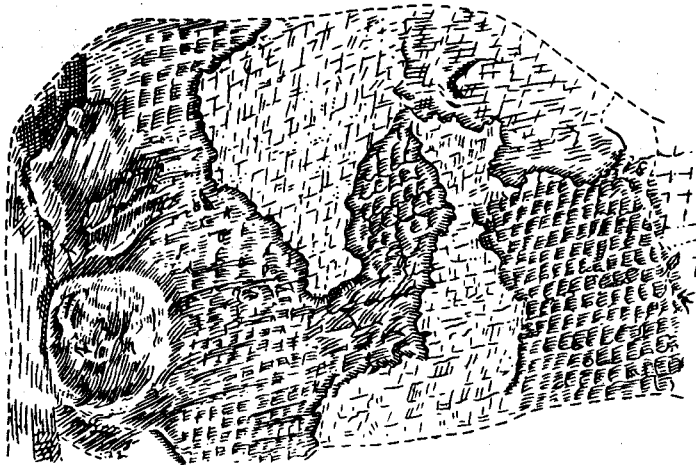
*Ursodendron* R a d c z e n k o, 1960. Тип рода — *U. chacassicum* Radzenko, 1960; турне, Минусинская котловина. В ископаемом состоянии известны вегетативные побеги с филлоидами и отпечатками коры. Древовидные плауновидные, спорофиты которых несли расположенные в спиральных рядах (парастихах) расставленные, заметно приподнятые и четко оконтуренные короткие листовые подушки, сходящие на нет и теряющие свои очертания в нижней части. Листовые подушки ромбических, обратнойчешуевидных, округлых или широкоэллиптических очертаний. В верхней приподнятой части подушек, на верхнем их конце, расположен в скошенном положении, будучи несколько повернут кверху, небольшой листовой рубец поперечно-овального, поперечно-ромбического или почти серповидного очертания, внутри которого расположены три рубчика. Следы лигулы отсутствуют. Филлоиды расширенные в основании, на остальном протяжении округлые в сечении, длинные, серповидно изогнутые кверху. Спороносные органы неизвестны (рис. 107, 108). До семи видов. В. девон — н. карбон (визе). Фамен, турне и н. визе Минусинской котловины, Рыбинской и Тувинской впадин, Казахстана; н. турне Китая, З. Монголии, о-ва Медвежьего, Шотландии, н. визе В. Германии.

*Porodendron* Z a l e s s k y, 1909. Тип рода — *Lepidodendron tenerrimum* Auerbach et Traut-schold, 1860; н. карбон, Подмосковный бассейн. Под этим названием обозначаются остатки решетчатой кутикулы, предположительно принадлежащей стволам *Lepidodendron*, *Bothrodendron*, *Cyclostigma*, с округлыми отверстиями от мест расположения листовых бугорков. Несколько видов. Н. карбон. Турне — н. визе Подмосковного бассейна, восточного склона Урала.

*Protosolanus* H ö r i c h, 1920. Тип рода — *P. wiprechtii* Hörich, 1920; н. карбон, Магдебург.



109



110



111



112

Рис. 109—112.

109 — *Ulodendron majus* Lindley et Hutton: реконструкция, в. карбон, З. Европа (Hirmer, 1927). 110 — *Ulodendron majus* Lindley et Hutton: участок коры с рубцом от опавшего спорозонного побега,  $\times 2/3$ , ср. карбон, свита  $S_2^5$ , Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938). 111 — *Paichoa tschernovii* Zalessky: отпечаток участка коры; пермь, Пай-хой (Залесский, 1936). 112 — *Signacularia polniskii* Zalessky: участок коры; пермь (казанский ярус), Урал (Залесский, 1937)

В ископаемом состоянии известны облиственные стерильные побеги и отпечатки участков коры. Стволы достигают крупных размеров, известны участки стволов длиной до 4 м при небольшой ширине — до 12 см. Поверхность стволов обычно продольно-, иногда грубоморщинистая или шагрeneвая, особенно на старых крупных стволах, несет более или менее отчетливые, удлинённые, обычно слабо оконтуренные возвышения, имеющие характер складок коры, но в действительности представляющие собой не полностью сформированные листовые

подушки. Эти складки, большей частью значительно отстоящие друг от друга, расположены в заметно наклоненных спиральных рядах и, кроме того, в почти вертикальных, точнее сказать, очень крутых спиральных рядах. Они имеют очертания от удлинённо-эллиптических до узковеретеновидных, почти линейных. Листовой рубец относительно небольшой, расположен ближе к верхнему концу складки, в очертании почковидный или ромбический, с закругленным, обычно выемчатым, как у *Sigillaria*, верхним краем, с более или менее оттянутыми и

приостреленными боковыми углами и выемчатым или, наоборот, коротко оттянутым в виде треугольного выступа нижним краем. Лигула отсутствует. Внутри рубца помещаются три рубчика: средний — крупный, сосочковидный, соответствующий выходу сосудистого пучка, и два боковых — небольших, точковидных, соответствующих выходам небольших пучков аэренхимной ткани (парихны). Филлоиды длинные, прямые, тонкие, оттопыренные. Спорозоносные образования неизвестны (рис. 106; табл. XX, фиг. 8, 12; табл. XXI, фиг. 1). До пяти видов. Н. карбон. Турне и виле Минусинской котловины, Тувы; н. карбон Монголии, Германии, Синайского п-ва.

*Asolanus* Wood, 1860. Тип рода — *A. campototaenia* Wood, 1860; карбон, С. Америка. В ископаемом состоянии известны отпечатки коры. Ствол с гладкой поверхностью, покрыт косой штриховкой, расходящейся пучками от небольших листовых рубцов. Листовые рубцы расположены по спирали на значительном расстоянии между собой, чечевицеобразной формы, поперечно вытянутые, с острыми, несколько загнутыми вниз боковыми углами, с шириной, в полтора раза превосходящей высоту. Внутри листовых рубцов находится кольцевидный рубчик, образовавшийся от слияния парихн и окружающий выход листового следа. Рубчик лигулы отсутствует. Листовая подушка сохраняется над листовым рубцом в виде узкого краевого возвышения, а также под листовым рубцом в виде небольшого треугольного возвышения. Филлоиды длинные, похожие на филлоиды сигиллярий (табл. XXI, фиг. 4). Один вид. Ср. — в. карбон. Ср. карбон Донбасса ( $C_2^5 - C_2^7$ ), Ср. Поволжья (тепловская свита); вестфал Англии, Бельгии, Голландии, верхняя половина продуктивного карбона и в. карбон Германии, Мал. Азии (бассейн Эрегли), С. Америки, Канады (зона *Ptychocarpus unitus*, соответствующая вестфалу).

*Ulodendron* Lindley et Hutton, 1831. Тип рода — *U. majus* Lindley et Hutton, 1831; вестфал, Англия. В ископаемом состоянии известны участки стволов, коры, филлоиды. Поверхность ствола и коротких ветвей покрыта тесно расположенными, соприкасающимися ромбическими листовыми рубцами (типа листовых подушек) одинаковой ширины и высоты или более широкими, которые служили основанием для линейных или линейно-ланцетных одонервных жестких и коротких или более удлинённых неоппадающих филлоидов. Лигула и парихны отсутствуют. На диаметрально противоположных сторонах ствола рас-

положено по одному ряду больших округлых или эллиптических углублений (до 6—10 см в диаметре), соприкасающихся или несколько отстоящих. Углубления противоположных рядов чередуются. В центрах углублений расположены крупные рубцы, соответствующие местам прикрепления спорозоносных шишек, которые, однако, неизвестны (рис. 109, 110; табл. XXI, фиг. 2, 3). Три вида. Ср. карбон Донбасса ( $C_2^2 - C_2^5$ ); вестфал Англии, Франции, Германии.

Примечание редактора. Приведенные особенности морфологии листовых подушек (рубцов) *Ulodendron* в значительной степени соответствуют морфологии подушек представителей семейств *Lepidodendropsidaceae* (родов *Lepidodendropsis* и *Sublepidodendron*), что позволяет говорить о несомненных филогенетических связях, существующих между ними. На этом основании Данзе-Корсэн (Dansé-Korsin, 1958.) предлагает объединить группу растений с указанными признаками в одно семейство *Ulodendraceae*. Г. П. Радченко отмечает, однако, принципиальное различие между этими растениями, которое заключается в отсутствии на рубцах *Ulodendron* продольного валика (следа) от прикрепления неоппадающих филлоидов, известного у представителей *Lepidodendropsidaceae*.

*Paichoa* Zalesky, 1936. Тип рода *P. tschernovii* Zalesky, 1936; пермь, Пай-хой (Печорский бассейн). В ископаемом состоянии известны отпечатки коры. Кора с небольшими сближенными или соприкасающимися выдающимися листовыми подушками, пяти- или шестигранными, более или менее изометрическими, расположенными спирально. Листовые рубцы несколько смещены к верхнему краю подушек и имеют близкие к ним очертания. Точковидный рубчик от листового следа расположен вблизи верхнего края листового рубца. Рубчиков от парихн и язычковой камеры не наблюдалось (рис. 111). Один вид. В. пермь Пай-хой (Печорский бассейн).

*Signacularia* Zalesky, 1929. Тип рода — *S. noinskii* Zalesky, 1929; в. пермь (казанский ярус), Урал. В ископаемом состоянии известны отпечатки коры. Кора с небольшими сближенными плоскими или слабо выдающимися поперечно-вытянутыми ромбовидными листовыми подушками. Листовые рубцы поперечно-овальные, несколько смещенные к верхнему краю подушек, снабжены точковидным рубчиком от выхода проводящего пучка (рис. 112). Несколько видов. В. пермь. Казанский ярус Урала.

Примечание. Близкое морфологическое сходство остатков плауновидных, отнесенных к этому роду, с отпечатками некоторых форм сохранения *Viatschslavia* позволяет высказать предположение о возможной принадлежности их к *Viatschslavia*.



Вне СССР: *Lepidosigillaria* Kräusel et Weyland, 1949; *Archaeosigillariopsis* Gothan, 1928; *Omphalophloios* White, 1899; *Phialophloios* Hörich, 1915; *Thaumosiodendron* Bureau, 1905; *Maroesia* Jongmans et Gothan, 1935. Последний род ошибочно указывался из СССР (Ср. Азия).

## ЛИТЕРАТУРА

Борсук М. О. 1956. В сб.: Новые семейства и роды растений, стр. 20. Мат. по палеонтол. Всес. научн. исслед. геол. ин-т (ВСЕГЕИ), нов. сер., вып. 12. Брик М. И. 1936. Первая находка нижнетриасовой флоры в Средней Азии. Тр. Геол. ин-та Акад. наук СССР, т. V, стр. 461—474.

Залесский М. Д. 1904. Ископаемые растения каменноугольных отложений Донецкого бассейна. I. Lycopodiales. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 13. СПб., стр. 1—79.—1908. Ископаемые растения каменноугольных отложений Донецкого бассейна. Изучение анатомического строения *Lepidostrobus*. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 46, СПб., стр. 1—33.—1909. Заметки о растительных остатках из каменноугольных отложений Мугуджарских гор. Изв. Геол. ком., т. 28, № 1, СПб. Zalesky M. D. 1909. On the internal structure of stem of the type of *Lepidodendron aculeatum* Sternberg and *Sigillaria boblagi* Brongniart. Мém. Imp. Russ. Minéralog. Soc., v. 46, № 2, St. Petersburg. Залесский М. Д. 1912. Анатомия *Lepidophloios laricinus* Sternberg. Палеоботанические этюды, ч. II. СПб., стр. 2—3.—1915. О строении стебля *Lepidodendron dichotomum* и *Lepidophloios laricinus* Sternberg. Геол. вестн., т. I. Петроград, стр. 16—20.—1918. Палеозойская флора ангарской серии. Атлас. Тр. Геол. ком., вып. 174. Zalesky M. D. 1929. Observations sur quelques végétaux fossiles nouveaux. Bull. Soc. geol. France, sér. 4, t. XXIX, p. 189—194. Залесский М. Д. 1930. Новые нижнекаменноугольные растения с восточного склона Урала. Изв. Акад. наук СССР, № 3, VII, стр. 228.—1931. Végétaux nouveaux du Dévonien supérieur du Bassin du Donetz. Bull. Acad. Sci. URSS. Изв. Акад. наук СССР, отд. мат. и ест. наук, стр. 557—588.—1934. О новом девонском растении *Blasaria sibirica* nov. gen. et nov. sp. Изв. Акад. наук СССР, отд. мат.-естеств. наук, стр. 235—239.—1934. Каменноугольная флора Северного Кавказа. Гл. геол.-гидро-геодез. упр. ОНТИ.—1934. О некоторых новых ископаемых растениях угленосных отложений Донецкого бассейна (Sur quelques végétaux nouveaux houiller du Donetz.) Изв. Акад. наук СССР, стр. 1105—1117.—1936. О некоторых новых растениях антраколитовой системы Кузнецкого бассейна. (Sur quelques plantes nouvelles du système anthracolitiques du Bassin de Kouznetzk.) Проблемы палеонтологии, т. I. М., стр. 223—236.—1937. О некоторых новых ископаемых растениях каменноугольных и пермских отложений Донецкого бассейна. (Sur quelques végétaux fossiles nouveaux des terraines Carbonifère et Permien du Bassin du Donetz.) Проблемы палеонтологии, т. II—III. М., стр. 159—162.—1937. Sur les végétaux Dévoniens du versant oriental de l'Oural et du Bassin de Kouznetzk. Палеофит. сб. Palaeophytographica. Изд-во Акад. наук СССР, Л.—1944. Über die neue Gattung der Gruppe Lycopodiales aus dem Untercarbon, Caenodendron und über zwei Vertreter dieser Gattung. Neues Jahrb. f. Geol. Залесский М. Д. и Чирков А. Ф. 1938. Пермская флора Печорского Урала и хребта Пай-хоя. Л.

Криштофович А. Н. 1923. *Pleuromeia sternbergii* Münster и *Hausmannia ussuriensis* nov. sp. из мезозойских отложений Южно-Уссурийского края. Изв. Акад. наук СССР, сер. VI, т. XVII, № 1—18, стр. 291—300.—

Известны также стробилы лепидофитов точно не установленного систематического положения: *Spencerites* Scott, 1897; *Mazocarpon* Benson, 1918; *Mazostrobus* Watson, 1909; *Lycostrobus* Nathorst, 1908.

1953. Некоторые загадочные растения меловой флоры и их значение для филогении. Сб. статей «Палеонтология и стратиграфия», стр. 17—37.—1953. Находка плауновидного растения в кембрии Восточной Сибири. Докл. Акад. наук СССР, нов. сер., М. т. XCI, № 6, М., стр. 1377—1379.

Любер А. А. и Валц И. Э. 1941. Атлас микроспор и пыльцы палеозоя СССР. Тр. Всес. науч.-исслед. геол. ин-та, вып. 139.

Нейбург М. Ф. 1960. Пермская флора Печорского бассейна, ч. I, вып. 49. Изд-во Акад. наук СССР. Невик Е. О. 1952. Каменноугольная флора Европейской части СССР. Палеонтология СССР, нов. сер., вып. 1. М., стр. 162—257. 1954. Каменноугольная флора восточной части Донецкого бассейна. Киев, изд-во Акад. наук УССР, стр. 46—68.

Радченко Г. П. 1955. Руководящие формы верхнепалеозойской флоры Саяно-Алтайской области. Атлас рукоп. ископ. фауны и флоры З. Сибири, т. II, стр. 94—108, 1956. Новые семейства и роды растений. В сб.: Материалы по палеонтологии, стр. 194. Тр. Всес. науч.-исслед. ин-та (ВСЕГЕИ), нов. сер., вып. 12.—1956. Руководящие формы ископаемых растений угленосных отложений Кузнецкого бассейна. Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры пермских отложений Кузнецкого бассейна Всес. науч.-исслед. ин-т (ВСЕГЕИ).—1957. Морфолого-анатомические особенности некоторых раннекаменноугольных растительных типов Кузнецкой провинции. Сб. памяти А. Н. Криштофовича. Л., стр. 33.—1960. В сб.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР, ч. I, Тип Lycopsida. М., стр. 15.

Хахлов В. А. 1940. Верхнедевонская флора из Красноярского района. Тр. конф. по изуч. производит. сил Сибири, т. II, стр. 511.

Arnold C. A. 1937. Observations on fossil plants from the devonian of Eastern North America. III. *Gilboaphyton goldringia* gen. et sp. nov. Mich. Univ. Mus. Paleontol. Contr., v. 5, p. 271—314.

Bell W. A. 1938. Fossil flora of Sydney Coal field Nova Scotia, Canada. Dept. of Min. a. Resour. Geol. Surv. Mem. 15. Ottawa. Benson M. 1902. On a new Seed-like Lycopodiaceus fructification. New Phytologist. 1908. *Miadesmia membranaceae* Bertrand a new palaeozoic Lycopodes with Seed-like structure. Phil. Trans. Roy Soc. London, v. 199, p. 409—425.—1918. *Mazocarpon* or the structure *Sigillariostrobus*. Ann. Botany, V, 32, p. 569—589. Bertrand C. E. 1895. Sur une nouvelle centrademia de l'époque houiller. Assoc. Franc. Av. sci. C. R., 23 Sess., p. 588—593. Binney E. W. 1875. Observations on the structure of fossil plants found in the carboniferous strata, pt. IV. *Sigillaria* a. *Stigmaria* Palaeontogr. Soc. London. Боченский Т. 1939. On the structure of Sigillarian cones and the mode of their assoc. with their stem. Publ. Silesiennes Acad. Polon. Sci. et Let. Tr. Geol. Kraków, N 7. Bureau E. 1954. Anatomie végétale. Paris, t. I. Brongniart A. 1822. Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles général et sur ceux des terrains de sédim. super. en perticul. Mus. Hist. Nat. Paris. Мém., t. 8, p. 203—347.—1828—1838. Histoire des végé-

taux fossiles au recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe, v. I, 1828; v. II, 1837. Brown R. 1939. Some American fossil plants belonging to the Isoetales. J. Washington. Acad. Sci., v. 29, № 6.

Chaloner W. 1953. A new species of *Lepidostrobus* containing unusual spore. Geol. Mag., v. 90, N 2. Corda A. J. In: Germar E. F. 1852. Die Versteinerungen des Steinkohlengebirges von Weltin and Löbjuñ Saalkreise. Teil 8, S. 184.

Dansé-Corsin P. 1958<sub>1</sub>. Précision on sujet des g. *Sublepidodendron* et *Lepidodendropsis*. C. R. Acad. Sci. Paris, t. 247, N 13.—1958<sub>2</sub>. Nouvelle classification des Lepidophytes du Primare connues en empr. C. R. Acad. Sci. Paris, t. 247, N 16. Dawson J. W. 1862. On the flora of the Devonian period in northeastern America. Geol. Soc. London. Quart. J., v. 18, p. 296—330.—1871. The fossil plants of the Devonian and Upper Silurian formations of Canada. Geol. Surv. Canada, p. 1—92, pls. I—XX. Montreal.—1883. On the Cretaceous and Tertiary floras of British Columbia. Trans. roy. Soc. Canada, v. I, sect. IV.

Edwards. 1953. *Lycopodiopsis* a Southern Hemisphere Lepidophyte. Palaeobotanist, v. I, Sahni memorial volume. Emberger L. 1944. Les plante fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. Paris, p. 138—160.

Felix C. J. 1954. Some American arborescent Lycopod fructifications. Ann. Missouri Botan. Gard., v. 41, N 4.

Geinitz E. 1873. Versteinerungen aus dem Brandschiefer der unteren Dyas von Weissig bei Sachsen. Neues Jahrbuch, S. 691—704. Goldenberg F. 1855—1862. Die Pflanzenversteinerungen des Steinkohlengebirges von Saarbrücken. Saarbrücken, H. I—1855, H. II—1857, H. III—1862. Goepfert H. R. 1852. Fossile Flora des Übergangsgebirges. Nov. Act. Ab. Leop. Car. Nat. Cur. Suppl., Bd. 22, S. 91. Gothan W. u. Zimmermann F. 1932. Die Oberdevonflora von Liebichau und Bögendorf (Niederschlesien), 2 Arb. Inst. Paläobotan., 2, p. 103—130. 1937. Weiteres über die altoberdevonische Flora von Bögendorf—Liebichau bei Waldenburg. Jahrb. Preuss. Geol. Landanst., Bd. 57, S. 497. Gothan W., Weyland H. 1954. Lehrbuch der Paläobotanik. Akademie-Verlag, Berlin, S. 203—250.

Halle Th. G. 1908. Einige krautartige Lycopodiaceae palaeozoischen und mesozoischen Alters. Arch. Botan., Bd. VII. Haughton S. 1860. On *Cyclostigma*, a new genus of fossil plants from the Old Red Sandstone of Kiltoran. Nat. Hist. Rev. London, v. 7, p. 209—222. Hirmer M. 1927. Handbuch der Paläobotanik, Bd. I. Berlin, S. 180—343. Höeg O. A. 1942. The Dauntonian and Devonian flora of Spitsbergen. Oslo, p. 1—228. Hoffmann E. 1934. Paläohistologie der Pflanze, Wien, S. 45—62. Hörich O. 1920. Über *Protasolanus*—eine neue Lepidophytengattung aus dem deutschen Kulm und über die Gattung *Asolanus* Wood. Jahrb. Preuss. geol. Landanst., Bd. 40.

Jongmans W., Gothan W. u. Darrach W. 1937. Beiträge zur Kenntnis der Flora der Poconoschichten aus Pennsylvania und Virginia. C. R., Deuxième Congrès pour l'avancem. des études de stratigr. carbonifère, 1935, t. I.

Kidston R. 1884—1886. On the occurrence of *Lycopodites* (*Sigillaria*) *vanuxemi* Goepf. in Britain, with remarks on its affinities. J. Linn. Soc. Botany,

21.—1901. Carboniferous Lycopods and Sphenophylls. Nat. Hist. Soc. Glasgow Trans., N 6, new ser., p. 25—140. Knox E. M. 1950. The spores of *Lycopodium*. *Phylloglossum*, *Selaginella* and *Isoetes*. Idenburg. Kräusel R. u. Weyland H. 1937. Pflanzenreste aus dem Oberdevon der Eifel. Senckenbergiana, 19. Frankfurt a. M.—1940. Die Gattung *Protolopidodendron* Krejčí. Senckenbergiana, 22.—1941. Pflanzenreste aus dem Devon von Nord-America. I, II. Palaeontogr., Bd. 86, Abt. B, S. 1—44.—1949. Pflanzenreste aus dem Devon. XIV. *Gilboaphyton* und die *Protolopidophytales*. Senckenbergiana, Bd. 30, N 1/3. Frankfurt a. M., S. 129—152. 1949. Krejčí J. 1880. Notiz über die Reste von Landpflanzen in der böhmischen Silurformation. K. Böhm. Ges. Wiss. Prag, S. 201—204.

Lang W. H. a. Cookson I. C. 1935. On a flora, including vascular land plants associated with *Monograptus* in rocks of Silurian age from Victoria. Australia. Roy. Soc. London Phil. Trans., v. 224 B, p. 42—449. Lindley J. a. Hutton W, 1831—1835. The fossil flora of Great Britain, v. I—1831, v. II—1833. London. Lutz J. 1933. Zur Kulmflora von Geigen bei Hof. Palaeontogr., Bd. 78, Abt. B, S. 114—157.

Mägdelfrau K. 1931. Zur Morphologie und phylogenetischen Bedeutung der fossilen Pflanzengattung *Pleuromeia*. Beih. Botan. Zbl., 48. Abt. 2, H. 1—1932. Über *Nathorstiana*, eine Isoetaceae aus dem Neokom von Quedlinburg a. Harz. Bein. Botan. Zbl., Bd. 49, s. 706—718—1956. Paläobiologie der Pflanzen. Aufl. 3, H. 1. Münster G. 1839—1843. Beiträge zur Petrefacten-Kunde, Teil 5, S. 107, 1842.

Nathorst A. 1920. Zur Kulmflora Spitsbergens Foss. Fl. Polarländer, Bd. 2, N 1, S. 1—45. Stockholm.

Potonié H. 1903—1906. Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzenreste, herausgegeben von K. Preuss. Geol. Landesanst. n. Bergakademie, Berlin. Lief. I—IV. Presl C. In Sternberg K. 1838. Versuch einer Geognostisch-Botanischen Darstellung Flora der Vorwelt.

Renault B. 1893—1896. Bassin houiller et permien. d'Autun et d'Epinaç. Fasc. IV. Flore fossile, pt. II. Etudes des Gîtes minéraux de la France. Atlas—1893, text—1896. Richter I. B. 1909. Beiträge zur Flora der unteren Kreide Quedlinburgs. Teil II, S. 1—12.

Saporta G. 1888. Dernières adjonctions à la flore fossile d'Aix-en Provence. Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 7, t. 7, p. 1—104.—1894. Flore fossil de Portugal, p. 141. Schimper W. 1869—1874. Traité de Paléontologie végétale de la flore du monde primitif, t. 1—3. Paris. Schmidt W. 1954. Pflanzenreste aus der Tonschiefergruppe (Unteres Siegen) des Siegerlandes I. *Sugambrophyton pilgeri* nov. gen., nov. sp., eine *Protolopidodendroceae* aus den Hamberg-Schichten. Palaeontogr., Abt. B, Bd. 97, S. 1—22. Stuttgart. Scott D. 1900<sub>1</sub>. Studies in fossil botany, . 1, London, p. 1—533.—1900<sub>2</sub>. Note on the occurrence of a Seed-like fructification in certain Palaeozoic. Lycopods. Roy. Soc. London, Proc., v. 67, p. 306—309.—1901. On the structure and affinities of fossil plants from the Palaeozoic rocks. IV. The Seed-like fructification of *Lepidocarpon*. Roy. Soc. London, Phil. Trans., v. 194B, p. 291—333. Seward A. C. 1910. Fossil plants, v. II. Sternberg K. 1820—1838. Versuch einer geognostischen botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt,

Bd. I, Teile 1—4, 1820—1825; Bd. II, Teil 7—1838.  
S t u r D. 1881—1882. Die Silurflora der Etage Hb in  
Böhmen, S. 330—391. K. Akad. Wiss. Sitzungsber.,  
Bd. 84, Abt. I. Vienna.

W e i s s C h. E. 1887. Die Sigillarien der preussi-  
schen Steinkohlengebirge. I. Die Gruppe der Favularien.  
Abh. d. geol. Spezialkarte v. Preuss. Thüring. St. Berlin,  
Bd. VII, H. 3. W e i s s E., S t e r z e l I. 1893. Die Sig-  
illarien der preussischen Steinkohlen und Rothliegenden Ge-  
biete, Teil 2. K. Preuss. Geol. Landesanst., N. F. 2. Berlin  
N. F., H. 2. W i l l i a m s o n W. 1872—1883. On the  
organisation of the fossil plants in Coal Measures. Phil.

Trans. Roy. Soc., v. 20, p. 435—438 — 1872; v. 167,  
p. 213—270 — 1877; v. 171, p. 493—539 — 1880; v.  
174, p. 459—475 — 1883. London. W o o d C. 1861.  
Contributions to the Carboniferous flora of the United  
States. Acad. Nat. Sci. Phil. Proc., v. 12, p. 238.

Z e i l l e r R. 1886—1888. Études des gites minéraux  
de la France, Bassin houiller de Valenciennes. Descrip-  
tion de la flore fossile. Paris, Text — 1886, Atlas —  
1888.— 1906. Études des gites minéraux de la France,  
Bassin houiller et permien de Blanzy et du Creusot.  
Paris. Z i m m e r m a n n W. 1959. Die Phylogenie  
der Pflanzen.

# ТИП ARTHROPSIDA (SPHENOPSIDA) ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ

## ОБЩАЯ ЧАСТЬ<sup>1</sup>

### История изучения

Первые научные сведения о современных членистостебельных растениях восходят к известному труду Линнея «Species plantarum». 1753 г. Линней установил на современных хвощах р. *Equisetum*, который он поместил вместе с некоторыми другими «папоротникообразными» формами (*Isoetes* и др.) в порядок Filices 24-го класса отдела тайнобрачных своей системы.

Первые описания и изображения ископаемых остатков членистостебельных относятся также к XVIII в. Насколько можно судить по изображениям этих остатков в наиболее ранних палеоботанических работах — Фолькмана (Volkman, 1720), Шейхцера (Scheuchzer, 1723), Вальха (Walch, 1771) и др., — все указанные остатки членистостебельных принадлежат палеозойским древовидным членистостебельным, т. е. к каламитам. Очевидно, это объясняется тем, что первые находки растительных остатков в 3. Европе были приурочены к районам разработки угольных залежей, которые связаны там преимущественно с палеозойскими отложениями.

Первоначально остатки крупных членистых стеблей каламитов сравнивали со стеблями тростника. Суков (Suckow, 1784) первый сопоставил их с современными хвощами; однако, желая отразить привычное для того времени представление об этих остатках, он сохранил для них название *Calamites* (calamus по-лат. — тростник), которое затем прочно закрепилось за ними.

Остатки членистостебельных из мезозойских отложений, по-видимому, стали известны значительно позже. Их первые весьма немно-

численные описания встречаются лишь в монографиях, относящихся к первой четверти XIX в. Частично это можно объяснить тем, что в мезозойских и кайнозойских отложениях остатки этих растений вообще встречаются значительно реже, чем в палеозойских осадках.

Первое систематическое научное описание остатков растений, в том числе членистостебельных, с применением бинарной номенклатуры было дано в работах Шлотгейма (Schlotheim, 1804), Штернберга (Sternberg, 1820—1838) и Броньяра (Brongniart, 1822, 1828, 1828—1837). Особенно большое значение имеют работы последнего автора, который провел широкое сравнение вымерших форм растений с современными и первый применил к ним распространенную в то время ботаническую классификацию.

Броньяр использовал родовое название *Equisetum* Linné для остатков хвощевидных с сохранившимися на узлах сращенными листьями; большая часть этих остатков, как выяснилось позднее, действительно принадлежит древним хвощам. К тем же хвощевым, к сем. Equisetaceae, Броньяр причислил и *Calamites*, пойдя в этом отношении значительно дальше Сукова. Облиственные побеги каламитовых он предложил обозначать родовым названием *Asterophyllites* (Brongniart, 1822), рассматривая их как остатки особых форм, а не как части тех же каламитов. Им же был установлен на остатках из мезозойских отложений Австралии своеобразный род *Phyllotheca* и дано первое описание клинолистов, для которых им тогда же было предложено название *Sphenophyllum*.

Одновременно с Броньяром много различных форм членистостебельных описал Штернберг (Sternberg, 1820—1838). Он предложил ряд назва-

<sup>1</sup> Составил Г. П. Радченко.



ний для обозначения различных состояний сохранности облиственных побегов каламитов (*Annularia*, *Bornia*, *Schlotheimia*, *Bechera*), но из них удержалось в науке только одно название — *Annularia*, так как все остальные, как выяснилось позднее, охватывают весьма различные формы. Штернберг первым описал остатки спороношений каламитов под названиями *Bruckmannia*, *Huttonia* и *Volkmannia*, хотя, очевидно, сам он не вполне ясно представлял себе истинную природу этих образований, так как под теми же названиями привел остатки вегетативных побегов некоторых каламитов, относимых теперь к *Asterophyllites*.

Не решаясь, по-видимому, признать родового тождества вымерших хвощевидных и современных хвощей, Штернберг счел более правильным выделить первые в особый род *Equisetites*. Таким образом, в палеоботаническую литературу почти одновременно было введено для сходных форм два разных названия. Вследствие того, что ни Броньяр, ни Штернберг не дали исчерпывающих точных указаний к каким остаткам следует применять предложенные ими родовые названия, палеоботаники вплоть до начала XX в. одинаково часто употребляли оба эти названия, притом в достаточной степени произвольно. Одни предпочитали родовое название *Equisetum*, другие — *Equisetites*; и то и другое использовалось для обозначения остатков различных частей самых разнообразных членистостебельных, в том числе и палеозойских каламитов (Sternberg, 1820—1838; Unger, 1850; Geinitz, 1855; Эйхвальд, 1865 и др.). Забегая несколько вперед, следует указать, что с конца XIX в. стало общепринятым обозначать родовым названием *Equisetites* такие остатки из палеозойских отложений, которые морфологически более всего сходны с ныне живущими хвощами. Такие же остатки из кайнозойских отложений обычно относят теперь к р. *Equisetum*. Последние в большинстве случаев представляют травянистые формы, у многих из которых обнаружены также весьма характерные для современных хвощей корневые клубеньки.

Впервые остатки весьма своеобразного членистостебельного растения, очень мало похожего на хвощи, описали из триасовых отложений в Богезах Шимпер и Мужо (Schimper et Mougeot, 1844), установившие на его основе новый род *Schizoneura*. Авторы не допускали и мысли о том, что это растение относится к хвощевидным; основываясь на своем предположении, что листья у него при жизни были широкими, много-нервными и расщеплялись вдоль толстых жилок лишь при захоронении, они поместили его среди однодольных. Характерно, что еще раньше Броньяр (Brongniart, 1828—1877) отпечатки от-

дельных листьев *Schizoneura* сравнивал с листьями современной *Convallaria* из однодольных и описал их поэтому под названием *Convallarietes*.

Верные представления о родстве каламитов и клинолистов с хвощами, завоевавшие в первой половине XIX в. почти общее признание, неожиданно вновь подверглись сомнению в последней крупной монографии Броньяра (Brongniart, 1849). Этот ученый исследовал минерализованные остатки стволов каламитов с сохранившимся внутренним строением и впервые установил, что стволы их обладали способностью к вторичному росту в толщину. Обнаружение в стволах каламитов вторичных тканей, подобных тем, какие наблюдаются у голосеменных, представлялось Броньяру настолько удивительным, что он отказался от своего прежнего мнения о родстве этих растений с хвощами, и предпочел отнести их к голосеменным, выделив в особое семейство *Asterophyllaceae*. Остатки стеблей *Calamites* с сохранившимися признаками внутреннего строения Броньяр выделил в особый род *Calamodendron* и в свете новых своих представлений о каламитах был склонен вообще отказать от родового названия *Calamites*.

В сем. *Asterophyllaceae* Броньяр, кроме *Calamodendron*, поместил *Asterophyllites* и *Volkmannia*, также роды *Phyllothea*, *Schizoneura* и даже *Sphenophyllum*. К членистостебельным он счел возможным отнести только роды *Equisetum* и *Equisetites*.

Новые представления Броньяра были значительным шагом назад не только в отношении познания общего систематического положения древних членистостебельных, но также и в отношении их классификации, поскольку он объединил в одном семействе весьма разнородные элементы. Это ясно представляли себе некоторые исследователи того времени. Незадолго до выхода в свет работы Броньяра (Brongniart, 1849) Эндлихер (Endlicher, 1840) выделил клинолисты в особый класс *Sphenophyllales*, а каламиты — в отдельный класс *Calamariales*, что, хотя и не было совершенно правильным, все же представляло значительный шаг вперед в познании палеозойских членистостебельных.

Говоря о клинолистах, нельзя не упомянуть о почти забытой работе Ройла (Royle, 1839), в которой он впервые описал остатки сфенофиллов из нижнепермских отложений Гондваны, обратив внимание на некоторые характерные особенности этих растений. Ройл совершенно правильно отметил их морфологическое отличие от известных тогда европейских (исключительно каменноугольных) форм р. *Sphenophyllum*. Это отличие выражается в том, что мутовки листьев у гондванских растений были не радиально, а

двусторонне-симметричными, будучи образованы тремя парами разных по размеру листьев. Ройл создал для них особый род *Trizygia*, который признавался и Фейстмантелем (Feistmantel, 1881). К сожалению, позднее, после Цейлера (Zeiller, 1891), характерные признаки р. *Trizygia* были признаны всеми исследователями несущественными, и он был включен в объем р. *Sphenophyllum*. Никто не обратил внимания на то, что признаками *Trizygia* характеризуются только (и почти все) позднекаменноугольные и пермские виды клинолистов.

Во второй половине XIX в. основное внимание палеоботаников, занимавшихся исследованием членистостебельных, привлекали остатки каламитов и сфенофиллов, особенно широко представленные в палеозойских отложениях Европы и США. Это время ознаменовалось накоплением большого фактического материала по названным группам, более углубленным его исследованием и первыми попытками систематизации и классификации каламитовых.

Шимпер (Schimper, 1862) первый обратил внимание на то, что остатки каламитовых из нижнекаменноугольных отложений отличаются от обычных *Calamites* противопоставленными в смежных междуузлиях (т. е. нечередующимися) ребрами, и на этом основании предложил выделять их в особый подрод *Asterocalamites*. Несколько позднее Штур (Stur, 1875) на более полно сохранившихся образцах из Силезии установил, что стебли типа *Asterocalamites* несли тонкие, повторно вильчато разветвленные листья и характеризовались рыхлыми стробилами, совершенно отличными от плотных колосоподобных стробилов *Calamites* и *Sphenophyllum*. Спорофиллы были расположены мутовками на междуузлиях совершенно не измененных ветвей, несших в узлах обычные крупные, дихотомически разветвленные листья. На этих остатках Штур установил новый род *Archaeocalamites*, пренебрегая ранее предложенным Шимпером названием *Asterocalamites*. Однако по предложению Зейлера в 1879 г. приоритет последнего был снова восстановлен, и в дальнейшем это название прочно закрепилось за подобными формами, и лишь английские авторы (Кидстон, Скотт, Сьюорд) продолжали пользоваться названием *Archaeocalamites*.

Рено (Renault, 1888) и Зольмс—Лаубах (Solms-Laubach, 1897) изучили внутреннее строение стволов *Asterocalamites* и установили, что оно отличалось от строения стволов *Calamites*. Ксилема у этих раннекаменноугольных растений была экзархной; иными словами, метаксилема была расположена вовнутрь от протоксилемы. Каринальные каналы, столь характерные для настоящих каламитов, у них еще отсутствовали.

Рено (Renault, 1888) и Кидстон (Kidston, 1883) установили, что спорофиллы *Asterocalamites* были пельтатными. Последний, кроме того, высказал мнение, что стробилы этих растений по всем своим признакам соответствуют тем изолированно встреченным образованиям, которые давно были описаны Петерсоном (Peterson, 1841) под названием *Pothocites*. С этого времени стало принятым обозначать генеративные органы *Asterocalamites* названием *Pothocites*, хотя между остатками, описанными Петерсоном и Штуром, и наблюдаются некоторые различия.

Первую сводку по каламитам дал Вейс (Weiss, 1876, 1884). Его работу можно рассматривать как фундаментальный труд, посвященный не только описанию, но также систематизации и классификации различных форм каламитов и каламитоподобных растений. Вейс разработал интересную классификацию стволов каламитов, основанную на их морфологических признаках (характере расположения ребер в смежных междуузлиях и рубцов от ветвей на узлах стволов), соответственно с которой он выделил в составе рода *Calamites* четыре подрода: *Archaeocalamites*, *Stylocalamites*, *Eucalamites*, *Calamitina*. Если не считать первого из названных подродов, выделенного впоследствии в совершенно самостоятельный род и даже отдельное семейство, то три остальных подрода не потеряли своего значения до настоящего времени, хотя и рассматриваются теперь как секции р. *Calamites*.

Совершенно новую классификацию разработал Вейс для спороношений каламитов, используя результаты детальных исследований Шимпера (Schimper, 1869), Уильямсона (Williamson, 1869), Кэрзуерса (Carruthers, 1867), Рено (Renault, 1876) и своих собственных наблюдений. Взамен многочисленных формальных или сборных родов, выделенных ранее, Вейс предложил различать следующие естественные типы или роды, отличающиеся один от другого характером расположения спорангиофор, т. е. спорофиллов, и количеством спорангиев на них: *Calamostachys*, *Palaeostachya*, *Volkmania pseudo-sessilis*, *Huttonia* и *Cingularia*. Второй и последний роды были впервые выделены Вейсом.

Кроме этих естественных типов спороношений, Вейс предлагал различать еще два формальных рода: *Macrostachya* и *Paracalamostachys*. Разработанная им классификация спороносовых органов каламитов получила общее признание, и ею пользуются до сих пор. Вейс дал также несколько реконструкций для каламитов.

Изучение палеозойских клинолистов во второй половине XIX в. также сделало большие успехи. Рено (Renault, 1876), Зольмс—Лаубах

(Solms-Laubach, 1896) и Уильямсон (Williamson, 1873; Williamson a. Scott, 1895) исследовали внутреннее строение стеблей и осей стробиллов различных *Sphenophyllum*, доказав, что в анатомическом отношении все они очень близки друг к другу и вместе с тем достаточно специфичны. В отличие от древовидных каламитов первичная древесина *Sphenophyllum* не имела центральной полости; ксилема у них была центрипетальной, т. е. развивалась снаружи вовнутрь и имела треугольную, редко шестиугольную форму в поперечном сечении.

Спороносные органы клинолистов были первоначально описаны многими авторами под самыми различными родовыми названиями. Со временем, однако, многие палеоботаники начали предпочитать родовое название *Boottanites* (Binney, 1871), так как типичные формы этого рода характеризовались дихотомически разветвленными брактелями, похожими на вегетативные листья *Sphenophyllum*. Когда же постепенно стало выясняться, что в р. *Boottanites* включены и такие формы, которые не имеют ничего общего с клинолистами, а с другой стороны, значительное большинство спороношений может быть уже привязано к совершенно определенным видам клинолистов, стало общепринятым описывать их под соответствующими видовыми названиями р. *Sphenophyllum*. Позднее Сьюорд (Seward, 1898, 1910) предложил обозначать остатки изолированных спороношений клинолистов родовым названием *Sphenophyllostachys*.

В самом конце XIX в. Скоттом (Scott, 1897) был открыт совершенно новый, весьма сложного строения, стробил, изученный им во всех деталях по минерализованным остаткам из н. карбона Шотландии и названный *Cheirostrobos*. Несмотря на значительное своеобразие этого нового типа спороношения, заставившее впоследствии создать на его основе особое семейство *Cheirostrobaceae*, анатомически и по характеру устройства спорофиллов он весьма сходен со спороношениями *Sphenophyllum*, что и послужило основанием для включения его в кл. *Sphenophyllales*.

Исследование богатейших палеоботанических материалов из Индии позволило Фейстмантелю (Feistmantel, 1881) дать, наконец, правильную трактовку систематического положения р. *Schizoneura*, поместив его среди членистостебельных. Однако родственные связи этих растений с другими представителями данного типа так и остались до сих пор неразгаданными.

Некоторое число новых форм различных членистостебельных описали в конце XIX в. французские палеоботаники. Грандэри (Grand'Eury, 1890) открыл в верхнекаменноугольных отло-

жениях Франции прекрасно сохранившиеся остатки весьма своеобразного растения с крупными лентовидными, дихотомически разветвленными на конце и сращенными при основании листьями, названного им *Autophyllites furcatus*. Небольшие стробилы этого растения были лишены брактелей и располагались в пазухе листьев. Из тех же отложений Грандэри (Grand'Eury, 1890) описал остатки под названием *Calamocladus frondosa*, которые позднее Зейлер (Zeiller, 1899) совершенно правильно отнес к р. *Phyllothea*. Это было первой находкой настоящей филлотеки в каменноугольных отложениях. До тех пор считалось, что этот род характерен исключительно для мезозойских отложений.

Весьма неожиданным было мнение Рено (Renault, 1893—1896), снова выразившего сомнение в принадлежности каламитов к членистостебельным и пытавшегося трактовать спороношения типа *Calamostachys*, как мужские (а некоторые как женские) стробилы, близкие к аналогичным образованиям некоторых голосеменных, в частности, р. *Gnetopsis*. Мнение Рено не было поддержано ни одним исследователем, и идея о родстве палеозойских каламитов с современными хвощами больше уже не подвергалась пересмотру. Ботаник Джеффри (Jeffrey, 1899), следуя Зейлеру, поместил каламитовые вместе с хвощами в один класс *Equisetales*, отделив от них клинолисты в особый класс *Sphenophyllales* в том же объеме, как это предлагал ранее Эндлихер. Оба эти класса Джеффри включил вместе с псилоитовыми и плауновидными во вновь выделенную им группу *Lycopsida*, основываясь на неправильном представлении о том, что листья у всех членистостебельных якобы являются «микрофильными».

В противоположность мнению Зейлера и Джеффри некоторые палеоботаники, в том числе Потонье (Potonié, 1897—1899), настаивали на выделении палеозойских каламитов в особый класс *Calamariales*. Кроме того, Потонье, основываясь на своеобразных особенностях *Asterocalamites*, предложил выделить последних в особое семейство *Protocalamariaceae*, включив данное семейство в состав кл. *Calamariales*.

Из палеозойских и мезозойских отложений СССР в XIX в. было описано также много остатков членистостебельных. Еще Гёпперт (Goerpert in Tchichatcheff, 1845) обнаружил остатки *Phyllothea* в пермских отложениях Кузбасса (он их определил как *Anarthrocanna*). Эйхвальд (1865) описал остатки каламитов из артинских отложений Приуралья, а Геер (Heer, 1876) — остатки *Phyllothea* (*P. sibirica* Heer) из юрских отложений В. Сибири. Особенно



большие заслуги в деле изучения остатков членистостебельных принадлежат русскому палеоботанику И. Ф. Шмальгаузену, который описал (1879) несколько видов *Phyllothea* и одну весьма своеобразную форму *Equisetum* из верхнепалеозойских отложений Кузбасса и Тунгусского бассейна, а позднее (Шмальгаузен, 1887) обнаружил остатки сфенофилла (*S. stouckenbergii* Schmalhausen) в верхнепермских отложениях близ Чистополя. Это была первая находка остатков *Sphenophyllum* в верхнепермских отложениях.

Начало XX в. ознаменовалось рядом открытий и оригинальных исследований, значительно обогативших науку новыми данными о древних членистостебельных.

В верхах девона о-ва Медвежьего Натгорст (Nathorst, 1902) открыл остатки совершенно своеобразного членистостебельного, характеризующегося крупными перисто рассеченными листьями и весьма примитивными спороносными органами, совершенно отличными от стробилов хвощей, каламитов и сфенофиллов. Автор назвал это необычное растение *Pseudobornia* и выделил его в особый класс под названием *Pseudoborniales*, а Хирмер (Hirmer, 1927) — в особый ряд под названием *Pseudoborniales*.

Зейлер (Zeiller, 1902—1903) обнаружил в верхнетриасовых отложениях Тонкина фрагментарные остатки, весьма напоминающие плоские мутовки палеозойских *Annularia*, но отличающиеся от них тем, что листья одной мутовки имеют различную длину, хотя и не образуют бабочкообразной фигуры, и, кроме того, всегда представлены в отпечатках одними верхушечными мутовками. Последнее обстоятельство может даже вызвать сомнение в принадлежности данных остатков к членистостебельным, однако Зейлер подчеркивал, что в центре мутовок *Annulariopsis* наблюдается такая же картина с центральным отверстием и кольцом проводящих пучков и лагун, которая получается на поперечном сечении стебля *Equisetites*.

Галле (Halle, 1908) опубликовал первую сводную монографическую работу о мезозойских хвощевых, в которой рассмотрел главным образом формы, встречающиеся в Швеции. Значение этой работы, однако, выходит далеко за рамки региональной монографии, так как ее автор произвел тщательную ревизию большей группы мезозойских хвощевых, которые чаще всего включали в род *Schizoneura*, и выделил из ее состава новый род *Neocalamites*. Галле предложил также обозначать спороносные колоски мезозойских хвощевых родовым названием *Equisetostachys*, что прочно вошло в практику палеоботанических исследований.

Линье (Lignier, 1908) ввел в науку собирательный термин *Articulata* для обозначения группы классов *Sphenophyllales*, *Pseudoborniales*, *Equisetales*, *Calamariales*, которому соответствует русский термин членистостебельные.

Лотси (Lotsy, 1909) разработал классификацию спороносных органов клинолистов, основываясь на форме спорофиллов и числе спорангиев в каждом из них. В соответствии с этим он предложил различать среди них следующие четыре рода: *Monosphenophyllum*, *Disphenophyllum*, *Tetrasphenophyllum* и *Difurcosphenophyllum*. Предложение Лотси, однако, не было поддержано другими исследователями и вскоре было забыто, хотя заслуживало более тщательного изучения.

Скотт (Scott, 1909) предложил выделить клинолисты, хвощевые и псилотовые в особый тип *Sphenopsida*, отделив их от других групп. Основанием для этого является, с его точки зрения, то, что клинолистные в широком смысле слова, т. е. сфенофиллы, характеризуются относительной «мегафильностью» своих листьев. В той же работе Скотт описал остатки минерализованного ствола древнейшего каламитового из н. карбона Шотландии, который характеризовался экзархной ксилемой как в узлах, так и в междоузлиях, но уже имел каринальные, т. е. протоксилемные, каналы, свойственные древесине каламитов. Скотт установил на этих остатках новый род *Protocalamites*, отнеся его к *Calamariaceae*.

Йонгманс (Jongmans, 1911) дал очень важную сводку по палеозойским членистостебельным З. Европы (включая Польшу и Донбасс), содержащую диагнозы почти всех известных в то время форм.

Натгорст (Nathorst, 1914, 1915) обнаружил в верхах ср. девона Норвегии остатки примитивного членистостебельного с нечетко выраженной членистостью стеблей, дихотомически разветвляющимися стволами и очень тонкими, многократно вильчато разделенными листьями, которое он назвал *Hyenia*.

Крейзел и Вейланд (Kräusel u. Weyland, 1926) описали из среднедевонских отложений Германии остатки другого примитивного членистостебельного, названного ими *Calamophyton*. Стебель у этого растения сначала ветвился дихотомически, а ближе к верхушке — дихоподиально. В отличие от более примитивных *Hyenia*, стебель у *Calamophyton* был правильно расчленен на короткие междоузлия.

Хирмер (Hirmer, 1927) выделил девонские *Hyenia* и *Calamophyton* в особый ряд *Protoarticulinales*, относя названные роды к разным семействам этого ряда: *Hueniaceae* и *Calamophytaceae*. Он же, на основе ревизии известных



видов р. *Calamites* и изучения новых материалов, выделил из состава последнего новый род *Mesocalamites*, характерный для н. карбона и отличающийся тем, что в одних и тех же междоузлиях часть ребер — противопоставленные, а часть — чередующиеся. Род *Cheirostrobos* автор выделил в отдельный ряд *Cheirostrobineae*. В той же работе Хирмер высказал правильное сомнение в принадлежности *Equisetum kidstoni* (Залесский, 1907) из в. карбона Донбасса к р. *Equisetites*; для этой и нескольких подобных ей сомнительных форм он предложил новое собирательное название *Calamariophyllum*.

Одновременно и независимо друг от друга Галле (Halle, 1927) и Кавасаки (Kawasaki, 1927) (первый — при изучении пермской флоры с.-в. Китая, второй — при исследовании пермской и раннемезозойской флоры Кореи) обратили внимание на то, что в обоих флорах наряду с настоящими *Annularia* имеется много своеобразных аннулариенподобных форм, отличных от первых. Главное различие их состоит в том, что листья в каждой мутовке образуют две симметричные плоские веерообразные группы, расположенные по разные стороны стебля, придавая мутовкам характерные «бабочкообразные» очертания. Галле предложил для этих своеобразных растений новое название — *Annularites*, Кавасаки — *Lobatannularia*. Ряд палеоботаников, например, Ябе и Коиваи (Yabe a. Koivai, 1928), а в последнее время Готан и Вейланд (Gothan u. Weyland, 1954), находили, что три рода — *Annulariopsis*, *Lobatannularia* и *Annularites* — включают растения одного и того же типа. Ябе и Коиваи считали в связи с этим, что следует сохранить только одно родовое название — *Annulariopsis*. Однако в науку прочно вошло название *Lobatannularia*, так как описанные Кавасаки под этим названием формы являются, по мнению большинства палеоботаников, наиболее характерными для данной группы. Надо все же признать, что позднетриасовое растение *Annulariopsis*, так же как и типичный вид рода *Annularites*, имеют ряд существенных отличий от настоящих *Lobatannularia*. Несомненно, все описанные под указанными родовыми названиями формы требуют серьезного дополнительного изучения.

Недостаточно отчетливый диагноз р. *Lobatannularia* привел к тому, что некоторые палеоботаники стали относить к нему формы, весьма далекие от типичных восточноазиатских видов этого рода. Так, М. Д. Залесский (1933<sub>1,2</sub>) отнес к *Lobatannularia* такие остатки из пермских отложений Кузбасса, которые В. А. Халлов (1931) и М. Ф. Нейбург (1948) значительно более обоснованно сравнивают с *Schizoneura*, опираясь на то, что у них доли мутовки обра-

зованы сросшимися по всей длине листьями и имеют вид многонервных листьев.

А. Н. Криштофович и В. Д. Принада (1933), при изучении остатков растений из рэт-лейасовых отложений Челябинского бассейна, обнаружили своеобразное хвощевое, несущее на узлах мутовки очень крупные, свободные на всем своем протяжении линейно-ланцетные листья, совершенно не отличимые от изолированных листьев, которые постоянно описываются из мезозойских отложений Евразии как *Pityophyllum*. Авторы отнесли найденную ими форму к р. *Neocalamites*, оговорив, что среди представителей этого рода она занимает несколько особое положение; к ней приближается только *Neocalamites carcinoides* из лейаса Гренландии, описанный Гаррисом (Harris, 1931). Однако вскоре же М. Д. Залесский (1933<sub>3</sub>) описал совершенно сходную форму из верхов н. перми Урала под названием *Phyllothea bardensis*; на описанном им остатке сохранились спорофиллы, расположенные на междоузлиях примерно так же, как это имеет место у *Asterocalamites*. А. Н. Криштофович и В. Д. Принада (1934) переименовали описанную ими из окрестностей Челябинска форму в *Metaschizoneura*, однако не дали описания установленного ими нового рода.

Циммерман (Zimmermann, 1930, 1938) в противоположность ошибочным представлениям Джеффри и Скотта отделил клинолисты от всех побочных групп и стал их рассматривать как самостоятельное подразделение в ранге группы (класса?) в типе *Articulata*, т. е. в значительной мере вернулся к представлениям Потонье (Potonie, 1921). Более подробно изложил свои взгляды на систематику группы *Articulata* также Хирмер (Hirmer, 1938). В составе этой группы им выделяются четыре ряда (или класса): *Protoarticulinea* (*Calamophytaceae* и *Hueniaceae*), *Pseudoborniniinae*, *Sphenophyllinea* (*Cheirostrobaceae* и *Sphenophyllaceae*) и *Equisetinea* (*Asterocalamitaceae*, *Calamitaceae*, *Equisetaceae*). Род *Phyllothea* включен без каких-либо оговорок в сем. *Equisetaceae*. Сем. *Cheirostrobaceae* уже не выделяется в особый ряд, что с филогенетической точки зрения надо признать более правильным.

Очень сложно построенные стробилы описал Лиллоп (Lilpop, 1937) у сферофиллоподобного растения из н. перми Польши, которое он выделил в новый род *Tristachya*, установив на его основе самостоятельную группу *Tristachyiinae*, равную по рангу (классу?) *Sphenophyllinea*.

М. Д. Залесский (1939) описал остатки очень своеобразных хвощевых из пермских отложений Урала, напоминающие *Equisetum*, но отли-

чающиеся от них характером листьев и способом их срастания во влагалище. Автор установил по этим остаткам новый род *Equisetina*.

Г. П. Радченко (Радченко и Шведов, 1940), описывая верхнепалеозойскую флору Тунгусского бассейна, подверг ревизии описанные Шмальгаузенем виды *Phyllothea* и *Equisetum* и пришел к выводу, что большинство из них не имеет ничего общего с этими родами и должно быть выделено в особые роды. Два из них — *Koretrophyllites* и *Sorocaulus* — были тогда же названы автором, но не описаны; в указанной работе были изображены типичные представители этих новых родов, характерных для североазиатских верхнепалеозойских флор.

В последнее время Готан и Вейланд (Göthan и Weyland, 1954) снова рассматривают *Articulata* (членистостебельные) как группу классов, подразделяемую на два ряда: *Protoarticulatae* (девонские формы) и собственно *Articulatae*. Последние ими разделяются на четыре класса: *Sphenophyllales*, *Cheirostrobales*, *Pseudoborniales* и *Equisetales*. В составе *Equisetales* выделяются четыре семейства: *Equisetaceae*, *Calamariaceae*, *Protocalamariaceae* и *Phyllothesaceae*. Примерно такую же систематику *Articulatinae* предложил недавно и Немейц (Nemejc, 1950); он только не выделяет *Cheirostrobaceae* в особый класс. Зато Немейц считает необходимым рассматривать *Tristachyineae* в составе особого ряда *Tristachyaceae*. Сем. *Phyllothesaceae* выделяет и этот автор, однако характеристика этого семейства остается неясной. Г. П. Радченко (1956, 1957) подробно рассмотрел большую группу позднепалеозойских и раннемезозойских хвощевых и выделил новое семейство *Sorocaulaceae* в составе родов *Koretrophyllites*, *Neokoretrophyllites*, *Phyllothea*, *Sorocaulus*, *Paraschizoneura*, которое поставил в филогенетическую связь с сем. *Asterocalamitaceae*.

### Общая характеристика и морфология

В современной флоре членистостебельные представлены одним р. *Equisetum*, насчитывающим не более 32 видов, распространенных преимущественно в северном полушарии. Эта маленькая группа форм, составляющая семейство хвощевых (*Equisetaceae*), представляет последнюю страницу в истории возникновения, развития и постепенной деградации некогда обширного типа членистостебельных. Еще далеко не все в этой истории нам известно и понятно. Одно открытие следует за другим, и чем глубже и больше мы познаем особенности древних членистостебельных, тем все более значительной и разнообразной представляется нам

эта характерная группа растений, процветавшая в позднем палеозое и раннем мезозое.

Членистостебельные с современной точки зрения представляют совершенно самостоятельную линию эволюции высших растений, берущую начало непосредственно от псилофитовых. По предложению английского палеоботаника Скотта (Scott, 1909) эту группу растений выделяют теперь в особый тип, за которым закрепилось название Скотта — *Sphenopsida*, не отражающее, впрочем, основных его особенностей. Более удачное название *Articulata*, широко распространенное среди немецких палеоботаников, не может быть использовано для обозначения данного типа, так как произведено от латинского слова *articulus* (член, раздел), тогда как названия всех типов, на которые подразделяются сейчас высшие растения, образованы от греческих слов. По-видимому, наиболее целесообразно присвоить рассматриваемому типу название *Arthropsidea* (от греч. «сустав»). Это точнее всего передает содержание русского термина «членистостебельные».

Все представители типа *Arthropsidea* характеризуются членистостью стебля и мутовчатым расположением листьев. Последние в отличие от филлоидов плауновидных имеют теломное происхождение, т. е. возникли из боковых веточек, которые с самого начала имели тенденцию к мутовчатому расположению и должны были быть очень небольшими. По-видимому, исходные формы псилофитовых, давшие начало примитивным членистостебельным, в процессе эволюции ветвления спорофита очень рано достигли стадии моноподия, что и обеспечило усиленный рост у них главной оси при резком ограничении роста боковых веточек. Надо думать, что только при этих условиях могли возникнуть формы с резко подчиненными общей массе спорофита небольшими теломными листьями. Относительно небольшие размеры последних составляют одно из важнейших отличий членистостебельных от папоротникообразных, у которых листья возникли из крупных ветвей.

Спорофиллы членистостебельных, так же как и их листья, расположены мутовками и почти у всех форм, за исключением древнейших, собраны в стробилы. Лишь у некоторых стробилы выражены неясно и представляют собой довольно рыхлые образования, нерезко дифференцированные от вегетативных частей спорофита, — так называемые стробилоиды.

Что касается анатомического строения стеблей и листьев, характера проводящей системы, устройства спорангиев, типа и особенностей спор, то они изучены пока только у представителей отдельных семейств. Поэтому в

настоящее время затруднительно дать общую характеристику всех морфологических признаков членистостебельных для типа *Arthropsidea* в целом. Приводимое ниже описание морфологии различных элементов спорофитов (и спор) этих растений суммирует по возможности все данные, которые к настоящему времени удалось накопить в результате исследования различных форм вымерших и современных членистостебельных, но оно все же является далеко не полным.

Тип *Arthropsidea* в соответствии с системой, принятой в настоящем издании и с учетом самых последних данных, подразделяется на пять порядков. Наиболее примитивной группой, объединяющей преимущественно среднедевонские формы, является порядок *Hueneiales*. Три порядка — *Pseudoborniales*, *Sphenophyllales* и *Asterocalamiales* — взяли свое начало, по-видимому, от гиениевых. В ходе дальнейшей эволюции членистостебельных сформировался порядок *Equisetales*, тесно связанный с астерокаламитами. *Arthropsidea* известны уже со среднедевона. Наибольшего развития они достигли в карбоне и перми, но с конца триаса начинают резко деградировать, и к середине юры сохраняется только одно современное семейство *Equisetaceae* порядка *Equisetales*.

Как уже указывалось, стебли (и ветви в случае их присутствия) у всех членистостебельных, в том числе у среднедевонского *Calamophyton*, отчетливо разделены на членики или междоузлия, отделенные друг от друга местами сочленения, которые называются узлами (рис. 6, 27—28 и др.). Последние иногда проявляются на наружной поверхности стебля в виде кольцевой линии (шва), носящей название узловых линий. Во многих случаях, однако, такую линию бывает трудно заметить на наружной поверхности стебля, и место сочленения междоузлий определяется лишь уровнем, на котором расположены основания листьев, мутовкой которых заканчивается верхний или, правильнее сказать, передний конец каждого междоузлия (рис. 63). Поскольку у наиболее примитивных членистостебельных, относимых к р. *Huenia*, листья расположены не в строгих мутовках, постольку и членистость стебля проявлялась у них еще не очень отчетливо (рис. 2а).

Стебель у всех современных хвощей, как известно, отличается способностью легко разламываться на отдельные участки по узлам, т.е. наиболее ослабленным местам. Это, по-видимому, характерно и почти для всех вымерших членистостебельных, так как их остатки обычно представляют отдельные звенья стеблей, ограниченные на концах узлами, а не случайными обрывками. Этим, между прочим, можно объяснить

тот факт, что в подавляющей массе остатки членистостебельных представляют сравнительно незначительные участки спорофитов. Особенно редко встречаются в ископаемом состоянии большие (длинные) участки крупных стеблей, у которых обычно еще при жизни разрушается рыхлая сердцевина. Напротив, молодые участки спорофитов тех членистостебельных, у которых сердцевина либо вовсе не разрушается, либо разрушается в незначительной степени (например, у гиениевых, клинолистов, некоторых астерокаламитовых и каламитовых), нередко сохраняются в виде довольно значительных участков, иногда с целой системой боковых ветвей.

Стебли членистостебельных по форме и характеру ветвления разделяются на три типа. У наиболее примитивных гиениевых стебли были прямостоячие, у некоторых форм дихотомически разветвляющиеся, кроме того, в верхней части спорофита дихоподиально разветвленные (рис. 2). Значительное большинство остальных членистостебельных, в частности все астерокаламитовые и хвощевые, а также псевдоборниевого, обладали колоннообразными стеблями, характеризовавшимися строго мутовчатым расположением ветвей (рис. 20, 28, 66). Для всех клинолистов характерны очень своеобразные, тонкие и гибкие, как у лиан, неправильно разветвляющиеся стебли (рис. 9, 14).

У всех современных хвощей, как и у очень многих вымерших членистостебельных, отчетливо проявляется разделение стебля на наземную (воздушную) и подземную части. Последнюю, если она встречена в ископаемом состоянии отдельно, иногда довольно трудно, а подчас и невозможно отличить от наземной части побега, так как она также характеризуется членистостью и очень схожа внешней скульптурой. Не является решающим в данном случае и наличие корневых образований, отходящих от узлов, ввиду того, что у многих клинолистов, каламитов и некоторых современных хвощей нижняя часть наземного стебля несет тонкие воздушные корни (рис. 49, 50). В ряде случаев, впрочем, подземную часть прямостоячего стебля можно узнать по его непосредственному сочленению с подземной горизонтальной частью стебля или корневищем (ризомом), которое свойственно, по-видимому, не только современным хвощам, но и всем вымершим хвощевым и астерокаламитовым, а также, вероятно, псевдоборниевым. Не обнаружены корневища пока только у клинолистов.

У среднедевонской *Huenia* прямостоячие стебли отходили от толстого горизонтального ризомида, очевидно, гомологичного ризомам (корневищам) более высоко организованных членистостебельных, но в отличие от них не



обладавшего членистостью и выбрасывавшего воздушные побеги в беспорядке (не из узлов). Каждый воздушный стебель имел у основания на ризомидах широкое конусообразное расширение (рис. 2А).

У астерокаламитовых, каламитовых и хвощей ризомы (корневища) были членистые, нередко разветвленные, несли в узлах мутовки очень сильно ветвящихся корней, которые довольно часто встречаются в ископаемом состоянии, достаточно хорошо изучены и описываются либо под специальными названиями (корни каламитовых — как *Pinnularia* и *Radicitis*), либо просто как «корни и корневища членистостебельных». Сочленение подземной части прямостоячих стеблей с горизонтальным корневищем может быть различным. У некоторых форм, например, у *Calamites suckowi* и мезозойских хвощей *Equisetites columnaris* и *E. lyelli*, наземная часть стебля рогообразно изгибается и подходит обычно суженным концом к узлу горизонтального корневища (фиг. 47). У других форм, например, у каменноугольного *Calamites multiramis*, пермского *Koretrophyllites multicostatus*, триасового *Equisetites mougeoti* и др., стебель не изгибается, но в своей базальной части конусовидно сужается (при этом междуузлия становятся не только более узкими, но и более короткими) и в таком виде непосредственно примыкает к одному из узлов корневища (рис. 32, 49). Очень редко стебли отходят от корневища и главного ствола без характерного сужения их в базальной части (рис. 50).

Принято считать, что у *Pseudobornia* неизвестны ризомы. Можно, однако, высказать предположение, что те весьма крупные, с гладкой внешней поверхностью и отчетливыми узлами участки стеблей, которые Натгорст (Nathorst, 1902) принимал за главный стебель побега *Pseudobornia*, в действительности являются остатками очень толстых корневищ этого растения. На большинстве узлов таких толстых и гладких стеблей наблюдаются отпечатки очень тонких, нитевидных придатков, которые Натгорст считал за остатки какого-то эпифита, т. е. паразита (*Codonophyllum epiphyticum*), но которые значительно больше похожи на отпечатки тонких корней. Это кажется тем более вероятным, что подобные нитевидные остатки располагаются только на узлах и притом почти на всех отпечатках толстых стеблей.

Ризомы (корневища) так же, очевидно, как и ризоиды, играли весьма значительную роль в жизни членистостебельных, так как способствовали широкому вегетативному размножению растений и являлись очень сильным оружием в их борьбе за завоевание «жизненного пространства». Большинство современных ви-

дов р. *Equisetum* имеет большое разветвленное корневище, нередко захватывающее значительное пространство (Тахтаджан, 1956). Это служит причиной широкого распространения хвощей как сорняков.

Имеются все данные утверждать, что многие из вымерших членистостебельных с корневищем тоже широко использовали способ вегетативного размножения и образовывали таким путем нередко почти монотипные насаждения. Об этом свидетельствуют не только отдельные примеры ископаемых почв с сохранившимися в них *in situ* многочисленными остатками корневищ членистостебельных (рис. 47), но также и широко распространенные в отложениях самого различного возраста массовые скопления хорошо сохранившихся остатков различных частей побегов (в том числе корневищ и корней) одного или нескольких видов членистостебельных.

Корни у членистостебельных отходят от узлов, подобно листьям и ветвям (рис. 32, 48). Подземные корни обычно широко неправильно-разветвленные, но у некоторых форм они тонкие, сравнительно короткие и малоразветвленные. У некоторых современных хвощей на корнях образуются небольшие клубневидные образования — так называемые клубеньки, в которых скапливается запас веществ, помогающих растениям перезимовывать. Подобные же клубеньки обнаружены у многих кайнозойских и мезозойских хвощей (рис. 65). Воздушные корни обычно длинные и тонкие.

Ветви у всех членистостебельных, кроме гиепиевых, отходят от узлов стеблей и обычно заложены в самом основании вышележащего (очень редко — в самой верхней части нижележащего) междуузлия. В первом случае они расположены либо между листьями, либо проходят сквозь влагалище, если листья срощены в таковое. Ветви располагаются или совсем закономерно, т. е. не на всех узлах и не в одинаковом количестве на каждом из них (например, у большинства астерокаламитовых и клинолистов), или в порядке, присущем каждому определенному виду растений. Таким закономерным расположением ветвей характеризуются, например, все представители порядка Equisetales. Как известно, Вейс (Weiss, 1876), основываясь на этих закономерностях, разработал даже специальную классификацию стволов каламитов, которой пользуются до настоящего времени (см. характеристику р. *Calamites*).

Наружная поверхность междуузлий у большинства членистостебельных либо гладкая, либо слегка продольно гофрированная. Кроме того, иногда она несет микроскульптуру в виде шагреня, морщинок, бугорков, ямок и т. д.



Подобными признаками характеризуются немногие современные и многие вымершие хвощи, а также большинство древних членистостебельных, относящихся к самым разным порядкам Arthropsidea. Представление о том, что поверхность стеблей у очень многих вымерших форм членистостебельных была отчетливо ребристой, несколько преувеличено и часто является следствием неправильного толкования некоторых их остатков. Легко себе представить, что если обломок свежего стебля какого-нибудь членистостебельного, попав в водный бассейн, быстро покроется осадком, то он скорее всего даст отпечаток внешней поверхности стебля. Напротив, продолжительное пребывание обломков стебля в воде приводит к их гниению еще до захоронения. В процессе последнего происходит своеобразное мацерирование с сохранением только наиболее устойчивых элементов стебля. К их числу относятся прежде всего проводящие пучки, в которых имеется значительное количество метаксилемы, более устойчивой против гниения, чем другие ткани стебля. Но так как проводящие пучки в стебле членистостебельных расположены по окружности, то на отпечатках более или менее разложившихся стеблей соответственно проявляется то более, то менее отчетливая продольная ребристость — как бы след каркаса проводящей системы. Нередко на таких остатках можно заметить и следы плохо сохранившихся листьев, что может служить ложным основанием к принятию таковых за отпечатки наружной поверхности стеблей.

Существует, впрочем, некоторое число форм, у которых наружная поверхность стебля была действительно продольно-ребристой. К таким, в частности, относятся почти все клинолисты и современные хвощи, псевдоборния, ряд астерокаламитовых и некоторые, впрочем, немногие, каламиты.

Что касается внутреннего строения стеблей и корней, то оно изучено у представителей различных порядков и семейств Arthropsidea с далеко не одинаковой степенью детальности.

Совсем не известно анатомическое строение стеблей у *Huenia*. Некоторые данные получены, однако, в отношении характера проводящей системы у *Calamophyton* — другого представителя порядка Hueniales. Стебли у этого примитивного членистостебельного характеризовались сифоностелическим, т. е. простым трубчатым строением. Центральную часть стелы занимала сердцевина, образованная паренхимными клетками и имевшая в поперечном сечении треугольную форму. Серцевина была окружена слоем первичной ксилемы, повторявшим треугольные очертания первой; проводящие элементы этой ксилемы были расположены бли-

же к сердцевине, т. е. ксилема была эндархной. Обращает на себя внимание треугольная в поперечном разрезе форма паренхимы и первичной ксилемы у *Calamophyton*. Как будет показано ниже, такая форма стелы среди анатомически изученных членистостебельных была лишь у клинолистов.

Внутреннее строение стеблей *Pseudobornia* остается неизученным. Проводящая система стебля у клинолистов была актиностелического типа, с экзархной ксилемой. Центральную часть стебля занимала не паренхима, но группа трахеид первичной ксилемы, образующая радиальные выступы. Чаще всего первичная ксилема у клинолистов была в поперечном сечении трехлучевая, реже шестилучевая (у одной формы известна четырехлучевая ксилема). Пучки протоксилемы, образованные узкими спиральными трахеидами, были расположены в вершинах лучей, т. е. на периферии первичной ксилемы. Большая часть последней была образована метаксилемой, состоявшей из более широких трахеид с лестничными или округлыми окаймленными порами. Между лучами первичной ксилемы, чередуясь с ними, расположены участки флоэмы, состоящей из ситовидных элементов. Все перечисленные ткани в общей совокупности образовывали протостелу (рис. 7).

Выяснено, что стебли клинолистов обладали способностью к вторичному росту в толщину. Вторичная ксилема, или межпучковая древесина, откладывалась вначале между протоксилемными лучами, но затем она постепенно охватывала всю протостелу. Вторичная ксилема состояла из больших трахеид, расположенных в правильных радиальных рядах и снабженных многорядными мелкими округлыми окаймленными порами на радиальных стенках. Между ребрами трахеид находились очень мелкие, вертикально удлиненные паренхимные клетки. Последние в общей совокупности образовывали узкие радиальные полосы между рядами крупных трахеид; их обычно называют древесинными лучами. Вторичная флоэма состояла из расположенных радиально тонкостенных ситовидных элементов. Кнаружи от флоэмы возникал феллоген, дававший начало перидерме, которая была окружена корой. Проводящие пучки, как и соответствовавшие им на наружной поверхности стебля ребра, чередовались в последовательных междуузлиях.

Строение воздушных корней у клинолистов очень напоминало строение их стеблей. Различие заключалось в том, что в протостеле корней были обычно лишь две выступающие протоксилемные группы, т. е. корни имели диархную протостелу; очень редко она была триархной.

Как и стебли, корни также обладали способностью к вторичному росту.

Поскольку в стеблях клинолистов отсутствовала сердцевина, которая по мере их роста могла бы резорбироваться (при резорбции клетки сердцевины растворяются), в стеблях их не образовывалась внутренняя цилиндрическая полость. Очевидно, поэтому стебли клинолистов были гибкими и более прочными в сочленениях, чем стебли почти всех остальных членистостебельных.

Из многочисленных представителей порядка *Asterocalamiales* более или менее изучен в отношении внутреннего строения его стеблей только один род *Asterocalamites*. Стебли этого растения характеризовались своеобразным типом стелы, названным весьма удачно Тахтаджаном (1956) артростелой. Для этого типа стелы характерны членистое строение, наличие центральной полости, образующейся на месте рано резорбируемой сердцевины, и однорядное расположение по окружности пучков первичной ксилемы.

У *Asterocalamites* сердцевина окружена сплошным цилиндром ксилемы, в котором ближе к его внутренней стороне расположено по окружности несколько эндархных групп (пучков) первичной ксилемы, слегка вдающихся в ткань сердцевины (рис. 25). Метаксилема этих пучков прилегала ко вторичной ксилеме, или вторичной древесине, не отделяясь от нее. Первичная ксилема была представлена трахеидами с однорядными лестничными порами на радиальных стенках. Трахеиды метаксилемы непосредственно переходили в трахеиды вторичной ксилемы. Последние несли многорядные окаймленные поры на радиальных стенках. Сердцевинные лучи вторичной ксилемы были однорядные, многослойные. Цилиндр проводящих тканей был окружен тонким слоем перидермы. В узлах стеблей *Asterocalamites* ксилема была экзархной. У *Asterocalamites* не было каринальных, или реберных каналов, столь характерных для представителей порядка *Equisetales*, появившегося несколько позднее — в конце раннего карбона. Очевидно, это может указывать на относительную примитивность проводящей системы астерокаламитов. Остальные, более поздние представители порядка *Asterocalamiales*, в частности, *Koretrophylites* и *Phyllotheca*, вероятно, уже имели каринальные каналы, так как на некоторых остатках этих растений, представляющих поперечное сечение стебля в узле, на углистой корочке, сохранившейся по окружности стебля, замечается кольцо очень небольших ямок, по-видимому, соответствующих лакунам или каринальным каналам. У всех астерокаламитовых

проводящие пучки (как и ребра на наружной поверхности стеблей, в том случае, когда они там выражены) в смежных междоузлиях не чередуются (рис. 20, 27, 34).

Более подробно изучено внутреннее строение стеблей и корней у некоторых вымерших и современных форм порядка *Equisetales*. Наиболее древний, раннекаменноугольный, представитель этого порядка — *Protocalamites pettycurensis* Scott — характеризовался экзархными группами первичной ксилемы и уже отчетливо намечающимися каринальными каналами, возникающими в результате разрушения трахеид первичной ксилемы. По аналогии с современными хвощами можно предполагать, что протоксилемные лакуны, или каринальные каналы, представляли собой водоносные полости.

У позднекаменноугольных и пермских каламитов проводящий цилиндр (стела) был также артростелическим, состоял из очень значительной в диаметре сердцевины, быстро резорбированной и вскоре же, даже в сравнительно тонких стеблях, заменявшейся центральной полостью, стенки которой были образованы многочисленными мелкими и отдельными открытыми коллатеральными пучками эндархной первичной ксилемы (метаксилема располагалась снаружи от протоксилемы). Первичная ксилема была окружена сплошным слоем вторичной ксилемы (вторичной древесины), состоявшей из радиальных рядов трахеид и древесинных лучей (рис. 51, 52, 53). Более ранние вторичные трахеиды были лестничными, более поздние — с овальными окаймленными порами. В процессе развития первичной ксилемы спиральные и кольчатые трахеиды каждого коллатерального пучка разрушались, и на их месте образовывался каринальный канал. Флоэма у каламитов состояла из ситовидных элементов с ситовидными участками на их боковых стенках.

Все каламиты были древовидными растениями, и в их стеблях образовывались довольно мощные вторичные ткани. Цилиндр вторичной ксилемы часто достигал нескольких сантиметров толщины и, очевидно, иногда доходил до 1 дм (рис. 40). Подобного мощного древесинного цилиндра никогда не наблюдается ни у мезозойских, ни у современных хвощей. Вместе с тем толщина древесинного цилиндра даже у каламитов иногда была сравнительно небольшой по сравнению с диаметром центральной полости. Вторичный рост сопровождался у них образованием мощной перидермы, составлявшей внутренний слой коры и образованной главным образом клетками пробки.

Крупные корни каламитов имели анатомическое строение, близкое к строению стеблей, и

они даже обладали центральной полостью и перидермой. Небольшие корни характеризовались ди-, три-, или тетрархной актиностелой с экзархной ксилемой (рис. 54). Проводящие пучки в последовательных междоузлиях чередуются либо все, либо отдельными группами; в последнем случае отдельные пучки проходят через узел без смещения.

Анатомическое строение стеблей мезозойских хвощевых остается неизвестным, так как до сих пор не удалось найти минерализованных остатков этих растений, допускающих исследование их под микроскопом. Находка в СССР нескольких ожелезненных стволиков *Equisetites* позволила лишь установить, что древесинный цилиндр у этих растений был относительно очень тонкий, из чего можно заключить, что они, подобно современным хвощам, не обладали способностью к образованию вторичных тканей.

Внутреннее строение стеблей современных хвощей (*Equisetum*) в общем сходно со строением молодых стеблей каламитов, у которых еще не развивались вторичные ткани, с той, однако, разницей, что у первых всегда хорошо выражена центральная полость и сильно развита воздухоносная система (каналы) в коре. Стела состоит из отдельных неветвящихся пучков, образованных тремя небольшими группами: внутренней протоксилемной и двумя боковыми метаксилемными. Протоксилема наблюдается лишь в совсем молодых пучках, где состоит из кольчатых и спиральных трахеид. С ростом стебля элементы протоксилемы быстро разрушаются и образуют каринальный канал. Перидерма однослойная.

Проводящие пучки в узлах разделяются и смещаются; соответственно и ребра на наружной поверхности стеблей, против которых лежат эти пучки, также чередуются.

Из приведенного обзора можно видеть, что преобладающее по числу форм количество членистостебельных (все астерокаламитовые и хвощевые) характеризовалось наличием в их стеблях центральной полости. Последняя не была сплошной, т. е. не проходила через весь стебель. Она была разделена на почти замкнутые отсеки более или менее сплошными перегородками в узлах. У некоторых форм эти узловыe перегородки имели кольцеобразный характер; в их центре либо оставалось небольшое отверстие (некоторые *Phyllotheca*, *Koretrophyllites*), либо тонкий слой ткани с небольшими отверстиями в нем (*Paraschizoneura*?). У многих других форм перегородки были сплошными (диафрагмы) и либо имели отверстия—поры, более крупные щелевидные отверстия, расположенные по радиусам.

Минеральный осадок, проникая тем или иным путем внутрь стебля (чаще всего в продольные трещины в стебле), заполнял центральную полость, давая слепок ее внутренних стенок и образуя так называемое каменное ядро (рис. 22, 66). В зависимости от того, насколько был в это время сплюснут стебель, настолько же уплощенным получалось и каменное ядро. Нередко оно имеет всего несколько миллиметров в толщину.

У большинства, но далеко не у всех членистостебельных, листья по сравнению с общей массой побега небольшие. Поэтому Джеффри (Jeffrey, 1899) рассматривал эти растения как «микрофильные». Имеется, однако, немало форм среди *Arthropsidea*, у которых листья достигали относительно крупных размеров. Особенно это заметно у более поздних — пермских и позднекаменноугольных — клинолистов, у псевдоборнии, схизоневр и некоторых других членистостебельных. Обратив внимание на эту особенность прежде всего у клинолистов, Скотт (Scott, 1909), в противоположность мнению Джеффри, рассматривал их как «мегафильные» растения. Конечно, обе точки зрения не могут претендовать на универсальную характеристику листьев *Arthropsidea*, и поэтому обе являются неправильными. В действительности, как показывают все имеющиеся факты, в пределах каждого порядка и семейства *Arthropsidea* наблюдается определенная связь между величиной листьев и ступенями эволюционного развития того или иного рода. Наиболее древние представители каждого рода или группы родов характеризовались небольшими, обычно узкими и более или менее глубоко рассеченными на сегменты или дихотомирующими листьями. По мере того как род достигал максимума своего развития, т. е. наибольшего расцвета, листья у его представителей становились все более крупными, а листовая пластинка — менее рассеченной и более широкой. У наиболее поздних форм рода, отмечающих его постепенное угасание, листья вновь становились небольшими, резко подчиненными общей массе стеблей. Указанную закономерность можно иллюстрировать многочисленными примерами, взятыми почти из всех порядков *Arthropsidea*.

В порядке *Hueneiales* более примитивный род *Huenia* характеризовался очень небольшими листьями, повторно дихотомически разделенными на нитевидные доли. Сколько-нибудь ясной жилки в этих листьях не видно. У более подвинутого *Calamophyton* листья были более простые и более широкие, узкоклиновидные, всего один, реже два раза повторно дихотомирующие, а на тонких боковых ветвях даже только выемчатые на верхушке.



Наиболее маленькими, узкими, почти нитевидными и многократно вильчато разделенными листьями без отчетливых следов жилки характеризовались также древнейшие, т. е. позднедевонские и раннекаменноугольные виды р. *Sphenophyllum*. Уже у большинства среднекаменноугольных видов этого рода листья были относительно более крупными, с довольно широкой, клиновидной в очертании пластинкой, по которой веером расходились многократно дихотомировавшие жилки. Однако почти у всех средне- и верхнекаменноугольных клинолистов даже крупные листья были еще рассеченными на доли или надрезанными на более или менее глубокие сегменты, а передний (верхний) их край был всегда зубчатым или выемчатым. Наибольшего упрощения и наибольшего размера достигли листья у стефанских и пермских клинолистов. У всех этих форм листья были цельными, и только у немногих из них они имели на верхушке зубчики. Наиболее поздние сфенофиллы из в. перми и низов триаса имели хотя и цельные, но сравнительно небольшие листья.

Аналогичная закономерность в изменении величины и общего характера листьев с полной очевидностью выявляется и при сравнении различных видов родов *Phyllothea*, *Koretrophyllites*, *Neokoretrophyllites*, *Equisetum* (*Equisetites*) и даже *Calamites*. Наиболее древние из числа бесспорных видов — пермские виды р. *Equisetites*<sup>1</sup>, как и современные хвощи, характеризовались сравнительно короткими тонкопластинчатыми листьями с весьма неотчетливой жилкой. Наиболее крупные по размерам триасовые и раннеюрские хвощи имели и наиболее крупные листья с отчетливой жилкой.

В отношении формы листа членистостебельных были сравнительно малоразнообразны. Среди них можно выделить пять основных типов: клиновидные вильчато разветвленные, клиновидные пластинчатые, перистые, линейные и ланцетные. Первый тип листьев был наиболее архаичным, так как встречен у древнейших членистостебельных — гиениевых и наиболее примитивных клинолистов и астерокаламитовых, появившихся еще в позднем девоне. Об архаичности этого типа листьев говорит также и характерный для них весьма примитивный, веерный тип жилкования (см. рис. 3, 5, 21).

Эволюция листьев затем пошла в трех направлениях. В порядке *Sphenophyllales* предковый дихотомически разветвленный лист претерпел сложный и длительный процесс латерального

срастания смежных долей и сегментов с образованием крупнопластинчатого цельного листа той же общей клиновидной формы (см. рис. 14). Это направление эволюции листьев, несомненно, было вызвано усилением их роли у клинолистов как фотосинтезирующих органов.

Весьма сложные симметричные перистые листья *Pseudobornia* следует рассматривать как особое направление в эволюции листьев членистостебельных, очевидно, носившее характер сугубой специализации. Подобного типа листья не известны больше ни у одной формы в типе *Arthropsidea* (см. рис. 8).

В результате последующей частичной редукции крупных дихотомически разветвленных листьев *Asterocalamites* сформировался новый тип узких линейных однонервных листьев; эти листья были характерны для преобладающего числа позднепалеозойских и позднейших членистостебельных (см. рис. 27, 28, 42).

В самом конце палеозоя возник еще один, более редкий тип листьев — линейно-ланцетных, однонервных, сравнительно толстых (мясистых). Судя по всем морфологическим признакам этих листьев (см. рис. 31), растения которым они принадлежали, очевидно, обладали некоторыми свойствами ксерофитов (часть видов *Annularia*, *Schizoneura*, *Neokoretrophyllites*).

Листья членистостебельных различаются не только величиной и формой, но также характером расположения по отношению к стеблю. У одних форм все листья одной мутовки были вытянуты в направлении верхушки стебля (хотя у очень тонких листьев их верхушки могли отгибаться вбок), окружая и прикрывая стебель со всех сторон (почти все астерокаламитовые, все хвощи и часть каламитов с листовой типа *Asterophyllites*). У других форм листья каждой мутовки были распростерты, расходясь по радиусам от стебля и образуя подобие круга или блюдца, расположенного перпендикулярно к оси стебля (почти все клинолисты, *Cingularia*, некоторые *Phyllothea*). Наконец, у некоторых членистостебельных (каламиты с листовой типа *Annularia*, *Lobatannularia*, *Annulariopsis*) листья каждой мутовки располагались в плоскости, сильно наклоненной к оси стебля, а иногда и вовсе лежащей в одной с ним плоскости (см. рис. 41).

У большинства представителей типа *Arthropsidea* листья были свободными до самого или почти до самого их основания, у некоторых же форм они срастались своими краями на некоторой части или на всем их протяжении. Если все без исключения листья в одной мутовке срастались краями друг с другом (своими нижними частями или почти на всем их протяжении), то

<sup>1</sup> *Equisetites kidstonii* Zalessky из карбона Донбасса, несомненно, не относится к этому роду (по-видимому, это *Phyllothea*). То же можно сказать и о других остатках, описанных разными исследователями из каменноугольных отложений З. Европы.



они образовывали цилиндрическое или колоколовидное влагалище (рис. 59, 62, 63), охватывавшее стебель со всех сторон (*Phyllothea*, *Equisetina*, *Equisetum*). Если же они срастались отдельными группами, то каждая мутовка несла два или несколько комплексов листьев, иногда называемых солистьями или лопастями мутовок (*Sorocaulus*, *Schizoneura*, *Paraschizoneura*, *Lobatannularie*, *Annulariopsis*).

Листва некоторых членистостебельных дает наглядные примеры серийных рекапитуляций (быстрое повторение в различных частях взрослого растения пройденных этапов филогении). Так, у *Huenia* в нижних ярусах спорофита наблюдается примитивное спиральное листорасположение (наследие предковых форм — псилофитов), а в верхних — уже более или менее отчетливо мутовчатое. Также у *Sphenophyllum* в нижних, более старых, частях растений часто наблюдаются дихотомически разделенные листья (наследие предков — гиениевых), а в их остальных частях — цельные или только надрезанные листья. Недавно у одной из ранних (древних) форм р. *Koretrophyllites*, характеризующегося длинными, линейными и свободными до основания листьями, обнаружено срастание таких листьев попарно своими нижними частями (вероятное наследие предков — *Asterocalamites*, имевших вильчатые листья).

У наиболее древних представителей типа *Arthropsidea* — родов *Huenia* и *Calamophyton* — спорофиллы были более упрощены, чем стерильные листья, представляя собой тонкие и длинные, раздвоенные на верхушке стерженьки, веточки которых были загнуты назад, к оси побега. У более примитивной *Huenia* на концах загнутых назад веточек спорофилла сидело по два-три одинаковых небольших спорангия. У *Calamophyton* спорофиллы были уже несколько редуцированы: на концах их веточек находилось только по одному более крупному спорангию. Описанного типа спорофиллы были сосредоточены у гиениевых в верхней части спорофитов, где они располагались мутовчато, не чередуясь с мутовками стерильных листьев и образуя, таким образом, нечто подобное очень рыхлому стробилу. Указанные образования являлись прототипом более высокоорганизованных членистостебельных (см. рис. 2).

Дальнейшая эволюция спорофиллов и строения стробилов *Arthropsidea* пошла по двум основным направлениям. Астерокаламиды сохранили в известной степени общий план строения спорофиллов гиениевых, но в целях лучшей защиты спорангиев загнутые назад веточки спорофилла претерпели у них значительное расширение и образовали розеткообразный щиток на задней стороне которого и находились

спорангии (см. рис. 23). Это был наиболее примитивный тип из числа известных нам пеллетатных (щитовидных) спорофиллов. У более поздних и более подвинутых астерокаламидовых (*Koretrophyllites*, *Phyllothea*, *Sorocaulus* и другие) спорофиллы имели уже сплошной, в большинстве округлый щиток. Мутовки спорофиллов у всех астерокаламидовых были расположены на нескольких последовательных междуузлиях в сильно сближенных между собой мутовках, образуя компактные цилиндрические образования, которые чередовались с мутовками совершенно неизмененных стерильных листьев (рис. 29, 30, 37). Спорофиллы в последовательных мутовках были противопоставленными. Таким образом, стробилы астерокаламидовых имели ярусное (зональное) строение и, очевидно, могли соответствовать значительным по размеру ветвям побега.

К рассмотренному типу стробилов примыкает довольно своеобразная разновидность генеративного образования, обнаруженная у *Pseudobornia*. Это образование представляло собой очень длинный рыхлый стробил — ветвь с резко укороченными междуузлиями, на котором правильно чередовались мутовки коротких спорофиллов, несших крупные неприкрытые спорангии, и мутовки редуцированных стерильных листьев. Мутовки спорофиллов были сильно сближены с расположенными выше мутовками листьев, и это дало повод некоторым исследователям (в частности, Скотту) считать, что спорангии сидели на нижней стороне листовидных спорофиллов.

Совсем иным было строение спорофиллов у клинолистов, у которых каждый спорофилл, как правило, состоял из двух сегментов: верхнего, спороносного, нередко называемого спорангиефором, и нижнего, стерильного, или брактеей. Этот основной план строения спорофиллов в процессе эволюции *Sphenophyllales* претерпевал различные изменения, главным образом в сторону усложнения и специализации, которые носили ясно выраженный приспособительный характер — для лучшей защиты спорангиев. Исключение составляла весьма сложная разновидность стробила, обнаруженная у раннекаменноугольного *Cheirostrobos* (см. описание этого рода). У большинства ранне- и среднекаменноугольных клинолистов (*Asterocalamitopsis tenerimum*, *Sphenophyllum trichomatosum*, *S. majus*) верхний спороносный сегмент спорофилла был настолько укорочен, что спорангии оказывались сидячими на верхней стороне или близ основания (в пазухе) узкого стерильного сегмента (см. рис. 4). У других среднекаменноугольных, а также у верхнекаменноугольных форм (*S. cuneifolium*,

*S. roemeri*, *S. emarginatum*) стерильные сегменты чашеобразно срастались и, очевидно, полностью закрывали своими загнутыми кверху концами по-разному разветвленные спороносные сегменты, на концах которых сидели одиночные или попарно сближенные спорангии (см. рис. 11, 12). У *Sph. fertile* каждая веточка спороносного сегмента была на верхушке щитковидно расширенной, т. е. спорофиллы стали здесь уже пельтатными.

Спорофиллы клинолистов были обычно собраны в компактные, более или менее длинные стробилы (см. рис. 9, 16). Ось последних была членистой, с резко укороченными междоузлиями. Мутовки спорофиллов сидели на узлах, причем число их в каждой мутовке, подобно числу стерильных листьев на вегетативных побегах, было кратно трем. У некоторых, очевидно, менее подвинутых и несколько уклоняющихся форм стробилы были еще неясно выражены, и мутовки спорофиллов чередовались с мутовками вегетативных листьев. Готан и Вейланд (Gothan и. Weyland, 1954) считают, что подобные формы было бы правильнее выделить в особый род.

Наиболее высокой специализации и, очевидно, лучшей организации достигли генеративные органы у раннепермской *Tristachya*. Пельтатные, с широкими многоугольными щитками спорофиллы были собраны у растения в очень плотные, небольшие и короткие стробилы, весьма похожие на стробилы *Equisetum*. Однако, в отличие от последних, стробилы *Tristachya* были расположены не на верхушках побегов, а в пазухах сильно редуцированных вегетативных листьев; на каждом узле находилось по три таких стробила. Весьма вероятно, что описанные ранее из верхнекаменноугольных отложений различных стран, в том числе из Донбасса, остатки изолированных или прикрепленных непосредственно к узлам стеблей коротких стробил, похожих на аналогичные органы *Equisetum* и до сих пор определявшихся как *Equisetites*, в действительности относятся к *Tristachya* или к близким ей формам.

Пельтатными же, хотя и иначе устроенными спорофиллами характеризовались также представители порядка Equisetales. У палеозойских каламитов спорофиллы («спорангиефоры»), в отличие от спорофиллов более поздних хвощей, несли лишь по четыре спорангия на задней стороне щитка. Вторым важным отличием генеративных образований каламитов от соответствующих органов *Equisetum* являлось то, что их строение было значительно более сложным: мутовки спорофиллов чередовались в стробилах с мутовками стерильных листьев, часто неправильно называемых брактеей (рис. 44а,

44б, 45). Характерно, что в то время как спорофиллы последовательных мутовок были у них противопоставленными, стерильные листья в таких же мутовках чередовались друг с другом. По своему строению стробилы каламитов были довольно разнообразны, и разновидности их описаны под несколькими родовыми названиями (см. ниже описание родов *Calamostahys*, *Palaeostachya* и др.) Стробилы находились в пазухах листьев или ветвей.

У вымерших и современных хвощей спорофиллы, оставаясь пельтатными, несли уже значительное число (5—10) удлинненных спорангиев. В результате редукции и дальнейшей специализации исходного астерокаламитного типа стробилы стали более упрощенными и компактными; в них уже нет чередующихся со спорофиллами мутовок стерильных листьев «брактеей». Тесно соприкасающиеся своими щитками спорофиллы образуют шишкоподобные стробилы, расположенные только на верхушках главных стеблей, реже на верхушках боковых ветвей. В этом состоит третье отличие стробилей Equisetaceae от стробилей Calamitaceae (рис. 63).

Весьма своеобразные рыхлые стробилы *Auto-phylloids*, очевидно, надо рассматривать как короткую боковую ветвь эволюции стробилей каламитного типа. Расположенные так же, как у *Calamites*, в пазухах листьев, эти небольшие стробилы были образованы расставленными мутовками длинных спорофиллов с небольшим щитком на верхушке и не имели «брактеей» (рис. 57).

Из приведенного обзора можно видеть, что процесс развития стробилей в каждой из двух основных линий эволюции членистостебельных — клинолистов и астерокаламитов — хвощей закончился созданием плотных укороченных стробилей, состоящих из одних спорофиллов, с большими щитками на их верхушке.

Споры<sup>1</sup> изучены более или менее подробно только у представителей порядков Sphenophyllales и Equisetales. В порядке Astero calamitales удалось исследовать споры только у р. *Asterocalamites*. Естественно поэтому, что характеристика спор всего типа Arthropsidea в целом не может быть пока дана.

Большинство клинолистов были изоспоровыми (равноспоровыми) растениями со спорангиями и спорами одинаковых размеров. Лишь у *Sphenophyllum delectus* обнаружено, что одни из спорангиев содержали обычные мелкие (около 80 мк в диаметре) споры, а другие в том же стробиле несли споры в 10 раз более крупные, но сходные по морфологии с первыми.

<sup>1</sup> В составлении настоящего раздела приняла большое участие А. А. Любер.

Обычные мелкие споры, выделенные из спорангиев *Sphenophyllostachys* (рис. 13), имеют в диаметре 50—90  $\mu$ , округлые очертания и трехлучевую щель разверзания с длиной лучей около половины радиуса. Экзина у одних форм тонкая, гладкая или слабotoчечная, у других она грубо-сетчатая с шиповидными выростами в углах сетки. Какие из двух этих типов спор наиболее характерны для *Sphenophyllaceae*, пока неясно, тем более что гладкие споры такого же типа известны у каламитов.

Из спорангиев *Cheirostrobos* сем. *Cheirostrobaceae* извлечены еще более мелкие споры — диаметром 40—60  $\mu$ . Все они одинаковы, в очертании округлые, трехлучевые, с небольшим количеством складок; экзина тонкая, гладкая, но лишь немногим более плотная, чем у очень сходных по морфологии спор *Calamites*, что не позволяет уверенно определять изолированно встречающиеся споры *Cheirostrobos*. С большей уверенностью можно отнести к *Asterocalamites* споры, известные под названием *Azonotriletes glaber* (Naumova) и близкие к ним, поскольку они очень многочисленны в нижнекаменноугольных отложениях различных стран и выше по разрезу не поднимаются, сменяясь спорами, характерными для *Calamites*, т. е. их распространение в основном совпадает с распространением остатков вегетативных побегов *Asterocalamites*. Споры эти очень мелкие, 20—30  $\mu$  в диаметре, в очертании округлые, трехлучевые; лучи короткие, меньше радиуса; экзина толстая, гладкая, изредка слабо смятая; по экватору иногда наблюдается утолщенный ободок (рис. 24).

Среди каламитовых, судя по результатам исследования спор из спорангиев *Calamostachys*, были как равноспоровые, так и разноспоровые формы. К сожалению, остальные стробилы каламитов не изучены в этом отношении, и характер их спор остается неизвестным. У разных видов разноспоровых (гетероспоровых) *Calamostachys* мега- и микроспорангии были расположены различно: либо в одной мутовке все спорофиллы несли мега-или микроспорангии, либо в одной мутовке часть спорофиллов несли мегаспорангии, а другая часть — микроспорангии. Те и другие были одинаковой величины и различались лишь тем, что в мегаспорангиях спор было меньше, чем в микроспорангиях, и они были значительно крупнее микроспор.

Споры каламитов изменялись в размерах от 40 до 100  $\mu$ . Они были округло-угловатые, трехлучевые, с лучами длиной  $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{3}$  радиуса. Экзина очень тонкая, смятая многочисленными сегментовидными складками, обычно параллельными контуру споры. Арея иногда темная (рис. 46).

У вымерших и современных хвощей споры одинаковые. Они небольшие, 20—50  $\mu$  в диаметре, почти правильно-округлые, без определенной щели разверзания; экзина очень тонкая, слегка смята, гладкая. У современных хвощей споры окружены особыми узкими, тонкими, лентовидными, спирально завитыми образованиями — так называемыми элатерами (рис. 63r). Последние очень гигроскопичны — при высыхании раскручиваются и этим способствуют высеиванию зрелых спор из спорангия. У вымерших форм элатеры, по-видимому, отсутствовали.

В верхнепалеозойских отложениях восточных районов СССР, Китая, Индии, Австралии и Ю. Америки широко распространены изолированные споры, несколько напоминающие своими очень маленькими размерами (диаметр 15—20  $\mu$ ) и морфологией (округлые очертания; трехлучевая щель разверзания с длиной лучей  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  радиуса; экзина тонкая, гладкая, но арея обычно темная; внешний край ареи часто немного утолщен) споры *Asterocalamites*. Подобные споры известны под собирательным названием *Azonotriletes nigritellus* Luber. Обычно их связывают с *Phyllothecca*. Скорее, однако, они принадлежали различным позднепалеозойским астерокаламитовым — представителям сем. *Sogosaulaceae*, в том числе и *Phyllothecca*.

### Принципы систематики

Основы современной систематики членистостебельных были заложены еще в первой половине XIX в. Эндлихером. Как отмечалось выше, в последние десятилетия этому вопросу уделяли большое внимание Джеффри, Скотт, Потонье, Хирмер, Циммерман и Немец. В нашей стране наиболее полно и последовательно разработанную филогенетическую основу систематики высших растений, в том числе и членистостебельных, создал А. Л. Тахтаджан (1950). Филогенетическая система этого исследователя положена в основу систематики высших растений, принятой в настоящем издании.

Основным принципом современной систематики членистостебельных, излагаемой ниже, является использование всех последних данных по эволюционному изменению строения (и функций) основных органов и частей этих растений для установления естественных групп в пределах типа *Arthropsidea* с учетом наиболее вероятных филогенетических связей между ними.

Именно на основе этого общего принципа, принимая во внимание удивительную гомогенность всей группы членистостебельных растений как в отношении листорасположения (мутовчатое расположение листьев и членистость



стебля), так и характера спорофиллов (расположение спорангиев на специальных придатках, или «спорангиофорах», образующих на членистых осях мутовки, подобно стерильным листьям) в составе типа *Arthropsidea* выделяется в настоящее время только один класс *Equisetinae*. Указанные выше главнейшие морфологические особенности членистостебельных не претерпели за весь период их исторического развития каких-либо изменений и проявились с достаточной отчетливостью, хотя, конечно, еще не в полной мере, даже у наиболее древних, предковых форм. Это не позволяет резко отделять примитивные формы от высокоорганизованных, относя их к разным классам и тем более к разным подтипам, как это предлагал Хирмер (Hirmer, 1938). Новые признаки, как известно, не всегда вырабатываются сразу в законченном виде, однако их появление всегда означает какие-то качественные изменения, тем более глубокие, чем более принципиально новыми являются эти признаки. Поскольку указанные выше характерные особенности членистостебельных проявились уже у древнейших гиениевых как совершенно новые, специфические признаки строения спорофитов, не свойственные больше никакой другой группе растений, нет никаких оснований резко отделять эти примитивные формы от других членистостебельных.

Итак, эволюция артропсид началась с примитивной среднедевонской группы гиениевых, произошедших, по мнению Хёга и Тахтаджана, от каких-то псилофитовых типа *Psilophyton*, у которых спорангии были расположены на концах загнутых назад, дихотомически разветвленных веточек. Недавно А. Р. Ананьев (1957) описал новое растение *Protohyenia janovii* Апанџев, рассматривая его в качестве промежуточного звена между псилофитами и *Hyenia*; однако это растение, несомненно, относится к настоящим псилофитам. Как это видно из приведенной характеристики морфологии гиениевых, описанная выше группа растений может рассматриваться как промежуточное, связующее звено между псилофитовыми и более высокоорганизованными членистостебельными. В нижних частях побегов *Hyenia* листорасположение было еще почти спиральным, свойственным псилофитам, но в верхних, более молодых, — уже отчетливо мутовчатым. Спорофиллы были сосредоточены в самых верхних частях побегов и их ветвей, располагались мутовчато и образовывали подобие рыхлого стробила, совершенно не свойственного псилофитовым. *Calamophyton* отличался от *Hyenia* главным образом большей редуцированностью (упрощенностью) стерильных листьев и спорофиллов, а

также более ясно проявленной членистостью стебля. Поэтому едва ли можно найти какие-нибудь веские основания для отнесения названных родов к совершенно разным семействам, тем более что оба они существовали почти одновременно.

На основании всего сказанного представляется наиболее целесообразным относить *Hyenia* и *Calamophyton* к одному сем. *Hyeniaceae*, выделяя его в особый порядок *Hyeniales*.

Несомненно, от *Hyeniales* берет начало все три группы более высокоорганизованных членистостебельных — псевдоборнии, клинолисты и астерокаламиды, остатки которых впервые встречаются в самых верхах девонской системы (верхах фамена). Однако до сих пор остаются весьма недостаточно изученными формы, которые можно было бы рассматривать в качестве связующих между тремя названными группами и собственно среднедевонскими гиениевыми. Объясняется это как слабой изученностью позднедевонских, особенно франских флор вообще, так и малочисленностью находок хорошо сохранившихся членистостебельных. Найденные в ср. фамене Бельгии и этрене Казахстана остатки весьма своеобразного членистостебельного *Eviostachya hoegi* Stockmans, обнаруживающей, как будто, весьма примитивное строение стробила и моноподиальное ветвление стебля (см. ниже описание этого рода), к сожалению, изучены еще мало. Остатки другого, еще более интересного членистостебельного *Boegendorfia semiarcticulata* Gothan et Zimmermann из верхов франского яруса или из низов фаменского яруса Силезии<sup>1</sup>, имеющего много черт сходства с *Eviostachya* и вместе с тем приближающегося по ряду признаков к клинолистам (см. ниже описание рода) также исследованы недостаточно. Можно лишь с большей или меньшей уверенностью предполагать, что обе названные формы относились к особой группе (или группам?) позднедевонских и раннекаменноугольных членистостебельных, находившихся в филогенетических взаимоотношениях с древнейшими клинолистами типа *Suwendukia*, *Asterlamitopsis subtenerimum* и *A. tenerimum*. В приводимых ниже системе типа *Arthropsidea* и в геохронологической схеме эволюции членистостебельных группа форм *Boegendorfia*—*Eviostachya* отнесена со знаком вопроса к клинолистам под условным наименованием «*Protosphenophyllaceae*?».

Клинолисты заслуживают выделения в особый порядок *Sphenophyllales*. Эта группа довольно разнообразных форм тем не менее по ряду признаков достаточно гомогенна. Листья

<sup>1</sup> Сходные с *Boegendorfia* остатки открыты недавно в турнейских отложениях Минусинской котловины.



клинолистниковых, независимо от степени расчлененности, были в очертании более или менее клиновидные и сидели на узлах обычно в числе кратном трем в каждой мутовке. Спорофиллы у них состояли, как правило, из двух сегментов: верхнего — спороносного и нижнего — стерильного (см. выше). Эта особенность была, по-видимому, характерна и для спорофиллов *Eviostachya*. Стробилы клинолистов всегда находились на узлах — в пазухах листьев. Зато не имеется никакой общей закономерности в отношении числа стробил на каждом узле; у одних форм на узле помещался лишь один стробил (*Sphenophyllum*, *Eviostachya*), у других их было два (*Boegendorfia*), а у некоторых видов — даже три стробила (*Tristachya*). Можно однако, констатировать, что у форм с одним стробилом в узле таковые находились на верхушке довольно длинной оси, нередко облиственной, тогда как у всех других форм стробилы располагались на сильно укороченных осях и поэтому часто казались как бы сидячими.

Соответственно с наблюдающимися различиями в устройстве спорофиллов и стробил, порядок *Sphenophyllales* разделяют на три самостоятельных семейства: сем. *Sphenophyllaceae*, характеризующееся спорофиллами, разделенными на два сегмента; *Cheirostrobaceae*, у единственного представителя которого — *Cheirostrobos* — как верхний, так и нижний сегменты разделены в свою очередь на три доли каждый; *Tristachyaceae*, характеризующееся пельтатными соприкасающимися спорофиллами, которые образуют плотный стробил — шишку.

По устройству стробил (висячие спорангии на коротких «спорангиофорах», расположенных между, а скорее в пазухах «брактеей», очень похожих на стерильные вильчато разделенные листья) *Boegendorfia* и *Eviostachya* стоят близко к *Sphenophyllaceae*. Их малоредуцированные «брактеей», очевидно, гомологичны нижним стерильным сегментам спорофиллов клинолистниковых, хотя они и похожи еще на небольшие расчлененные вегетативные листья гиениевых. На этом основании оба указанных рода и отнесены со знаком вопроса к *Sphenophyllales*.

Позднедевонские и раннекаменноугольные астерокаламиды характеризовались не только и не столько длинными, повторно дихотомирующими листьями, сколько своеобразным устройством генеративных органов, представлявших многочисленные ярусные стробилы, образующие на спорофите целые побеги (см. выше). Как теперь установлено, подобными стробилами характеризовались не только древние

*Asterocalamites*, но и значительное число более поздних — каменноугольных, пермских и даже триасовых — форм, имевших простые, недихотомирующие листья (*Koretrophyllites*, *Sorocaulus*, *Phyllotheca* и др.). Вся эта группа форм, включая *Asterocalamites*, отличалась противопоставленными в смежных междоузлиях сосудистыми пучками и имела довольно мало общего с каламитами и хвощами, хотя первые и произошли непосредственно от *Asterocalamites*.

Своеобразная структура генеративных органов, не повторяющаяся больше ни у одной группы членистостебельных, как и характер прохождения сосудистых пучков через узел, заставляют выделить рассматриваемую группу форм в совершенно особый порядок, который до сих пор не находил своего места в системе и которому присваивается новое наименование *Asterocalamitales* Radczenko.

Подавляющее большинство астерокаламидовых, вероятно, обладало способностью ко вторичному росту в толщину, однако, в отличие от каламитов, древесинный цилиндр у них никогда не достигал значительной толщины. Поэтому большинство этих растений имело характер трав и кустарников; настоящих древесных форм среди них было немного.

В порядке *Asterocalamitales* выделяются два семейства: *Asterocalamitaceae*, в которое включается один род *Asterocalamites*, характеризующийся дихотомически разветвляющимися листьями, и сем. *Sorocaulaceae*, включающее большое число форм с простыми, неразветвленными листьями, которые либо являлись свободными, либо были срощены друг с другом на более или менее значительном протяжении.

Довольно близок к *Asterocalamitales* порядок *Pseudoborniales*, созданный на одном весьма своеобразном позднефаменском и этрельском роде *Pseudobornia*. Наибольшее удивление вызывают крупные листья этого растения, расположенные, по-видимому, по четыре в каждой мутовке и дихотомически разделяющиеся на несколько долей, которые были односторонние (т. е. в одну сторону) или двусторонне глубоко перисто расчленены на почти нитевидные сегменты (рис. 8).

Что же касается генеративных органов псевдоборнии, то при всем их своеобразии (см. ниже), нельзя не заметить известного сходства между псевдоборнией и многоярусными стробилами астерокаламидовых. Стробилы псевдоборнии тоже были очень длинными, рыхлыми, очевидно, представляли значительные участки побегов, и мутовки спорофиллов в них чередовались с мутовками больших, несколько реду-

цированных вегетативных листьев. Отличались они от стробилос астерокаламитов тем, что спорофиллы у них были непельчатые и между мутовками стерильных листьев находилось только по одной мутовке спорофиллов, располагавшейся, по-видимому, ближе к расположенной выше мутовке листьев.

Указанные признаки стробилос псевдоборнии свидетельствуют о значительной примитивности таковых, а весьма своеобразная форма вегетативных листьев — о значительной их специализации. Поэтому правы те, кто рассматривает порядок Pseudoborniales как боковую слепую ветвь эволюции примитивных членистостебельных.

Вместе с тем сходство в строении стробилос псевдоборнии и астерокаламитов наводит на мысль о том, что оба эти рода произошли от какой-то одной предковой формы со сравнительно крупными, дихотомически разветвленными листьями и очень рыхлыми примитивными стробилами. Такой формой нельзя считать непосредственно *Huenia* или *Calamophyton*; эта гипотетическая, пока еще не найденная форма, видимо, окажется недостающим звеном между гиениевыми, с одной стороны, псевдоборнией и астерокаламитами, с другой.

Порядок Equisetales, очевидно, возник лишь в раннем карбоне, когда появились такие «переходные» между астерокаламитами и каламитами формы, как *Protocalamites* и *Mesocalamites*.

Порядок разделяется на три семейства: Calamitaceae (наиболее древнее семейство) охватывает древовидные формы, характеризовавшиеся более или менее крупными, цельными, в большинстве своем свободными листьями, не образующими влагалищ, компактными стробилами с «брактейми», расположенными на узлах, и способностью стеблей к вторичному росту в толщину; сем. Equisetaceae, возникшее в перми и существующее до настоящего времени, охватывает формы, характеризовавшиеся сращенными во влагалище листьями, плотными терминальными стробилами без брактей и отсутствием у стеблей способности к образованию вторичных тканей; третье семейство Auto-phyllaceae, очевидно, представляло боковую ветвь эволюции хвощевидных; в него включены каменноугольные роды *Autophyllites* Grand'Eury, *Sphenasterophyllites* Sterzel и *Dichophyllites* Vorsuk, для которых характерны очень крупные, линейные, дихотомически разветвленные и более или менее заметно сращенные в основании листья. У *Autophyllites* известны, кроме того, небольшие, очень рыхлые стробилы, образованные мутовками пельчатых спорофиллов, несущих, подобно *Calamites*, по

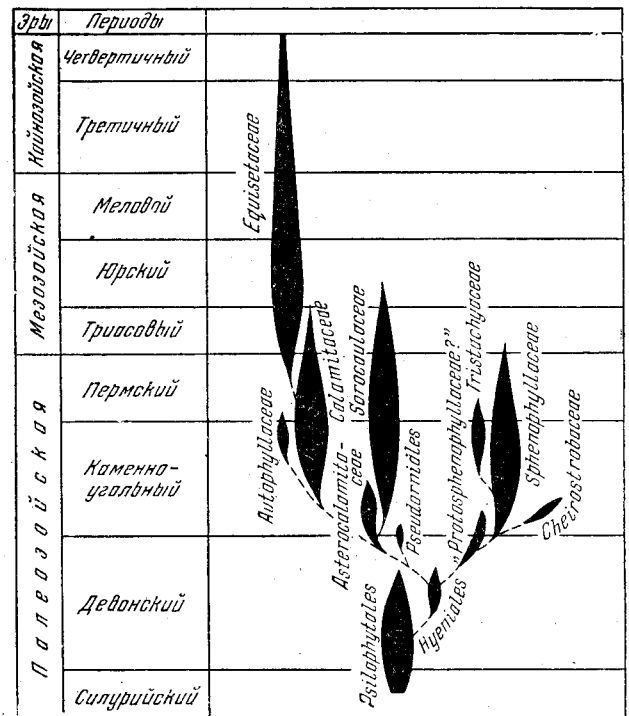


Рис. 1. Геохронологическая схема эволюции Arthropside

четыре спорангия; мутовки спорофиллов не разделены мутовками «брактей».

Система типа Arthropside может быть представлена в следующем виде.

#### Тип Arthropside Radczenko (Sphenopsida Scott, p. p.)

Класс Equisetinae Endlicher, emend. Takhtadjan

1. Порядок Hyeniales Takhtadjan  
Сем. Hyeniaceae
2. Порядок Sphenophyllales Endlicher  
Сем. Sphenophyllaceae  
Сем. Cheirostrobaceae  
Сем. Tristachyaceae  
Группа «Protosphenophyllaceae?»
3. Порядок Pseudoborniales Potonié  
Сем. Pseudoborniaceae
4. Порядок Asterocalamitales Radczenko  
Сем. Asterocalamitaceae  
Сем. Sorocaulaceae
5. Порядок Equisetales Endlicher  
Сем. Calamitaceae  
Сем. Equisetaceae  
Сем. Autophyllaceae

Геохронологическая схема эволюции членистостебельных приведена на рис. 1.

Членистостебельные в современной флоре представлены только одним родом *Equisetum*, объединяющим немногим более 30 видов, довольно широко распространенных по земле. Отсутствуют хвощи в Австралии и Нов. Зеландии. В Ю. Африке они представлены только двумя завезенными из Европы видами.

Большинство видов *Equisetum* распространено в северной умеренной зоне; в тропиках и субтропиках встречаются наиболее примитивные представители рода. Все современные хвощи представляют собой многолетние травянистые растения, а некоторые южные формы являются вечнозелеными. Стебли большинства видов не превышают 1 м в высоту, но обычно имеют лишь от 1 до 15 мм в толщину. Один южноамериканский хвощ — лазающее растение, и побеги его достигают 10—12 м длины при толщине стебля 3 см. Один вид мексиканского хвоща имеет стебли толщиной до 20 см при высоте 2 м.

Современные хвощи растут в довольно различных условиях обитания, но почти все они предпочитают влажные или хорошо увлажняемые участки суши. Одни виды являются болотными растениями, другие растут по берегам озер, прудов и рек, на влажных лугах, в сырых лесах, а некоторые — на полях. Многие формы, как, например, *Equisetum ramosissimum*, приспособились даже к относительно сухим условиям обитания. Но это сравнительно редкое исключение.

Что касается вымерших форм членистостебельных, то пока можно только догадываться об условиях обитания некоторых из них на основании ряда косвенных наводящих данных, в частности, основываясь на некоторых специфических условиях захоронения их остатков.

Так, специальное послышное изучение В. Д. Принадой остатков растений из некоторых толщ мезозойских осадков СССР показало, что в этих толщах обычно находятся прослойки породы, в которых остатки *Equisetites* или *Neocalamites* либо заметно преобладают над остатками растений других групп, либо что вовсе не представляет редкости, даже являются единственными растительными остатками. Точно также специальные наблюдения Т. Н. Байковской и Г. П. Радченко над распределением остатков растений в разных породах при послышном изучении верхнепалеозойской угленосной толщи в Кузбассе и частично Минусинском бассейне показали, что остатки *Koretrophyllites* и *Phyllothea* чаще всего находятся в алевролитах, большей частью неслоистых,

в которых они часто являются почти единственными растительными остатками, притом хорошей сохранности.

Исследователи считают, что слои пород с преобладающими или единственными в них остатками членистостебельных отображают особые растительные ассоциации, обусловленные какими-то специфическими особенностями места и времени. В большинстве случаев, на основе анализа фаций кажется наиболее вероятным, что такие слои представляют осадки прибрежной полосы водоемов, в которых сохранились остатки растений, населявших открытые, незащищенные побережья, частично покрывавшиеся водой. Основываясь на приведенных наблюдениях, можно предполагать, что *Equisetites*, *Neocalamites*, *Koretrophyllites*, *Phyllothea* и некоторые другие мезозойские и позднепалеозойские членистостебельные были мелкими растениями, предпочитавшими заселять плоские побережья открытых водоемов. Таким образом, в экологическом отношении многие, особенно травянистые, формы вымерших членистостебельных, принадлежащие порядкам *Asterocalamites* и *Equisetales*, по-видимому, мало отличались от современных хвощей.

Крупные древовидные каламиты, остатки которых часто встречаются в породах кровли и подошвы угольных пластов, в минерализованных угольных почках (coal-balls), а корневища неоднократно были встречены *in situ* в различных породах угленосных толщ (рис. 47), несомненно являлись болотными растениями. Об этом же говорят воздушные корни каламитов.

Клинолисты, по-видимому, были лазающими растениями. Лазающая природа их подтверждается тем, что они обладали очень тонкими и гибкими, но весьма длинными стеблями, лишенными внутренней полости; на узлах стебля часто сидели мелкие придаточные корни; у одной формы из Китая обнаружен стебель, покрытый шипами. Вероятно, клинолисты цеплялись или обвивали стоящие и опавшие стволы других растений во влажных палеозойских лесах. Потонье (Potonié, 1921), однако, придерживался другой точки зрения на условия обитания клинолистов, считая их водными растениями. По его мнению, это подтверждает известный факт, что у некоторых видов *Sphenophyllum* нижние или более ранние листья глубоко рассечены, а верхние — почти цельные (см. выше), что, как известно, встречается у многих современных водных форм. Точка зрения Потонье в настоящее время почти никем из палеоботаников уже не разделяется.

## Геологическое значение

Остатки членистостебельных в кайнозойских и мезозойских отложениях встречаются относительно редко, притом они довольно однообразны; поэтому их относят к числу форм, стратиграфическая ценность которых для указанных отложений весьма невелика. Вместе с тем в тех случаях, когда они встречаются в массовых количествах в отдельных прослоях, они могут быть использованы как показатели определенной фациальной обстановки.

В позднем палеозое многие членистостебельные являлись углеобразователями, хотя, вероятно, и второстепенными. Встречаясь в верхнепалеозойских отложениях в больших количествах и будучи представлены очень разнообразными формами, членистостебельные с большим успехом используются здесь почти повсеместно для определения точного геологического возраста и стратиграфического расчленения заключающих их толщ.

## Историческое развитие

При рассмотрении принципов систематики были показаны основные направления эволюции *Arthropsidea*. В обобщенном виде история развития этой группы растений может быть охарактеризована следующим образом.

От псилофитов, с густо расположенными спорофиллами с загнутыми назад веточками, в середине девона отделилась группа характерных форм, у которых уже проявились главные черты строения спорофита членистостебельных. Группа эта, рассматриваемая как порядок *Hueneiales*, дала начало развитию всего типа *Arthropsidea*; представители ее, по-видимому, были распространены только в ср. девоне.

История развития членистостебельных в позднем девоне еще не выяснена с достаточной полнотой. Не найдены, в частности, связующие формы между примитивными гиениевыми и более высокоорганизованными псевдоборниевыми, между гиениевыми и астерокаламитами, появившимися в самом конце девонского периода. Предполагается, что *Pseudoborniales* и *Asterocalamitales* произошли от какой-то общей формы (или группы форм), послужившей началом одного из двух

главнейших направлений эволюции *Arthropsidea*.

*Pseudoborniales* в силу их высокой специализации, очевидно, оказались слепой боковой ветвью развития древовидных и травянистых «прямостоящих» членистостебельных, к которым относятся порядки *Asterocalamitales*, *Pseudoborniales*, *Equisetales*, составившие одно из двух основных направлений развития членистостебельных. Псевдоборниевые исчезли уже в самом начале каменноугольного периода, тогда как астерокаламитовые продолжали существовать на протяжении всего позднего палеозоя, триаса, и, по-видимому, значительной части юры. От этой характерной и разнообразной группы членистостебельных еще в начале карбона отделились хвощевидные (*Equisetales*), в позднем палеозое достигшие максимума своего развития, будучи тогда представленными преимущественно древовидными формами — каламитами. Последние, однако, не отличались пластичностью, достигли высокого уровня специализации в условиях теплого и влажного климата тропиков и субтропиков и при изменении климата в перми уже не смогли перестроиться. С середины перми каламиты начали вымирать, и к началу мезозоя они уже почти полностью исчезли. В мезозое и кайнозое продолжали существовать преимущественно травянистые хвощевые (*Equisetaceae*), не отличавшиеся способностью к образованию вторичных тканей и прошедшие длительный путь редукции листовых органов. Последние потомки хвощевых дожили до наших дней.

Вторую основную линию эволюции членистостебельных представляли клинолисты, которые первоначально (поздний девон — начало карбона) были небольшими травянистыми формами с прямым стеблем, а позднее — по преимуществу лазающими растениями. Клинолисты достигли наибольшего расцвета в карбоне и перми; местами они продолжали еще существовать в раннем триасе, но затем полностью вымерли.

Тип *Arthropsidea* возник, очевидно, в начале ср. девона, достиг расцвета в позднем палеозое, но уже в середине мезозоя начал быстро угасать, и в современной флоре от этой обширной и разнообразной группы сохранился только один р. *Equisetum*, представленный не более чем 32 видами.



КЛАСС EUISETINAE. ХВОЩЕВИДНЫЕ<sup>1</sup>

## ПОРЯДОК HYENIALES. ГИЕНИЕВЫЕ

Преимущественно небольшие растения, имевшие облик травянистых форм, с горизонтальными ризоидами и невысокими прямостоячими побегами, которые при более или менее отчетливо намечающейся членистости стеблей характеризовались еще дихотомическим ветвлением побегов, сравнительно маленькими вильчато разделенными листьями и одиночными ветвистыми спорофиллами со свободно висющими крупными одиночными или собранными в небольшие пучки спорангиями.

Несмотря на известное сходство гиениевых с псилофитами, они тем не менее уже значительно отличаются от последних и несут больше признаков, характерных для Arthropsidea. Хёг (Höeg, 1942) справедливо указывает, что хотя спорофиллы гиениевых и могут быть легко выведены из фертильных теломов *Psyllophyton*, однако отчетливо намечающееся у гиениевых мутовчатое расположение листьев и вполне определенный контраст между стеблями и листьями совершенно не свойственны псилофитам.

Порядок включает одно семейство Hyeniaceae, немногочисленные представители которого существовали на протяжении почти всего ср. девона, за исключением, возможно, самого его конца.

## СЕМЕЙСТВО HYENIACEAE HIRMER, 1927

Отходящие от горизонтального ризоида небольшие прямостоячие тонкие побеги дихотомически разветвляются в нижней части, в верхней остаются простыми или разветвляются дихотомально. Главный ствол и его разветвления обнаруживают более или менее заметную членистость. Очень небольшие, линейные или узкоклиновидные, одиножды или многократно дихотомизирующие листья расположены большей частью мутовчато, что особенно заметно в верхних частях побегов. Спороносные ветви занимают такое же положение на побеге и имеют такие же размеры, как стерильные, но несут вместо листьев вильчато разветвляющиеся на верхушке тонкие спорофиллы, каждая ветвь которых несет одиночные или собранные в не-

большие пучки удлиненные свободные спорангии. Два рода. Семейство существовало на протяжении почти всего ср. девона.

*Hyenia* Nathorst, 1915. Тип рода — *H. sphenophylloides* Nathorst, 1915; девон, З. Норвегия. В ископаемом состоянии известны ризоиды, вегетативные и спороносные побеги, спорангии. Мелкие травянистые растения, состоящие из толстого горизонтального ризоида и поднимающихся от него тонких облиственных или спороносных, простых или чаще дихотомически разветвленных, побегов. Толщина ризоида достигает 2 см и более. Побеги у основания конусовидно утолщены, но выше они быстро утончаются и не превышают в диаметре 2—3 мм. Высота побегов доходит до 20 см. Узкие небольшие листья сидят в верхней части побегов более или менее отчетливо, мутовками, а в нижней части — почти спирально. Число листьев в мутовке точно не установлено (очевидно, оно не превышало шести). Длина листьев 5—25 мм; они разделены дихотомически на узкие линейные доли. Продольная ребристость на стеблях видна не всегда, что, вероятно, часто объясняется состоянием сохранности образцов. Спороносные образования по своему строению похожи на стерильные ветви, но несут вместо листьев мутовчато и рыхло расположенные спорофиллы, вильчато разветвленные на верхушке; загнутые назад веточки спорофилла несут по два-три свисающих книзу удлиненно-овальных спорангия. Длина последних 2—3 мм, ширина 0,5 мм. Иногда наблюдаются нитевидные, простые или многократно вильчатые придатки, либо расположенные непосредственно на продолжении оси спорофилла, либо отходящие от выпуклой части загнутых назад веточек его (рис. 2А). Споры неизвестны. Анатомическое строение стеблей и листьев еще не установлено. В ризоиде обнаружен V-образный в сечении проводящий пучок, окруженный паренхиматозной тканью и состоящий из трахеид с поперечно вытянутыми порами. До пяти видов. Ср. девон Минусинской котловины (илеморовская свита), С.-В. Казахстана; ср. девон З. Норвегии, Германии (Рейнская область, гонзельские слои в Эльберфельде), Бельгии (основание слоев Кувен). *Calamophyton* Kräusel et Weyland, 1926. Тип рода — *C. primaevum* Kräusel et Weyland, 1926; верхняя часть ср. девона (верхние гон-

<sup>1</sup> Составил Г. П. Радченко при участии А. Р. Ананьева (роды *Hyenia* и *Calamophyton*), М. О. Борсук (р. *Dichophyllites*), Е. О. Новик (роды *Mesocalamites*, *Asierophyllites*, *Annularia*, *Calamostachys*, *Palaeostachya*, *Radicitis*), М. А. Сенкевич (р. *Eviostachya*).

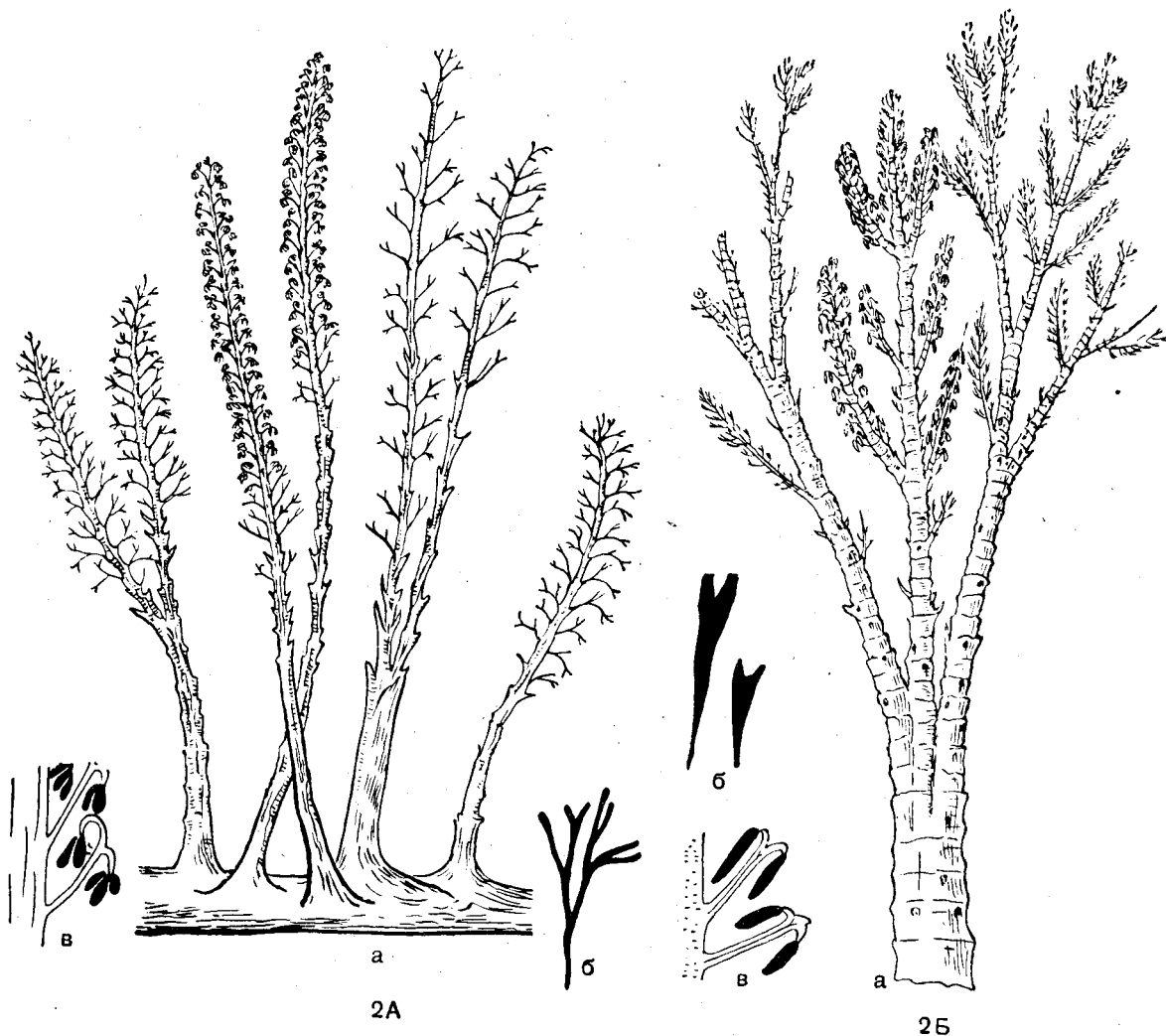


Рис. 2.

2А — *Hyenia elegans* Kräusel et Weyland: а — общий вид растения (реконструкция), б — повторно дихотомизирующий стерильный лист, примерно  $\times 5$ ; в — два спорофилла с группами свободно висящих спорангиев, примерно  $\times 5$ ; ср. девон, Германия (Kräusel u. Weyland, 1932); 2Б — *Calamophyton primaevum* Kräusel et Weyland: а — общий вид растения (реконструкция), б — два стерильных листа,  $\times 10$ , — два спорофилла с одиночными спорангиями на концах веточек,  $\times 10$ ; ср. девон, Германия (Kräusel u. Weyland, 1932).

зельские слои), Рейнская обл. В ископаемом состоянии известны только верхние части растения, без ризоидов. Растение имело прямой, ясночленистый ствол шириной 10—20 мм, который либо разветвлялся дланевидно на три равные ветви, либо сначала дихотомически разделялся на две одинаковые части, а затем каждая из этих частей на коротком расстоянии разветвлялась на ряд более тонких членистых ветвей, создавая впечатление пучка ветвей, подобного тому, какой наблюдается у псилофита *Pseudosporochnus*. Членистость стебля отчетливая. Иногда на стеблях наблюдаются тонкая продольная ребристость и редко расставленные кнорриевидные рубцы (по-видимому,

следы от опавших тонких ветвей). Листья в мутовках имеют длину до 10 мм, узкоклинновидные, один или несколько раз дихотомизирующие и слегка расширяющиеся на верхушке. Споросные органы в виде очень рыхлых стробиллов, состоящих из длинной и сравнительно толстой членистой оси и мутовчато расположенных на ней спорофиллов, вильчато разделенных на концах; каждая веточка спорофилла, изгибаясь назад, заканчивается одним поникающим спорангием удлинненно-овальной формы, длиной 1—3 мм. Известны комбинированные, как бы ярусные стробиллы, у которых в нижней части находятся мутовки спорофиллов, а в верхней — мутовки стерильных листьев. Местоположение

спороносных побегов на спорофите точно не установлено; по-видимому, они размещались латерально на особых спороносных ветвях, как это и показано на реконструкции (рис. 2Б). Споры неизвестны. Стебли характеризовались сифонстелическим строением. Центральную

часть стелы занимала сердцевина, состоявшая из паренхимных клеток и имевшая в сечении треугольную форму. Сердцевина была окружена первичной ксилемой, повторявшей треугольные очертания первой. Два вида. Ср. девон Рейнской обл. и Бельгии. В СССР достоверно не установлен.

## ПОРЯДОК SPHENOPHYLLALES. КЛИНОЛИСТНИКОВЫЕ

Преимущественно палеозойские, небольшого и среднего размера растения с очень длинными, в большинстве случаев гибкими и тонкими, а у более древних форм еще довольно толстыми и крепкими, отчетливо членистыми стеблями. Побег у ранних форм обильно мутовчато ветвились, у более поздних форм они редко разветвлялись, образуя лишь одну ветвь на узлах (моноподальное ветвление). Стебли продольнорребристые, причем ребра соседних междоузлий находятся в юста-позиции, т. е. не чередуются между собой. Листья относительно крупные, в числе кратном трем в каждой мутовке (6, 9, 12 листьев), как правило, клиновидные, или обратнойцевидные, цельные или в различной степени рассеченные (у более ранних форм глубоко рассеченные), сидячие или с коротким черешковидносуженным основанием и отчетливым веерным жилкованием. Спороносные образования в виде длинных стробиллов, образованных членистой осью и тесно расположенными на ней мутовками спорофиллов, очень редко—чередующимися мутовками спорофиллов и стерильных листьев. Каждый спорофилл дифференцирован на верхнюю, спороносную, и нижнюю, стерильную, часть. В последовательных мутовках они противопоставлены. Спорангии анатропные, в различном числе в каждом спорофилле, равноспоровые, очень редко примитивно разноспоровые. Споры трехлучевые, в очертании округлые, размером до 40—90 м; экзина хотя и тонкая, но более плотная, чем у *Calamites*, гладкая, с небольшим количеством складок, либо слаботочечная, редко крупносетчатая и без складок. Проводящая система актиностелического типа с экзархной ксилемой. В центре стебля, лишнего сердцевини, находится трех-, редко шести- или даже четырехлучевая (у р. *Sphenostrobos*) стела, в которой между лучами первичной ксилемы, чередуясь с ними, расположены участки флоэмы (луба). Стебли клинолистниковых обладали способностью к вторичному росту в толщину; кнаружи от протоксилемы у них возникал слой камбия, дававший начало вторичной ксилеме, охватывавшей всю протостелу.

Большинство клинолистниковых,— во всяком случае многие более поздние представители

обширного семейства Sphenophyllaceae,— были, несомненно, лазающими формами. Об этом говорят не только лианоподобный облик их тонких и гибких, длинных побегов, но также открытие у одной формы р. *Sphenophyllum* шипов на стебле, как и присутствие у ряда форм этого рода небольших придаточных корней на узлах. Примитивные клинолистны, по-видимому, еще не были лазающими; скорее это были травянистые прямостоячие формы.

В порядке Sphenophyllales обычно различают два семейства: Sphenophyllaceae и Cheirostrobaceae. Кроме них, А. Л. Тахтаджан (1950) включает в этот порядок также сем. Tristachyaceae, основанное на своеобразном растении с довольно сложными стробилами, отнесенном Лилпопом (Lilpop, 1937) к р. *Tristachya*, на котором Амбержэ (Emberger, 1944), а за ним Немейц (Nemejč, 1950) создали особый порядок Tristachyineae.

Так как семейства Cheirostrobaceae и Tristachyaceae монотипны, и так как подобных форм в СССР до сих пор не найдено, эти семейства здесь подробно не охарактеризованы.

К Sphenophyllales присоединяются также малоизученные позднедевонские и раннекаменноугольные роды *Boegendorfia* и *Eviostachia*, отличавшиеся примитивным строением побегов и стробиллов, но, по-видимому, имевшие двураздельные спорофиллы, как у клинолистов.

Sphenophyllales жили, вероятно, с начала позднего девона, достигли максимума своего расцвета в карбоне и в ранней перми и затем были представлены немногочисленными формами в поздней перми и раннем триасе, когда, очевидно, и закончилось их существование.

### СЕМЕЙСТВО SPHENOPHYLLACEAE POTONIE, 1897

В большинстве небольшие растения, побег которых у более древних форм были обильно разветвленные, кустистообразные, с более или менее крепким стволом, а у всех более поздних— лианоподобные, с тонким гибким стеблем. Стебли в узлах расширены. Листья узкоклиновидного или обратнойцевидного очертания, цельные, надрезанные или глубоко разде-

ленные на узкие доли, одинаковые или различного размера в одной мутовке. Жилкование веерное. Спорофиллы разделены на два сегмента, из которых нижний, или стерильный, — цельный, а верхний, или спороносный, — самого различного строения: от весьма примитивного (в виде сильно укороченного стерженька) до сложно разветвленных и даже пельтатных.

Главный представитель семейства — р. *Sphenophyllum* — обычно трактуют настолько широко, что, по существу, он потерял значение естественного рода с хорошо очерченными границами. Целесообразно уточнить объем этого рода, исключив из него формы, характеризующиеся некоторыми своеобразными морфологическими особенностями вегетативных побегов спорофиллов, а также имевшие иные пределы вертикального геологического распространения по сравнению с типичными представителями указанного рода. Характеристика этих форм приводится ниже. Около шести родов. Представители семейства существовали с конца позднего девона до раннего триаса.

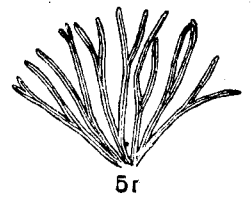
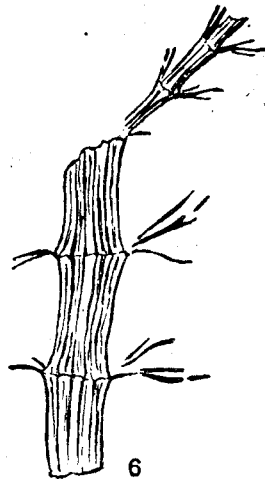
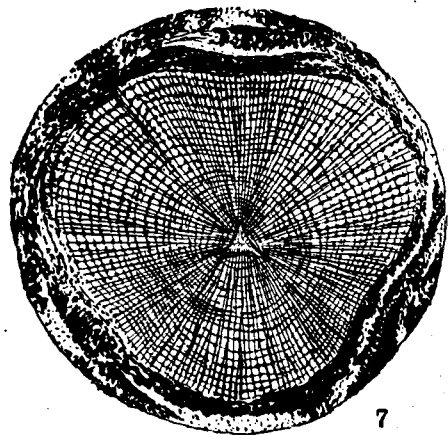
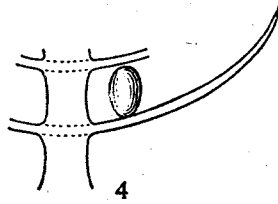
*Asterocalamitopsis* Gothan, 1949. Тип рода — *A. sphenophylloides* Gothan, 1949; н. визе, В. Германия (Добрилюг)<sup>1</sup>. В ископаемом состоянии известны ризомы, вегетативные и спороносные побеги, спорангии. Растения небольшого и среднего размера, имевшие характер либо небольших кустарников, либо травянистых форм. Стебли нетонкие, обильно ветвящиеся, в большинстве с короткими, несколько суженными под узлами междуузлиями, поверхность которых несет отчетливые продольные ребра; в области узлов стебли несколько расширены (рис. 3, 5, 6). Ветви обычно тонкие, по одной, чаще по две и более в узле, характеризуются такой же морфологией, что и главный стебель. Листья небольшие, как правило, короткие, в большом количестве в каждой мутовке (по 6 или 12 листьев), дихотомически разделенные почти до самого основания на две узкие клиновидные доли, каждая из которых в свою очередь повторно один или два раза дихотомически разделяется на узкие, линейные, иногда почти нитевидные доли, с одной тонкой, часто неотчетливой жилкой в каждой. Листья в верхней части стебля и на тонких боковых ветвях не распростерты в стороны, но направлены вверх, что необычно для типичных клинолистов (рис. 3, 5, 6). Ризомы толстые — до 17 мм в диаметре, членистые, с гладкой или неотчетливо продольнорребристой поверхностью, несут в узлах мутовки плоских и сравнительно длинных

корней; воздушные побеги выходят из одного (?) конца корневища. Стробилы образованы членистой осью с более короткими междуузлиями, чем у вегетативных побегов, и сидящими на узлах оси мутовками брактеев, почти не отличимых от стерильных листьев. Брактеев несут на верхней своей стороне (невдалеке от их основания) или в своей пазухе сидячие антропные грушевидные спорангии (рис. 4). До восьми видов; среди них следующие виды, обычно причисляемые к р. *Sphenophyllum*: *A. subtenerimum* Nathorst sp., *A. tenerimum* Ettingsh. sp., *A. arcticum* Nathorst sp., *A. trichomatosum* Stur sp., *A. myriophyllum* Serep sp. Верхи в. девона — ср. карбон. В. фамен (тубинская свита) и этрень (быстрянская свита) Минусинской котловины, визе (угленосная толща) Кизела, ср. — в. визе (свиты C<sub>1</sub><sup>2</sup> и C<sub>1</sub><sup>3</sup>), намюр (свиты C<sub>1</sub><sup>4</sup> — C<sub>1</sub><sup>5</sup>) и ср. карбон (свиты C<sub>2</sub><sup>2</sup> — C<sub>2</sub><sup>6</sup>) Донбасса, н. — ср. карбон (свиты C<sub>2</sub><sup>1</sup> — C<sub>2</sub><sup>7</sup>) Львовско-Брестской впадины; н. карбон Китая и Монголии, в. фамен, этрень о-ва Медвежьего, н. визе Шпицбергена, намюр, низы и середина вестфала Силезии, н. визе (?) Германии, намюр, н. и ср. вестфал Германии, Голландии, Бельгии, США, Канады (Нов. Шотландия).

*Sphenophyllum* Brongniart, 1828. Тип рода — *Rotulaira cuneifolia* Sternberg, 1823; продуктивный карбон (вестфал, Германия). В ископаемом состоянии известны вегетативные и спороносные побеги, корни, стробилы, спорангии, споры, стебли с сохраненным внутренним строением. В большинстве не крупные лазающие растения, очень длинные, побеги которых разветвлялись в большинстве моноподиально (рис. 9). Проводящая система актиностелического типа, с экзархной ксилемой (рис. 7). В центре стебля группа трахейд первичной ксилемы, образующей радиальные выступы. Обычно в сечении группа первичной ксилемы трех-, реже шестилучевая (у одного вида четырехлучевая). Протоксилама в вершинах лучей образована узкими спиральными трахеидами; метаксилема состоит из более широких трахейд с лестничными и круглыми окаймленными порами. Между лучами первичной ксилемы расположены участки флоэмы, состоящей из ситовидных элементов. Стебли обладали способностью к вторичному росту в толщину. Протостела окружена камбием и довольно мощным кольцом вторичной ксилемы, состоящей из крупных трахейд, расположенных радиальными рядами и снабженных многорядными мелкими, округлыми, окаймленными порами на радиальных стенках. Между рядами

<sup>1</sup> Готан позднее отказался от выделения этого рода, причислив его к р. *Sphenophyllum*, что, однако, нельзя считать правильным.





трахеид находились очень узкие древесинные лучи, образованные мелкими, вертикально удлинёнными паренхимными клетками. Вторичная флоэма состоит из тонкостенных элементов и окружена перидермой, также состоящей из радиально расположенных клеток. Строение корней напоминает строение стеблей, но проводящий пучок у них диархный, редко триархный. Листьев по шесть—девять, редко по три или по 12 в мутовке, одинаковые в каждой из них, клиновидные, симметричные, цельные либо более или менее глубоко различным образом рассеченные, но обычно не до основания, с овально или полукругло закругленной или как бы срезанной, а иногда выемчатой верхушкой часто с зубцами по переднему краю (рис. 9, 10; табл. XXII, фиг. 1). Большинство видов характеризуется диморфностью листьев. В нижних частях стеблей были расположены рассеченные листья, в верхней — более или менее цельные. Изредка рассеченные и цельные листья чередовались на стебле. Спорофиллы собраны в относительно компактные стробилы, которые обычно описывают под названиями *Sphenophyllostachys* и *Bowmanites* (см. ниже). Более 20 видов. Карбон. Н., ср. и в. карбон (свиты  $C_1^7$ — $C_2^7$ ) Донбасса и Львовско-Брестской впадины, ср. карбон северного сектора Б. Донбасса и Ср. Поволжья (тепловская свита), ср. и в. карбон (свиты  $C_3^E$  и  $C_3$ ) С. Кавказа, н. и ср. карбон Караганды (карагандинская свита), ср. и в. карбон (нижнебалахонская свита) Кузбасса; все отделы карбона Англии, Франции, Бельгии, Голландии, Германии, Польши, Чехословакии, Турции (Эрегли), Китая (Кайпин, Шаньси, Сычуань, Цзянси), Суматры, США, Канады.

*Sphenophyllostachys* Seward, 1896 (стробилы клинолистов). Тип рода — *S. dawsoni* Seward, 1896; карбон, З. Европа. Стробилы компактные, образованы сближенными мутовками спорофиллов, по три в каждой из них. Спорофиллы обычно более или менее крупные, состоят из двух частей: нижней, стерильной, имеющей облик чешуевидного листа с загнутой кверху верхушкой, и верхней, спороносной, или «спорангиефора», часто разветвленной. На тонких концах «спорангиефора» находилось

по одному эллипсоидальному или яйцевидному, иногда раздвоенному спорангию (рис. 11). Спорангии, как правило, равноспоровые; у одного и того же вида в одном стробиле отдельные спорангии содержали споры почти в 10 раз более крупные, чем в других спорангиях. Споры трехлучевые с длиной лучей около половины радиуса, 50—90  $\mu$  в диаметре. Очертания их круглые. Экзина тонкая, гладкая или слабобугорчатая. У других форм обнаружены такого же размера споры с крупносетчатой экзиной, имевшей шиповидные выросты по углам сетки (рис. 13). До шести видов. Карбон Евразии и С. Америки.

*Bowmanites* Binney, 1871. Тип рода — *B. cambrensis* Binney, 1871; в. карбон, Англия. Стробилы и спорофиллы имеют такое же строение, как у *Sphenophyllostachys*, но спорангии расположены на верхушках разветвлений «спорангиефор» попарно, прикрепляясь своим основанием к небольшому щитку, расположенному почти под прямым углом к оси спороносца (рис. 12). До четырех видов. Карбон З. Европы. Многие авторы не признают самостоятельности этого рода и включают его в обьем р. *Sphenophyllostachys*.

*Trizygia* Royle, 1839. Тип рода — *T. speciosa* Royle, 1839; пермь, Гондвана (Индия). В ископаемом состоянии известны только вегетативные побеги. Растения среднего и крупного размера, имеющие облик лазающих форм. Стебли тонкие, гибкие, очень длинные, обычно с короткими, отчетливо ребристыми междоузлиями и нерасширенными узлами, редко и незаконномерно разветвляющиеся. Листовые мутовки двусторонне-симметричные, в очертании поперечно-эллиптические, образованы шестью цельными, обратояйцевидными или почти клиновидными, часто асимметричными, преимущественно крупными листьями, которые отчетливо сгруппированы в три пары, нижнюю из которых составляют наиболее короткие, а две боковые — отчетливо более длинные листья (рис. 14; табл. XXII, фиг. 2—5). Листья имеют широкую, скошенную, овально или полукругло закругленную, срезанную, реже несколько выемчатую верхушку с ровным или резе с бахромчатым краем. Жилки очень отчетливые,

Рис. 3—8.

3 — *Asterocalamitopsis tenerrimum* (Ettingshausen): участок побора, справа внизу — изолированная мутовка листьев,  $\times 2$ ; намюр, Моравия (Stur, 1877). 4 — *Asterocalamitopsis trichomatosum* (Stur): схема, показывающая расположение спорангия на стерильной части спорофилла (Hirmer, 1927). 5 — *Asterocalamitopsis subtenerrimum* (Nathorst): 5а, 5б — участки стеблей с сохранившимися листьями и без них, 5в — часть листовой мутовки из повторно дихотомирующих листьев, 5г — то же,  $\times 4$ ; медвежий ярус (в. девон — этрэн) (Nathorst, 1902). 6 — *Asterocalamitopsis* aff. *sphenophylloides* Gothan: участок облиственного стебля; виле, верхи минусинской серии, Минусинская котловина (колл. Г. П. Радченко). 7 — *Sphenophyllum plurifoliatum* Williamson: поперечный срез через стебель,  $\times 7$ ; н. карбон, Англия (Williamson a. Scott, 1894). 8 — *Pseudobornia ursina* Nathorst: участок облиственного стебля; медвежий ярус (в. девон — этрэн), о-в Медвежий (Nathorst, 1902)

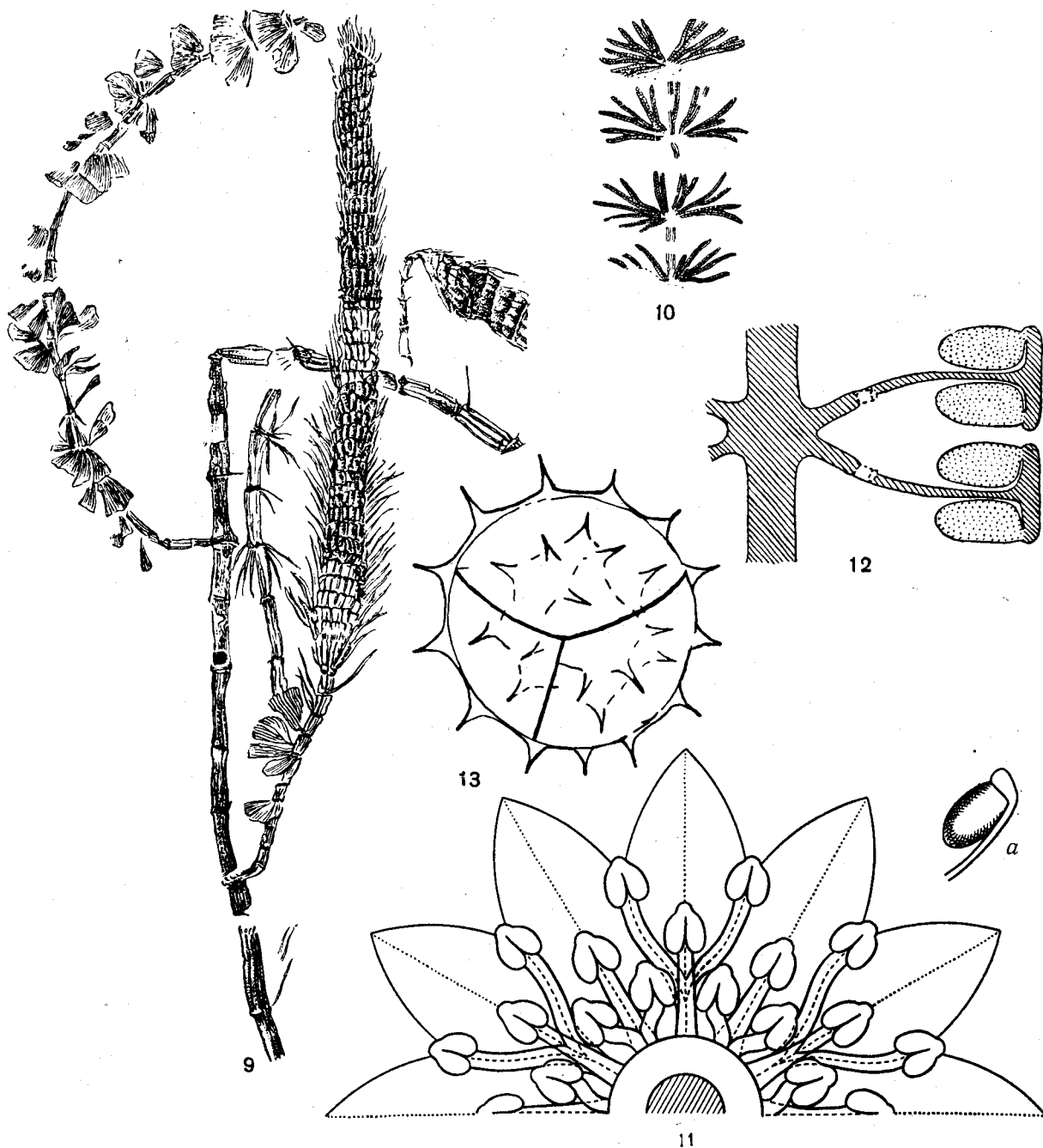
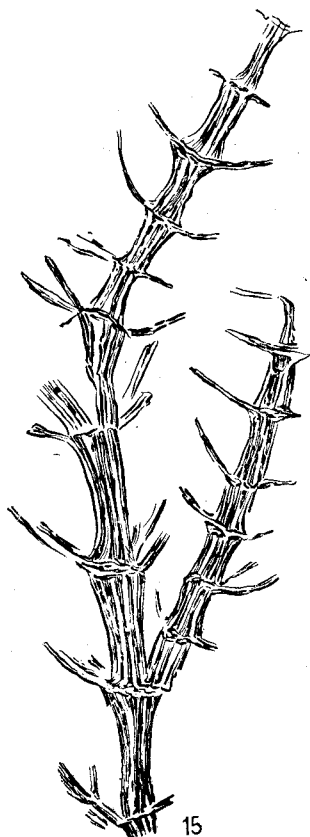


Рис. 9—13.

9 — *Sphenophyllum cuneifolium* (Sternberg): участок облиственного побега со стробилом на верхушке одной из ветвей; в. карбон, Н. Силезия (Stur, 1887). 10 — *Sphenophyllum cuneifolium* (Sternberg) f. *saxifragaeifolia*: участок побега; ср. карбон, Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938). 11 — *Sphenophyllostachys roemeri* Solms-Laubach: схема строения спорофиллов в стробиле (поперечный разрез стробила примерно  $\times 10$ ; а — отдельная ветвь спорофилла со спорангием, примерно  $\times 25$  (Hirmer, 1927); 12 — *Bowmanites fertilis* (Scott): схема строения пельтатных спорофиллов (Hirmer, 1927). 13 — *Sphenophyllum dawsoni* Williamson: отдельная спора,  $\times 500$ ; н. карбон, Англия (Кнох, 1938)



14



15

Рис. 14—15.

14 — *Trizygia biarmicum* Zalesky: участки вьющихся облиственных стеблей; кунгур, западный склон Урала (Залесский, 1937). 15 — *Sivindukia aciculata* Zalesky,  $\times 1$ ; н. карбон, р. Сувундук (Ю. Урал) (Залесский, 1948)



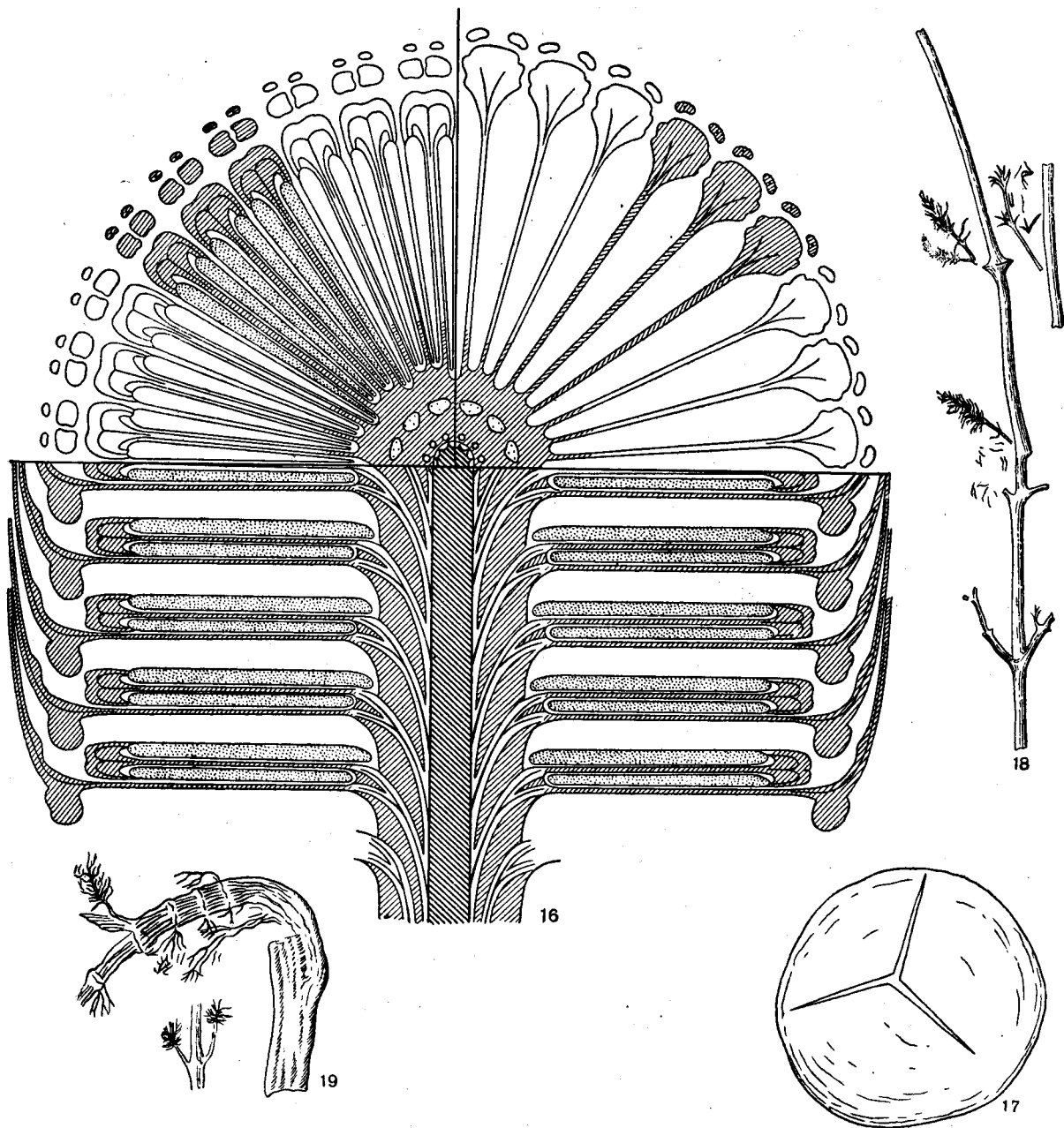


Рис. 16—19.

16 — *Cheirostrobos pettycurensis* Scott: схема строения стробила (поперечный и продольный разрезы); примерно  $\times 5$  (Scott, 1897). 17 — *Cheirostrobos pettycurensis* Scott: спора,  $\times 550$ ; н. карбон (Клох, 1938). 18—19 — *Boegendorfia semiarticulata* Gothan et Zimmermann: участки небольших членистых стеблей с супротивно расположенными ветвями и стробилами; середина в. девона. Н. Силезия (Gothan u. Zimmermann, 1932)

многочратно дихотомирующие выходят в края листа, начиная с верхней его трети. До 10 видов. Кроме типа рода, к нему должны быть отнесены многие известные формы, включающиеся обычно в р. *Sphenophyllum*: *T. thonii* Mahr, *T. costae* Sterzel, *T. sinocoreanum* Yabe, *T. amadokensis* Zalesky, *T. biarmica* Zales-

sky и др. В. карбон — Н. триас. В. карбон — н. пермь (свиты  $C_2^3$ — $PC_1$ ) Донбасса, кунгурский ярус западного склона Урала, в. пермь (воркутская свита) Печорского бассейна, в. пермь (ерунаковская свита) Кузбасса, в. пермь Дальнего Востока (Сицинский район); верхи карбона и пермь Кореи, Китая (Кайпин, Шаньси.

Сычуань), Индии, Суматры, Австралии, н. триас Кореи, Китая (Фукиен), верхи карбона и н. пермь Германии, Франции, Сардинии, С. Африки, в. карбон Португалии.

*Suwundukia* Zalesky, 1948. Тип рода — *S. aciculata* Zalesky, 1948; н. карбон (в. турне?), Ю. Урал. В ископаемом состоянии известны только вегетативные побеги. Растения некрупные, имеющие характер кустарников. Стебли незакономерно моноподиально разветвленные, разделены на сравнительно короткие междуузлия, в узлах сильно расширены. Поверхность междуузлий грубо-продольнорребристая; ребра одного междуузлия противостоят ребрам соседнего междуузлия. Листья в количестве трех-пяти в одной мутовке сразу в основании разделены на две линейные или шиловидные доли, которые похожи на простые, цельные листья. Вдоль каждой доли пробегает по одной отчетливой жилке, соединяющейся ниже места разделения долей с жилкой соседней доли в одну общую жилку. Доли листьев жесткие, шиловидные, торчащие в стороны (рис. 15б). Один вид. Н. карбон восточного склона Ю. Урала.

#### СЕМЕЙСТВО SNEIROSTROBACEAE D. SCOTT, 1907

Включает только один монотипный род *Cheirostrobus*.

*Cheirostrobus* Scott, 1897. Тип рода — *C. pettycurensis* Scott, 1897; н. карбон (серия известковистых песчаников), Шотландия. В ископаемом состоянии известны только минерализованные стробилы и споры. Стробилы сложные, крупные — до 4 см в диаметре, образованы тесно расположенными мутовками многочисленных длинных спорофиллов. Каждый спорофилл разделен на два сегмента: верхний — спороносный, нижний — стерильный. Оба сегмента пальчато разделяются в горизонтальной плоскости на три вееровидно расходящиеся доли. Три стерильные доли дают загнутые кверху чешуевидные придатки; черепитчато перекрывающие придатки, расположенного выше спорофилла. Каждая спороносная доля имеет толстую щитковидную пластинку, которая несет на внутренней стороне четыре удлиненных спорангия (рис. 16); последние — изо-споровые. Споры трехлучевые, диаметром 40—60 м, в очертании округлые, с небольшим количеством складок. Экзина тонкая, гладкая. Сходны со спорами каламитов, но имеют меньше складок и несколько более плотную экзину (рис. 17). Один вид. Н. карбон Шотландии.

#### СЕМЕЙСТВО TRISTACHYACEAE LILPOP, 1937!

Включает лишь один монотипный род.

*Tristachya* Lilpop, 1937. Тип рода — *T. raciborskii* Lilpop, 1937; н. пермь, вблизи Кракова, Польша. Стебель тонкий, трехгранный, листья очень крупные, клиновидные, с выемчатой верхушкой, по шести в каждой мутовке. Спорофиллы с крупными щитками на верхушке сближенные, вследствие чего щитки плотно прилегают друг к другу, образуя небольшие шишкоподобные, почти сидячие стробилы, по три в каждой мутовке. «Брактеи» листоподобные, клиновидные, по одной под каждым стробилом. Спорангии на обратной стороне щитков; строение их не изучено. Один вид. Н. пермь Польши.

#### Роды, сближаемые со Sphenophyllaceae

*Boegendorfia* Gothan et Zimmermann, 1932. Тип рода — *B. semiarticulata* Gothan et Zimmermann, 1932; верхи франского (?) или низы фаменского (?) яруса, Силезия (район Вальденбурга). В ископаемом состоянии известны вегетативные и спороносные побеги. Растения очень небольшие, травянистого облика, с разветвленными побегами. Основной стержень побега довольно тонкий, с почти незаметной членистостью, с неясной продольной ребристостью поверхности (рис. 18, 19). От него отходят под широким, почти прямым углом и супротивно по две (по три?) тонкие боковые ветви, в свою очередь разветвленные, несущие продольный киль или ребрышки и отчетливо разделенные слегка расширенными узлами на более или менее короткие междуузлия, чем напоминают стебли *Sphenophyllum*. На узлах тонких ветвей многочисленные листья, вильчато разветвленные близ основания на очень узкие остроконечные доли, каждая с одной тонкой жилкой. Спороносные побеги несут на некоторых узлах ветвей небольшие стробилы, расположенные супротивно по два на верхушке тонких и довольно коротких стерженьков. Стробилы образованы сильно сближенными мутовками очень небольших остроконечных листьев, близ основания которых (в пазухе?) наблюдаются очень маленькие округлые тельца (остатки спорангиев?). Два вида. В. девон — н. карбон. В. турне (надалтайская свита) Минусинской котловины; верхи франского (?) или низы фаменского (?) яруса Силезии.

*Eviostachya* Stockmans, 1948. Тип рода — *E. hoegi* Stockmans, 1948; в. девон, Бельгия. В ископаемом состоянии известны спороносные побеги и стробилы. Стебли 0,3 см толщиной, моноподиально ветвящиеся, с длинными,

неотчетливо ребристыми междуузлиями. Стробилы расположены на концах очень тонких ветвей, по-видимому, второго порядка, голых, отходящих супротивно от главной оси под углом 50°. Стробилы достигают 4,5 см длины и 0,8 см ширины, состоят из 10—13 мутовок дихотомирующих один или несколько раз спорофиллов, ветви которых направлены перпендикулярно к их оси. Спорангии висячие, уд-

линенно-овальной формы, 1 мм длины и 0,5 мм толщины, расположены на внутренней стороне веточек спорофиллов, вероятно, на стерженьках. У основания стробил, возможно, были расположены стерильные листья, из которых два нижних образовывали нечто вроде кроющего листа (табл. XXV, фиг. 3). Несколько видов. В. девон — этрень. Этрень Казахстана; в. девон Бельгии.

## ПОРЯДОК PSEUDOBORNIALES. ПСЕВДОБОРНИЕВЫЕ

Крупные растения весьма своеобразного облика, еще недостаточно изученные. Главный стебель (или, скорее, корневище) был горизонтальным, достигал очень значительной толщины — до 40 см, имел гладкую поверхность и довольно отчетливое членистое строение. Наземные побеги образованы тонкобороздчатыми и отчетливо-членистыми, обычно моноподиально разветвляющимися стволами. Ветви отходят по одной, очень редко по две от некоторых узлов. Листья крупные, повторно дихотомически разделенные на несколько длинных долей, которые глубоко перисто рассечены в одну или две стороны на узкие сегменты. Длинные, рыхлые стробилы образованы членистой осью с мутовчато расположенными на ней спорофиллами, находящимися между мутовками несколько редуцированных вегетативных листьев, но ближе к верхней мутовке листьев. Спорангии плохо изучены.

Порядок включает только одно семейство Pseudoborniaceae, существовавшее, по-видимому, лишь на протяжении очень короткого времени — второй половины позднего девона и самого начала раннего карбона.

### СЕМЕЙСТВО PSEUDOBORNIACEAE NATHORST, 1902

Стебли отчетливо-членистые, узко-, иногда неотчетливо-продольнобороздчатые, в большинстве тонкие, несут в узлах очень крупные, дихотомически разветвленные близ основания листья, более или менее плоские доли которых рассечены на очень тонкие, перисто расположенные в один или два ряда узкие сегменты. В стробилах чередуются мутовки редуцированных листьев и коротких спорофиллов. Один род.

Время существования семейства совпадает с временем существования порядка

*Pseudobornia* Nathorst, 1894. Тип рода — *P. ursina* Nathorst, 1894; медвежий ярус (верхи фамена и этрень), о-в Медвежий. В ископаемом состоянии известны корневища, наземные вегетативные и спороносные побеги, спорофиллы, спорангии. Корневища очень толстые (до 40 см), членистые, с гладкой поверхностью, несут в некоторых узлах крупные, округлые рубцы, соответствующие местам выхода стволов наземных побегов. Последние крупные, образованы достаточно мощными (до 4 см толщиной), обычно моноподиально ветвящимися стеблями, разделенными на правильные длинные междуузлия, поверхность которых несет тонкие продольные бороздки; в целом поверхность стволов представляется гладкой, без выступающих ребер. Листья в количестве четырех на каждом узле (рис. 8), очень крупные, до 8 см длиной, сильно суженные в основании, как бы черешковые, обычно дважды дихотомически разделенные. Вееровидно распростертые доли плоские, рассечены на многочисленные линейные, почти волосовидные, довольно длинные, тесно расположенные на оси сегменты, у одних экземпляров отходящие двурядно, а у других направленные в одну сторону, почему доли листа представляются асимметричными. Споросные побеги несут, по-видимому, очень длинные, занимающие целые части их, стробилы, с относительно короткими междуузлиями. Спорофиллы, очевидно, короткие, несущие крупные грушевидные спорангии: мутовки спорофиллов, по-видимому, чередуются с мутовками стерильных листьев, но расположены очень близко к верхней мутовке листьев и кажутся сидящими на нижней стороне вегетативных листьев. Строение спорангиев неизвестно. Один вид. В. девон — н. карбон. Верхи фамена (верхи тубинской свиты) и этрень (быстрянская свита) Минусинской котловины, медвежий ярус о-ва Медвежьего; н. карбон 3. Монголии.



## ПОРЯДОК ASTEROCALAMITALES. АСТЕРОКАЛАМИТОВЫЕ

Частью травянистые формы, частью, по-видимому, кустарники и деревья с достаточно толстым, нередко довольно мощным стеблем, наружная поверхность которого несет более или менее резко выраженные продольные ребра, не чередующиеся между собой в последовательных междоузлиях. По характеру ветвления побеги варьируют от обильно до мало разветвленных. В молодых стеблях сердцевина была, по-видимому, сложена рыхлой паренхимой, которая у взрослых быстро резорбировалась, и вместо нее образовывалась в междоузлиях центральная полость, разделенная в узлах у более древних форм кольцеобразными перегородками (зачаточными диафрагмами), а у более поздних форм — полными перфорированными перегородками (диафрагмами). На узлах — мутовки многочисленных узких, длинных, обычно направленных вверх однонервных листьев, простых или дихотомически повторно разветвляющихся, либо свободных до самого основания, либо в той или иной степени сращенных нижними частями с образованием различной формы влагалища, либо, наконец, спаянных краями по несколько друг с другом с образованием компактных групп листьев. Спорофиллы не образуют обособленных стробилов, расположены мутовками между совершенно неизменными вегетативными листьями, не сопровождаются брактями и создают в общей сложности многоярусные стробиловы, равноценные, по-видимому, целым ветвям побега. Сами спорофиллы короткие, щитковидные; на задней стороне щитки несут небольшие спорангии.

В течение длительного времени своего исторического развития астерокаламитовые прошли достаточно сложный путь эволюции и видоизменения вегетативных органов; вместе с тем они сохранили почти неизменной организацию спороносных органов. Этому, очевидно, способствовала очень простая, но вместе с тем надежно защищавшая нежные спорангии пельтазная организация спорофиллов.

Порядок подразделяется на два семейства: *Asterocalamitaceae* и *Sorocaulaceae*; первое более древнее, время существования его ограничивалось поздним девонем и ранним карбоном; второе, очевидно, возникло лишь в самом конце девона и продолжало существовать до середины юры. Представители порядка существовали, очевидно, с конца ср. девона до середины юры.

### СЕМЕЙСТВО ASTEROCALAMITACEAE HIRMER, 1927

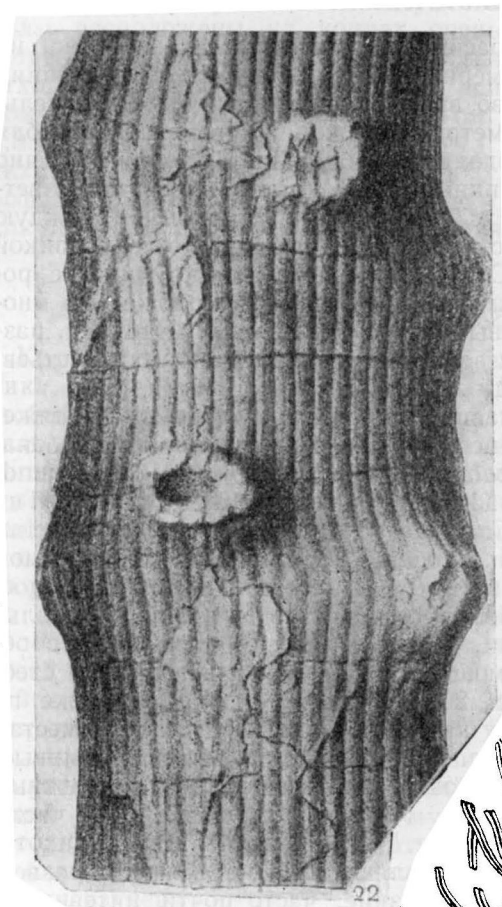
Преимущественно крупные, вероятно, в большинстве древовидные растения с мощным стеб-

лем, не расширявшимся в узлах, обильно, но незакономерно разветвлявшимся. Внутренняя полость во взрослых стволах имеет значительный диаметр. Наружная поверхность стебля несет продольные ребра. Листья тонкие, обычно очень длинные, многократно вильчато разветвленные, с линейной пластинкой; в каждую долю листа проходит по одной очень тонкой жилке. Спорофиллы довольно крупные, с розеткообразными щитками, расположены в многочисленных, тесно сближенных мутовках, разделенных мутовками вегетативных листьев. Один род.

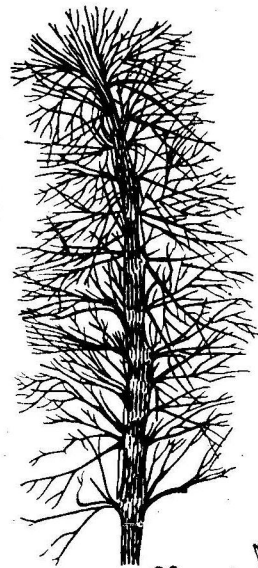
Представители семейства жили на протяжении позднего фауны и всего раннего карбона.

*Asterocalamites* Schimper, 1862, emend. Zeiller, 1879 (*Archaeocalamites* Stur, 1875). Тип рода — *Calamites scrobiculatus* Schlotheim, 1820; н. карбон, Германия. В ископаемом состоянии известны вегетативные и спороносные побеги, окаменелые стволы, стробиловы, спорангии, споры. Растения древовидного облика, с мощным, обильно разветвленным стеблем (рис. 20). Ветви по одной-две, реже по несколько на узлах в самых различных местах стебля (рис. 21). Продольные ребра отчетливые, обычно широкие, не чередующиеся в смежных междоузлиях. Листья в мутовках по числу ребер, длинные, повторно (до трех раз) дихотомически разветвляющиеся; конечные их разветвления очень узкие, часто почти нитевидные (рис. 22; табл. XXII, фиг. 6). Спорофиллы, по-видимому, только в верхних частях спороносных побегов. Между каждой парой мутовок стерильных листьев четыре — десять тесно расположенных друг за другом мутовок спорофиллов, каждый из которых находится на выступающем ребре стебля. Крестообразно разветвленная верхушка спорофилла расширена и уплощена, образует щиткоподобное образование, несущее на задней стороне четыре спорангии (рис. 23). Споры, известные под названием *Azonotriletes glaber* (Naumova) и близкие к ним — одинаковые, трехлучевые, диаметром 20—40μ; очертания их округлые. Лучи короткие, меньше радиуса. Экзина толстая, изредка слабо смятая, гладкая. По экватору иногда имеется утолщенный ободок (рис. 24). Стела артростелического типа. Сердцевина окружена цилиндром ксилемы, в котором, ближе к его внутренней стороне, расположено по окружности несколько эндархных пучков первичной ксилемы, слегка вдающихся в ткань сердцевины (рис. 25). Метаксилема этих пучков прилегала ко вторичной ксилеме, не отделяясь от нее. Первичная ксилема представлена трахеидами с одноклеточными

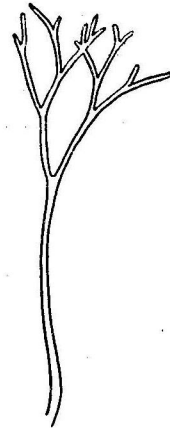




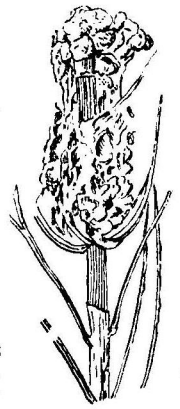
22



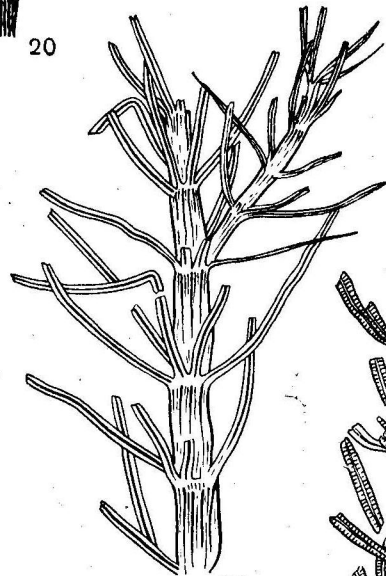
20



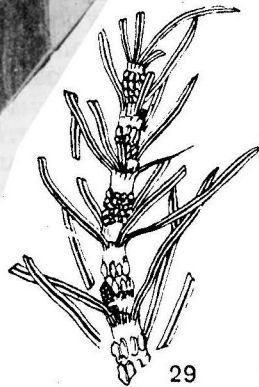
21



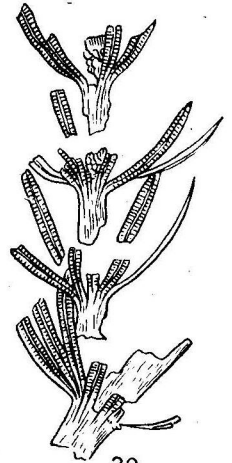
23



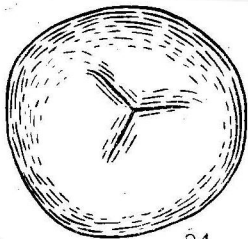
27



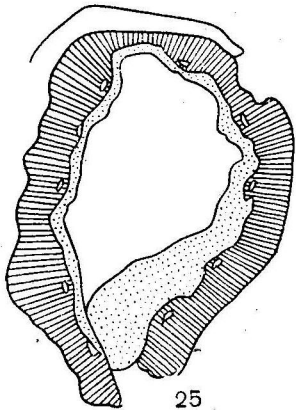
29



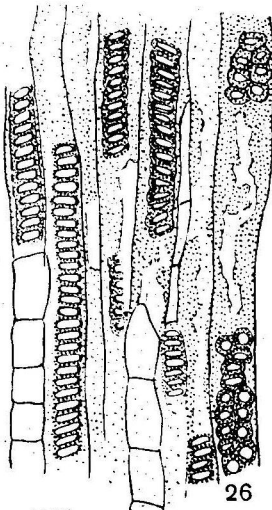
30



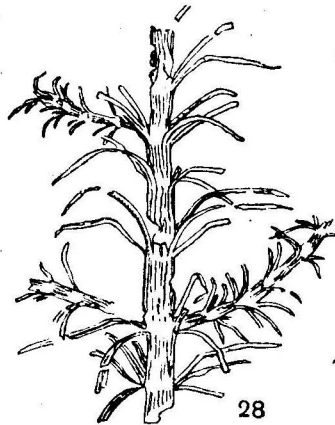
24



25



26



28

лестничными порами на радиальных стенках; трахеиды метаксилемы непосредственно переходят в трахеиды вторичной ксилемы (древесины), которые несли многогранные окаймленные поры также на радиальных стенках (рис. 26). Стробилы *Asterocalamites* принято обозначать родовым названием *Pothocites* Peterson, 1841; наиболее подробно этот род описан Кидстоном (Kidston, 1883). Однако для некоторых остатков, описанных под этим названием, вовсе не доказана их принадлежность к астерокаламитами. То же относится и к остаткам, описанным как *Pothocites* Nathorst, 1914, который отличается от *Pothocites* большим числом мутовок в одном междуузлии (до 10 мутовок). До пяти видов *Asterocalamites*. В девон—н. карбон. Фамен (тубинская свита), турне и визе (минусинская серия), намюр (низы хакасской свиты) Минусинской котловины, в. визе (верхотомская(?) зона) и намюр (острогская свита) Кузбасса, н. карбон Алтая, Киргизии, Гиссарского хребта, в. девон и н. карбон Тувы, Казахстана, турне и н. визе (угленосные отложения) восточного склона Урала и низовьев р. Эмбы, франкий ярус (пашийская свита) западного склона Урала, франкий (?) ярус С. Тимана, н. карбон (свиты  $C_1^2-C_1^4$ ) Донбасса и Львовско-Брестской впадины; споры: н. карбон Подмосковского бассейна и низы ср. (?) карбона Донбасса; франкий (?) ярус Силезии, фамен и этрень (медвежий ярус) о-ва Медвежьего, Ирландии, Франции, Бельгии, Германии; н. карбон Шпицбергена, Англии, Франции, Бельгии, Голландии, Германии, Чехословакии, Польши, Болгарии, Турции, Синайского п-ва, Китая, в. девон и н. карбон (слои поконо и миссисипские) США, Канады.

#### СЕМЕЙСТВО SOROCAULACEAE RADZENKO, 1956

Растения, имевшие облик небольших кустарников, частью травянистые формы. Ветви располагаются правильными мутовками, часто в свою очередь несут тонкие ветви второго порядка. Расширение стеблей в области узлов

не всегда заметно, хотя у ряда форм обнаружены отчетливые, кольцеобразные поперечные перегородки. Внутренняя полость во взрослых стеблях сравнительно широкая, с отчетливо выраженными продольными ребрами на внутренних стенках. Наружная поверхность стеблей с менее отчетливыми продольными ребрами, особенно у более древних форм. Листья цельные, длинные, нередко довольно широкие, остроконечные, свободные до основания или в различной степени сращенные своими нижними расширенными частями с образованием влагалища той или иной формы, иногда спаянные друг с другом краями на всей или значительной части их длины по нескольку, с образованием в одной мутовке нескольких групп сращенных листьев. Спорофиллы короткие, пельтатные, с широким щитком на верхушке, на задней стороне которого находятся небольшие спорангии, строение которых не изучено. Длина междуузлий между мутовками спорофиллов небольшая, между мутовками спорофиллов и мутовками вегетативных листьев обычно более значительная. Шесть родов.

Семейство существовало с начала карбона до середины юры и было широко распространено на всем земном шаре.

*Koretrophyllites* Radczenko, 1955. Тип рода — *K. mungaticus* Radczenko, 1955; ср. и в. карбон (мазуровская свита и низы алыкаевской подсвиты), Кузбасс. В ископаемом состоянии известны вегетативные и спороносные побеги, спорофиллы, спорангии, споры (?). Преимущественно небольшие, в большинстве травянистые растения, побеги которых довольно обильно и неравномерно ветвились (рис. 27, 28, 32). На наружной поверхности стеблей более или менее ясные продольные ребра. Листья по числу ребер на поверхности междуузлий, узкие, линейные, с шиловидной верхушкой, свободные до основания или спаянные своими основаниями без помощи комиссуральных складок (только краями), все направлены вверх, обычно длиннее междуузлий, избегают на нижерасположенное междуузлие, в связи с

#### Рис. 20—30.

20 — *Asterocalamites scrobiculatus* Schlotheim: участок облиственного побега (реконструкция),  $\times 1/3$ ; (Stur, 1875). 21 — *Asterocalamites scrobiculatus* Schlotheim: отпечаток наружной поверхности стебля н. карбон, Н. Силезия (Stur, 1875). 22 — *Asterocalamites scrobiculatus* Schlotheim: отдельный лист (Stur, 1875). 23 — *Asterocalamites scrobiculatus* Schlotheim: участок побега с ярусным стробилом,  $\times 0,9$  (Stur, 1875). 24 — *Asterocalamites bertschoguriensis* Luber: отдельная спора,  $\times 500$ ; н. карбон, восточный склон Урала (колл. А. А. Любер). 25 — *Asterocalamites goeppertii* Solms-Laubach: схема поперечного среза стебля (штриховкой показана ксилема), сердцевина частично разрушена,  $\times 1/1$ ; (Solms-Laubach, 1897). 26 — *Asterocalamites goeppertii* Solms-Laubach: радиальный срез стебля, слева — лестничные трахеиды метаксилемы, справа — трахеиды вторичной ксилемы с многогранными округлыми порами; н. карбон, Германия (Solms-Laubach, 1897). 27 — *Koretrophyllites vulgaris* Radczenko: участок вегетативного побега; намюр (острогская свита), Кузбасс (колл. Г. П. Радченко). 28 — *Koretrophyllites mungaticus* Radczenko: участок ветвящегося вегетативного побега;  $C_2 + C_3$  (нижнебалахонская свита), Кузбасс (Радченко, 1956). 29 — *Koretrophyllites vulgaris* Radczenko: участок спороносного побега; намюр (острогская свита), Кузбасс (колл. Г. П. Радченко). 30 — *Neokoretrophyllites comptus* Radczenko: участок спороносного побега; в. пермь (ерунаковская свита), Кузбасс (коллекция Г. П. Радченко)



чем линия узла не выражена (табл. ХХІІ, фиг. 7). Спорофиллы в количестве до пяти мутовок в каждом ярусе, которые обычно расположены на равном расстоянии от ниже- и вышерасположенных мутовок стерильных листьев (рис. 29). Щиток на верхушке спорофилла округлый или широко-эллиптический, несет на задней стороне четыре (?) почти круглых спорангия. Возможно, к этому роду относятся споры, описываемые обычно под названием *Azotriletes nigritellus* Luber (см. р. *Phyllothea*) и встречающиеся изолированно (табл. ХХІІ, фиг. 7). Более 20 видов. До недавнего времени некоторые виды рода неправильно относились к р. *Phyllothea*. Н. карбон—н. триас. Турне, визе (минусинская серия) Минусинской котловины, намюр Минусинского, Тунгусского, Кузнецкого, Горловского бассейнов и Алтая, ср. и в. карбон Таймыра, Тунгусского, Минусинского, Кузнецкого и Горловского бассейнов и Алтая, н. и в. пермь Ю. Приморья, Таймыра, Тунгусского, Минусинского, Кузнецкого и Печорского бассейнов, В. Казахстана, западного склона Урала, н. триас Тунгусского и Кузнецкого бассейнов, В. Казахстана; ср. и в. карбон Синцзяна, н. пермь Сычуани.

*Neokoretrophyllites* Radczenko, 1956. Тип подрода — *N. comptus* Radczenko; в. пермь (нижняя половина ерунаковской свиты), Кузбасс. В ископаемом состоянии известны вегетативные и спороносные побеги. Растения обычно несколько более крупные, чем типичные представители рода *Koretrophyllites*, но с более тонкими стеблями, характеризовавшимися относительно длинными междуузлиями. Листья линейно-ланцетные, сравнительно широкие, отчетливо сужающиеся как к верхушке, так и к низбегающему основанию, напоминающие своей формой листья *Annularia*, но в отличие от последних не распростерты в плоскости, а все направлены вверх, как у типичных представителей рода. Очевидно, листовая пластинка была сравнительно толстой, в связи с чем листья при увядании приобретали поперечную тонкую морщинистость, обычно хорошо выраженную на отпечатках листьев. Спорофиллы, как у *Koretrophyllites*, но образуют не более двух-трех мутовок, расположенных ближе к ниже- или вышерасположенной мутовке стерильных листьев (рис. 30, 31) Семь видов. Н. пермь — рэт. Н. пермь — н. триас Кузнецкого и Тунгусского бассейнов, н. пермь западного склона Урала, рэт Челябинского бассейна; рэт восточного побережья Гренландии и шт. Вирджинии (США).

В подрод должны быть включены следующие описанные ранее под другими названиями

формы: *Neocalamites carcinoides* Harris (частью), *Neocalamites nordenskioldi* Krystofovich et Prynada (частью), *Neocalamites knowltoni* Berry, *Phyllothea bardensis* Zalesky, *Ph. elegans* Chachl. и *Lobatannularia abaeana* Zalesky.

*Sorocaulus* Radczenko, 1955. Тип рода — *Equisetum czekanowskii* Schmalhausen, 1879; в. пермь (пелятинская свита), Тунгусский бассейн. В ископаемом состоянии известны вегетативные и спороносные побеги. Побеги не крупные, по-видимому, маловетвистые с тонкими стеблями; нижняя часть междуузлий несет отчетливые продольные ребрышки по числу листьев в мутовке, верхняя остается гладкой или грубогофрированной (рис. 33, 34). Листья очень узкие, длинные, значительно превосходят длину междуузлий, параллельнокрайние в нижней своей части, постепенно сужающиеся кверху, остроконечные. На каждом узле листья группами по два — пять, спаяны краями друг с другом на значительном протяжении, оставляя свободными суженные верхние части листьев (рис. 33, 34). В соседних мутовках число таких групп различно, причем часть листьев остается свободной. Спороносные побеги по внешнему виду не отличаются от вегетативных; три — четыре сближенные мутовки спорофиллов располагались непосредственно над очередной мутовкой стерильных листьев; до следующей мутовки листьев остается довольно длинное междуузлие. Спорофиллы, по-видимому, маленькие, с небольшими круглыми щитками. Два вида. Пермь. Н. и в. пермь (за исключением самых верхов) Кузнецкого и Тунгусского бассейнов.

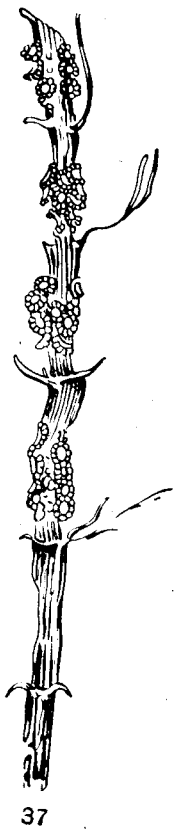
*Paraschizoneura* Radczenko, 1955. Тип рода — *Schizoneura sibirica* Neuburg, 1948; кузнецкая свита и низы в. перми (ильинская свита), Кузбасс. В ископаемом состоянии известны вегетативные побеги и участки спороносных (?) побегов. Стебли тонкие, продольноребристые, несколько расширенные в области узлов, которые имеют утолщенные кольцеобразные диафрагмы. Листья линейно-ланцетные, немногим длиннее междуузлий, четырьмя группами — по 4—12 листьев в каждой — спаянные краями друг с другом на всем протяжении их длины. Количество групп листьев на всех узлах одинаковое (рис. 35, 36), тогда как число листьев в каждой группе может варьировать даже в одной мутовке, уменьшаясь или увеличиваясь на два — три листа. Жилка листа довольно толстая. Известны участки побегов, на поверхности междуузлий которых сохранилось несколько рядов небольших округлых рубчиков, по-видимому, представляющих следы прикрепления спорофиллов. Монотипный род. Пермь.



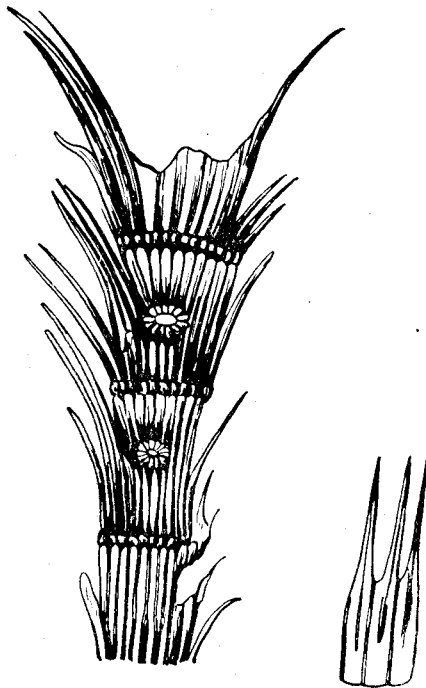
Рис. 31—36.

31 — *Neokoretrophyllites carcinoides* (Harris): участок облиственного побега; рэт, В. Гренландия [(Harris, 1931)]. 32 — *Koretrophyllites multicostatus* Radezenko: участок корневища и нижней части надземного стебля; в. пермь (ерунаковская свита), Кузбасс (колл. Г. П. Радченко). 33 — *Sorocaulus czekanowski* (Schmalhausen): участок вегетативного побега; в. пермь (пелятинская свита), Тунгусский бассейн (Радченко и Шведов, 1940). 34 — *Sorocaulus czekanowskii* (Schmalhausen): участок спороносного побега; в. пермь (пелятинская свита), Тунгусский бассейн (Радченко и Шведов, 1940). 35 — *Paraschizoneura sibirica* (Neuburg): участок облиственного побега; в. пермь (ильинская свита), Кузбасс (колл. Г. П. Радченко). 36 — *Paraschizoneura sibirica* (Neuburg): изолированная мутовка с четырьмя группами листьев (рисунок по фотографии); в. пермь (ильинская свита), Кузбасс (Хохлов, 1931)

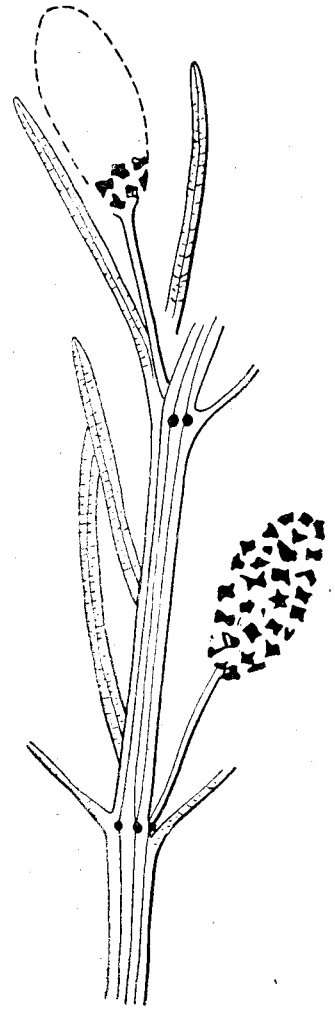




37



38



39

Рис. 37—39.

37 — *Phyllothea deliquescens* Goerpert: часть спороносного побега (ярусный стробил); пермь, Тунгусский бассейн (Шмальгаузен, 1879). 38 — *Equisetites?* (*Phyllothea*) *sibirica* Heeg: отпечаток участка стерильного побега с остатками отдельных диафрагм; ср. юра, Усть-Балей, Иркутский бассейн (Heeg, 1878). 39 — *Neocalamites* aff. *carrerei* (Zeiller): спороносный побег,  $\times 2$ ; кейпер, I угленосная свита, Челябинский бассейн (Владимирович, 1958).

Верхи н. перми (кузнецкая свита) и низы в. перми (ильинская свита) Кузбасса.

*Phyllothea* Brongniart, 1828. Тип рода — *Ph. australis* Brongniart, 1828; в. карбон и н. пермь, Австралия, Тасмания, Борнео и Бразилия. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные побеги, спорофиллы, споры. В большинстве некрупные, скорее травянистые растения, некоторые обильно ветвистые, другие, по-видимому, неветвистые. Стебли нетолстые, более или менее отчетливо ребристые, нередко отчетливо расширенные в области узлов, с признаками диафрагмы. Листья самой различной длины, по 6—40 в

мутовке, узкие, линейные, с отчетливо расширенным основанием и острой верхушкой. С помощью более или менее широких комиссуральных складок листья срастаются в общее влагалище различной высоты и формы (блюде-, чаше-, бокало- или цилиндрическое), оставляя свободными длинные концы листьев (рис. 37, 38). Спорофиллы крупные, образуют от трех до пяти мутовок, несут на верхушке большие круглые щитки с рубчатым ободком по периферии, на задней стороне которых располагалось шесть — восемь (?) грушевидных спорангиев. Возможно, к этому роду относятся изолированно встречающиеся споры, известные

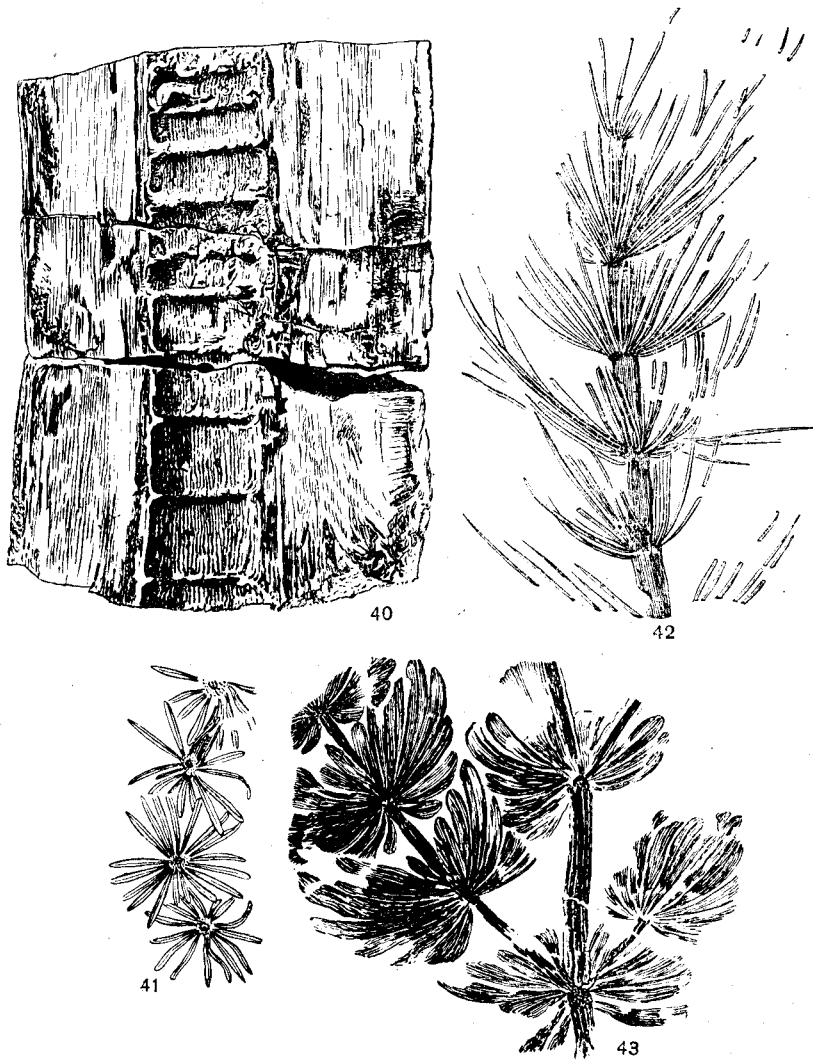


Рис. 40—43.

40 — Окаменелый ствол каламита в изломе, показывающем вскрытую центральную полость, примерно  $\times 1/2$  (Sterzel, 1918). 41 — *Annularia radiata* Brongniart: листья *Calamites carinatus* Sternberg; ср. карбон, Донбасс (Новик, 1952). 42 — *Asterophyllites longifolius* Sternberg (Brongniart) f. *stricta* Weiss: облиственная ветка *Calamites sachsei* Stur: ср. карбон, Донбасс (Новик, 1952). 43 — *Lobatannularia linguata* (Halle): участок разветвленного побега; в. пермь (свита Верхняя Шихедзы), Китай (Halle, 1927)

под названием *Azonotriletes nigrifellus* Luber. Споры эти трехлучевые, диаметром 15—20 $\mu$ . Очертания округлые. Длина лучей составляет одну треть или половину радиуса. Арея уплотнена, внешний край ее часто слегка утолщен. 18 видов. Ср. карбон — н. юра. Ср. и в. карбон Кузнецкого и Минусинского бассейнов, пермь Кузнецкого, Минусинского и Тунгусского бассейнов, Таймыра, западного склона Урала, н. триас Кузбасса, ср. юра Иркутского бассейна; верхи карбона Франции, в. карбон и н. пермь (нижнегондванские отложения) Бразилии, Аргентины, Ю. Африки, Индии, Борнео, Австралии, Тасмании, рэт Швеции, Тонкина, Китая, лейас Италии, Франции, Африки.

*Paracalamites* Zalesky, 1932. Тип рода — *P. sibiricus* Zalesky, 1932; в. карбон (нижняя часть аршановской серии), Минусинский бассейн. Родовое название предложено для обозначения ядр (слепков) и отпечатков внутренней стенки центральной полости членистых стеблей, которые характеризуются противопоставленными в смежных междоузлиях ребрами и отчетливо выраженными следами поперечных узловых перегородок, или диафрагм. Ребра обычно испещрены штрихами, иногда несут продольные валики и различного рода рубчики. Таким расположением коллатеральных сосудистых пучков, какой указан выше, характеризуются все представители порядка *Asterocalamiales*, в отличие от представителей порядка

Equisetales. Поэтому остатки типа *Paracalamites* могли бы, казалось, соответствовать стеблям растений, включаемых как в сем. *Asterocalamitaceae*, так и в сем. *Sorocaulaceae*. Однако остатки типа *Paracalamites* отличаются от остатков, соответствующих *Asterocalamites* более резко выраженными следами поперечных перегородок, выступающих на ядрах в виде глубоких поперечных непрерывающихся бороздок (табл. XXIV, фиг. 7), а на противоположных этих ядер — в виде непрерывающихся поперечных гребнеобразных ребер (табл. XXIV, фиг. 6). Кроме того, у *Paracalamites* ребра обычно не бывают такими плоскими и гладкими, как у *Asterocalamites*. Особенно же характерно то, что *Paracalamites* распространены в средне- и верхнекаменноугольных, пермских и даже нижнетриасовых отложениях, где уже не встречаются *Asterocalamites*, но широко представлены виды сем. *Sorocaulaceae*. Доказано на ряде образцов, что остатками типа *Paracalamites* представлены внутренние части стеблей некоторых *Koretrophyllites* и *Phyllothesa*. Поэтому *Paracalamites* следует связывать с сем. *Sorocaulaceae*. Более 10 видов. Н. карбон — н. триас. Визе (верхнеминусинская свита) Минусинской котловины, на юр Минусинского (низы хакасской серии), Кузнецкого (острогская свита), Карагандинского (низы карагандинской свиты) и южной части Тунгусского бассейнов, ср.—в. карбон Таймыра, Тунгусского, Минусинского, Улукхемского, Кузнецкого, Горловского и Карагандинского бассейнов, Алтая и В. Казахстана, пермь Таймыра, Тунгусского, Минусинского, Кузнецкого, Горловского и Печорского бассейнов, западного склона Урала, Дальнего Востока (Сица), н. триас Кузбасса; в. карбон Синцзяна, н. пермь З. Монголии.

#### Роды, сближаемые с *Sorocaulaceae*

*Neocalamites* Halle, 1908. Тип рода — *Schizoneura hoerensis* Schimper, 1869; рэт, Ю. Германия. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные побеги. Растения сравнительно крупные, с неразветвленным или редко ветвящимися крупными стеблями, наружная поверхность которых почти гладкая, либо покрыта слабо выступающими узкими продольными ребрами. Междоузлия обычно длинные. Центральная полость широкая; стенки ее тонко-продольнорребристые, причем ребра соседних междоузлий, как правило, противопоставленные, а в отдельных местах чередующиеся (рис. 39; табл. XXIII, фиг. 5). Листья очень многочисленные в каждой мутовке, свободные до самого основания, узкие, длинные, линей-

ные, остроконечные, однонервные, все направлены вверх и не избегают, почему узловая линия выражена отчетливо (табл. XXII, фиг. 8, 9; табл. XXIII, фиг. 5). Количество листьев в мутовке меньше, чем число ребер в расположенном ниже междоузлии; это, по-видимому, свидетельствует о том, что проводящие пучки на узлах разветвлялись и одни ветви проходили в расположенные на этом же узле листья, а другие продолжались в вышерасположенное междоузлие. Стробилы на длинных нечленистых стробилоносцах, расположенных в пазухах листьев; они одиночные, компактные, образованные чередующимися пельтатными спорофиллами, верхушки которых смыкаются друг с другом (рис. 39). До пяти видов. Н. триас — н. юра. Н. триас Кузбасса, кейпер Донбасса, Ферганы, Приуралья, Печоры, Казахстана и Ю. Приморья, рэт (угленосная толща) восточного склона Урала, н. юра Мангышлака, Тургайского прогиба, Киргизии (оз. Иссык-Куль), Ферганы; кейпер Франконии, Швейцарии, Франции, рэт Швеции, Германии, Гренландии, Китая, Тонкина, Кореи, Японии, Ю. Африки, н. юра С. Италии, Польши, Китая.

*Corynophyllites* Zalesky, 1937, Тип рода — *C. setiformis* Zalesky, 1937; кунгур, западный склон Урала. В ископаемом состоянии известны только вегетативные побеги. Стебель толстый, с короткими междоузлиями, несущими на поверхности отчетливые продольные узкие ребра, сгруппированные в более крупные. Листья многочисленные, длинные, почти шиловидные, не отличимые от листьев *Koretrophyllites* и *Neocalamites*, но не избегающие и имеющие на верхушках очень небольшие эллипсоидальные, как бы булавовидные вздутия или утолщения. Узлы резкие. Один вид. Кунгур западного склона Урала.

*Schizoneura* Schimper et Mougéot, 1844. Тип рода — *Sch. paradoxa* Schimper et Mougéot, 1844; н. триас (пестрый песчаник), Вогезы. В ископаемом состоянии известны только вегетативные побеги. Растения, очевидно, имели облик небольших кустарников. Стебли их в большинстве тонкие, с длинными междоузлиями, наружная поверхность которых несет очень узкие ребра, противопоставленные в смежных междоузлиях. Листья в количестве 12—22 в мутовке, все одинаковые, ланцетно-линейной формы, длиннее междоузлий, с отчетливой срединной жилкой. На молодых участках побегов листья сращены краями друг с другом по всей их длине, образуя две отчетливые симметричные и равновеликие группы, неправильно называемые иногда «солистьями» (табл. XXV, фиг. 1, 2). Эти компактные группы

листьев противопоставлены друг другу и, по-видимому, на живом растении были слегка вогнутыми. На более старых участках побегов указанные группы листьев в верхней их части расщеплялись вдоль швов между отдельными листьями; иногда такое расщепление доходило почти до оснований листьев. Спороносные органы не установлены. Изолированные, плохой сохранности остатки генеративных (?) образований, которые некоторые пытаются связать

с *Schizoneura*, возможно, и не относятся к этим растениям. Пять-шесть видов. Пермь — в. триас. Пермь Дальнего Востока (Полтавка), в. пермь Ю. Ферганы (Мадыген), н. триас Кузбасса, Алтая (Пыжа), Ю. Ферганы (Мадыген), в. триас В. Ферганы (Камыш-Баши), кейпер — рэт восточного склона Урала; в. карбон — в. пермь Индии, Соляного кряжа, Австралии, Ю. Африки, н. триас Кореи, Китая, Германии, Франции, Швейцарии.

## ПОРЯДОК EQUISETALES. ХВОЩЕВИДНЫЕ

Растения, напомилавшие своим обликом современные хвощи, с подземными горизонтальными корневищами членистого строения и с разветвленным колоннообразным стеблем с ветвями, расположенными мутовчато. Поверхность междоузлий стеблей продольно-ребристая, реже почти гладкая, с продольной штриховкой. Стенка центральной полости, образующейся на месте резорбированной сердцевинки во взрослых стеблях, всегда отчетливо ребристая. Продольные ребра на наружной поверхности стеблей и стенке центральной полости либо правильно, либо не вполне закономерно чередующиеся. Каждый узел несет мутовку листьев. Проводящий цилиндр является эндархной артростелой, цельной у узлов, имеющих поперечные перегородки, и перфорированной в междоузлиях. Некоторые вымершие роды обладали способностью к вторичному росту стебля в толщину. Стробилы состоят из мутовчато расположенных щитковидных спорофиллов и располагаются либо в пазухах листьев, либо на верхушках главного стебля и его ветвей. Большой частью равноспоровые, по-видимому, реже — разноспоровые растения.

Порядок Equisetales подразделяется на три семейства: Calamitaceae (каламиты), Auto-phylloceae и Equisetaceae (собственно хвощевые). Все они представлены в СССР.

Equisetales появляются в середине раннего карбона и достигают наибольшего расцвета в позднем палеозое. Род *Equisetum* дожил до наших дней.

### СЕМЕЙСТВО CALAMITACEAE UNGER, 1842

Каламитовые — древовидные растения, стебли которых отличались способностью ко вторичному росту в толщину. По характеру ветвления они были очень различны и варьировали от обильно разветвленных форм до неветвистых. Некоторые нижние узлы стеблей несли мутовки придаточных корней. Наружная поверхность стеблей была гладкой или ребристой. Стебель дифференцирован на стелу, кору и эпидерму.

Сердцевина в молодых стеблях заполнена паренхимными клетками, во взрослых (вследствие резорбции последних) оказывается полый. В узлах имеются перегородки (диафрагмы).

Проводящий цилиндр артростелического типа состоял из расположенных по окружности отдельных небольших коллатеральных пучков первичной ксилемы, окруженных сплошным и толстым слоем вторичной ксилемы или древесины (рис. 51). Первичная ксилема состояла из спиральных и кольчатых трахеид, которые во взрослых стеблях разрушались, и на месте каждого коллатерального пучка образовывался, как у хвощей, вертикальный каринальный канал. Ксилема эндархная. Флоэма состояла из ситовидных элементов. Вторичная ксилема, составляющая главную особенность стеблей каламитов, была образована радиальными рядами трахеид и лучей. Трахеиды лестничные, а более поздние — с овальными окаймленными порами. Кора такой же толщины, как и ксилема, с мощной перидермой во внутренней ее части. Небольшие корни имели ди-, три-, или тетрархную актиностелу с экзархной ксилемой (рис. 54). Более крупные корни имели полиархную ксилему и широкую сердцевину, как стволы. Облиствение у каламитовых было довольно разнообразным, и соответственно с этим различают несколько родов: *Asterophyllites*, *Annularia*, *Cingularia*, *Lobatannularia*.

Стробилы состояли из чередующихся мутовок брактей и спорофиллов. Последние были пельтатные (щитковидные), несли только по четыре спорангия по краям щитка с его задней стороны. Строение стробилов было довольно разнообразным; различные их типы описаны под разными родовыми названиями (*Calamostachys*, *Palaeostachys*, *Macrostachya*, *Cingularia*). Одни каламиты были разноспоровыми, другие равноспоровыми. Около восьми родов.

Семейство существовало с середины раннего карбона до начала поздней перми.

*Mesocalamites* H i t t e r, 1927. Тип рода — *Calamites roemeri* Goepfert in Roemer, 1850;



н. карбон, Гарц. В ископаемом состоянии известны ядра (слепки) и отпечатки стенки внутренней полости стеблей. По морфологическим признакам, наблюдающимся на этих остатках, стебли занимают как бы промежуточное положение между родами *Asterocalamites* и *Calamites*, а именно, сосудистые пучки в соседних междуузлиях чередуются, как у р. *Calamites*, местами в тех же междуузлиях наблюдаются противопоставленные пучки, как у р. *Asterocalamites*. Ветвление побегов неправильное как в отношении числа ветвей на одном узле, так и в отношении вертикального их размещения на стебле. Пять — шесть видов. Н. карбон. Намюр (карагандинская свита) Караганды, н. карбон (свиты  $C_1^2$ — $C_1^5$ ) Донбасса, визе и намюр западного продолжения Донбасса, визе и намюр Львовско-Брестской впадины, низы ср. карбона Донбасса, Караганды, Кузбасса; н. карбон Англии, в. намюр Голландии, намюр Германии (сомнительно также в низах вестфала), Польши (остравские слои), Чехословакии (остравские и нижневагштедтские слои), Турции (Эрегли).

*Calamites* Su s k o w, 1784. Тип рода — *C. nodosus* Sternberg, 1824; вестфал и стефан (продуктивный карбон), Германия. В ископаемом состоянии известны ризомы, корни, вегетативные и спороносные побеги, слепки центральной полости, стробилы, спорофиллы и споры. Первоначально родовым термином *Calamites* назывались (как называются и теперь) слепки и отпечатки стенки центральной полости стеблей древовидных палеозойских членисто-стебельных, характеризовавшиеся чередующимися в смежных междуузлиях ребрами (рис. 55; табл. XXIII, фиг. 4; табл. XXIV, фиг. 1, 2). В таком понимании р. *Calamites* подобен р. *Paracalamites* (см. выше), т. е. имеет чисто палеоботаническое (терминологическое) значение. Остатки облиственных ветвей и стробил тех растений, которые дали остатки внутренней полости типа *Calamites*, не были сразу же сопоставлены с определенными видами этого последнего рода и были описаны под разными родовыми названиями. Лишь с течением времени удалось сопоставить разрозненные элементы отдельных растений и воссоздать таким образом общий облик ряда форм, которые обозначают теперь тем же названием *Calamites*, вкладывая в него уже новое, ботаническое значение. Однако если принять во внимание большое морфологическое разнообразие листьев (рис. 41—43) и, особенно, стробил (рис. 44, 45) каламитовых, то придется признать, что р. *Calamites* в новом, т. е. ботаническом его понимании, является родом сборным.

Обобщенная характеристика этого сборного рода такова.

Главный стебель, или ствол, мощный, колоннообразный, поднимающийся от узлов членистого горизонтального корневища (рис. 47, 50). Наружная поверхность междуузлий гладкая или испещренная продольными бороздками, реже тонкорребристая. Ветви расположены на узлах. Они могут быть мутовками на каждом узле (группа *Cruciatius* секции *Eucalamites*), либо в числе двух на узле (группа *Carinatus* секции *Eucalamites*). Ветви могут быть расположены не на всех узлах, но как бы ярусами, а именно: несколько узлов на стебле лишены ветвей, затем следуют мутовка ветвей и вновь ряд узлов без ветвей (секция *Calamitina*). Наконец, ветви могут быть расположены по стволу редко и без всякого порядка (секция *Stylocalamites*). Рубцы ветвей округлой, овальной или почти квадратной формы, сближенные или отдаленные, размещенные над узловой линией или немного ниже ее. Проводящий цилиндр артростелический, с эндархной первичной ксилемой в мелких и многочисленных коллатеральных пучках, которые окружают сплошным кольцом сердцевину или возникающую на ее месте во взрослых стеблях центральную полость (рис. 40, 51). Первичная ксилема окружена сплошным слоем вторичной ксилемы, состоящей из радиальных рядов трахеид и древесинных лучей (рис. 52, 53). Более ранние вторичные трахеиды лестничные, более поздние — с овальными окаймленными порами. В процессе развития первичной ксилемы спиральные и кольчатые трахеиды каждого коллатерального пучка разрушались и на их месте образовывался каринальный канал. Флоэма из ситовидных элементов, с ситовидными участками на их боковых стенках. Цилиндр вторичной ткани мощный; особенно мощной была перидерма, составлявшая внутренний слой коры. Крупные корни (рис. 48) имели анатомическое строение, близкое к строению стеблей, и даже обладали центральной полостью и перидермой. Небольшие корни характеризовались ди-три- или тетрархной (рис. 54) актиностелой с экзархной ксилемой. Листья как длинные, так и короткие, ланцетные или линейные, иногда со слабо расширенными основаниями и тогда соединяющиеся между собой. Изолированные облиственные ветви каламитов обычно описывают под родовыми названиями *Asterophyllites* и *Annularia*, стробилы — под названиями *Calamostachys*, *Palaeostachya*, *Macrostachya* и др. Общим для стробил каламитов является то, что спорофиллы у них пельтатные, т. е. спорангии находились на нижней стороне щитковидно расширенных «спорангиефоров», а также

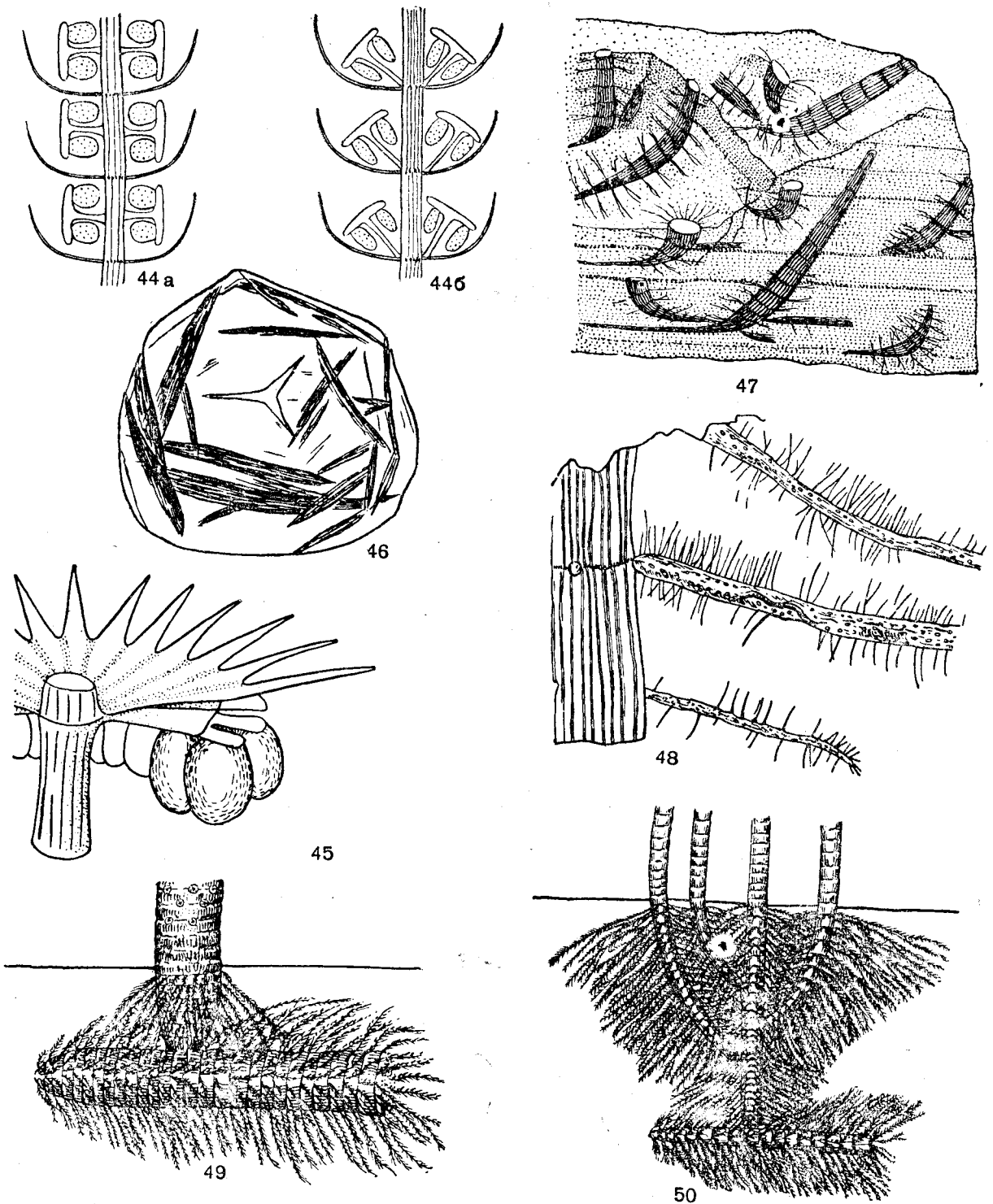
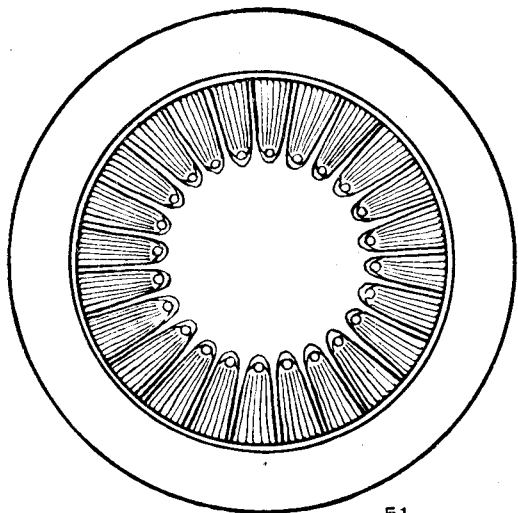
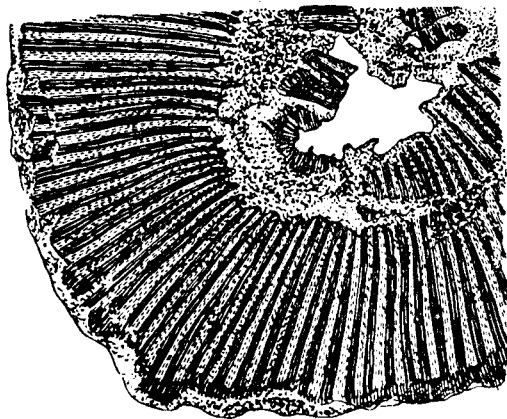


Рис. 44—50.

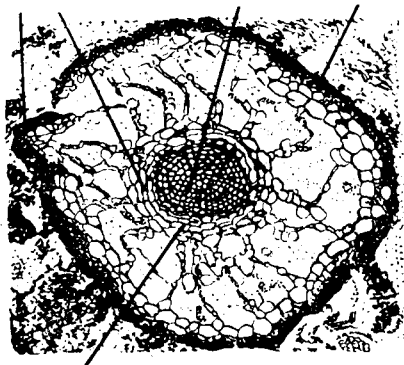
44 — диаграммы, показывающие расположение спорофиллов по отношению к брактям в стробилах типа *Calamostachys* (44a) и *Palaeostachya* (44b) (Arnold, 1947). 45 — схема расположения спорангиев на стробиле *Cingularia* (Weiss, 1876). 46 — *Macrostachya carinata* Andrae: отдельная спора,  $\times 450$ ; ср. карбон, В. Силезия (Hartung, 1933). 47 — расположение корневниц и стеблей каламитов в породе in situ (Grand'Eury, 1877). 48 — *Calamites suckowi* Brongniart: корневнице с отходящими от него корнями,  $\times 2/3$  (Залесский, 1907). 49 — *Calamites (Eucalamites) multiramis* Weiss: соотношение подземной части стебля и ризома, реконструкция, (Hirmer, 1927). 50 — *Calamites (Stylocalamites) schutzi* Stur: соотношение подземной части стебля и ризома, реконструкция (Hirmer, 1927)



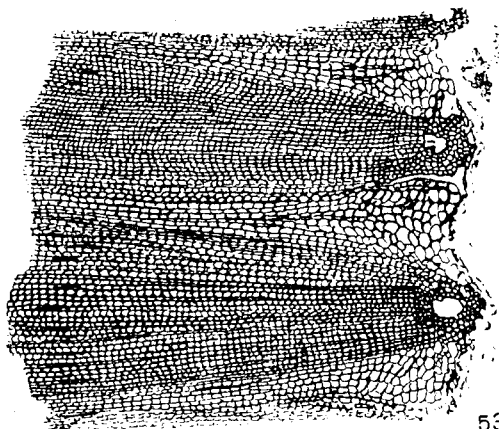
51



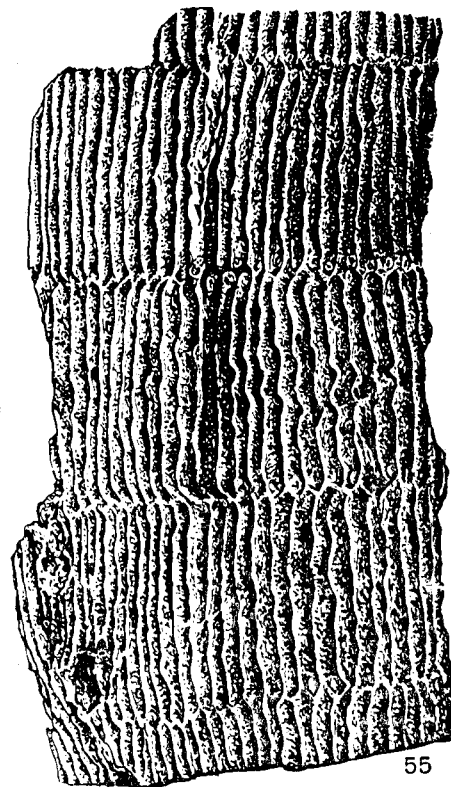
52



54



53



55

Рис. 51—55.

51 — общая схема поперечного разреза через стебель *Calamites* (Zimmermann, 1930). 52 — *Calamodendron striatum* Brongniart: поперечный срез через стебель каламита; хорошо видно широкое кольцо ксилемы, примерно  $\times 1/2$  (Hirmer, 1927). 53 — *Arthropitys communis* Binney: поперечный срез части стебля каламита; хорошо видны многорядные лучи, расширяющиеся к сердцевине, и [каринальные (протоксиленные) каналы,  $\times 10$  (Mägdefrau, 1956). 54 — поперечный срез через небольшой корень каламита типа *Myriophylloides*, тетраρχная актиностела окружена двуслойной эндодермой и кольцом лакун,  $\times 30$  (Hirmer, 1927). 55 — *Calamites undulatus* Sternberg: отпечаток наружной поверхности ствола (рисунок по фотографии), примерно  $\times 1/2$ ; ср. карбон, Донбасс (Новик, 1952)



то, что мутовки спорофиллов чередовались с мутовками брактеей, т. е. стерильных видоизмененных листьев. Споры (рис. 46) диаметром от 40 до 100  $\mu$ , в очертании округло-угловатые, трехлучевые; длина лучей от трети до половины радиуса. Экина очень тонкая, смятая многочисленными сегментовидными складками, обычно параллельными контуру споры. Арея иногда темная. Такие споры связаны со стробилами *Calamostachys*.

Остатки отдельных элементов побегов, принадлежащих нескольким наиболее распространенным в СССР видам *Calamites* описываются обычно под следующими названиями:

Слепки и отпечатки внутренней стенки центральной полости	Остатки облиственных ветвей	Остатки стробилов
<i>Calamites suckowi</i> Brongn.	<i>Asterophyllites equisetiformis</i> (Schlotheim) Brongn.	<i>Calamostachys germanica</i> Weiss
<i>Calamites carinatus</i> Sternberg	<i>Annularia radiata</i> Brongn.	<i>Calamostachys ramosa</i> Weiss
<i>Calamites multiramis</i> (Weiss) Kidston	<i>Annularia stellata</i> (Schlotheim) Wood	<i>Calamostachys tuberculata</i> (Sternberg)
<i>Calamites cruciatus</i> Sternberg	?	<i>Calamostachys paniculata</i> Weiss
<i>Calamites undulatus</i> Sternberg	?	<i>Palaeostachya pedunculata</i> Williamson

Известно около 40 видов *Calamites*. Ср. карбон — н. пермь. Башкирский ярус Львовско-Брестской впадины, ср. карбон (свита  $C_2^1-C_2^3$ ), в. карбон (свита  $C_3^1-C_3^3$ ), н. пермь (свита  $P_1$ ) Донбасса, ср. карбон (тепловская свита) Ср. Поволжья, С. Кавказа, Гиссарского хребта, ср. и в. карбон (верхняя часть карагандинской и долинская свиты) Караганды, н. пермь западного склона Урала и В. Казахстана; ср. и в. карбон Англии, Франции, Бельгии, Голландии, Германии, Польши, Чехословакии, Болгарии, Турции, Китая, США, Канады, н. пермь Франции, Германии (красный лежень), Норвегии, Италии (пермокарбон Сардинии), Кореи, Китая, Суматры.

*Asterophyllites* Brongniart, 1822. Тип рода — *As. radiatus* Brongniart, 1822; ср. карбон, Франция. Формальный род, под названием которого описываются облиственные ветви каламитов определенного типа. Стебли довольно толстые, реже тонкие, членистые, гладкие или тонко-продольнобороздчатые ветви второго и третьего порядков, супротивные, расположены попарно на узлах. Листья длинные, линейные, торчащие вверх, образующие вокруг стебля подобие метелки, при основании соприкасающиеся, но никогда не срастающиеся (рис. 42). Около 10 видов. Ср. карбон — н. пермь. Ср. карбон (свиты  $C_2^1-C_2^3$ ) и в. карбон

(свиты  $C_3^1-C_3^3$ ) Донбасса, ср. карбон (тепловская свита) Ср. Поволжья, башкирский ярус С. Кавказа; ср. карбон Англии, Франции, Голландии, Польши, США, Канады, ср. и в. карбон Германии, Турции, н. пермь Германии, Китая.

*Annularia* Sternberg, 1822. Тип рода — *A. spinulosa* Sternberg, 1822; вестфал, Германия. Формальный род, под названием которого описываются облиственные ветви каламитов определенного типа. Стебли, как правило, тонкие, членистые, в большинстве неотчетливо продольно-ребристые. Ветви второго и третьего порядка, отходящие попарно и супротивно от

узлов, расположены в одной плоскости с несущей их ветвью. Листья линейно-ланцетные, ланцетные или узко-лопатовидные, в основании более или менее сросшиеся в плоскую мутовку, расположенные почти в одной плоскости с осью ветви (рис. 41). Часто листья несколько неодинаковой длины: боковые листья немного длиннее передних или задних. До 12 видов.

Помимо типичных *Annularia*, остатки которых встречаются в каменноугольных и нижнепермских отложениях вестфальского тропического и субтропического поясов совместно с остатками *Calamites*, в каменноугольных, пермских и даже нижнетриасовых отложениях С. Евразии — в пределах тунгусской флористической области, — широко распространены остатки крупнолистных *Annularia*, хотя в этих отложениях еще ни разу не были найдены остатки стеблей и стробилов *Calamites*. Не будет ничего невероятного, если окажется, что эти тунгусские *Annularia* являются листвою не каламитов, но каких-то других членистостебельных. Ср. карбон — н. триас. Ср. карбон (свита  $C_2^2-C_2^7$ ) и в. карбон (свита  $C_3^1-C_3^3$ ) Донбасса, ср. карбон (тепловская свита) Ср. Поволжья, ср. и в. карбон С. Кавказа, Карагандинского бассейна (верхняя часть карагандинской свиты и долинская свита), Кузбасса (нижнебалахонская свита) Горловского бассейна, Кендерлыка, Гиссарского хребта, н. пермь западного



склона Урала, Минусинского бассейна, н. и в. пермь Пайхоя, Печорского бассейна, Таймыра, Тунгусского и Кузнецкого бассейнов, Дальнего Востока (Сица и др.), н. триас (нижне-мальцевская свита) Кузбасса; ср. карбон Бельгии, Голландии, Франции, ср. и в. карбон Англии, Лотарингии, Германии, Турции (Эргели), Канады, США, в. карбон — н. пермь Сардинии, Китая (свита Юэмынькоу и н. Шихэцзы), в. пермь Китая (свита В. Шихэцзы).

*Calamostachys* Schimper, 1869. Тип рода — *C. typica* Schimper, 1869; ср. и в. карбон, Германия. Стробилы состоят из мутовок стерильных листьев (брактей), чередующихся с мутовками спорофиллов (рис. 44а; табл. XXIII, фиг. 1—3). Стерильные листья линейные, одно-нервные, сильно изогнутые кверху. Спорофиллы прикреплены непосредственно к стеблю между двумя мутовками стерильных листьев, расположены под прямым углом к оси стробила и несут на верхушке по четыре яйцевидных спорангия; гетероспоровые. Большинство видов *Calamostachys* привязано к определенным видам каламитов. Около 15 видов. Ср. карбон — н. пермь. Ср. карбон (свиты  $C_2^2$  —  $C_1^2$ ) и в. карбон (свита  $C_3^0$ ) Донбасса; ср. и в. карбон и н. пермь всей Центр. и З. Европы, С. Америки, Канады.

*Palaeostachya* Weiss, 1876. Тип рода — *Volkmania elongata* Presl, 1838; ср. и в. карбон, Германия. Стробилы состоят из чередующихся мутовок стерильных листьев (брактей) и спорофиллов. Последние прикреплены к стержню в пазухе брактей под некоторым углом к первому (рис. 44б), имеют расширение на конце в виде щитка и несут по четыре спорангия, прикрепленных к краям щитка. Принадлежность стробилов типа *Palaeostachya* к определенным видам каламитов, за исключением немногих, еще не установлена. Около шести видов. Намюр — в. карбон. Ср. карбон (свиты  $C_2^2$  —  $C_2^7$ ) Донбасса, Ср. Поволжья (тепловская свита); намюр — ср. карбон Англии, ср. карбон Франции, Бельгии, Канады, ср. и в. карбон Германии.

*Radicitis* Potonié, 1893. Тип рода — *Pinnularia capillacea* Lindley et Hutton, 1833; вестфал, Англия. Формальный род, к которому относят остатки корней каламитов. Корнеподобные тела, встречающиеся изолированно или в связи с корневищами, у которых от срединного стержня отходят симметричные нитевидные придатки, перисто ветвящиеся (рис. 48, правая часть). На наружной поверхности корневища наблюдаются корневые рубцы, неправильно расположенные, концентрические, часто

больших размеров. Три вида. Ср. — в. карбон. Ср. карбон (свиты  $C_2^3$  —  $C_2^7$ ) и в. карбон (свита  $C_3^1$ ) Донбасса; ср. карбон Англии, Франции, Бельгии.

Вне СССР в карбоне *Cingularia* Weiss, 1876 (облиственные ветви и стробилы — рис. 45); *Macrostachya* Schimper, 1869 (стробилы); *Huttonia* Sternberg, 1820 (стробилы), *Metacalamostachys* Hirmer, 1927 (стробилы совместно с листвой); *Protocalamites* Scott, 1909 (минерализованные стволы с сохраненным внутренним строением); *Arthropitys* Goerpert, 1864 (минерализованные стволы — рис. 53); *Calamodendron* Brongniart, 1849 (то же — рис. 52); *Arthrodendron* Williamson et Scott, 1894 (то же).

#### Роды, сближаемые с семейством *Calamitaceae*

*Lobatannularia* Kawaski, 1927. (*Annularites* Halle, 1927) Тип рода — *Annularia inequiformis* Tokunaga, 1915; н. триас (серия Джидо), Корея. В ископаемом состоянии известны только вегетативные побеги. Облиственные ветви многократно разветвленные; ветви отходят по две, три (?) и четыре (?) из узлов. Узловая линия скошенная, эллиптическая. Стебли сравнительно тонкие; междуузлия несут обычно неотчетливые продольные ребра. Листья узкие, в очертании от линейно-ланцетных до удлиненно-лопатовидных, сросшиеся основаниями, свободные на большей части их длины, распростерты в одной плоскости, по видимому, близкой к плоскости оси стебля, неодинакового размера в одной мутовке: верхние и нижние листья наиболее короткие, боковые — наиболее длинные. Листья собраны в две симметричные и равновеликие группы, расположенные по обеим сторонам стебля (рис. 43) и похожие на лопасти, особенно когда у некоторых форм листья бывают сращены друг с другом своими нижними частями. Верхушечные мутовки на конце ветвей почти яйцевидных очертаний. Срединная жилка обычно отчетливая. До шести видов. В. пермь — н. триас. В. пермь Дальнего Востока (Сица, Гродеково); в. пермь Кореи (свита Кобонсан), Китая (свита Шихэцзы), н. триас? Кореи (серия Джидо).

К *Lobatannularia* примыкает р. *Schizoneuroopsis* Yabe et Schimakura, 1940, установленный в пермских отложениях Китая.

#### СЕМЕЙСТВО AUТОРНУЛЛАСЕАЕ RADZENKO, 1960

Среднего размера растения (кустарники, небольшие деревья?), стебли которых были не очень толстыми, характеризовались длинными междуузлиями и отчетливо ребристой наружной

поверхностью. Листья крупные, длинные, лентовидные, дихотомирующие один или два раза, свободные или спаянные друг с другом близ основания, с образованием почти плоского влагалища; кроме срединной жилки, вдоль краев листа пробегает по одной краевой жилке (?). Стробилы одиночные, небольшие, на коротких тонких стержнях, выходящих из пазухи стерильных листьев, образованы одними мутовками спорофиллов. Последние с длинными «спорангиефорами», несут по четыре продолговатых спорангия, расположенных вдоль оси спорофилла; верхушка последнего слегка расширена. Три рода. Ср. карбон — в. карбон.

*Autophyllites* Grand' Eury, 1890. Тип рода — *A. furcatus* Grand' Eury, 1890; в. карбон, Франция (бассейн Гард). В ископаемом состоянии известны стебли, листья, стробилы. Растение с довольно тонким ребристым стеблем, разделенным на более или менее длинные междуузлия, которые имели разрушающуюся сердцевину, образующую центральную полость. Ребра на поверхности стебля чередующиеся в смежных междуузлиях или местами закономерно проходящие из одного междуузлия в другое. Мувки листьев распростерты в плоскости, почти перпендикулярной к стеблю. Листья длинные, линейные, спаяны у основания на значительном расстоянии, дихотомируют один раз на значительном расстоянии от стебля, обычно равном у всех листьев мутовки (рис. 56, 57). Вдоль оси листа проходит тонкая, плохо выраженная срединная жилка, сопровождаемая двумя едва заметными боковыми жилками (?), идущими по краям пластинки в нижней части листа. В пазухах листьев споронных побегов находятся небольшие стробилы на длинном членистом стержне, несущем в узлах мутовки длинные спорофиллы. Четыре спорангия расположены вдоль оси спорофилла. Два вида. В. карбон Франции.

*Dichophyllites* Borsuk, 1957. Тип рода — *D. karagandensis* Borsuk, 1957; ср. карбон (верхняя часть карагандинской свиты), Карагандинский бассейн. В ископаемом состоянии известны стебли и листья. Небольшие растения с тонким членистым стеблем, разделенным на длинные междуузлия. Стебель с разрушающейся сердцевинной, образующей внутреннюю полость. Междуузлия с небольшим количеством ребер; ребра широкие, переходят из междуузлия в междуузлия частью прямо, частью чередуясь. Мувки листьев расположены в плоскости, перпендикулярной к стеблю. Листья длинные, линейные, узкие, свободные до основания, дихотомируют один или два раза на разном расстоянии от стебля (рис. 58).

Ширина листьев несколько увеличивается к месту дихотомии листа. Срединная жилка отчетливая, сопровождается двумя боковыми жилками (?), идущими по краю пластинки; дихотомирует вместе с пластинкой, направляя свои разветвления в качестве центральных жилок в доли листа. Боковые жилки (?) проходят в них в виде наружных боковых жилок, тогда как вдоль внутреннего края каждой доли возникают новые краевые жилки (?). Один вид. Ср. карбон (верхняя часть карагандинской свиты) Карагандинского бассейна.

Вне СССР в в. карбоне Германии известен еще один род *Sphenasterophyllites* Sterzel, 1907.

#### СЕМЕЙСТВО EQUISETACEAE RICE, 1803

Хвощевые растения с обликом современных хвощей, в большинстве травянистые; некоторые раннемезозойские формы достигали размеров небольших кустарников. Стебли прямые, колоннообразные, большей частью ветвистые, поднимающиеся от узлов подземного горизонтального корневища, без способности к вторичному росту в толщину. Поверхность междуузлий у более древних форм гладкая, у более поздних и современных — отчетливо ребристая. Листья в значительной мере редуцированные, сращенные краями или чаще при помощи комиссуральных складок, образуют тесно охватывающее стебель цилиндрическое влагалище; свободные концы остроконечных листьев образуют более или менее длинные зубцы влагалища, только у некоторых форм отогнутые в стороны от стебля, а в большинстве прижатые к нему. В коре у многих хвощей имеются воздухоносные каналы. Стробилы терминальные, расположены на верхушке главного, реже также на верхушках крупных ветвей побега, образованы сильно сближенными мутовками спорофиллов, не чередующихся с мутовками стерильных листьев. Спорофиллы с многоугольными щитками, которые тесно соприкасаются своими краями и образуют плотные шишкоподобные стробилы. Три рода. С ранней перми до настоящего времени.

*Equisetina* Zalesky, 1939. Тип рода — *Eq. magnivaginata* Zalesky, 1939; кунгурский ярус, западный склон Урала (бассейн р. Сылвы). В ископаемом состоянии известны вегетативные побеги. Стебли членистые, более или менее крупные, без признаков ветвления. Поверхность междуузлий гладкая или тонко-продольноштриховатая. Листья многочисленные, узкие, линейные, значительно короче длины междуузлий, спаянные друг с другом непосредственно краями (а не с помощью

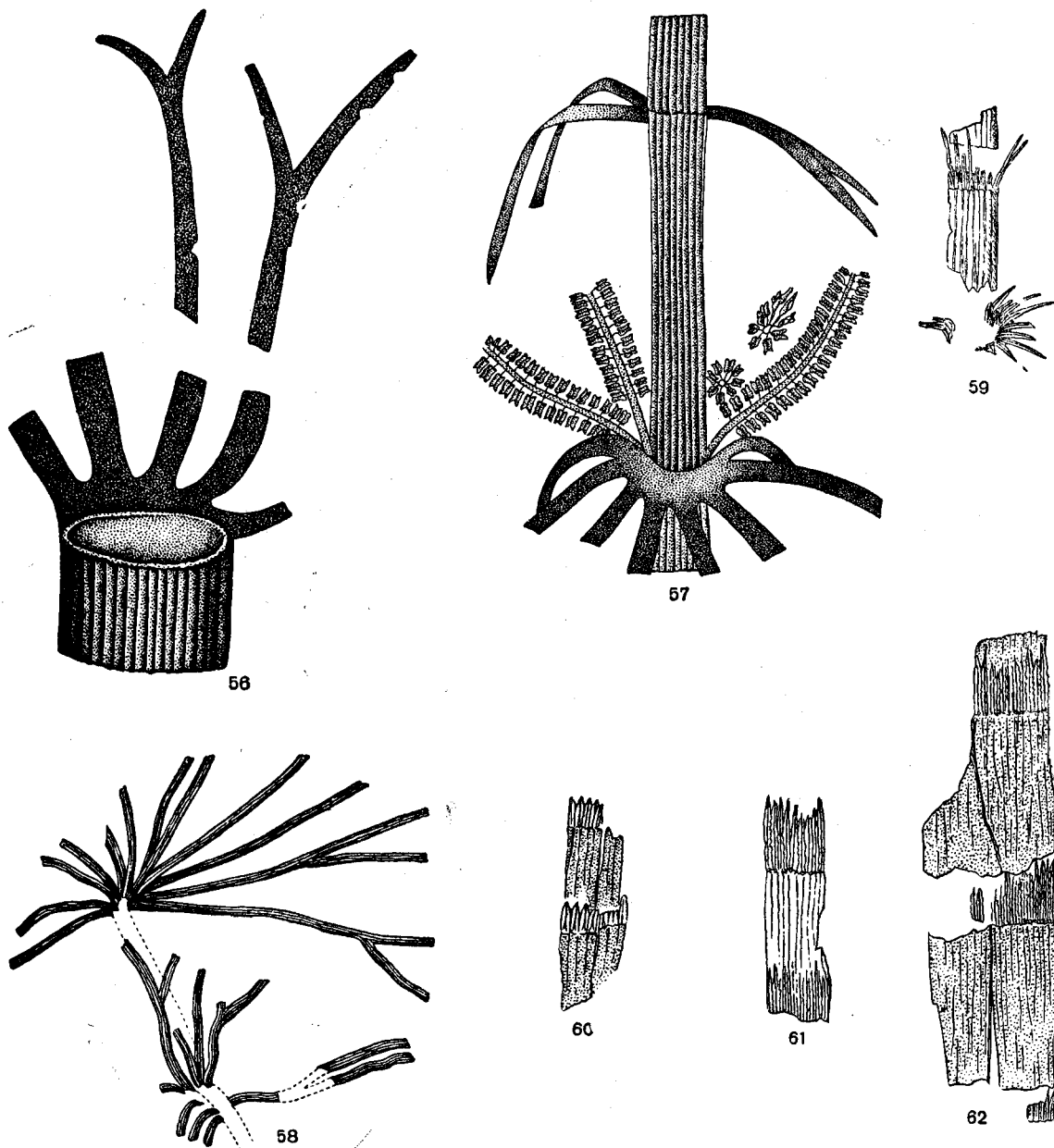


Рис. 56—62.

56 — *Autophyllites furcatus* Grand'Eury: мутовка листьев, прикрепленных к стеблю; в. карбон, Франция (Grand'Eury, 1890). 57 — *Autophyllites furcatus* Grand'Eury: часть спороносного стебля со стробилами; в. карбон, Франция (Grand'Eury, 1890). 58 — *Dichophyllites karagandensis* Borsuk: часть побега с мутовками листьев; ср. карбон (верхняя часть карагандинской свиты), Карагандинский бассейн (колл. М. О. Борсук). 59 — *Equisetites sagittaeifolia* Radczenko: часть облиственного стебля; в. пермь (ильинская свита), Кузбасс (Радченко, 1956<sub>2</sub>). 60 — *Equisetites brevidentata* Radczenko: участок облиственного побега; в. пермь (верхи ильинской свиты), Кузбасс (Радченко, 1956<sub>2</sub>). 61, 62 — *Equisetina tenuistriata* Radczenko: участки облиственных стеблей; в. пермь (ильинская свита), Кузбасс (Радченко, 1956<sub>2</sub>).

комиссуральных складок) почти на всем протяжении их длины; листья, по-видимому, были толстые, с резко выраженной широкой срединной жилкой, остроконечные, у ряда форм с волнистыми краями (рис. 61, 62; табл. XXIV, фиг. 5). Генеративные органы неизвестны. Пять видов. Пермь. Н. пермь (кунгурский ярус) западного склона Урала, н. пермь (верхнебалахонская свита) и в. пермь (ильинская и ерунаковская свиты) Кузбасса, н. пермь южной части Тунгусского бассейна.

*Equisetites Sternberg*, 1833. Тип рода — *E. munsteri* Sternberg, 1833; кейпер, Германия (Бамберг). В ископаемом состоянии известны вегетативные побеги, ризома, изолированные диафрагмы, стробилы, споры. Растения небольшого и среднего размера, в большинстве травянистые формы, внешним обликом напоминающие современных хвощей. Горизонтальные ризома отчетливо членистые, с мутовками тонких корней. Наземные побеги простые, неразветвленные, реже ветвистые, с гладкой или продольноштриховатой поверхностью (рис. 59, 60, 66). Центральная полость в стеблях очень широкая, разделена на участки жесткими узловыми перегородками или узловыми диафрагмами, которые бывают сплошными или прободенными многочисленными отверстиями; остатки диафрагм часто встречаются изолированно (табл. XXIV, фиг. 3, 4). Листья узкие, линейные, плоские, с малоотчетливой срединной жилкой и удлиненной, вытянутой в более или менее длинное острие верхушкой (рис. 59; табл. XXIV, фиг. 3), значительно реже с короткой верхушкой (рис. 60). Листья срощены при помощи очень узкотреугольных комиссуральных складок в цилиндрическое влагалище; свободные, не срощенные друг с другом, суженные длинные верхушки листьев образуют зубцы влагалищ, нередко отгибающиеся в стороны от стебля (рис. 59). Стробилы, как у современных хвощей; верхушечные, шишкоподобные, небольшие, но в большинстве почти шаровидные. Щитки спорофиллов шестиугольные,

обычно изометричные, реже слегка вытянутые, спорангии, очевидно, висячие, эллипсоидальные. Изолированные стробилы обозначают родовым названием *Equisetostachys* Halle, 1908. Споры небольшие, 25—50 м в диаметре, почти правильно-округлые, без определенной щели разверзания; экзина очень тонкая, гладкая, слегка смятая. Элатеры не обнаружены; судя по всем данным, они отсутствовали вовсе. Свыше 25 видов. В. пермь — в. юра. В. пермь (ерунаковская свита) Кузбасса, н. триас Ю. Ферганы (Мадыген), кейпер Дальнего Востока, Памира, восточного склона Урала, Башкирии, Донбасса (Гаражовка), рэт восточного склона Урала, юра повсеместно; н. триас Германии, ср. и в. триас Германии, Швейцарии, Франконии, Китая и почти повсеместно в юрских отложениях.

Весьма вероятно, что *Phyllothea sibirica* Heeg из юрских отложений Сибири относится в действительности к *Equisetites*. Напротив, *Equisetites kidstoni* Zalesky из карбона Донбасса почти бесспорно относится к *Phyllothea*.

*Equisetum Linné*, 1753. Тип рода — *E. hiemale* Linné, 1753; современный. Преимущественно травянистые формы, довольно разнообразные по характеру ветвления (с мутовками ветвей на каждом узле, с неразветвленными или малоразветвленными стеблями и, наконец, с мутовками ветвей на немногих узлах). Поверхность стеблей у большинства форм отчетливо ребристая. Листья плоские, тонкие, у споросных побегов тесно прижатые к стеблю, со сравнительно короткими, приотстренными верхушками (рис. 63, 64). Короткие ветви корневища у многих форм превращены в клубневидные образования с резко утолщенным междоузлем (так называемые клубеньки — рис. 65). Споры обычно с элатерами (рис. 63). Много видов. Н. мел — ныне. Широко распространены в меловых, третичных и четвертичных отложениях СССР и других стран. Современное распространение — повсеместно, кроме Австралии и Нов. Зеландии.

## ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ НЕОПРЕДЕЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

*Annulariopsis Zeiller*, 1902. Тип рода — *A. inopinata* Zeiller, 1902; рэт, Тонкин. В ископаемом состоянии известны обычно верхушечные участки вегетативных побегов и части изолированных мутовок. Общий облик растений неизвестен. Стебли ветвей (?) сравнительно тонкие, неотчетливо членистые, с продольной штриховкой. Листья плоские, в очертании удлиненно-обратноланцетные или удлиненно-ло-

патовидные, свободные до самых своих оснований. Все листья одной мутовки расположены в одной плоскости, как у *Annularia* и *Lobattannularia*, но имеют резко различную длину и не изогнуты серповидно, будучи направлены у верхушечных мутовок веерообразно кверху (рис. 67), а у расположенных ниже распределяясь в две более или менее отчетливые группы. Один — два вида. В. триас — н. юра. Кейпер



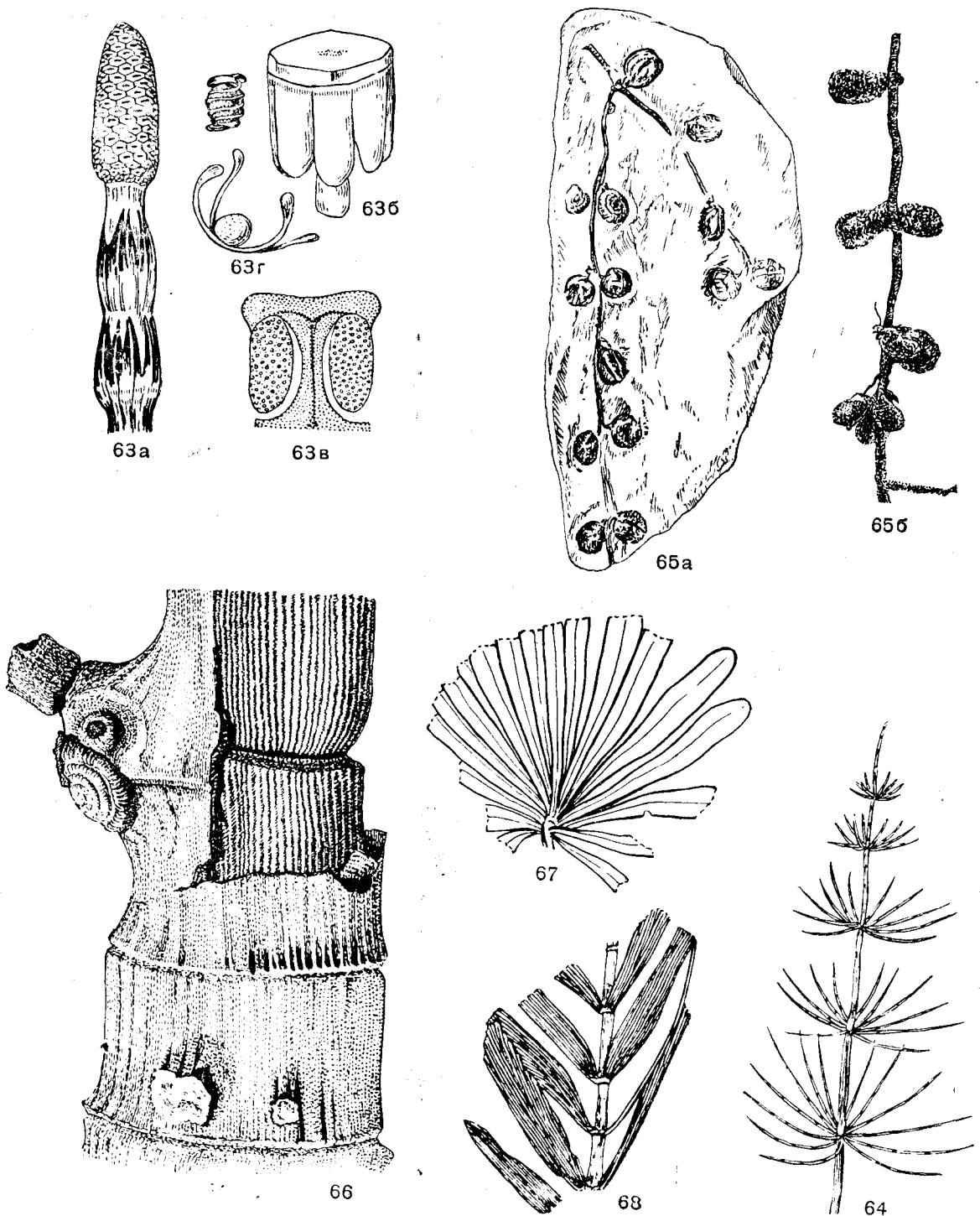


Рис. 63—68.  
 63 — *Equisetum arvense* Linné: 63а — верхушечная часть спороносного побега со стробилом,  $\times 2$ ; 63б — отдельный спорофилл,  $\times 15$ ; 63в — отдельный спорофилл в продольном разрезе,  $\times 15$ ; 63г — две зрелые споры,  $\times 200$  (Тахтаджан, 1956). 64 — *Equisetum arvense* Linné: часть стерильного побега,  $\times 2/5$  (Mevius, 1955). 65а — *Equisetites burchardti* Dupker: корневище с клубневидными боковыми корнями,  $\times 1/2$  (Schenk, 1871); 65б — современный *Equisetum maximum*: корневище с клубневидными боковыми корнями,  $\times 1/2$  (Mägdefrau, 1956). 66 — *Equisetites arenaceus* Jäger: участок стебля; внизу — гладкая наружная поверхность стебля, вверху сквозь излом хорошо виден слепок внутренней полости стебля (Schimper, 1874). 67 — *Annulariopsis inopinata* Zeiller: верхушечная мутовка и часть стебля; рэт, Тонкин (Zeiller, 1902). 68 — *Prynadaia madygenica* Sixel: участок облиственного стебля; н. триас, Ю. Фергана (Сикстель, 1956)

Дальнего Востока, восточного склона Урала, рэт — н. лейас Киргизии, Гиссарского хребта, В. Ферганы (Шураб), восточного склона Урала, ср. юра Туркмении (Ягман), Закавказья (Ткварчелы); рэт Тонкина, Кореи, Японии, Афганистана, Ирана.

*Prynadaia Sixtel*, 1956. Тип рода — *P. pradygenica* Sixtel, 1956; н. триас, Ю. Фергана (Мадыген). В ископаемом состоянии известны только участки вегетативных побегов. Стебель тонкий, членистый, с неяснобороздчатой наружной поверхностью. Листья в числе двух

(?) на узле, относительно крупные, широкие, удлиненно-ланцетные в очертании. Жилки тонкие, многочисленные, расходятся веерообразно, выходят в края листа, начиная с половины длины листа, считая от его основания (рис. 68). Один вид. Н. триас Ю. Ферганы (Мадыген).

Кроме описанных родов, известен еще р. *Sachyogyrus* Zalesky, 1939, установленный из кунгурских отложений западного склона Урала. Самостоятельность этого рода может, однако, вызвать сомнение: остаток очень похож на *Sphenophyllostachys*.

## ЛИТЕРАТУРА

Ананьев А. Р. 1957. Новые ископаемые растения из нижнедевонских отложений у с. Торгашино в юго-восточной Западной Сибири. Ботан. журн., т. 42, № 5, стр. 691—672, 3 табл.

Владимирович В. П. 1958. О находке остатков *Neocalamites* с сохранившимися стробилами. Докл. Акад. наук СССР, т. 122, № 4, стр. 595—598.

Залесский М. Д. 1907. Материалы по каменноугольной флоре Донецкого бассейна. 1. Растительные остатки коллекции В. Домгера. Изв. Геол. ком., т. 26, № 8—10, стр. 352—422.— 1933<sub>1</sub>. О новых ископаемых растениях антраколитовой системы Кузнецкого бассейна. Изв. Акад. наук СССР, отд. мат.-ест. наук, № 8, стр. 1213—1258.— 1933<sub>2</sub>. О подразделении и возрасте антраколитовой системы Кузнецкого бассейна на основании ископаемой флоры. Изв. Акад. наук СССР, отд. мат.-ест. наук, № 4, стр. 607—630.— 1933<sub>3</sub>. Observations sur les végétaux nouveaux du terrain permien inférieur de l'Oural, II. Изв. Акад. наук СССР, отд. мат.-ест. наук, № 7, стр. 1093—1103.— 1934. Каменноугольная флора Северного Кавказа. ОНТИ, стр. 3—4.— 1939. Végétaux permien du bardien de l'Oural. Проблемы палеонтологии, т. 5, стр. 329—374. Залесский М. Д. и Чиркова Е. Ф. 1938. Ископаемая флора среднего отдела каменноугольных отложений Донецкого бассейна. Тр. Центр. науч.-исслед. геол.-развед. ин-та, вып. 98, стр. 87—110.

Ищенко Т. А. 1954. Об органах спороношения *Calamites undulatus* Sternberg. Докл. Акад. наук СССР, т. 99, № 6, стр. 1085—1086.

Криштофович А. Н. и Принада В. Д. 1933. О рэт-лейасовой флоре Челябинского бурогоугольного бассейна Восточного Урала. Тр. Всес. геол.-развед. объедин., вып. 346, стр. 3—40.— 1934. Определитель мезозойской флоры СССР, ОНТИ, стр. 1—88.

Нейбург М. Ф. 1948. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. Палеонтология СССР, т. 12, ч. 3, вып. 2, стр. 5—342. Невик Е. О. 1952. Каменноугольная флора Европейской части СССР. Палеонтология СССР, вып. 1, стр. 99—162.

Радченко Г. П. 1956<sub>1</sub>. Руководящие формы ископаемых растений угленосных отложений Кузнецкого бассейна. В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых флоры и фауны пермских отложений Кузнецкого бассейна. М., стр. 110—206.— 1956<sub>2</sub>. Семейство *Sogosaulaceae*, fam. nov. Материалы по палеонтологии. Новые семейства и роды. Тр. Всес. науч.-исслед. геол. ин-та, вып. 12, стр. 206—218.— 1957. Морфолого-анатомические особенности некоторых раннекаменноугольных растительных типов Кузнецкой провинции. В сб.: Памяти А. Н. Криштофовича. Изд-во Акад. наук СССР,

стр. 33—54. Радченко Г. П. и Шведов Н. А. 1940. Верхнепалеозойская флора угленосных отложений западной части бассейна р. Нижней Тунгуски. Тр. Аркт. ин-та, т. 157, стр. 1—140.

Сикстель Т. А. 1956. Род *Prynadaia* Sixtel gen. nov. Материалы по палеонтологии. Новые семейства и роды. Тр. Всес. науч.-исслед. геол. ин-та, вып. 12, стр. 219—220.

Тахтаджян А. Л. 1950. Филогенетические основы системы высших растений. Ботан. журн., т. 35, № 2, стр. 113—139.— 1954. Вопросы эволюционной морфологии растений. Изд. Ленингр. гос. ун-та, 212 стр.— 1956. Высшие растения. 1. От псилофитовых до хвойных. Изд-во Акад. наук СССР, 488 стр.

Хахлов В. А. 1931. Материалы к стратиграфии Кузнецкого каменноугольного бассейна. Тр. Науч.-исслед. угольн. ин-та Востугля, сер. Г, вып. 4, стр. 1—33.

Шмальгаузен И. Ф. 1879. Beiträge zur Juraflora Russlands. Изв. Акад. наук, сер. 7, т. 27, № 4, стр. 1—96.— 1887. Описание остатков растений армянских и пермских отложений. Тр. Геол. ком., т. 2, № 4, стр. 1—42.

Эйхвальд Э. И. 1856. Геогнозия преимущественно в отношении к России. СПб., 572 стр. 1865. Lethaea Rossica ou paleontologie de la Russie. Periode moyenne, t. 2, pt. I. Stuttgart, 640 p.

Bell W. 1938. Fossil flora of Sydney coalfield, Nova Scotia. Canada Dep. Min. a. Res. Geol. Surv. Mem. Ottawa, N 215, p. 83—91. Binney E. 1871. Observations on the structure of fossil plants found in the Carboniferous strata. 2. *Lepidostrobus* and some allied cones. London, p. 33—62. Brongniart A. 1822. Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles. Mém. du Mus. Hist. Nat. Paris, t. 8, p. 203—240.— 1828. Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles. Paris, 223 p.— 1828—1837. Histoire des végétaux fossiles, t. I. Paris, 188 p.— 1849. Tableau des genres de végétaux fossiles. Dict. Univ. Hist. Nat., v. 8, p. 1—127.

Carruthers W. 1867. On the structure of the fruit of *Calamites*. J. Botan., v. 5, p. 349—356.

Emberger L. 1944. Les plantes fossiles dans leur rapports avec les végétaux vivantes. Paris, 492 p. Endlicher S. 1840. Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Vienna, 200 p.

Feistmantel O. 1874. Beitrag zur Kenntnis der Equiseten im Kohlengebirge. N. J. f. Min., Geol. u. Paleontol., S. 365.— 1881. The fossil flora of the Gondwana System. II. The flora of the Damuda and Panchet

divisions. Mem. Geol. Surv. India, Paleontol. Ind., v. 3, p. 59—64.

Geinitz H. 1855. Die Versteinerungen der Steinkohlenformation in Sachsen. Leipzig, S. 3—61. Goepfert H. 1841—1846. Les genres des plantes fossiles comparés à ceux du monde moderne expliqués par des figures. Bonn. In: Tchichatcheff P. 1845. Voyage scientifique dans l'Altai. Paris, p. 378—392. Gothan W. 1949. Die Unterkarbonflora der Dobrilugker Tiefbohrung. Abh. Geol. Landesanst. Berlin, H. 217, S. 29—31. Gothan W. u. Weyland H. 1954. Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin, 585 S. Grand'Eury C. 1879. Congrès de l'Association française pour l'avancement des sciences. Paris, 578 p.—1890. Géologie et paléontologie du Bassin houiller du Gard. St.-Etienne, 354 p.

Halle T. G. 1908. Zur Kenntnis der mesozoischen Equisetales Schwedens. K. Svenska. Vetensk. Akad. Handl., Bd. 43, N 1, S. 1—56.—1927. Palaeozoic plants from Central Shansi. Paleontol. Sin., ser. A, v. 2, fasc. 1, p. 1—316. Harris T. M. 1931. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Meddelelser af Grønland, Bd. 85, N 2, S. 1—102. Hartung W. 1938. Flora und Alterstellung des Karbons von Hainichen-Ebersdorf und Bornä bei Chemnitz. Abh. Sächsischen Geol. Landesanst., H. 18, S. 140—145. Heer O. 1876. Beiträge zur Jura-Flora Ostsibiriens und des Amurlandes. Mem. Acad. Sci. St.-Peterburg, sér. 7, t. 22, N 12, p. 1—122. Hirmer M. 1927. Handbuch der Paläobotanik. I. Thallophyta, Bryophyta, Pteridophyta. München—Berlin, S. 343—474.—1938. Articulatae. In manual of pteridology, ch. 19. The Hague, S. 470. Höeg O. A. 1942. The Downtonian and Devonian flora of Spitzbergen. Norges Svalb. og Ishavsunders Skrifter, N 83, p. 1—228.

Jeffrey E. C. 1899. The morphology of the Central Cylinder in the Angiosperms. Trans. Canad. Inst., v. 6.—1903. The structure and development of the stem in the Pteridophyta and Gymnosperms. Phil. Trans. Roy. Soc. London, v. 195B, p. 119—146. Jongmans W. J. 1911. Anleitung Zur Bestimmung der Karbonpflanzen West-Europa. I. Thallophytae, Equisetales, Sphenophylales. Medell. Rijksopsoirin Delfstoffen, N 3, S. 1—462.

Kawasaki S. 1927. The flora of the Heian system, pt. 1. Bull. Geol. Surv. Chosen (Korea), v. 6, p. 1—30. Kidston R. 1883. On the affinities of the genus *Pothocites* Paterson, with the description of a specimen from Glencarholm, Eskdale. Ann. a. Mag. Nat. Hist., ser. 5, v. 2, 297 p. Kidston R. a. Jongmans W. 1917. A monograph of the *Calamites* of Western Europe. Pt. I. Flora of the carboniferous of the Netherlands and adjacent regions. Ateedeelingen Rijksopporing Delfstoffen, v. 1, N 7, p. 1—40. Kräusel R. u. Weyland H. 1926. Beiträge zur Kenntnis der Devonflora. 2 Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges., Bd. 40, H. 2, S. 113—155.

Lignier O. 1908. Essai sur l'évolution morphologique du range végétale. C. R. Assoc. franc., avancement Sci., 530 p. Lilpop I. 1937. New plants from the Permocarboniferous rocks in Poland. I. Bull. Acad. Polon. Sci. et Letters, ser. B, v. 1, p. 1—10. Linnæus C. 1753. Genera Plantarum. Leyden. Lotsy I. P. 1909. Botanische Stammesgeschichte, Bd. 2. Jena, S. 1—901.

Nathorst A. 1902. Zur Oberdevonischen Flora der Bären-Insel. Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., Bd. 36, N 3, S. 23—24.—1914. Zur fossilen Flora der Polarländer. Nachträge zur paläozoischen Flora Spitzbergen, Lief 4. Stockholm, S. 1—109.—1915. Zur Devonflora des westlichen Norwegens. Bergens Mus. Aarb.,

N 9, S. 1—34. Nemejč F. 1950. The natural systematic of plants in the light of the present palaeontological document. Sbornik narodn. Mus. v Praze, v. 6, N 3, Geol. et Palaeontol., N 2, p. 1—83.

Paterson R. 1841. Description of *Pothocites* Grantoni, a new fossil vegetable from the coal formation. Trans. Bot. Soc. Edinburgh, v. 1, 45 p. Pötonié H. 1897—1899. Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie. Berlin.—1921. Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin, S. 148—183. Presl K. 1838. Beiträge zur Kunde vorweltlicher Pflanzen. Verh. Ges. Nat. Mus. Böhmen, S. 26—30.

Renault B. 1876. Nouvelles recherches sur la structure des *Sphenophyllum* et sur leurs affinités botaniques. Ann. Sci. Nat., sér. 6, Botanique, v. 3, p. 5—29.—1878. Recherches sur la structure et les affinités botaniques des végétaux silicifiés recueillis aux environs d'Autun et de St. Etienne. Publ. Soc. Educ. Autun, p. 202—206.—1888. Les plantes fossiles. Paris, p. 1—232.—1893—1896. Bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac. Fasc. 4. Flore fossile, pt. 2. Études des gites minéraux de la France. Paris. Atlas, texte, p. 1—578. Royle F. 1839. Illustrations of the botany and other branches of the natural history of the Himalayan mountains, v. 1, p. 1—472.

Scheuchzer J. 1723. Herbarium Diluvianum. Ed. novissima. Lugduni Batavorum. Schimper W. 1862. Les végétaux fossiles du terrain de transition des Vosges. Mémoire sur le terrain de transition des Vosges. Pt. paleontol. Paris, p. 309—343.—1869. Traité de paleontologie végétale ou la flore du monde primitif, t. 1. Paris, p. 1—738. Schimper W. et Mougéot A. 1844. Monographie des plantes fossiles du Gres Bigarre de la chaine de Voges. Leipzig, p. 1—83. Schlotheim E. 1804. Beschreibung merwürdiger Kräuter-Abdrücke und Pflanzen-Versteinerungen. Ein Beitrag zur Flora der Vorwelt. Gotha, S. 1—68. Scott D. H. 1897. On the structure and affinities of fossil plants from the palaeozoic rocks. On *Cheirostrobus*, a new type of fossil cone from the Lower Carboniferous strata (Calcareous sandstone series). Roy. Soc. London, Proc., v. 60, p. 417—424.—1909. Studies in fossil botany. Ed. 2, London, v. 2. Seward A. C. 1898. Fossil plants, v. 1. Cambridge, p. 242—414.—1910. Fossil plants, v. 2. Cambridge, p. 1—624. Solms-Laubach H. 1896. Über die seinerzeit von Unger beschriebenen Strukturbietenden Pflanzenreste von Saalfeld in Thüringen. Abh. Preuss. Geol. Landesanst., H. 23, S. 1—100.—1897. Über die in den Kalksteinen des Culm von Glätzisch Falkenberg in Schlesien enthaltenen Struktur bietenden Pflanzenreste. Bot. Ztschr., Bd. 55, H. 12, S. 219—226. Sternberg C. 1820—1838. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt, H. 1—8. Leipzig—Prag. Sterzel J. A. 1907. Die Karbon- und Rotliegendflora im Grossherzogtum Baden. Mitt. Baden Geol. Landesanst., Bd. 5, pt. 2, 694 S. Stur D. 1875. Die Culm-Flora des Mährisch-Schlesischen Dachschiefers. Abh. K. K. Geol. Reichsanst. Wien, Ed. 8, H. 1, S. 2—19. Suckow A. 1784. Beschreibung einiger merwürdiger Abdrücke von der Art des sogenannten Calamiten. Acta, Historia et commentationes Academiae electoralis scientiarum et elegantiorum litterarum Theodoro-Palatinae, v. 5. Physicum. Mannheim.

Tokunaga S. 1915. Preliminary note on the geology of Heijo Coal Field (Jap.). J. Geol. Soc. Tokyo, v. 22, N 257, p. 48—78.

Unger F. 1845. Synopsis plantarum fossilium. Leipzig, p. 1—330.—1850. Genera et species plantarum fossilium. Vienna, p. 1—627.

Volkman G. 1720. Silesia subterranea. Leipzig.

Walch J. E. 1771. Naturgeschichte der Versteinerungen. Jena. Weiss E. 1876. Steinkohlen Calamarien. I. Abh. zur geol. Spezialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten, Bd. 2, H. 1. Text u. Atlas. Berlin, S. 1—149.—1884. Steinkohlen Calamarien. 2. Anh. zur geol. Spezialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten, Bd. V, H. 2. Text u. Atlas. Berlin, S. 1—204. Williamson W. C. 1869. On a new form of Calamitean Strobilus. Mem. Manch. Liter. a. Phil. Soc., ser. 3, v. 4, p. 248—265.—1874. Organisation of fossil plants of the coal measures, pt. 5. Phil. Trans., v. 164, 41 p.—1887. On the relations of *Calamodendron* or *Calamites*. Mem. Manch. Liter. a. Phil. Soc., ser. 10, v. 3, p. 255—271. Williamson W. C. a. Scott D. 1895. Further observations on the fossil plants of the Coal Measures, pt. I., *Calamites*, *Calamostachys* and *Sphenophyllum*. Phil. Trans., v. 185B, p. 863—959.

Yabe H. a. Koiwai K. 1928. Remarks on the genera *Annulariopsis*, *Lobatannularia* and *Annularites*. Proc. Imp. Acad. Japan, v. 4, N 9, p. 537—540.

Zallessky M. D. 1948. Über einen neuen Vertreter der Sphenophylleae: *Suvundukia aciculata* gen. nov. et spec. nov. Neues Jahrb. Min., Geol., Paläont. Monatshefte, Abt. B. Jahrg. 1945—1948, S. 42—46. Zeiller R. 1879. Explication de la carte géologique de la France, t. 4, pt. 2. Végétaux fossiles du terrain houiller. Paris, p. 1—185.—1891. Sur la valeur du genre *Trizygia*. Bull. Soc. géol. France, sér. 3, t. 19, p. 1—673.—1899. Étude sur la flore fossile du Bassin houiller d'Heraclee. Mém. Soc. géol. France. Paleontol., N. 21, p. 1—91.—1902—1903. Flore fossile des gites de charbon du Tonkin. Paris, 320 p. Zimmerman F. 1930. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena.—1938. Phylogenie in Man. of Pteridology, ch. 23.



## ТИП PTEROPSIDA. ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ<sup>1</sup>

Тип Pteropsida является наиболее обширным в растительном мире. Папоротниковидные представляют собой доминирующую группу растений не только по числу видов, но и по количеству особей. Вследствие этого они играют наибольшую роль в растительном покрове суши.

Листья Pteropsida произошли из крупных ветвей. Они образуют в стеле (кроме, конечно, протостелы) хорошо выраженные листовые лакуны, во многих случаях подобные веточным лакунам.

Для Pteropsida характерны самые различные типы расположения спорангиев: верхушечное, краевое, поверхностное (на нижней или абаксиальной стороне листа) и вторично-верхушечное. Но, в отличие от Lycopsida, спорангии папоротниковидных никогда не бывают расположены на верхней — адаксиальной — стороне листа, в его пазухе или над пазухой. Кроме того, спорангии папоротниковидных не

бывают одиночными на листьях, как у Lycopsida, но сидят по несколько на листе.

Обширный тип Pteropsida подразделяется на три больших класса, соответствующих трем ступеням развития всего типа: Filices (папоротники), Gymnospermae (голосемянные) и Angiospermae (покрытосемянные). На первой ступени развития Pteropsida являются растениями бессемянными и в этом отношении сходны с остальными типами высших растений, с которыми их раньше искусственно соединяли. Этой ступени соответствуют папоротники. Вторая ступень развития характеризуется наличием семязачатков и обычно также семян, но цветок еще отсутствует. Этой ступени эволюции соответствуют голосемянные. Наконец, третья ступень эволюции, представленная покрытосемянными, характеризуется наличием цветка с его замкнутыми мегаспорофиллами, называемыми плодолистиками.

## КЛАСС FILICES. ПАПОРОТНИКИ

### ОБЩАЯ ЧАСТЬ<sup>2</sup>

#### История изучения

Описания ископаемых папоротников появились в начале XIX в. в первых работах, посвященных ископаемым растениям, принадлежавших Штернбергу (Sternberg, 1820—1838), Шлотгейму (Schlotheim, 1820), Броньяру (Brongniart, 1828—1838), Линдлею и Хаттону (Lindley a. Hutton, 1831—1837), Стоксу и Веббу (Stokes a. Webb, 1824), Гёпперту

(Goerpert, 1836) и другим исследователям. В этих работах, наряду с остатками других растений, описывались отпечатки листьев и окремнелые древесины папоротников, обнаруженные преимущественно в З. Европе, в отложениях самого различного возраста.

Ископаемые папоротники, сходные с современными, — а это были папоротники из третичных и частично из мезозойских отложений, — описывались под современными родовыми названиями, иногда слегка измененными для подчеркивания условности отнесения их к современному роду; остальным же, преимущественно

<sup>1</sup> Описание дано по А. Л. Тахтаджану (1956).

<sup>2</sup> Общая часть составлена В. А. Вахрамеевым с участием М. А. Седовой (описание спор).

палеозойским, папоротникам давались новые родовые названия, причем положение вновь выделяемых родов в общей системе папоротников в большинстве случаев оставалось неопределенным. Это происходило оттого, что в основу естественной классификации современных папоротников положено строение плодущих органов (существование сорусов, характер расположения их или спорангиев, присутствие или отсутствие покрывальца, положение кольца на спорангиях и др.), тогда как ископаемые папоротники чаще сохраняются в виде отпечатков обрывков стерильных листьев, а спорофиллы встречаются сравнительно редко.

Броньяр выработал общеизвестную искусственную классификацию стерильных листьев папоротникообразных, основанную на форме листьев, перьев и перышек (сегментов) и на характере жилкования последних. Им были выделены и описаны следующие роды: *Sphenopteris*, *Cyclopteris*, *Glossopteris*, *Neuropteris*, *Odontopteris*, *Anomopteris*, *Taeniopteris*, *Pecopteris*, *Lonchopteris*, *Phlebopteris*, *Clathropteris*, *Schizopteris*. Как показали более поздние исследования, некоторые из выделенных Броньяром «родов» нашли свое место в естественной системе (*Clathropteris*, *Phlebopteris*), другие же «роды» оказались сборными (например, *Pecopteris*, *Sphenopteris*), объединив различные папоротники и папоротникообразные голосемянные.

В течение XIX в. количество новых видов и родов ископаемых папоротников непрерывно возрастало. Однако монографий, посвященных обработке отдельных систематических подразделений (выше рода), не появлялось. Большинство описаний ископаемых папоротников было разбросано среди многочисленных работ, посвященных изучению флор различного геологического возраста. По существу, в течение всего XIX в., за исключением последнего десятилетия, происходило накопление первичного материала. Из многочисленных работ того времени, посвященных описаниям ископаемых флор, отметим исследования Вейса (Weiss), Даусона (Dawson), Гран-Эйри (Grand'Eury), Фейстмантеля (Feistmantel), Шмальгаузена, Штура (Stur) и Зейлера (Zeiller), содержащие описания преимущественно палеозойских папоротников, а также исследования Веленовского (Velenovsky), Геера (Heer), Натгорста (Nathorst), Рациборского (Raciborsky), Сапорта (Saporta), Фонтена (Fontaine), Унгера (Unger) и Шенка (Schenk), которые описывали мезозойские и третичные папоротники.

Накопившиеся в течение XIX в. данные были подытожены в сводной работе по палеофитологии, вошедшей в многотомное издание «Основ палеонтологии» под редакцией Циттеля. Работа

над палеоботаническим томом была начата Шимпером и после его смерти продолжена и закончена Шенком (Schimper u. Schenk, 1890). К тому времени было установлено в ископаемом состоянии присутствие семейств *Hymenophyllaceae*, *Gleicheniaceae*, *Schizaeaceae*, *Osmundaceae*, *Marattiaceae*, *Cyatheaceae*, *Polypodiaceae*. Папоротники не установленного систематического положения расчленены в этой работе по несколько дополненной искусственной системе Броньяра. В нее вошли и роды, относимые ныне к семействам *Dipteridaceae* и *Matoniaceae*. Анатомическое строение и морфология папоротникообразных, особенно палеозойских, получили наиболее полное для того времени освещение в работе Скотта «Ископаемая ботаника» (Scott, 1920).

На грани XIX и XX вв. в истории изучения папоротникообразных произошло значительное событие: были открыты папоротникообразные семенные. Еще в XIX в. некоторые проницательные исследователи отмечали наряду с присутствием среди палеозойских отложений многочисленных семян отпечатки папоротникообразных листьев, лишенных спорангиев. Позднее Оливер и Скотт (Oliver a. Scott) открыли новую группу голосемянных растений — *Cycadofilices* или *Pteridospermatophyta* с папоротникообразной листвой, но размножавшихся семенами. В результате работ Оливера и Скотта и последовавших затем многих исследований было показано, что часть родов палеозойских папоротников должна быть целиком отнесена к птеридоспермам (*Alethopteris*, *Lonchopteris*, *Odontopteris*, *Neuropteris*, *Cyclopteris*, *Glossopteris*), другие же роды (*Sphenopteris*, *Pecopteris*) оказались сборными, заключая как истинные папоротники, так и птеридоспермы.

В начале XX в. благодаря работам Бертрана (Bertrand), Кидстона (Kidston), Скотта (Scott) и Потонье (Potonié), а также некоторых других исследователей, намного расширились знания о морфологии наиболее древних девонских папоротников, в результате чего оказалось возможным выделить новую систематическую группу прапапоротников (*Primofilices*) вымершую к началу н. карбона. Как оказалось, эта группа занимает промежуточное положение между настоящими папоротниками и псилофитами, отличаясь конечным расположением спорангиев, сидящих поодиночке, и протостелическим, реже сифоностелическим строением стебля. Листья этих прапапоротников имели еще вид разветвленных побегов.

В XX в., особенно после Великой Октябрьской социалистической революции, в изучение ископаемых папоротников большой вклад внесли отечественные, советские исследователи.

Среди них назовем имена М. Д. Залесского, М. Ф. Нейбург и Е. О. Новик, изучавших палеозойские папоротники, А. Н. Криштофовича, И. В. Палибина, В. Д. Принады, М. И. Брик, Н. Д. Василевской, В. А. Вахрамеева, А. И. Турутановой-Кетовой и др., описавших мезозойские и третичные папоротники. В процессе обработки ископаемых флор, собранных в различных местах Советского Союза, эти исследователи выделили ряд новых родов и значительно расширили видовое богатство ранее известных. М. Д. Залесский и отчасти В. Д. Принада занимались также анатомическим изучением окаменелых стволов папоротников (*Thamnopteris*, *Petcheropteris*, *Chasmatopteris*, *Tempskyia* и др.).

Среди зарубежных исследователей последних десятилетий, которые дали особенно ценный материал для познания папоротников, отметим Бертрана (Bertrand), Галле (Halle), Гарриса (Harris), Хирмера (Hirmer), Готана (Gothan), Йонгманса (Jongmans), Кидстона (Kidston), Крэйзеля (Kräusel), Сьюарда (Seward) и Томаса (Thomas). Большинство работ характеризуется более глубоким изучением морфологии ископаемых остатков, в том числе спороносных органов, особенно важных для определения систематического положения папоротников. В некоторых случаях (М. И. Брик, Э. А. Копытова, А. И. Турутанова-Кетова, Т. Harris и др.) изучаются и споры, выделенные непосредственно из спорангиев.

Наиболее полную сводку по ископаемым папоротникам дал Хирмер в своих «Основах палеоботаники» (Hirmer, 1927), где он предложил следующее деление:

#### A. Eusporangiatae

##### 1. Coenopteridinae

- a) Zygoteroideae (Stauropteridaceae, Eopteridaceae, Clepsydraceae)
- b) Botryopteroidae (Botryopteridaceae, Tubicaulidaceae)
- c) Anachoropteroideae (Anachoropteridaceae)

##### 2. Ophioglossinae (Ophioglossaceae)

##### 3. Marattinae (Marattiaceae)

#### B. Protileptosporangiatae (Osmundaceae)

#### C. Leptosporangiatae

##### 1. Simpliciter: Schizaeaceae, Marsiliaceae, Gleicheniaceae, Matoniaceae

##### 2. Complicatae: Hymenophyllaceae, Loxsomaceae, Dicksoniaceae, Plagiogyriaceae, Protocyatheaceae, Cyatheaceae, Dipteridaceae, Polypodiaceae, Parkeriaceae, Salviniaceae

Далее следуют папоротники неясного систематического положения, которые Хирмер разбил на несколько групп (со спорангиями без кольца, со спорангиями с апикальным отверстием, со спорангиями с хорошо выраженным кольцом, с плохо изученными спорангиями). Отдельно рассматриваются окаменелые стволы папоротников неясного систематического положения. В пределах отдельных семейств Хирмер рассматривает вначале современные роды, а затем роды, известные только в ископаемом состоянии. Внутри последних он останавливается сначала на родах, установленных по ископаемой древесине, затем рассматривает роды, установленные по остаткам спороносных и стерильных листьев. Современные роды только перечисляются с указанием числа видов и краткого распространения. Для родов, встречающихся только в ископаемом состоянии, дается подробная характеристика, после которой перечисляются отдельные виды данного рода и указывается их распространение.

Сводка Хирмера явилась крупным шагом вперед по сравнению с предыдущими сводными работами как по полноте охватываемого материала, так и по систематизации его. В целом она и до сего времени является наиболее полной сводкой по ископаемым папоротникообразным. Можно, однако, отметить слабое использование Хирмером материала, известного в Советском Союзе.

Накопленный за многие десятилетия материал позволил подойти к монографической обработке отдельных систематических подразделений (семейств, родов), привлечением для этого материала из отложений различного возраста и далеко удаленных друг от друга местонахождений. К числу таких работ принадлежат труды Аббота (Abbot, 1954), Хирмера и Хорхаммера (Hirmer и Hoerhammer, 1936) и некоторые другие. Однако таких исследований еще мало.

Среди исследований, посвященных изучению современных папоротников и в особенности их систематики, укажем прежде всего на работы Христа (Christ, 1897) и Христенсена (Christensen, 1906), а также на более современные сводки Боуэра (Bower, 1923—1928) и коллективный труд «Manual of pteridology» (1938). В последней работе все папоротникообразные рассмотрены с позиций самых различных дисциплин: морфологии, систематики, физиологии, цитологии, филогении, современного и геологического распространения. В сводку включена написанная Хирмером глава, посвященная ископаемым папоротникообразным. Из наиболее поздних сводок укажем на работу Копленда (Copeland, 1947), заключающую описание всех современных родов папоротников.

В этой работе даны ключи для определения всех семейств и родов. Среди отечественных работ следует указать на труд А. Л. Тахтаджана (1957), в котором дается подробное описание семейств и порядков папоротников.

### Общая характеристика и морфология

Спорофит достиг высшей степени развития. Гаметофит редуцирован. Спорофит с простым, реже разветвленным стеблем, чаще имеющим вид подземного или воздушного корневища. Листья крупные, обычно сильно рассеченные, реже простые. Листовая пластинка спороносных листьев у некоторых папоротников сильно редуцирована, что приводит к резкому диморфизму (например, у жовтеньковых); однако у большинства папоротников листья морморфные. Спорангии, чаще собранные в сорусы, расположены вдоль края или на всей нижней поверхности листьев. У спороносных листьев с редуцированной пластинкой сорусы или спорангии находятся на концах жилок. У древнейших папоротников (прапапоротников) спорангии еще сохраняют конечное расположение, характерное для псилофитов. Внутри спорангиев помещены споры. Преобладающая часть папоротников принадлежит изоспоровым растениям и лишь некоторые из них (водяные папоротники) обладают гетероспорией.

Половое поколение — гаметофит (заросток), возникающий из проросшей споры, представляет собой очень маленькую пластинку или клубенек, прикрепленный к субстрату ризоидами, на которой развиваются архегонии, заключающие яйцеклетки, и антеридии со сперматозоидами (рис. 1). Оплодотворение происходит в водной среде, создаваемой каплями росы или дождя. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается спорофит.

Стебли папоротников очень разнообразны. Эволюция их шла от прямостоячих стеблей с радиальной симметрией к простертым, с дорсовентральным строением (рис. 2). Преобладают формы с простертым или стелющимся, часто укороченным стеблем, обычно превращенным в корневище (папоротники умеренных широт, а также все эпифиты); реже (в тропиках) известны древовидные формы и лианы. Окаменелые участки стеблей и отпечатки листьев довольно часто встречаются в ископаемом состоянии. Анатомическое изучение их дало особенно ценные результаты для познания палеозойских, в частности девонских, прапапоротников, еще лишенных настоящих листьев. Стебли мезозойских папоротников изучены несколько хуже.

Проводящая система папоротников устроена довольно сложно. У прапапоротников она

представляет собой протостелу (рис. 3а), т. е. цилиндр древесины, окруженный флоэмой, или актиностелу, древесина которой в поперечном разрезе имеет форму неправильной звезды, между лучами которой находится флоэма. Протостелическое строение сохранилось и у стеблей некоторых современных папоротников, например, у большинства глейхений. У более высокоорганизованных папоротников протостела сменяется сифоностелой (рис. 3б), обычно амфифлоидной (рис. 3в), у которой кольцо древесины окружено изнутри и снаружи кольцами флоэмы; центральная же часть стелы занята сердцевинной, состоящей из паренхимной ткани. Цилиндр сифоностелы нарушен листовыми прорывами (рис. 3г, 4а), через которые осуществляется соединение внутренней и внешней флоэмы. Дальнейшее развитие листьев, вызывающее увеличение числа листовых прорывов, создает диктиостелу (рис. 4б), характерную для большинства современных папоротников. Диктиостела представляет собой трубку, состоящую из системы пучков, образующих петли, от сторон которых отходят листовые следы. В поперечном сечении диктиостелы (рис. 3д) представляет совокупность как бы самостоятельных округлых или овальных пучков (меристелы), центральная часть которых сложена ксилемой, окруженной кольцом флоэмы. Реже встречаются папоротники (*Osmundaceae*), у которых полый ксилемный цилиндр распадается на ряд ксилемных пучков, разделенных прослойками паренхимы, тогда как флоэма образует сплошное кольцо. Существуют и формы (*Ophioglossum*) с коллатеральными пучками, разделенными радиальными прослойками паренхимной ткани, образующими эвстелу, характерную для двудольных растений.

Листья папоротников, нередко называемые вайями (*frond*, *Wedel*), разнообразны по величине и форме, часто достигают очень крупных размеров. Так, например, листья некоторых видов *Hymenophyllum* и *Trichomanes* не превышают 1 см, тогда как длина листьев древовидных форм (например, *Alsophila*) превышает 2—3 м. Строение сложнорассеченных листьев папоротников легко обнаруживает их стеблевое происхождение; на это указывает и верхушечный рост этих листьев. И действительно, у прапапоротников мы находим еще не настоящие листья, а систему дихотомически разветвленных ветвей, сначала имевших радиально-симметричное строение (например, *Stauropteris*), а затем постепенно уплощавшихся. При этом уплощались не только вся разветвленная система, но и каждая веточка, постепенно превращавшаяся в кладодий. Процесс уплощения вызвал разрастание ветвей в боковом направлении,



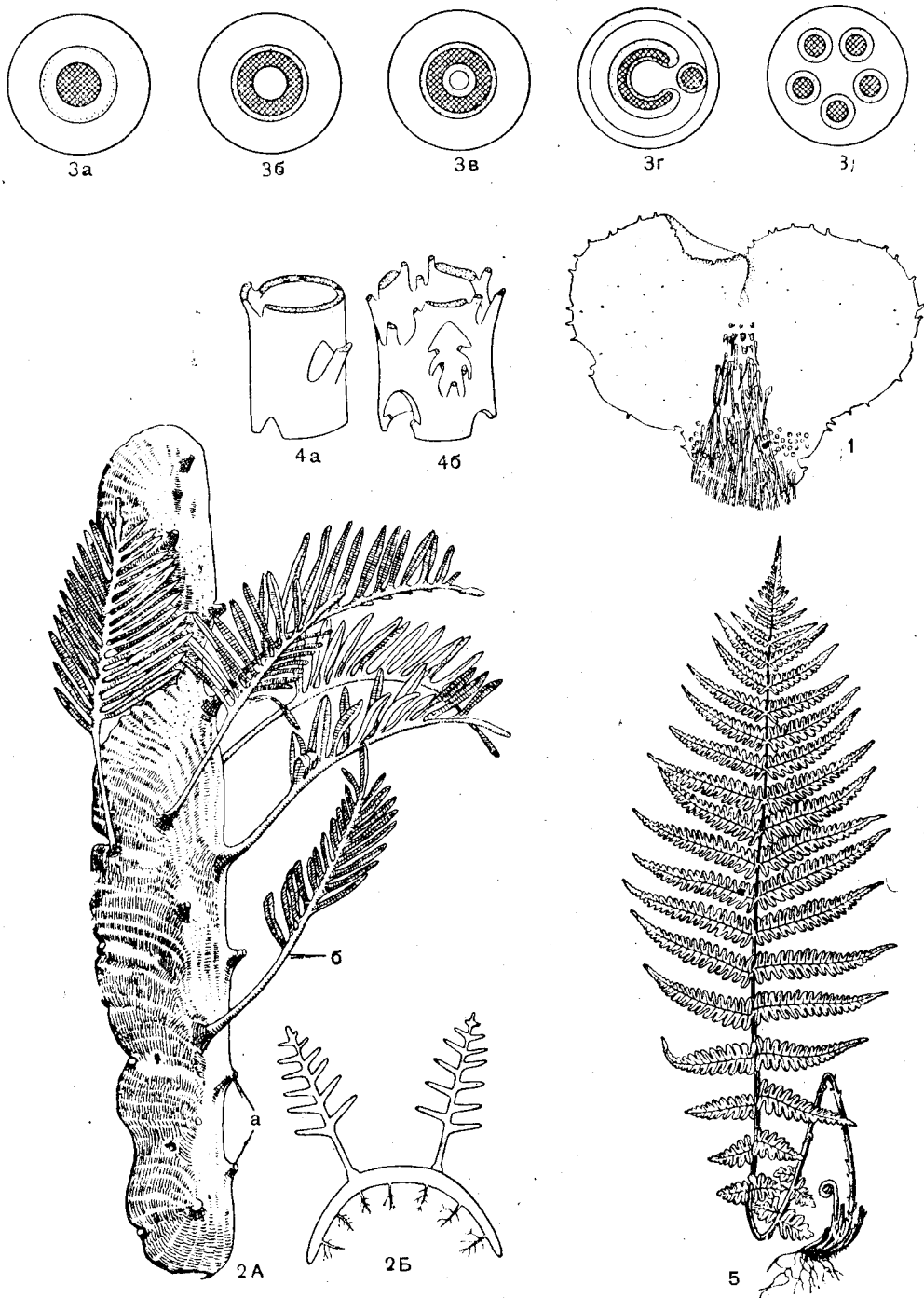


Рис. 1—5.

1 — заросток современного папоротника *Dryopteris filix mas*: вид с нижней стороны; в верхней части заростка (у выемки) расположены архегонии, в нижней — антеридии; хорошо видны ризоиды. 2 — эпифитный современный папоротник *Polypodium imbricatum*: 2А — общий вид папоротника; а — основания опавших листьев, б — боковые ответвления; 2Б — схематический поперечный разрез через воздушное корневище с отходящими от него листьями и корнями; сильно уменьшено (Guttenberg, 1955). 3 — эволюция стелей (схема): 3а — протостель; 3б — энтофлойная сифоностель; 3в — амфифлойная сифоностель (соленостель); 3г — разрыв сплошной трубки соленостели; 3д — диктиостель; штриховкой показана ксилема, точками — флоэма; кора оставлена белой (Курсанов, Крашенинников и др., 1940). 4 — схема строения стелей: 4а — соленостела с прорывами, снабженными одним листовым следом; 4б — диктиостела с пятью листовыми следами у каждого прорыва (Guttenberg, 1955). 5 — двукратно рассеченный лист современного папоротника *Dryopteris montana*; уменьш. (Мадальский, 1954)

сближение соседних ветвей между собой и в конце концов привел их к срастанию и превращению в листовидные органы с дорсовентральной симметрией.

Листья папоротников очень часто сохраняются в ископаемом состоянии, обычно в виде отпечатков. У большинства папоротников пластинка листа (вайи) сильно рассечена, чаще всего она имеет перистый, реже пальчатый или дихотомический характер. Если пластинка листа двукратно рассечена, то доли первого порядка называются перьями, а доли второго порядка — перышками (рис. 5). Если пластинки листа папоротника рассечены троекратно (рис. 6), то доли первого порядка называются перьями первого порядка, доли второго порядка — перьями второго порядка, а доли третьего (последнего) порядка — перышками. Таким образом, доли последнего порядка принято называть перышками (а иногда сегментами). Нередко в тех случаях, когда целый лист ископаемого вида, а следовательно, и степень его рассеченности остаются неизвестными, палеоботаники описывают отпечатки пера, рассеченного на перышки, как перо последнего порядка, а отпечаток дважды рассеченного пера — как перо предпоследнего порядка. Помимо листьев перистого сложения, у папоротников нередко встречаются пальчато-рассеченные листья с простыми или в свою очередь перисто-рассеченными перьями, расходящимися по радиусам от основания листа (например, *Lygodium*). Более сложные случаи строения листьев папоротника (например, у сем. *Dipteridaceae*) будут описаны при характеристике соответствующих родов.

Основная жилка листа называется стержнем листа (вайи), главным стержнем или рахисом; книзу стержень листа переходит в черешок. Жилки перьев соответственно называются стержнями перьев первого порядка, стержнями перьев второго порядка и т. д. Необходимо обращать внимание и на характер стержня (гладкий, ребристый, покрытый мелкими углублениями от волосков — трихомный), что имеет систематическое значение, а также на характер его ветвления (дихотомическое, моноподиальное, симподиальное, вильчато-симподиальное). Существенны для систематики ископаемых папоротников форма отдельных перышек и характер их жилкования.

Различают четыре основных типа перышек: сфеноптеридные, пекоптеридные, невроптеридные и тениоптеридные. Надо отметить, что эти же типы перышек распространены и у папоротникообразных семенных.

Сфеноптеридные перышки встречаются очень часто (*Coniopteris*, *Eboracia*, многие схизейные,

гименофилловые). Очертание их от округлого до клиновидного или ланцетно-линейного; основание всегда суженное, часто клиновидное, наибольшая ширина приходится на середину. Нередко перышко рассечено на отдельные лопасти, иногда очень узкие (рис. 7а). Жилкование меняется от веерно-дихотомического до несовершенно-перистого. В последнем случае средняя жилка не выделяется достаточно отчетливо, а несколько извилиста, будучи как бы сложенной основаниями боковых (вторичных) жилок, которые отходят от нее под острым углом и нередко в свою очередь дихотомически ветвятся. К верхушке перышка средняя жилка, дихотомически разветвляясь, исчезает.

Пекоптеридные перышки имеют чаще всего продолговатую, языковидную форму, с параллельными краями, реже — треугольную, иногда несколько серповидно-изогнутую (типично для р. *Cladophlebis*). Они прикреплены к стержню пера всем основанием, постепенно сужаясь к тупой или заостренной верхушке (рис. 7б); нередко нижний край пекоптеридных перышек избегает вдоль стержня пера, как бы расширяя основание перышка. Жилкование перистое, с отчетливой средней жилкой. У некоторых родов (*Lonchopteris*, *Weichselia*) с пекоптеридными жилками боковые жилки, разветвляясь, анастомозируют друг с другом, создавая сетчатое жилкование (рис. 7в).

Невроптеридные перышки напоминают пекоптеридные своей продолговатой формой, несколько сужающейся к верхушке. Однако в отличие от пекоптеридных, они прикрепляются к стержню пера лишь небольшим участком своего сильно перетянутого основания, обычно сердцевидной формы. Жилкование перистое (рис. 7г), но в ряде случаев средняя жилка отчетливо не выделяется, так как она образована сходящимися под острым углом основаниями боковых жилок. По направлению к верхушке перышка средняя жилка исчезает, разветвляясь на целую серию боковых. Жилкование невроптеридных сегментов иногда бывает сетчатым.

Тениоптеридные перышки лентовидной или линейно-ланцетной формы, края их на значительном протяжении почти параллельны. Длина во много раз превышает ширину. Жилкование от перистого до сетчатого, средняя жилка отчетливая (рис. 7д). Подобные перышки характерны для многих мараттиевых.

У большинства папоротников перышки относятся к одному из описанных четырех типов, однако есть и много папоротников, перышки которых несколько отличаются, имея черты как одного, так и другого типа; характеристика таких перышек будет дана при описании соответствующих родов.

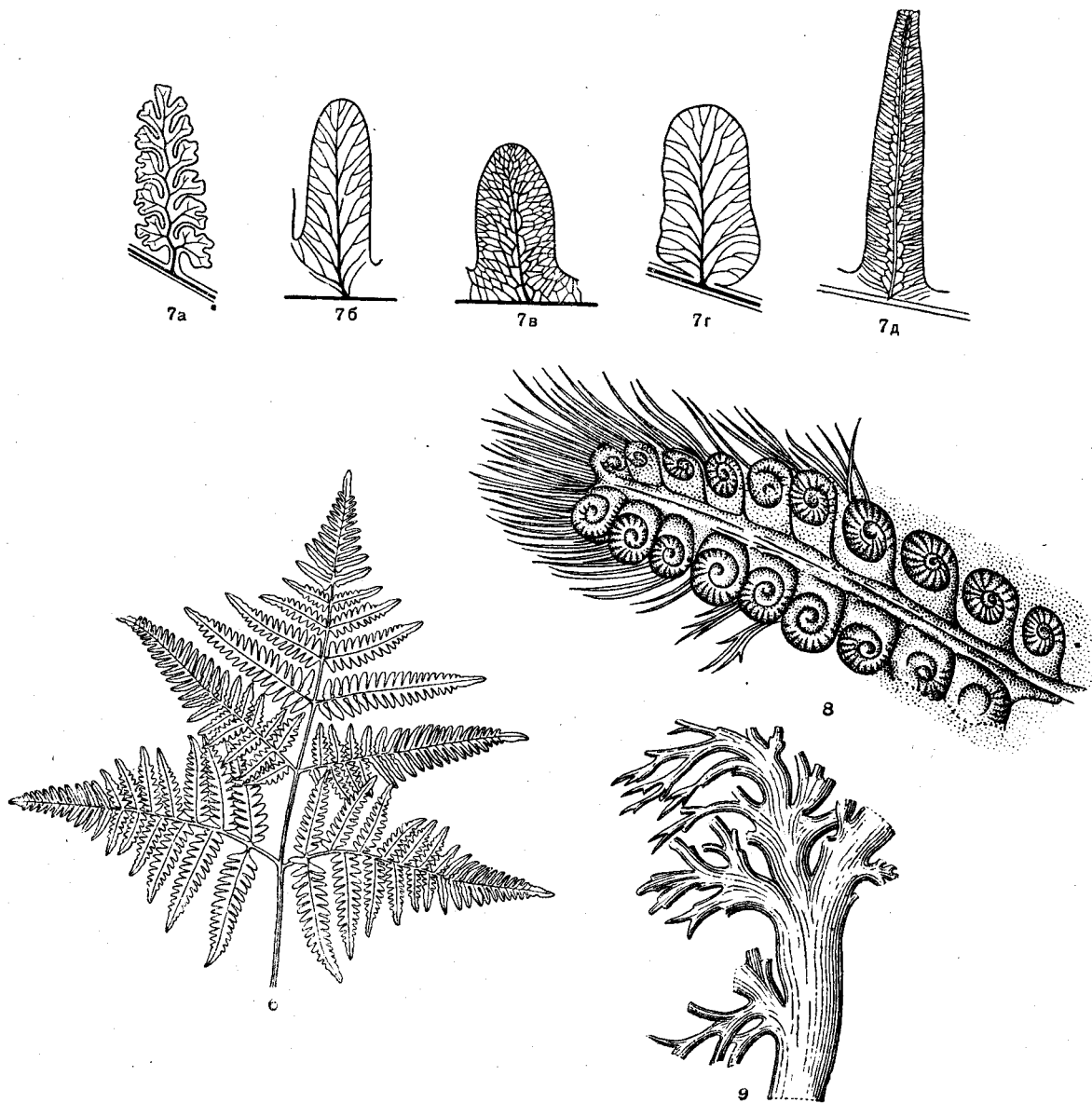


Рис. 6—9.

6 — трехкратно рассеченный лист современного папоротника *Pteridium aquilinum* (Мадальский, 1954). 7 — типы перышек папоротников: 7а — сфеноптеридный; 7б — пекоптеридный с перистым жилкованием; 7в — пекоптеридный с сетчатым жилкованием; 7г — невроптеридный; 7д — тенноптеридный. 8 — молодой лист папоротника *Dactylothea plumosa* (Artis) Zeiller с еще не развернувшимися перьями и афлебиями в верхней части листа, 3/5; ср. карбон, Германия (Hirmer, 1927). 9 — *Aphlebia crispa* (Gutb.) Presl, примерно 1/2; ср. карбон, Ровеньки, Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938)

У листьев некоторых, особенно палеозойских, папоротников (например, из семейства мараттиевых) существуют афлебии (рис. 8, 9), представляющие собой листочки, расположенные в нижней части листа, значительно отличающиеся по своей форме от остальных перьев. Афлебии по их функции можно сравнить с прилистниками некоторых современных папоротников. Находясь при основании отдельных перьев, они

защищали их, когда те находились еще в свернутом, неразвитом состоянии. На это указывают отпечатки с вполне развитыми афлебиями и еще не развившимися перьями.

Листья большинства папоротников несут одновременно как стерильные, так и спороносные перья. Пластинка стерильных перьев у некоторых из них (*Gleichenia*, многие *Dipteridaceae*, *Polypodiaceae*) совершенно или почти не отли-

чается от пластинки спороносного пера; у других пластинки спороносных перьев более или менее редуцированы (*Coniopteris*, *Eboracia* *Osmunda*). У меньшего числа папоротников (ужовниковые, *Onoclea* и др.) стерильные и спороносные листья резко диморфны, причем листовая пластинка вторых иногда полностью или почти полностью редуцирована.

Органы спороношения папоротников носят названия спорангиев. Спорангии представляют собой мешочки, стенки которых сложены одним или несколькими слоями клеток; они прикрепляются к пластинке листа непосредственно или с помощью ножек. У наиболее древних папоротников (*Primofilices*) спорангии находились на концах разветвленных побегов, выполнявших функцию листьев. Эта особенность строения непосредственно сближает древние папоротники с псилофитами. По мере уплотнения и срачивания отдельных ветвей,— что привело к образованию листьев,— спорангии оказались расположенными вдоль их краев. При этом срастание дихотомически разветвленных верхушек с сидящими на них спорангиями вызывало сгущивание последних и образование в дальнейшем сорусов (т. е. кучек спорангиев). По мере эволюции папоротников спорангии переместились на нижнюю поверхность листа: сначала они находились вдоль его края, а затем распространились на всю поверхность. Подобное перемещение наблюдается у различных линий развития папоротников. У более эволюционировавших папоротников спорангии собраны в сорусы; у некоторых папоротников (мараттиевые, ужовниковые) спорангии срастаются между собой, образуя синангии. Так как по мере увеличения числа спорангиев в сорусе требуется больше места для их прикрепления, то на поверхности листа образуются выросты, являющиеся ложем соруса, к которым и прикрепляются спорангии (рис. 10).

Сорусы обычно защищены покрывальцем, часто называемым индузием, развивающимся из ткани листа (рис. 11). При краевом расположении сорусы нередко защищаются загнутым книзу краем листа. Существуют папоротники и с незащищенными сорусами (более примитивный тип).

По характеру созревания спорангиев папоротники делятся на три группы. У первой из них, *Simplices*, наиболее примитивной, все спорангии, принадлежащие одному сорусу, развиваются одновременно. Сюда входят такие семейства, как ужовниковые, мараттиевые, осмундовые, схизейные, глейхеневые и матониевые. У второй группы (*Gradatae*), более продвинувшейся по пути эволюции (диксониевые, циатейные и др.),

спорангии развиваются неодновременно, а именно: позже созревают спорангии, расположенные ближе к основанию ложа соруса. Наконец, у третьей группы (*Mixtae*), заключающей птеридиевые, кочедыжниковые и др. спорангии развиваются неодновременно, однако какой-нибудь закономерности в расположении спорангиев более рано и более поздно созревающих подметить не удастся. Спорангии наиболее примитивных папоротников не имеют ножки, или она у них короткая. Длинная тонкая ножка, и особенно ножка, состоящая из одного ряда клеток, появляется у более высокоорганизованных форм (*Polypodiaceae*, *Pteridaceae* и др.). Стенки спорангиев более примитивных эвспорангиатных папоротников состоят из нескольких слоев клеток, стенки лептоспорангиатных папоротников однослойны. Спорангии наиболее примитивных папоротников не имеют еще приспособления для вскрытия. Позднее, по мере эволюции, на спорангиях возникают специализированные клетки с неравномерно утолщенными стенками. Эти клетки расположены группами сбоку или сверху спорангия (рис. 12), но еще чаще образуют полное или неполное кольцо. При подсыхании, происходящем после созревания спор в спорангии, стенки этих клеток вследствие их неоднородной толщины испытывают сжатие, что приводит к разрыву более тонкой оболочки спорангия.

Наличие, положение и форма кольца — одни из наиболее важных систематических признаков у папоротников при выделении семейств и родов. Более примитивным считают полное поперечное кольцо, характерное для *Gleicheniaceae* (рис. 13); в этом случае спорангии открываются продольной щелью, возникающей при сжатии кольца. У более прогрессировавших форм кольцо становится косым (*Hymenophyllaceae*), а затем вертикальным (*Syatheaceae*, *Polypodiaceae* — рис. 14а, 14б). При достижении вертикального положения кольцо становится неполным, спорангий раскрывается поперечной щелью. У некоторых форм в кольце появляется группа тонкостенных клеток, по которым происходит разрыв спорангия.

### Споры

Существует два типа формирования спор: радиальный, когда споры образуются в виде четырех шарообразных тетраэдров, соприкасающихся тремя сторонами, и билатеральный, когда они лежат в виде четырех удлиненных сферических сегментов, соприкасающихся друг с другом двумя сторонами. В каждой споре можно различить проксимальную сторону, обращенную внутрь



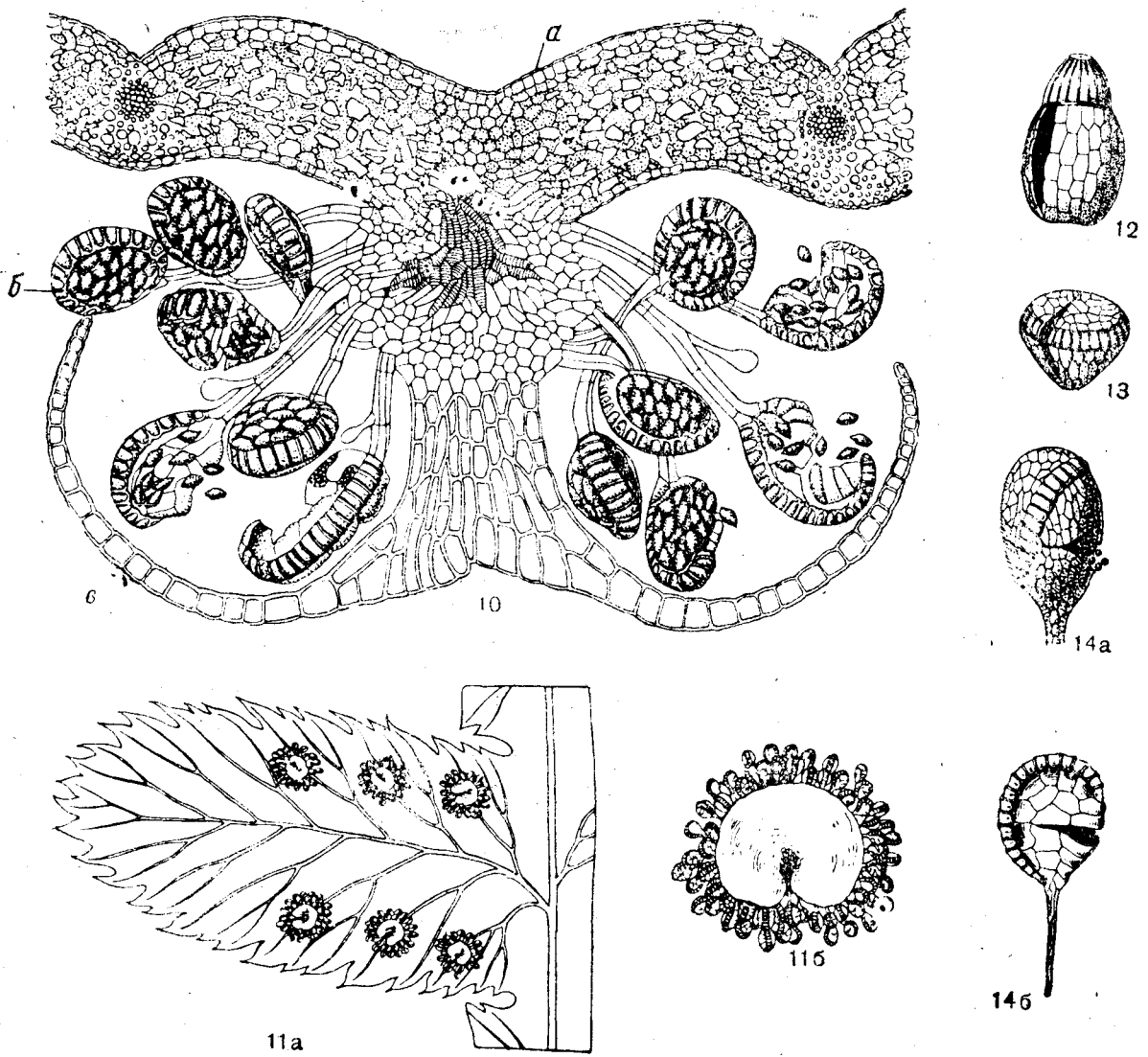


Рис. 10—14.

10 — поперечный разрез через сорус современного папоротника *Dryopteris filix mas*: а — листовая пластинка, б — спорангии, в — покрывальце (Кни). 11 — перышко современного папоротника *Dryopteris cristata* с сорусами, сидящими на боковых жилках: 11а — общий вид  $\times 7$ ; 11б — сорус, прикрытый покрывальцем,  $\times 16$  (Мадальский, 1954). 12 — спорангий *Schizaea* (Schimper u. Schenk, 1890). 13 — спорангий *Gleichenia* (Schimper u. Schenk, 1890). 14а — спорангий *Cyathea* (Schimper u. Schenk, 1890); 14б — спорангий *Polypodium* (Мадальский, 1954)

тетрады, и дистальную — наружную, которая более выпукла. Линия, соединяющая центральные точки (полюсы) проксимальной и дистальной сторон, является полярной осью, перпендикулярная ей линия — экваториальной осью. По этим линиям производится измерение спор (диаметров спор). При радиальном типе строения спора на внутренней (проксимальной) стороне несет на местах соприкосновения с соседними спорами три рубца, которые по мере созревания споры превращаются в трехлучевую щель — место прорастания споры. При билатеральном типе строения у споры имеется один линейный рубец, в дальнейшем превращающийся в однолучевую

щель. В связи с этим споры радиального типа можно называть трехлучевыми, а билатерального — однолучевыми.

Под понятием формы споры имеется в виду фигура споры как тела, зависящая от способа формирования в тетрадах. Основные формы при радиальном типе формирования — тетраэдральная, имеющая вид пирамиды с выпуклым основанием, и шаровидная, имеющая такой вид вследствие выравнивания угловатых форм тетраэдра. При билатеральном типе формирования основные формы — бобовидная и эллипсоидальная. Споры того и другого типа в результате всевозможных деформаций и степени

зрелости могут принимать различные формы и очертания. Так, например, споры треугольных очертаний из-за втягивания к центру сторон треугольника могут принять трехлопастное очертание. При описании ископаемых спор удобнее всего говорить не о форме, а об очертании спор, имея в виду их плоскостное изображение, т. е. проекцию на плоскости. У спор трехлучевого типа при правильном положении спор, т. е. при рассматривании их с проксимальной или дистальной стороны, основные очертания округлое и треугольное с разновидностями: округло-треугольное, трехлопастное и т. д. Трехлучевые споры одного и того же типа могут принимать разнообразные очертания, начиная от треугольно-округлого до трехлопастного. Кроме того, у спор трехлучевого типа при сплющивании часто образуются складки как на дистальной, так и на проксимальной сторонах.

У спор однолучевого типа основными очертаниями являются овальное — с проксимальной и дистальной сторон и бобовидное — при боковом положении. Изменению очертаний спор способствует наличие у некоторых спор более или менее заметно выраженной утоненной части экзины, расположенной на дистальной стороне и служащей для регулирования объема споры, в зависимости от содержания в ней клеточного сока. Утоненная часть обыкновенно ограничена складками, при высыхании споры она сжимается, что способствует изменению очертания вплоть до лодочкообразного (споры *Osmunda*). При наличии утоненной части экзины трехлучевые споры принимают эллиптические очертания, однолучевые споры принимают почти округлые очертания с многочисленными складками на экзине, скрывающими щель.

На основании накопившегося ископаемого палинологического материала можно установить, что спорам древних водорослей и папоротникообразных большей частью присущи округлые очертания. Преобладающее количество спор, обнаруженных в кембрийских и силурийских отложениях, а также в отложениях н. девона, имеют округлые очертания и неясно выраженную трехлучевую щель. У наиболее древних папоротников (*Todea*, *Osmunda*, *Angiopteris*) споры имеют округлые очертания. В мезозое отмечается большое количество спор с треугольным и округло-треугольным очертаниями и, наконец, в кайнозое, кроме спор треугольных очертаний, встречаются в изобилии бобовидные споры.

Тело споры состоит из ядра и протоплазмы, которую покрывают три оболочки. Первая оболочка (внутренняя) называется интиной, или

эндоспорием. Интина бесцветна, состоит из целлюлозы и в ископаемом состоянии большей частью разрушается так же, как и протоплазма.

Вторая оболочка — экзоспорий, или экзина. Она образована кутиноподобным веществом и в ископаемом состоянии сохраняется прекрасно. Чаще всего экзина у спор двуслойная, реже встречаются споры с трехслойной и многослойной экзиной. Наружный слой называется эктэксиной, внутренний — эндэксиной. В оптическом разрезе между линиями внутреннего и внешнего контуров, обозначающими толщину экзины, обычно хорошо заметна линия, отделяющая эктэксину от эндэксины. Слой между экт- и эндэксиной называется мезэксиной. Экзина спор или гладкая, или снабжена различными скульптурными образованиями в виде бугров, шипов, ямок, ребер, сетки с ячейками различной величины и т. п., в зависимости от чего различается экзина бугорчатая, шиповатая, ямчатая и т. п. Рисунок экзины обуславливается или скульптурными образованиями на ее поверхности, и тогда мы говорим о скульптуре, или внутренними элементами — тогда мы говорим о структуре и текстуре. Внешний контур споры всегда отражает скульптуру экзины. Структура и текстура на характере внешнего контура не отражаются. Некоторые споры с тонкой экзиной имеют толстую интину. Последняя, разрушаясь, часто разрывает экзину по одному из лучей щели. Очень многие ископаемые споры с тонкой экзиной несут на себе следы разрыва по лучам щели (*Coniopteris*, *Hymenophyllum*).

Третья оболочка спор — периспорий или эписпорий образуется из клеток, выстилающих спорангий. Некоторыми спорами этот материал поглощается при развитии, на других он сохраняется и образует своего рода оболочку. Периспорий большей частью покрывает тело споры в виде чехла и образует оторочку различной ширины. Можно выделить три типа периспория:

1) тонкопленчатый со сборками, морщинами, иногда выпуклыми складками, образующими сетку; оторочка в виде волнистой оборки различной ширины наблюдается главным образом у спор сем. *Polypodiaceae*; в ископаемом состоянии часто разрушается;

2) тонкопленчатый с более грубыми выростами (споры *Cystopteris*) или частой зернистостью; оторочка иногда не образуется; в ископаемом состоянии сохраняется лучше, чем периспорий первого типа;

3) пленчатый гладкий, несколько грубее описанных выше, образует по контуру широкую оторочку; наблюдается редко у спор сем. *Polypodiaceae* (*Lindsaia* и *Odontosoria*) и у

палеозойских и мезозойских спор типа *Euryzonotriletes* Naumova.

По-видимому, споры палеозойских и мезозойских папоротников имели более грубый и устойчивый периспорий, хорошо сохраняющийся в условиях фоссилизации и не разрушающийся при мацерации спор.

Основным морфологическим признаком каждой споры служит наличие щели, тип которой уже предопределен положением споры в тетраде материнской клетки. Для спор каждого вида характерна определенная форма щели — трехлучевая или однолучевая. Расположена щель всегда на проксимальной стороне. В большинстве случаев длина лучей щели, так же как и их положение (т. е. раскрыты они или сомкнуты), характеризует скорее всего различные степени зрелости спор.

Исследуя споры современных папоротников, приходилось у спор одного вида (в одном и том же препарате) наблюдать споры с лучами,ходящими до контура тела, и споры с лучами, равными половине радиуса. Иногда короткие лучи щели служат характерным морфологическим признаком, например, у мегаспоры *Salvinia* и *Azolla* — маленькая щель с очень короткими лучами. Щель может быть простой и окаймленной. Иногда окаймление щели зависит от толщины и скульптуры экзины. Тонкая экзина при раскрытой щели может отвернуться по краям и образовать кайму, рисунок которой обусловлен скульптурными образованиями на экзине. Окаймление щели выражается и линией, проходящей почти на равном расстоянии между лучами щели и сторонами треугольника с изгибом к центру споры. Иногда экзина у сомкнутой щели сминается таким образом, что при рассматривании в плане кажется, что щель состоит из нескольких продольных волнистых линий.

В некоторых случаях у спор с округлым, треугольно-округлым и треугольным очертанием лучи щели надвигают эктэксину к углам треугольника. В результате в плане видны или отворот экзины, выпуклой стороной направленный к центру споры, или развилка в концах лучей. На некоторых спорах приходилось наблюдать на экзине у контура щели трещину, перпендикулярную щели, отчего создается впечатление трехлучевой щели со слабо развитым третьим лучом (споры *Onoclea*). Цвет спор от бледно-желтого до коричневатого.

### Принципы систематики

Наиболее важными признаками для систематического подразделения папоротников являются тип развития спорангиев (эвспорангиатный или лептоспорангиатный) и связанное с ним

однослойное или многослойное строение стенки, моно- или гетероспоровость, характер группировки спорангиев и расположение их на листе, отсутствие или присутствие индустрия и характер его, наличие ножки у спорангия, положение и строение кольца.

Признаки, перечисленные вначале, положены в основу выделения более крупных подразделений, остальные — в основу более мелких (семейств и родов). Кроме того, существует еще целый ряд признаков: тип проводящей системы, характер листьев, строение гаметофита, также используемые для систематики. В принятой нами системе А. Л. Тахтаджана (1956) класс папоротников — *Filices* — делится на пять подклассов: 1) *Primofilices*, 2) *Ophioglossidae*, 3) *Noeggerathiidae*, 4) *Marattiidae* и 5) *Leptofilices*.

Подкласс *Primofilices*, известный только из палеозоя, характеризуется наиболее примитивной организацией. Спорангии одиночные, расположены на концах разветвленных побегов или примитивных листьев. Они обладают многослойной стенкой и раскрываются посредством верхушечной поры или продольной щели. Проводящая система — протостелическая, режесифоностелическая.

Подкласс *Ophioglossidae* характеризуется спорангиями с многослойной стенкой, возникшими из нескольких материнских клеток. Лист разделяется на резко различные стерильную и спороносную части, имеющие общий черешок. Спорангии расположены как на концах, так и вдоль жилок почти нацело редуцированной пластинки спороносной части листа; реже они сростаются в синангии. Гаметофит подземный. Этот изолированный подкласс включает только одно семейство, состоящее из трех родов.

Для подкласса *Noeggerathiidae* характерна разноспоровость. Листья резко диморфные, мега- и микроспорангии размещаются на одном и том же спорофилле. Стенки спорангиев многослойные. Подкласс целиком представлен ископаемыми видами, жившими в палеозое.

Подкласс *Marattiidae* имеет спорангии с многослойной стенкой, что заставляло ряд систематиков объединять их совместно с *Ophioglossidae* в один подкласс — *Eusporangiatae*. Однако иное расположение спорангиев, иная морфология листьев, более сложное строение проводящей системы и, наконец, наземный гаметофит заставляют выделять мараттиевые в самостоятельный подкласс. Спорангии у мараттиевых расположены на нижней поверхности листа, сростаясь в синангии, у некоторых видов они образуют сорусы. Листья крупные, с толстыми прилистниками, спороносные части листа не отличаются от стерильных или отли-



чаются лишь слегка редуцированной пластинкой. Подкласс включает одно семейство и более 10 родов, половина которых известна лишь в ископаемом состоянии.

Подкласс *Leptofilices* характеризуется спорами с однослойной стенкой, возникшей из одной клетки. Спорангии, как правило, собраны в сорусы, расположенные на нижней поверхности листа или вдоль его края. Подкласс разбивается на три порядка: *Filicales* (наиболее богатый семействами и родами), *Marsiliales* и *Salviniales*. Папоротники двух последних порядков отличаются разноспоровостью, тогда как представители *Filicales* являются моноспоровыми.

Порядок *Filicales* разбивается на 10—16 семейств (у разных систематиков по-разному), насчитывающих в общей сложности более 300 родов (с ископаемыми). В основу деления на семейства положены главным образом строение сорусов и спорангиев и особенности их размещения на листе (присутствие и характер индустрия, морфология кольца, наличие ножки), а также такие признаки, как характер стебля или стержня листа. Порядок *Marsiliales*, включающий одно семейство и два рода, отличается от порядка *Salviniales* наличием особых, замкнутых вместилищ для спорангиев — спорокарпиев, тогда как у *Salviniales* спорангии собраны в однополые сорусы. Порядок *Salviniales* включает два монотипных семейства.

Из сказанного выше ясно, что систематика папоротников основана главным образом на строении репродуктивных органов. Поэтому наиболее важным материалом для установления систематического положения ископаемых папоротников служат спороносные части листа, позволяющие давать точное родовое и видовое определение. В частности, таким образом было установлено несколько ископаемых родов сем. *Dipteridaceae*, представленного в современной флоре только одним родом. Кроме того, возможность извлечения спор из спорангиев и последующего их изучения позволяет установить связь между определенным типом спор, обычно встречающихся в рассеянном состоянии, и типом листа, и таким образом подойти к однозначной систематической номенклатуре для листьев и спор. Однако по этой линии сделано еще очень мало, что объясняется, с одной стороны, редкостью находок спороносных перьев, а с другой — недостаточным вниманием к подобному рода объектам со стороны палинологов, сосредоточивающих свои исследования на изучении рассеянных в горных породах спор и на сравнении их со спорами современных папоротников. Все же в настоящей работе описано более 10 родов папоротников, установленных по иско-

паемым остаткам спороносных листьев, несущих спорангии, из которых удалось выделить и описать споры.

Чаще других в ископаемом состоянии сохраняются остатки стерильных листьев папоротников, но из-за значительного размера до нас обычно доходят только небольшие фрагменты в виде отдельных перьев или их обрывков. Определение систематического положения папоротников в естественной системе по стерильным листьям и особенно по их фрагментам имеет ограниченные возможности. Лишь относительно небольшое число родов папоротников обладает определенной формой листьев или отдельных перьев, меняющейся в узких границах, как, например, папоротники сем. *Dipteridaceae*, также роды *Lygodium*, *Danaeopsis*, *Hymenophyllites*, *Azolla*, *Salvinia* и др.

Наблюдения над современными папоротниками показывают, что у большинства родов характер стерильных листьев очень изменчив, хотя вместе с тем различные роды нередко обладают стерильными листьями одного типа. Это вынуждает при определении многих отпечатков листьев прибегать к созданию формальных родов, основанных на определенной форме стерильных перьев. Особенно известны из них *Cladophlebis*, *Sphenopteris*, *Scleropteris* и др. В действительности тип перышек, положенный в основу рода *Sphenopteris* или *Cladophlebis*, может встречаться у папоротников совершенно различного систематического положения; особенно это касается р. *Sphenopteris*. Подобные формальные роды обычно пользуются очень широким стратиграфическим распространением, что также находит свое объяснение в том, что они искусственно объединяют стерильные листья папоротников различного систематического положения.

Вместе с тем существуют роды, установленные по какой-либо очень характерной форме стерильных перьев и перышек (*Weichselia*), которые, несомненно, со временем найдут свое прочное место в естественной системе, так как есть все основания полагать, что подобный тип перьев соответствует только одной естественной систематической единице. Изучение кутикулы, которое дает такие хорошие результаты для установления систематического положения остатков голосемянных растений, не может быть применимо к папоротникам, так как кутикула у большинства из них в ископаемом состоянии не сохраняется или разрушается при мацерации.

Важным признаком, позволяющим установить систематическое положение папоротников, является также анатомическое строение проводящей системы. Особенно хорошо изучено анатомическое строение прапапоротников, а



также папоротников семейств *Osmundaceae*, *Marattiaceae*, *Cyatheaceae*. В СССР изучение анатомического строения ископаемых папоротников пока еще не получило сколько-нибудь достаточного развития.

### Историческое развитие

Наиболее древней группой являются прапапоротники с рядом признаков (отсутствие настоящих листьев, одиночные спорангии, расположенные на концах разветвленных листоподобных ветвей, протостелическое, актиностелическое или переходное к сифоностелическому устройству проводящей системы), указывающих на непосредственную связь их с псилофитами. Прапапоротники появляются в ср. девоне, достигая наибольшего развития в карбоне, и вымирают в н. перми. Наиболее примитивно устроены роды *Protopteridium* и *Aneurophyton*, известные только из ср. девона и относимые рядом исследователей (Hirmer, 1927; Gothan и Weyland, 1954 и др.) еще к псилофитам. Они объединяются в порядок *Protopteridiales*. Симподиально ветвящиеся тонкие стебли *Protopteridium* несли боковые дихотомически разветвленные ветви, выполнявшие функции листьев. В верхней части находились перистораздельные, несколько уплощенные «плосковетки», на концах веточек которых сидели одиночные спорангии. Улиткообразная закрученность молодых спороносных ветвей придавала им сходство с листьями современных папоротников.

Другой примитивной группой является порядок *Cladoxylales*, представленный единственным родом *Cladoxylon* известным из ср. и в. девона и самых низов н. карбона. *Cladoxylales* обычно рассматривают как слепо оканчивающуюся ветвь, связанную с *Protopteridiales*.

Прапапоротники, объединяемые в порядок *Zygopteridales* (*Coenopteridiales*), отличаются более сложным строением. Они появляются в в. девоне и кончают свое существование в конце н. перми; наибольший расцвет их падает на каменноугольное время. Среди представителей этого порядка, охватывающего четыре семейства (*Stauropteridaceae*, *Zygopteridaceae*, *Botryopteridaceae* и *Anachopteridaceae*), можно обнаружить как формы с очень примитивными признаками, приближающими их к *Protopteridiales*, что указывает на происхождение их из этой группы, так и формы, близко стоящие к настоящим папоротникам. Так, у некоторых *Zygopteridales* (например, *Stauropteris*) еще нет настоящих листьев, и их заменяет система многократно радиально разветвленных ветвей. У других (сем. *Botryopteridaceae*) ветвление при-

обретает дорсовентральную организацию, сами ветки уплощаются, конечные веточки сростаются друг с другом краями, создавая листоподобные органы (*Corynopteris*). У среднекаменноугольного рода *Anachopteris* мы встречаем настоящие листья с перьями, расположенными в плоскости стержня.

Спорангии у *Zygopteridales* еще занимали конечное положение; они имели толстые многослойные стенки и толстые ножки. У некоторых форм одиночное расположение спорангиев в результате страстания ножек сменилось пучкообразным (*Etapteris*). Только у среднекаменноугольного р. *Anachopteris* спорангии были с однослойной стенкой, сросшиеся в синангии. Для раскрытия служила или верхушечная пара, или группа клеток, группирующихся в полосу, — род примитивного кольца. Все *Zygopteridales* были равноспоровыми.

Четвертым порядком прапапоротников является *Archaeopteridales*, представленный несколькими родами, из которых наиболее известен *Archaeopteris* с разными спорами. *Archaeopteris* приобретает необычайно широкое распространение по всему земному шару в в. девоне, вследствие чего верхнедевонские флоры часто именуются археоптерисовыми. В начале н. карбона род этот вымирает. Многие исследователи рассматривают археоптерисовые как исходную группу, из которой произошли примитивные семенные растения. Однако отнесение археоптерисовых непосредственно к голосеменным растениям будет неправильным, так как, несмотря на разноспоровость, семязачатка у археоптериса еще не было.

В каменноугольное время появляются другие крупные систематические группы папоротников, как эвспорангиатные, так и лептоспорангиатные. Эвспорангиатные папоротники представлены мараттиевыми, получившими широкое развитие во второй половине каменноугольного и в первой половине пермского периодов в пределах вестфальской палеофлористической области, соответствующей тропическому поясу того времени. Из отложений этого времени известны остатки как стволов (*Psaronius*, *Caulopteris*), так и стерильных и спороносных листьев (*Acitheca*, *Asterotheca*, *Ptychocarpus*, *Eupecopteris* и др.). Новая вспышка в развитии мараттиевых падает на верхнетриасовую и нижнеюрскую эпохи (*Danaeopsis*, *Marattiopsis*, *Bernoullia*). В верхнемеловых и третичных отложениях остатки мараттиевых встречаются очень редко, видимо, ареал их сильно сократился. В настоящее время мараттиевые представляют обособленную реликтовую группу, распространенную в тропическом поясе преимущественно ю.-в. Азии.

На происхождение мараттиевых из какой-то группы прапапоротников указывает ряд признаков: протостелическое строение молодого стебля, позднее сменяющееся диктиостелическим, многослойность стенки спорангиев, их одновременное созревание. Вместе с тем мараттиевые уже лишены конечного расположения спорангиев, которые находятся на нижней поверхности хорошо развитых листьев; у большинства форм спорангии срастаются в синангии.

Другая группа эвспорангиатных папоротников — порядок *Ophioglossales* (ужовниковые) — также имеет примитивные черты строения (проводящие пучки, подходящие к основаниям спорангиев, верхушечное положение части спорангиев у *Botrychium*), дихотомическое ветвление листа на стерильную и спороносную части, примитивно устроенные гаметофиты, сближающие их с прапапоротниками и псилофитами. С другой стороны, они несут признаки высокой специализации, представляя собой пример растений с неодинаково продвинутой эволюцией отдельных органов.

Несмотря на то, что остатки ужовниковых из палеозоя не известны (за исключением находок изолированных спор в пермских отложениях), можно предполагать, что эта группа появилась уже в карбоне, возникнув из какой-либо ветви прапапоротников. Начиная с триаса, споры *Ophioglossales* встречаются довольно часто, однако вегетативные остатки найдены только в эоцене Италии. Быть может, это связано с тем, что мы еще не умеем отличать их от вегетативных частей других папоротников, а также тем, что они всегда занимали очень незначительное место в составе растительности прошлых эпох, подобно тому месту, какое они занимают и в современной растительности.

Из лептоспорангиатных папоротников в каменноугольных отложениях известны остатки, несомненно, принадлежащие осмундовым, схизейным, глейхениевым и, пожалуй, гименофилловым. Особенное разнообразие в в. палеозое получают осмундовые (ископаемые стволы *Petcheropteris*, *Thamnopteris*, *Zalesskya* и др., спороносные листья *Discopteris*, *Kidstonia*). Широким распространением пользуются они и в мезозое (споры *Osmundites*, спороносные листья *Todites*, *Osmundopsis*, стерильные листья — значительная часть *Cladophlebis*), постепенно убывая в количестве и видовом разнообразии к третичному периоду. В настоящее время осмундовые представлены всего тремя родами (рис. 15).

Строение осмундовых обнаруживает ряд черт (отсутствие настоящего кольца, возникновение спорангиев из группы клеток, строение гаметофита), заставляющих сближать их с маратти-

евыми и помещать между эвспорангиатными и лептоспорангиатными папоротниками. Видимо осмундовые и мараттиевые произошли от близких групп прапапоротников. Некоторые исследователи (Kräusel, 1950) производят их даже непосредственно от мараттиевых.

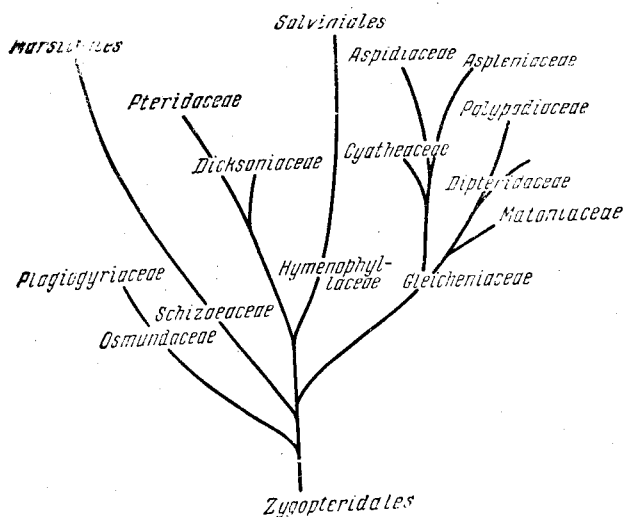


Рис. 15. Схема филогении лептоспорангиатных папоротников (А. Л. Тахтаджан)

Схизейные (*Senftenbergia*); представлены в палеозое менее разнообразно, чем осмундовые в последнее время к ним стали относить также стволы *Megaphyton* и спороносные листья *Dactylothea*. Широкое развитие они получают в мезозое, особенно во второй его половине, что удалось установить по распространению как остатков спороношения, так и изолированных спор. С третичного периода ареал их сужается, и в настоящее время они обитают преимущественно в тропиках. Схизейные имеют ряд общих черт с осмундовыми и, видимо, произошли от близких групп прапапоротников.

Глейхениевые представлены в карбоне только р. *Oligocarpia*, принадлежность которого к этому семейству недавно подтверждена работой Аббота (Abbot, 1954). Принадлежность таких родов, как *Monocarpia* (в. карбон Суматры), *Shansitheca* (в. карбон — пермь Китая), к сем. Gleicheniaceae твердо не доказано. Редкие находки известны из триаса и юры. Однако наиболее широкое распространение, охватывающее почти весь земной шар, включая и области, лежащие за полярным кругом (Гренландия, Якутия), глейхениевые получили в меловом периоде; в последующем — третичном — периоде резко сократились ареал их распространения и видовое разнообразие. В настоящее время глейхениевые произрастают только в тропиках. По

строению и расположению спорангиев они близки к осмундовым, но, с другой стороны, обнаруживают сходство с Cyatheaceae, Matoniaceae и Polypodiaceae.

Остатки гименофилловых встречаются в ископаемом состоянии очень редко, хотя первые находки известны уже из среднекаменноугольных отложений. Видимо, тонкая однослойная пластинка гименофилловых представляет собой неблагоприятный объект для захоронения. Имеющийся материал не дает возможности наметить периоды их максимального развития. Можно предполагать, что такими периодами являлись эпохи наблюдавшегося распространения влажного океанического климата, например н. и ср. юра, поскольку современные гименофилловые в основном гигрофиты и частично эпифиты. На это указывает изученное для территории СССР распространение спор гименофилловых (*Hymenophyllum* и *Trichomanes*), максимум которого падает на верхнетриасовые и юрские отложения. Гименофилловые имеют сходные черты строения со схизейными и глейхениевыми, что указывает на их общее происхождение.

Остальные семейства лептоспорангиатных папоротников появились в разные периоды мезозоя. Наибольшего развития в мезозое достигали Dipteridaceae, Matoniaceae, Dicksoniaceae и Cyatheaceae.

Диптеридиевые, появившись в в. триасе, сразу же достигли своего максимального развития и распространения, но уже начиная с в. юры количество их резко уменьшается, в мелу они встречаются очень редко, а среди третичных отложений остатки их пока не найдены. В настоящее время диптеридиевые представлены единственным родом *Dipteris*, обитающим в ю.-в. Азии. Dipteridaceae тесно связано с Polypodiaceae, и некоторые систематики не выделяют их в качестве самостоятельного семейства. Видимо, диптеридиевые имеют общее с ними происхождение, представляя боковую ветвь, возникшую в начале мезозоя и быстро угасшую.

Матониевые имеют сходную историю. Они появились в в. триасе одновременно с диптеридиевыми, однако эпоха их максимального разнообразия и широкого географического распространения была несколько более продолжительной, охватив юрское и нижнемеловое время. В третичных отложениях их остатки пока не найдены. В настоящее время матониевые представлены двумя родами, сохранившимися так же, как и *Dipteris*, только на ю.-в. Азии. Отсутствие остатков как матониевых, так и диптеридиевых среди третичных отложений объясняется, видимо, тем, что к тому времени

оба семейства резко сократили свой ареал, сохранившись лишь в тропическом поясе, и то, очевидно, лишь в пределах Азии. Континентальные же третичные отложения этих районов изучены еще очень плохо.

У матониевых существует ряд признаков в строении листьев, соросов и спорангиев, общих с глейхениевыми. Находки глейхениевых (*Oligocarpia*) в палеозое заставляют производить матониевых от них, а не наоборот, как это делает Крёйзел (Kräusel, 1950).

Широким распространением преимущественно в середине мезозоя пользовались и два близких между собой семейства диксониевых и цаетейных. Буквально космополитное распространение получил в юрское время р. *Coniopteris*, обычно связываемый с диксониевыми. Начиная с верхнемеловой эпохи, оба семейства резко сокращают свой ареал, сохраняясь только в тропических областях, где мы находим их в настоящее время. Оба эти семейства обладают общими признаками с глейхениевыми и, видимо, имеют общее происхождение.

Семействами, хотя и появляющимися в мезозое, но получающими свое основное развитие в третичном периоде и в современную эпоху, являются Pteridaceae, Aspidiaceae и Polypodiaceae. До недавнего времени все эти папоротники объединялись в одно сем. Polypodiaceae, внутри которого выделялись отдельные подсемейства. Следует отметить, что число новых семейств, выделенных из сем. Polypodiaceae в его прежнем широком понимании, сильно меняется в зависимости от взглядов тех или иных систематиков. В настоящей работе принята точка зрения А. Л. Тахтаджана (1956).

Интересно отметить, что у этих групп папоротников, как, впрочем, и у некоторых других, споры встречаются, как правило, в несколько более древних отложениях, чем остатки листьев. Так, споры Pteridaceae известны с триаса, споры Aspidiaceae — с юры, а отпечатки листьев обоих семейств удастся обнаружить только в нижнемеловых отложениях.

А. Л. Тахтаджан полагает, что Aspidiaceae произошли от Cyatheaceae, а Pteridaceae — от наиболее примитивных Dicksoniaceae, с которыми они связаны через роды *Culcita* и *Dennstaedtia*; сем. Polypodiaceae он связывает с Matoniaceae, считая, что оба они возникли от Gleicheniaceae (рис. 15).

Разноспоровые водяные папоротники, представленные двумя порядками — Marsiliales и Salviniiales, известны с конца мезозоя, но их остатки широко распространены только в третичных отложениях. А. Л. Тахтаджан, отмечая сходство в строении листьев и стебля марсилиевых, а также спорангиев на ранней стадии их



развития с соответствующими органами схизейных, производит марсилиевые от этих последних. Сальвиниевые, видимо, происходят от Нупенорфиллацеае.

### Экология и биологическое значение

Папоротники представляют большую группу, насчитывающую более 10 000 современных видов и не менее 2000—3000 ископаемых.

Значение папоротниковых в современной растительности сравнительно невелико. Только под тропиками, в условиях высокой и постоянной влажности, они достигают большого разнообразия и нередко бывают представлены древовидными формами с неразветвленным высоким (до 10—12 м) стволом, покрытым чехлом из воздушных корней, с пучком огромных листьев на верхушке. Наибольшим богатством папоротников отличаются горные леса Малакки, Индонезии и других тропических областей, расположенных в зоне высокой и равномерной влажности. Здесь мы встречаем настоящие леса древовидных папоротников. В этих районах сохранились реликты многих мезозойских папоротников (*Matoniaceae*, *Gleicheniaceae*, *Dipteridaceae*), ранее широко распространенных почти по всему земному шару. В области тропических лесов, покрывающих низменности, папоротники представлены преимущественно мелкими формами, среди которых преобладают эпифиты. В области умеренного и умеренно-теплого климата распространены почти исключительно травянистые формы папоротников, со стеблем в виде корневища, которые произрастают под пологом хвойных или лиственных лесов, защищающих их от солнечных лучей.

Ксерофитные папоротники довольно редки, некоторые из них растут на скалах и каменистых склонах, другие являются эпифитами тропических лесов, порой страдающими от недостатка влаги. Ксерофитные папоротники отличаются небольшими, сравнительно жесткими листьями, покрытыми преимущественно с нижней стороны густыми волосками или слоем воска. Ксерофитные формы распространяются далеко на север в области Северного Урала и Якутии.

Известны водяные папоротники (*Marsiliaceae*, *Salviniaceae*, *Azollaceae*), населяющие пресные воды, представленные небольшим числом видов, но с очень широким, хотя и прерывистым распространением. Соленой воды папоротники избегают. Только *Acrostichum aureum* (сем. *Pteridaceae*) с листьями длиной до 3—4 м произрастает в зоне мангровых зарослей.

С точки зрения филогении папоротники представляют огромный интерес, так как именно они явились той группой, от которой произошли голосеменные растения, давшие в свою очередь покрытосеменные.

### Геологическое значение

В прошлые геологические эпохи папоротники играли значительно большую роль. Особенно видное место они занимали в растительности в палеозоя и почти всего мезозоя вплоть до верхнемеловой эпохи, начиная с которой быстрое развитие покрытосеменных оттеснило папоротники на второй план. Остатки папоротников, чаще всего представленные отпечатками обрывков крупных, сложно рассеченных листьев, часто встречаются в континентальных, преимущественно угленосных отложениях в палеозоя и мезозоя и являются ценным палеонтологическим материалом для определения геологического возраста вмещающих отложений. Следует отметить, что для большей части мезозоя (триас — н. мел) остатки листьев папоротников служат наиболее ценным материалом для определения возраста по сравнению с остатками других групп растений (гинкговые, цикадофиты, хвойные) вследствие большего разнообразия листьев и значительной изменчивости их во времени.

Такое же важное значение для стратиграфии имеет и изучение спор папоротников, составляющих значительную часть спорово-пыльцевых спектров мезозоя. Можно утверждать поэтому, что для разработки стратиграфии континентальных мезозойских отложений при помощи палеоботанического метода папоротники представляют наиболее ценную группу.

Видную роль играют остатки папоротников и для разработки стратиграфии континентальных отложений в палеозоя, но здесь наряду с ними не меньшее значение имеют остатки птеридоспермов, не отличимых в ряде случаев по характеру своих листьев от папоротников, а также остатки плауновых и кордаитовых.

Остатки папоротников помогают выяснению климатических условий прошлого. Наблюдения над условиями произрастания современных папоротников показывают, что подавляющему большинству их необходим влажный океанический климат с небольшими колебаниями температуры. Большинство папоротников — тенелюбы. Вместе с тем многие папоротники не требуют высоких температур и могут произрастать даже вблизи ледников (Нов. Зеландия, Огненная Земля), но в условиях влажного морского климата. Поэтому избыток остатков папоротников в отложениях прошлого может



свидетельствовать о влажном климате с резкими температурными колебаниями. Папоротники могли в изобилии произрастать и в умеренном, и в жарком климате, как показывают многочисленные остатки их, встречающиеся в одно-возрастных отложениях под различными широтами.

Находки стволов древовидных папоротников

указывают на более жаркий климат. Об этом свидетельствует распределение находок древовидных папоротников среди юрских и нижнемеловых отложений Евразии, тяготеющих к центральной и южной частям этого материка и отсутствующих на севере (Якутия, Земля Франца Иосифа, Шпицберген).

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### ПОДКЛАСС PRIMOFILICES. ПРАПАПОРОТНИКИ<sup>1</sup>

Древнейшие папоротникообразные растения, существовавшие, по-видимому, с начала среднего девона до конца ранней перми, характеризовались разнообразным, но в большинстве еще отличным от настоящих папоротников обликом, архаичным, но уже довольно усложненным анатомическим строением древесины, примитивными листовыми органами и достаточно своеобразным строением генеративных органов. Стволы у большинства прапапоротников вильчато разветвлены в нижней части, а у наиболее древних форм также и в более высоких их частях. У более поздних прапапоротников, начиная с позднедевонских, дихотомирование базальной части побегов сочетается с дихоподиальным, симподиальным и моноподиальным ветвлением всех остальных их элементов. Соответственно с характером ветвления побегов и их биологическим типом одни из прапапоротников имели облик дихотомически кустистых, другие — облик древесных, третьи — лианоподобных, четвертые — стелющихся форм.

Таким образом, при весьма архаичном внешнем облике, в чем, несомненно, сказывалось их близкое родство с некоторыми высокоорганизованными псилофитами, например с *Pseudosporochnus*, прапапоротники вместе с тем характеризовались уже достаточно прогрессировавшим, усложненным внутренним строением стволов. Если у наиболее древних — среднедевонских — прапапоротников стела была еще примитивной, представляя протостелу, как у риниевых, то у более поздних форм наблюдаются различные стадии развития актиностелы, и она приобретает продольные грани, становясь в разрезе лучистой (обычно трехлопастной), чем она приближается к строению древесного цилиндра настоящих папоротников, обладающих амфилоидной стелой, либо полистелой. В древесном цилиндре всех прапапоротников сердцевина

отсутствовала. Первичная древесина у них была окружена хорошо развитой вторичной древесиной, состоявшей из лестничных и точечных трахейд и сердцевинных лучей, без всяких признаков годичных колец. Вторичная древесина была окружена кольцом флоремы (луба). На остатках стволов многих прапапоротников часто наблюдается своеобразная сетчатая скульптура типа *Dictyoxylon*, представляющая отпечаток густой сети соединительных лубяных волокон. Листовые органы у прапапоротников, за немногими исключениями, также носят примитивный характер. У наиболее древних из них (*Protopteridium*, *Aneurophyton*) дифференциация между осями и листьями еще не проявилась; конечные, рассеченные на узкие доли элементы их побегов, имеющие внешнее сходство с перышками, в действительности не имеют проводящих пучков перышек и по своему анатомическому строению не отличаются от осей более низких порядков. У верхнедевонских прапапоротников листовые органы уже отчетливо дифференцировались от осей, но вначале имели еще весьма примитивный облик — вид узких пластинок с одной или немногими веерно расходящимися тонкими жилками (*Rhacophyton*, *Svalbardia*, *Dimeripteris*, *Aphlebiopteris* и др.). Наиболее полного развития достигли листовые органы у *Meristopteris* и *Archaeopteris*, перышки которых имели уже достаточно широкую пластинку. У многих прапапоротников листовые органы были расположены на осях не в одной плоскости с ними, а под самыми различными углами, иногда даже пучками или розетками (*Chacassopteris*). Лишь у позднедевонских *Meristopteris* и *Archaeopteris* довольно большие перышки находились в одной плоскости с осью, образуя крупные, плоские, перистые листья, не отличимые от аналогичных листьев настоящих папоротников. Вместе с тем у большинства каменноугольных прапапоротников листья имели характер почти редуцированных, очень

<sup>1</sup> Составил Г. П. Радченко.

мелких и узких пластинок. Генеративные органы у прапапоротников представляют собой собрания спорофиллов в виде метелок или рыхлых колосков, которые расположены чаще на верхушках конечных разветвлений побегов или (реже) обособляются в виде своеобразных придатков в различных частях побега; и то, и другое совершенно необычно для настоящих папоротников. Спорангии у всех прапапоротников без кольца, с многослойной оболочкой, почему их часто называют эвспорангиатными растениями. В подавляющем большинстве прапапоротники характеризуются изоспоровостью, т. е. однотипностью спорангиев у каждого индивидуума, а также верхушечным их растрескиванием. У некоторых форм особенно каменноугольных, наблюдается развитие синангиев.

Из приведенной общей характеристики прапапоротников можно видеть, что относимые к этой группе формы настолько значительно отличаются одна от другой, что их подразделение на естественные порядки и семейства представляется делом очень трудным, тем более, что не всегда можно уловить генетические соотношения между отдельными родами внутри этой группы. Несомненно, что древнейшие прапапоротники филогенетически очень близки

к некоторым псилофитам, а более поздние их представители в ходе эволюции постепенно вырабатывали черты, сближавшие их с настоящими папоротниками. Впрочем, исходными формами для последних были, очевидно, лишь некоторые, наиболее пластичные в эволюционном смысле формы прапапоротников, тогда как остальные продолжали составлять в позднем палеозое изолированную группу, полностью угасшую в самом начале перми. Весьма вероятно, что от некоторых прапапоротников произошли также семенные папоротники, или птеридоспермы.

Различными исследователями предложено несколько систем классификации и подразделения подкласса *Primoofilices* на порядки и семейства. Наиболее дробную систематику этого подкласса разработал недавно Немейц (Nemejč, 1950), предложивший разделить подкласс на семь порядков, причем порядок *Zygopteridae*, не входящий в указанные семь порядков, он отнес к настоящим папоротникам (подкласс *Filicinea* по Немейцу). В настоящем руководстве принята классификация прапапоротников по системе А. Л. Тахтаджана (1956), разделяющего этот подкласс на четыре порядка.

## ПОРЯДОК PROTOPTERIDIALES. ПРОТОПТЕРИДИЕВЫЕ<sup>1</sup>

Древнейшие прапапоротники, время существования которых ограничивалось пределами среднего и позднего девона и самым началом карбона. Растения, объединяемые этим порядком, имели наименьшее сходство с настоящими папоротниками, а р. *Protopteridium*, кроме того, сохранял еще и отчетливые черты псилофитов. Вторичные разветвления побегов обнаруживают у одних форм тенденцию располагаться в одной плоскости по типу перистых листьев папоротников, у других они разветвляются дихотомически, образуя кустистые побеги. Ни у одного растения данного порядка не развилась настоящая листовая пластинка, а у представителей сем. *Protopteridiaceae* конечные перышкообразные элементы побега лишь имитируют своим обликом настоящие перышки и, в отличие от них, не имеют проводящей системы, будучи, следовательно, близки еще к эмергенцам псилофитов. Способ разветвления конечных участков побега также отличен от разветвления в одной плоскости сложных листьев настоящих папоротников. Эти части побега разветвляются в трех направлениях, поэтому некоторые исследователи называют их «листьями в пространстве». Спороносные органы соб-

раны в метелки или пучки, расположенные либо на верхушечных частях растений, как у псилофитов (*Protopteridium*) или у археоптерисов (*Svalbardia*), либо обособляются в виде метельчатых придатков к вегетативным перьям (*Aneurophyton*, *Rhacophyton*). Спорангии многослойные, мелкие, с апикальным (верхушечным) растрескиванием. Гетероспория не доказана. Анатомическое строение осей своеобразное: сердцевина отсутствует, две или три протоксилемы (первичная древесина) окружены вторичной древесиной, состоящей из точечных и лестничных трахеид и сердцевинных лучей, окруженных кольцом флоэмы.

Систематическое положение и филогенетическое значение растений, объединяемых в порядок *Protopteridiales*, получило некоторую ясность только в самое последнее время. За время длительного изучения растений этой группы с конца прошлого столетия было высказано уже немало различных взглядов на их природу и систематическую принадлежность. Было установлено не менее девяти родов, из которых в настоящее время некоторыми палеоботаниками признаются только четыре, другими пять-шесть родов. Почти единодушно установленные ранее роды *Hostimella* Potonié et Bernard и *Milleria* Lang включают теперь в объем

<sup>1</sup> Составили А. Р. Ананьев и Г. П. Радченко.

рода *Protopteridium* Krejčí; р. *Cephalopteris* Nathorst присоединяют к р. *Rhacophyton* Krejčí; а р. *Eospermatopteris* Goldring, по предложению Крейзеля и Вейланда (Kräusel u. Weyland, 1935), присоединен к р. *Aneurophyton* Kräusel et Weyland. Крейзель и Вейланд (1941) указали на недопустимость считать роды *Rhacophyton* и *Cephalopteris* настоящими папоротниками и, основываясь на морфологическом и анатомическом сходстве этих растений с родами *Aneurophyton* и *Protopteridium*, высказались за обособление всей этой примитивной группы из четырех родов в особый порядок Aneurophytales. Однако Хёг (Hoeg, 1942), найдя известное морфологическое сходство растений родов *Protopteridium*, *Aneurophyton*, *Rhacophyton*, *Dimeripteris*, *Eospermatopteris* и *Svalbardia* с высокоорганизованным псилофитом *Pseudosporochnus*, а по органам спороношения приближающихся к прапапоротнику *Archaeopteris*, предложил выделить группу перечисленных родов в новый порядок Protopteridiales, с полным основанием включив его в подкласс Primofilices. В самое последнее время Леклерк (Leclercq, 1951) внесла существенные уточнения в диагноз р. *Rhacophyton*, особенно в части анатомического строения стволов этих растений, и нашла возможным сблизить этот род с карбоновыми прапапоротниками порядка Zygopteroideae, рассматривая его в качестве ближайшего предка семейств Clepsydaceae и Eptopteridaceae, подтвердив таким образом давно уже высказанное Хирмером (Hirmer, 1927), предположение о тесных родственных связях между *Rhacophyton* и *Cephalotheca* (которые теперь рассматриваются как синонимы родового названия *Rhacophyton*) с Zygopteroideae.

В настоящем руководстве принята наиболее распространенная точка зрения на систематическое положение Protopteridiales, высказанная Хёгом. Принятая здесь систематика внутри этого порядка (разделение на семейства) не является общепризнанной и, по-видимому, в достаточной мере условная, хотя она и отражает специфические особенности различных родов, включаемых в этот весьма разнородный порядок. Выделяют следующие четыре семейства: Protopteridiaceae, Aneurophytaceae, Rhacophytaceae и Svalbardiaceae.

#### СЕМЕЙСТВО ПРОТОПТЕРИДИАЦЕАЕ<sup>1</sup> KRÄUSEL ET WEYLAND, 1941

Растения небольшого и среднего размера, напоминают своим внешним видом голые (без шипов) псилофиты, от которых отличаются

<sup>1</sup> Составил А. Р. Ананьев.

более сложным анатомическим строением стволов и тонкоперисто расчлененными верхушками побегов, несущими на несколько вогнутой внутрь стороне многочисленные узкие спорангии. Единственный в этом семействе р. *Protopteridium* ввиду своей удивительно простой морфологии долгое время считался принадлежащим морским водорослям. Потонье и Бернар (Potonié et Bernard, 1904) впервые утвердили его наземную природу, отнеся к собирательному роду *Spiropteris* и считая, что давать специальное название верхушечным перисто разделенным частям побегов, часто встречаемым в спирально свернутом состоянии, преждевременно. Критический пересмотр богемской флоры позволил Крейзелю и Вейланду (1933) восстановить первоначальное родовое название *Protopteridium* Krejčí и присоединить к этому роду также остатки, описанные Потонье и Бернаром как *Hostimella hostimensis* Potonié et Bernard, которые оказались различными частями того же растения *Protopteridium hostimense* Krejčí.

Семейство включает один род с пятью видами, распространенными отчасти в н. и ср. девоне Азии, но главным образом в ср. девоне Европы и С. Америки.

*Protopteridium* Krejčí, 1880 (*Ptilophyton thomsoni* Dawson, 1878; *Hostimella hostimensis* Potonié et Bernard, 1904; *Spiropteris hostimensis* Potonié et Bernard, 1904; *Milleria* Lang, 1926). Тип рода — *Protopteridium hostimense* Krejčí, 1880; живет, Чешский (Богемский) массив. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные побеги, споры. Изучена анатомия стержней. Растения простого внешнего вида, типа *Hostimella*, представляющие дихотомически разветвленные голые побеги, верхние части которых разветвляются дихоподиально, а иногда кажутся даже перисто разделенными. Эти верхушечные части побегов часто наблюдаются в отпечатках спирально свернутыми (в стадии распускания), как это обычно имеет место у папоротников. Наибольшая известная длина побегов достигает 42 см, но, возможно, она относится только к отдельным участкам растения. В пазухах отдельных разветвлений наблюдаются, как у некоторых псилофитов, «почковидные выросты». На самых верхушках фертильных побегов расположены удлиненные или линейные спорангии длиной 3—6 мм и шириной менее 0,5 мм. Удивительно простой внешний вид растения сочетается с достаточно сложным анатомическим строением стволов и стержней, приближающимся к строению стволов каменноугольного птеридосперма *Lyginodendron*. Первичная ксилема с двумя или тремя неправильными лопастями (лучами) окружена хорошо развитой вторичной

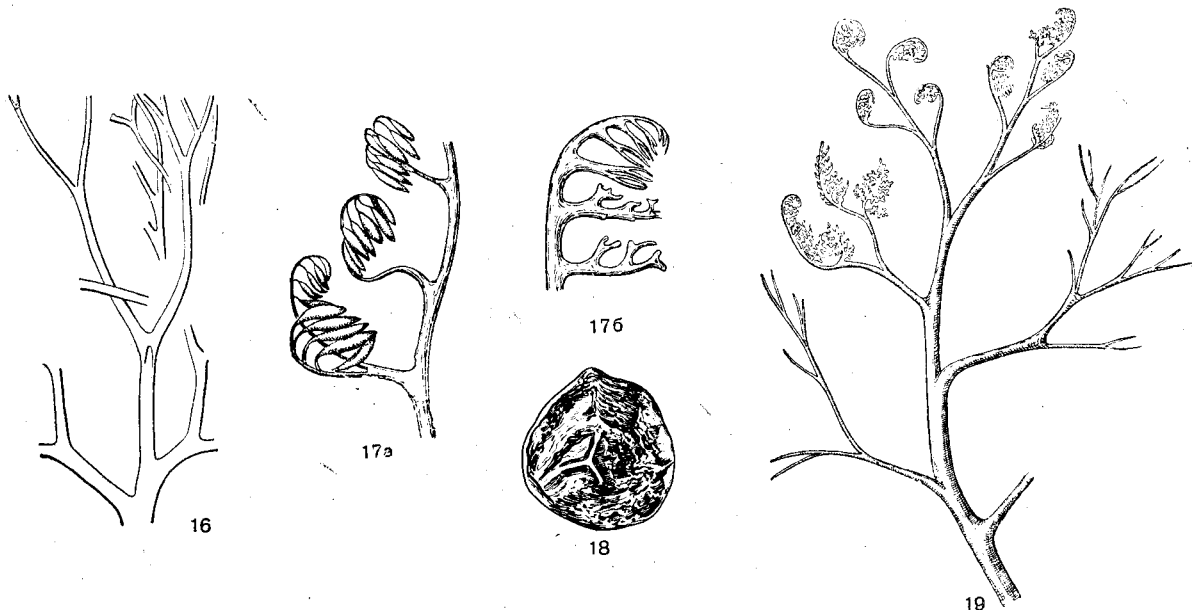


Рис. 16—19.

16 — *Protopteridium hostimense* (Krejčí) Kräusel et Weyland: участок стерильного побега; ср. девон, Богемский массив, Чехословакия (Potonié et Bernard, 1904). 17 — *Protopteridium hostimense* (Krejčí) Kräusel et Weyland: 17a — участок спороносного побега, увел.; 17b — рассеченная часть стерильного побега, увел.; ср. девон, Богемский массив, Чехословакия (Kräusel u. Weyland, 1933). 18 — *Protopteridium minutum* Halle: спора, ср. девон, Юннань, Китай (по фотографии Halle, 1927). 19 — *Protopteridium hostimense* (Krejčí) Kräusel et Weyland: реконструкция побега, 1/2; ср. девон, Эльберфельд, Германия (Kräusel u. Weyland, 1933)

ксилемой, состоящей из лестничных и точечных трахеид и сердцевинных лучей. Споры трехлучевые, диаметром от 30 до 60  $\mu$ , округлые и треугольно-округлые. Экзина довольно тонкая, с неравномерно расположенными небольшими шипами, различными по величине (рис. 16—19; табл. XXVI, фиг. 7, 8). Пять видов. Н. и ср. девон. Низы (?) ср. девона окрестностей Красноярска; н. (?) девон Китая (провинция Юннань), ср. девон (живет) Чехословакии, Рейнской обл., Бельгии и Шотландии.

#### СЕМЕЙСТВО ANEUROPHYTACEAE<sup>1</sup> KRÄUSEL ET WEYLAND, 1941

Растения крупные, внешним видом напоминают древовидные папоротники, с прямым колоннообразным стволом, несущим в верхней части крону из многочисленных перистообразных разветвлений, напоминающих сложные перистые листья папоротников. Однако отсутствие у данных растений различия в анатомическом строении между разветвлениями различных порядков, вплоть до самого последнего, может указывать на их близость к псилофитам, хотя по своему внешнему виду и более сложному

анатомическому строению они, конечно, являются несравненно более высокоорганизованными растениями. Ошибочно относившийся ранее к семенным растениям девонский род *Eospermatopteris* Goldring по новым данным должен быть присоединен к р. *Aneurophyton* Kräusel et Weyland. Образования, которые рассматривались как семена *Eospermatopteris*, оказались спорангиями, содержащими споры. С другой стороны, эти семяноподобные спорангии никогда не были найдены в непосредственной связи с самим растением. Семейство включает один род, распространенный в ср. девоне по всему северному полушарию (Азиатская часть СССР, Европа и С. Америка). Достоверных находок в в. девоне сделано не было.

*Aneurophyton* Kräusel et Weyland, 1923 (*Eospermatopteris* Goldring, 1924). Тип рода — *Aneurophyton germanicum* Kräusel et Weyland, 1923; ср. девон, Эльберфельд (Рейнская обл.), Германия. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные ветви, окаменелые стволы, споры. Растения облика древовидного папоротника с толстым, прямым колоннообразным стволом и пышной кроной, образованной многочисленными перистоподобными разветвлениями. Стерильные разветвления,

<sup>1</sup> Составил А. Р. Ананьев.



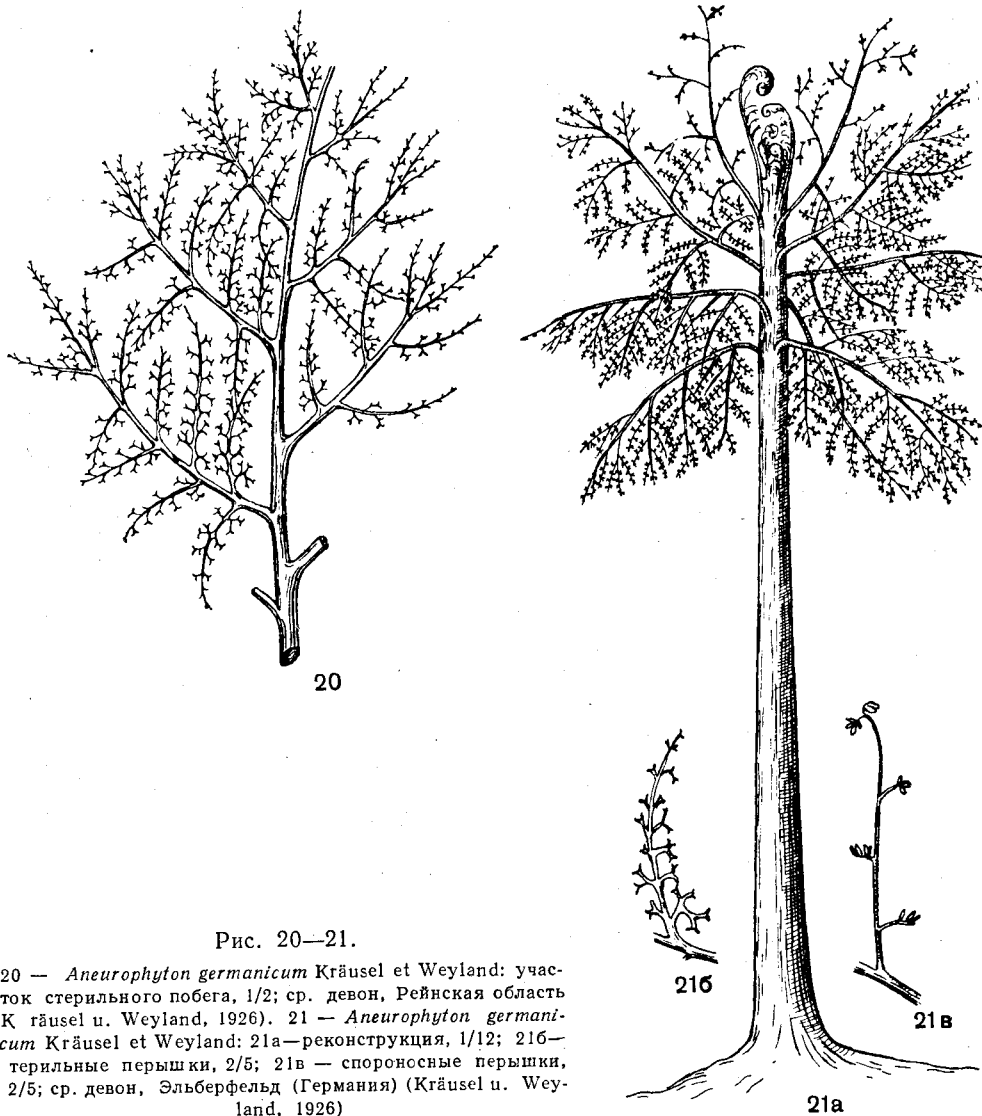


Рис. 20—21.

20 — *Aneurophyton germanicum* Kräusel et Weyland: участок стерильного побега, 1/2; ср. девон, Рейнская область К räusel и. Weyland, 1926). 21 — *Aneurophyton germanicum* Kräusel et Weyland: 21a—реконструкция, 1/12; 21б—терильные перышки, 2/5; 21в — спороносные перышки, 2/5; ср. девон, Эльберфельд (Германия) (Kräusel и. Weyland, 1926)

или «перья», вначале разветвляются в трех направлениях (плоскостях), но затем каждая из получившихся ветвей разветвляется в плоскости, приобретая дважды- и трижды-перистый вид. Стержни последнего порядка, длиной до 7 см, несут многочисленные, несколько раз широко вильчато разветвленные на узкие дольки перышкообразные органы без жилок, с отгибающимися назад приостренными кончиками. Спороносные разветвления в основном такие же, как и стерильные, но не так сильно расчленены и несут на немногих коротких, вильчато разветвленных спороносцах пучки из восьми—десяти удлинненно овальных спорангиев без кольца, содержащих споры в тетрадах. Основные

стержни имеют три протоксилемы, окруженные трехдольным телом первичной ксилемы из лестничных и сетчатых трахеид, в свою очередь окруженных вторичной древесиной из сетчатых трахеид и однослойных сердцевинных лучей. Такое же анатомическое строение повторяется в следующих подразделениях ветвей, за исключением самого их последнего порядка, которые, подобно эмергенцам псилофитов, не имеют проводящих пучков и отличны от перышек настоящих папоротников. Споры трехлучевые, с крючковидными шипами (рис. 20, 21). До трех видов. Ср. девон Кузбасса (Барзасская свита), Тувы, З. Германии, Бельгии, Чехословакии (Чешского массива), США.

Растения некрупного и среднего размера, в виде кустистых побегов, возможно, низкорослых деревьев. Главные, наиболее мощные, более или менее прямые или заметно извилистые стержни несут многочисленные стержни второго порядка, расположенные либо супротивно и в одной с главным стержнем плоскости, либо супротивно или попарно, под углом друг к другу, но не в одной плоскости с ним, либо, наконец, чередующиеся или попарно сближенные, но размещенные не в одной плоскости друг с другом. Почти у всех представителей семейства перья второго порядка отходят от главного стержня под очень большим, нередко под прямым углом; обычно они дважды-, иногда трижды-перистые. Перья последнего порядка чередующиеся, расположены в двух, несколько наклоненных друг к другу плоскостях, несут чередующиеся перышки в общем клиновидных очертаний, до пяти раз повторно вильчато разделенные на очень узкие, иногда почти нитевидные доли; у некоторых форм верхушки крайних долей отгибаются назад. У спороносных побегов перья второго порядка, попарно сросшиеся у основания или чередующиеся, распростерты под очень широким углом между собой и находятся не в одной плоскости с главным стержнем. Спороносные органы в виде широко метельчатого, или кистеподобного образования, расположенного на верхушке более или менее длинного, тонкого, многократно вильчато разветвленного спороносца, выходящего по одному с нижней стороны из пазухи каждого пера второго порядка. Спорангии небольшие, узкие, веретеновидные, без кольца, с верхушечным растрескиванием, на концах последних разветвлений спороносца. Споры не изучены. Анатомическое строение стержней характеризуется наличием в центре стелы двух протоксилем, окруженных вторичной ксилемой с редкими и узкими сердцевинными лучами.

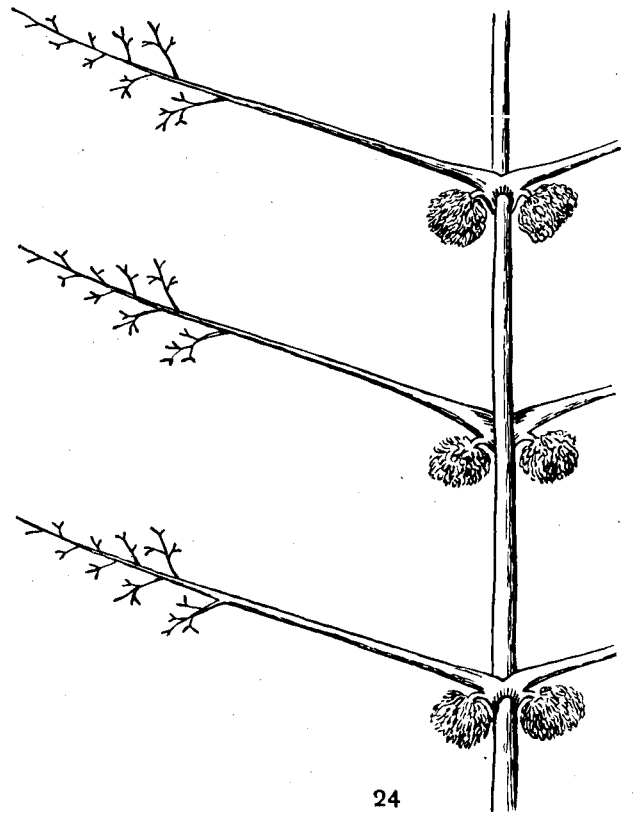
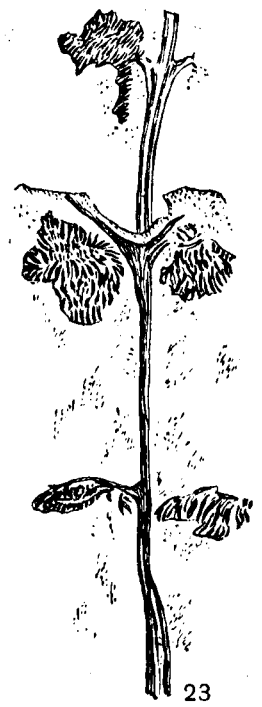
Семейство объединяет три рода, существовавшие в позднем девоне и в самом начале карбона в СССР, 3. Европе и США.

*Rhacophyton* S t r e p i n, 1875 (*Cephalotheca* Nathorst, 1902; *Cephalopteris* Nathorst, 1910; *Rhacophytum* Gilkinet, 1922). Тип рода — *Cyclopteris incerta* Dawson, 1862; верхи ср. девона (слой Гамильтон), США. В ископаемом состоянии известны стерильные и фертильные побеги. Вегетативные побеги трижды-перистые. От мощных главных стержней отходят под очень открытым (до прямого) углом, в разных плоско-

стях, чередующиеся или попарно сближенные дважды-перистые перья второго порядка. Перышки чередующиеся, от клиновидных до полукруглых в очертании, несколько раз глубоко разделенные на линейные доли; верхушки краевых долей более или менее заметно серповидно отгибаются назад. У вегетативных побегов перья второго порядка срastaются попарно своими основаниями и отходят от главного стержня под открытым углом, будучи распростерты в одной плоскости. Спороносные органы в виде густых кистей, расположенные на окончаниях многократно вильчато разветвленных крупных спороносцев, выходящих с нижней стороны из пазухи перьев второго порядка. Сами кисти образованы очень узкими, веретеновидными, длиной до 1—2 мм спорангиями, заканчивающимися клювообразно оттянутым острием. Каждый спорангий расположен на окончаниях самых последних разветвлений спороносца, имеющих одинаковую длину в каждом таком образовании и загнутых внутрь, вследствие чего спорангии не висают свободно, а обращены к главному стержню (рис. 22—24; табл. XXVI, фиг. 1, 2). До трех видов. В. девон — низы турне. Фаменский ярус Минусинской котловины, в. девон В. и Центр. Казахстана, низы фаменского яруса Донбасса; в. девон Силезии, 3. Германии, Бельгии, Франции и США, верхи в. девона + низы турне (медвежий ярус) на о-ве Медвежьем.

*Dimeripteris* S c h m a l h a u s e n, 1894. Тип рода — *D. gracilis* Schmalhausen, 1894; нижняя часть фамена, Донбасс. В ископаемом состоянии известны стерильные и фертильные перья. Растения некрупные, по-видимому, имевшие облик лиан. Главный стержень тонкий, гибкий, извилистый. Стержни второго (и последнего) порядка чередующиеся, отходящие в разных плоскостях, избегающие, тонкие, несут редко расставленные, чередующиеся, длинные перышки, повторно вильчато разделенные на очень узкие и длинные, широко расставленные доли с одной жилкой. Спорангии булавовидные или веретеновидные, поникающие, по одиночке или по два на окончаниях тонких и очень длинных, весьма неравномерно, через разные интервалы, вильчато разветвленных стерженьков. Широко разветвленная система этих стерженьков образует очень рыхлые, метельчатые спороносные образования, располагающиеся на боковых стержнях, по-видимому, на их нижней стороне вблизи основания. Созревшие спорангии растрескивались почти до основания, разделяясь на две створки (рис. 25—28). Низы фамена Донбасса и Тимана. Шмальгаузен (Schmalhausen, 1894) отнес к этому же роду второй вид

<sup>1</sup> Составил Г. П. Радченко.



*Dimeripteris fasciculata* Schmalhausen, несомненно, относящийся к р. *Rhacophyton* и подлежащий исключению из р. *Dimeripteris*, который поэтому следует понимать узко.

СЕМЕЙСТВО SVALBARDIACEAE<sup>1</sup> RADCZENKO,  
FAM. NOV.

Растения, по-видимому, некрупного размера. Побеги (или ветви) тонкие, гибкие, образованы относительно нетолстыми, прямыми стержнями, несущими многочисленные, тесно расположенные в спиральном порядке, низбегающие и отходящие под острым углом кверху тонкие боковые стержни. Последние несут, по-видимому, распростертые в одной плоскости перистообразные листовые образования, очень глубоко рассеченные на длинные линейные доли с одной (или несколькими?) параллельными жилками. На спороносных побегах длинные, узкие листовые доли заменены короткими спороносцами, вильчато разветвленными на верхушке. На обеих этих верхушках, а также на ветвях спороносца, расположены на коротких стерженьках многочисленные удлинённые, прямые спорангии без кольца.

Семейство достоверно включает один род — *Svalbardia* Höeg, распространенный в верхах среднего и в нижней части верхнего девона С. Европы. К нему примыкает еще недостаточно изученный род *Meristopteris* Zalessky, который пока можно только сближать с сем. *Svalbardiaceae*.

*Svalbardia* Höeg, 1942. Тип рода — *S. polymorpha* Höeg, 1942; верхняя часть среднего или самые низы верхнего девона, Шпицберген. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные побеги, споры. Небольшие, стройные и прямые побеги образованы сравнительно тонкими стержнями первого порядка, которые несут тесно расположенные по спирали, низбегающие, отходящие под острым углом, очень тонкие стержни второго порядка. Последние несут чередующиеся, перистообразные, по-видимому, расположенные в одной плоскости, но косо направленные вверх и поэтому имеющие метельчатый облик листовые образования, со-

стоящие из многочисленных, очень узких и длинных, линейных, вильчато разветвленных листовых долей (или листьев?) с одной жилкой. У спороносных побегов перистообразные листовые образования в средней части перьев второго порядка видоизменены; длинные листовые доли заменены короткими, отходящими вбок почти под прямым углом тонкими спороносцами, разделенными на верхушке. Спорангии грушевидной или почти цилиндрической формы, прямостоящие, длиной 1—2 мм, диаметром 0,5—0,7 мм, на коротких стерженьках, до 12 на каждом спороносце, направлены вперед. Споры в тетрадах трехлучевые, с наибольшим диаметром 60—70 м, продолговато-эллипсоидальные. Экзина довольно тонкая, с равномерно расположенными, очень небольшими и невысокими бугорками одинаковой величины (рис. 29—32). Два вида. Верхи живета Минусинской котловины и Тувы, франкий ярус Кузбасса и Тимана; верхи живета (или низы франского яруса) Шпицбергена.

Роды, связываемые с семейством  
*Svalbardiaceae*

*Meristopteris* Zalessky, 1937. Тип рода — *M. laciniata* Zalessky, 1937; низы фамена, Донбасс. В ископаемом состоянии известны только участки стерильных побегов. Прямые стержни несут спирально расположенные крупные перистообразные листовые образования. Последние имеют несколько суженное низбегающее основание, достигают в длину нескольких сантиметров и глубоко рассечены на относительно широкие (до 3—5 мм), длинные, несколько неравно-великие линейно-клиновидные доли, которые в свою очередь рассечены на более узкие линейные длинные лопасти шириной 1—2 мм. В основании этих перистых листьев входит одна довольно толстая жилка, быстро разветвляющаяся на несколько очень тонких параллельных жилок, проходящих по четыре — восемь в каждую долю; некоторые из них по пути изредка дихотомируют и в числе трех — пяти проходят в каждую лопасть (рис. 33, 34). Три вида. Только в СССР — низы фамена (?) Донбасса, франкий ярус С. Тимана.

<sup>1</sup> Составил Г. П. Радченко.

Рис. 22—28.

22 — *Rhacophyton zygoteroides* Leclercq: участок побег со стерильными перьями; в. девон, Бельгия (по фотографии Leclercq, 1951). 23 — *Rhacophyton mirabile* (Nathorst) Leclercq: участок главного стержня со спороносными образованиями в пазухах боковых стержней; верхи девона, о-в Медвежий (Nathorst, 1902). 24 — *Rhacophyton mirabile* (Nathorst) Leclercq, 3/5: реконструкция спороносного побег (Hirmer, 1927). 25 — *Dimeripteris gracilis* Schmalhausen: участки спороносных побегов; в. девон, Донбасс (Schmalhausen, 1894). 26 — *Dimeripteris gracilis* Schmalhausen: верхушки отдельных спороносных перьев; в. девон, Донбасс (Schmalhausen, 1894). 27—28 — *Dimeripteris gracilis* Schmalhausen: 27 — спорангии на верхушке пера, × 2; 28 — отдельные спорангии, × 8; в. девон, Донбасс (Schmalhausen, 1894).





Рис. 29—34.

29 — *Svalbardia polymorpha* Høeg; участок спороносного побега; ср. (?) девон или низы в. девона, Шпицберген (по фотографии Høeg, 1942). 30 — *Svalbardia polymorpha* Høeg; участок спороносного пера с сильно развитыми перьями; ср. (?) девон или низы в. девона, Шпицберген (по фотографии Høeg, 1942). 31 — *Svalbardia timanica* Petrasjan; участки стерильных побегов: низы в. девона, С. Тиман (колл. Н. М. Петросян). 32 — *Svalbardia polymorpha* Høeg; × 3; участок спороносного пера; ср. (?) девон или низы в. девона, Шпицберген (по фотографии Høeg, 1942). 33 — *Meristopteris laciniata* Zalessky; участок крупного побега; низы в. девона, С. Тиман (колл. Н. М. Петросян). 34 — *Meristopteris laciniata* Zalessky; участок небольшого стерильного побега; низы в. девона, С. Тиман (колл. Н. М. Петросян)

## ПОРЯДОК CLADOXYLALES. КЛАДОКСИЛЕЕВЫЕ<sup>1</sup>

Группа древнейших папоротникообразных растений, важнейшие отличительные признаки которых заключены в особенностях их анатомического строения. Изучены главным образом по окаменелым стволам; лишь у одного вида удалось обнаружить стерильные листья и генеративные органы и восстановить общий внешний вид растения. Стволы у кладоксилеевых полистелические, т. е. образованы несколькими изолированными друг от друга стелами, каждая из которых характеризовалась самостоятельным вторичным ростом в толщину, напоминая в этом отношении строение стволов позднепалеозойских *Medullosa*. Стелы у Cladoxylales всегда более или менее сильно вытянутые в радиальном направлении, прямые или изогнутые. Хирмер (Hirmer, 1927) выделил данную группу форм в особый класс Cladoxylales, равноценный классам Lycopodiales, Equisetales, Filicales и др. В последнее время Немец (Nemejč, 1950) и А. Л. Тахтаджан (1956) рассматривают ее как порядок: первый — в составе класса Psugmophyllineae, второй — в составе подкласса Pritofilices. Несомненные родственные связи между Cladoxylales и высокоорганизованными псилофитами, в частности, *Pseudosporochneus*. Форм, которые можно было бы рассматривать как дальнейшее развитие группы Cladoxylales, не известно; очевидно, эта группа полностью вымерла в конце раннего карбона. Монографическое описание ряда кладоксилей дал Бертран (Bertrand, 1935).

Порядок включает только одно семейство Cladoxylaceae, типичным представителем которого является достаточно широко распространенный в ср. и в. девоне и н. карбоне р. *Cladoxylon*.

### СЕМЕЙСТВО CLADOXYLACEAE ROTONIÉ, 1902

На основе детального изучения анатомического строения окаменелых древесин из в. девона и н. карбона Германии и США установлено существование довольно значительного числа родов, близких к *Cladoxylon* (*Clepsidropsis* Unger, *Voelkelia* Solms-Laubach, *Pietzschia* Gothan и др.). Некоторые из них обнаружены недавно и на территории СССР. Американские палеоботаники Хоскинс и Кросс (Hoskins a. Cross, 1952) приводят ряд доказательств в пользу того, что по крайней мере отдельные роды из группы Cladoxylaceae характеризуются довольно ограниченным вертикальным распростра-

нением и могут сравнительно успешно использоваться для стратиграфических целей. Впрочем, некоторые палеоботаники до сих пор не признают самостоятельности многих из указанных родов. Нужно, однако, признать, что отличия этих форм от основного рода *Cladoxylon* кажутся достаточно значительными, и, по видимому, эти формы все же не следует объединять с ним.

*Cladoxylon* U n g e r, 1856. Тип рода — *C. mirabile* Unger, 1856; н. карбон, Заальфельд, Германия. В ископаемом состоянии известны окаменелые стволы, листья и спорангии. Стволы диаметром до 4 см полистелического (многопучкового) строения. В поперечном сечении стволов наблюдаются многочисленные отдельные проводящие пучки или стелы, всегда более или менее сильно радиально удлиненные, неодинаковых размеров, прямые или чаще различным образом изогнутые (до формы подковы или буквы U). По мере следования вдоль ствола отдельные стелы соединяются друг с другом. Каждая стела состоит из сплошной первичной ксилемы и окружающей только ее зоны вторичной древесины (рис. 35). Все пучки погружены в паренхимную основную ткань. Кора состоит из прозенхиматических элементов. Внешний облик растения в сочетании с анатомическим строением его стволов известен только у среднедевонского *Cladoxylon scoparium* (Kräusel et Weyland, 1926). У этого вида сильные, довольно толстые, дихотомически разветвленные через короткие интервалы побеги длиной до 22 см и диаметром до 2 см, сближены между собой и, возможно, являются ветвями небольшого кустарникоподобного растения. Они несут спирально расположенные на ветвях клиноили веерообразные листья длиной 5—20 мм, простые или глубоко дихотомически рассеченные на узкоклиновидные доли, с черешком в верхней части ветвей и без черешка, но с более широкими лопастями — типа афлебий — в нижней их части. Округлые спорангии сидят по два — четыре на верхушке особых широковееро-видных листовидных органов (рис. 35, 36). Не менее пяти видов. Верхи ср. девона — низы н. карбона Германии (Эльберфельд, Заальфельд), Шотландии, Англии, США.

*Pietzschia* G o t h a n, 1927. Тип рода — *P. schulleri* Gothan, 1927; в. девон, Саксония. В ископаемом состоянии известны окаменелые стволы с сохранным внутренним строением. Стволы небольшие, своей продольной ребристой наружной поверхностью напоминают каменные ядра внутренней полости каламитов,

<sup>1</sup> Составил Г. П. Радченко; р. *Cladoxylon* описал А. Р. Ананьев.

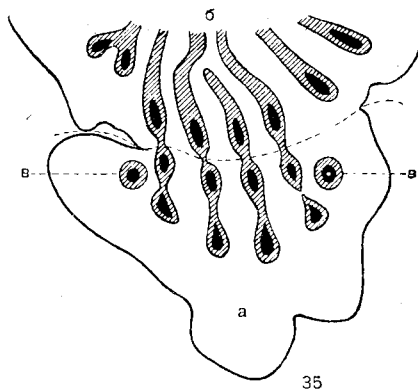


Рис. 35—36.

35 — *Cladoxylon mirabile* Unger,  $\times 1/2$ : схема радиально расходящихся проводящих пучков в стволе; черное — первичная ксилема, заштрихованное — вторичная ксилема; а — основание ветви с афлебиями; б — внешняя часть ствола; в — проводящие пучки афлебиев; н. карбон, Заальфельд (Германия) (Scott, 1923). — 36 — *Cladoxylon scoparium* Kräusel et Weyland: реконструкция: а — спорофиллы, 3/4; б — стерильный лист из верхней части побега, 3/4; в — стерильный лист из нижней части побега, 3/4; г — схема строения стелы стебля в поперечном разрезе,  $\times 2,5$ ; верхи ср. девона. Эльберфельд, (Германия) (Kräusel u. Weyland, 1926)

отличаясь, однако, от них отсутствием узловых пережимов и проявлением узких бороздок вдоль продольных ребер; последние соответствуют наружным концам многочисленных стел (пучков). Внутреннее строение стволов характеризуется наличием мощной центральной ткани, в которой расположены многочисленные, округлые в сечении, нитевидные внутренние пучки, нередко разделяющиеся на два самостоятельных пучка; внутренние пучки мезархные, с двумя группами протоксилемы. Многочислен-

ные радиально расположенные прямые или слабо изогнутые наружные пучки (стелы) удлиненные, с двумя группами протоксилемы на концах; каждый протягивается строго вертикально между двумя клиньями луба, не расщепляясь по пути следования вдоль ствола. Вторичный рост незаметен. Внутренние пучки местами объединяются с наружными стелами (табл. XXVI, фиг. 5—6). Два вида. В. девон. Франский ярус С. Тимана; преимущественно нижняя половина в. девона Германии и США.

### ПОРЯДОК ZYGOPTERIDIALES (COENOPTERIDIALES). ЗИГОПТЕРИДИЕВЫЕ<sup>1</sup>

В большинстве не крупные растения с относительно тонким стеблем, чаще всего имевшие облик мелких кустарников или лианоподобных

форм, и по морфологии своих вегетативных и спороносных органов, а также по анатомическому строению стеблей еще весьма отличных от настоящих папоротников. Порядок едва ли

<sup>1</sup> Составил Г. П. Радченко

представляет единую по происхождению, развитию и внутренним генетическим связям группу и, по-видимому, объединяет довольно разнородные формы, общность которых подчеркивается лишь своеобразием и значительной примитивностью строения этих растений.

Наиболее характерными, общими почти для всех растений данного порядка признаками являются следующие. Стебли протостелические; из древнейшего типа актиноствелы постепенно развивается более поздний тип крестообразной или Х-образной в сечении актиноствелы, а затем и плектоствелы с сердцевинной или без нее; при этом протоксилема, — как эндархного, так и экзархного типа, — расположена чаще ближе не к вогнутому краю листового следа, как у настоящих папоротников, а к выпуклому его краю. Стебли прямостоячие, лазающие или ползучие, с мутовчато (почти крестообразно) или попарно отходящими в разных плоскостях сложными листьями, или, наконец, со сложными листьями, спирально расположенными на главном стержне; листья распростерты не в одной плоскости, как у настоящих папоротников, но представляют также систему различно ориентированных в пространстве элементов (разветвлений) последнего порядка. У многих форм в основании сложных листьев или на самом стебле при их основании, а иногда и в основании перьев более высокого порядка расположены афлебии, отличающиеся, впрочем, от тех афлебий, какие обычно наблюдаются у птеридоспермов, относительно незначительным развитием листовой пластинки. Спороносные образования сложные: либо (у более древних форм) в виде конечных (верхушечных) более или менее компактных колосков, либо (у более поздних форм) в виде собранных в синангии на стержнях последнего порядка двурядных образований. Спорангии многослойные («эвспорангиатные»), с верхушечным вскрытием или широким многоклеточным кольцом, изоспоровые.

Некоторые палеоботаники (Hirmer, 1927; Nemejč, 1950 и др.) относят коэноптериды к классу настоящих папоротников, рассматривая их либо (как Хирмер) в качестве наиболее примитивной группы эвспорангиатных папоротников, либо (как Немејц) как совершенно самостоятельные порядки *Phyllophorales* (объединяя семейства *Asteropteridae* и *Zygopteridae*) и *Inversicatenales* (объединяя семейства *Botryopteridaceae* и *Anachoropteridaceae*). Однако большинство исследователей, в том числе советские палеоботаники, считают невозможным включать эту группу ни в один из тех подклассов, на которые теперь принято подразделять настоящие папоротники (см. ниже), и относят их к подклассу *Primofilices*.

В порядке обычно различают теперь только четыре семейства: *Stauropteridaceae*, *Zygopteridaceae* или *Etapteridaceae*, *Botryopteridaceae* и *Anachoropteridaceae*. Два последних семейства лучше известны по анатомическому строению, чем по признакам внешней морфологии, и вообще еще мало изучены. Представители их встречаются редко и в СССР до сих пор не были обнаружены; поэтому они здесь вовсе не рассматриваются. Наиболее подробную характеристику растений, принадлежащих этим двум семействам, можно найти у Хирмера (Hirmer, 1927).

#### СЕМЕЙСТВО STAUROPTERIDACEAE<sup>1</sup> HIRMER, 1927

Растения среднего размера, побеги которых имели кустисто-ветвистый облик. Главный стержень, вильчатый в основании, дает три равнозначные ветви в трех направлениях. Ветви главного стержня несут два ряда стержней второго порядка, чередующихся по разным сторонам оси и попарно отходящих в разные стороны, но в одной плоскости, перпендикулярной к оси основной ветви; эти стержни второго порядка в свою очередь повторяют ту же систему ветвления в четырех различных направлениях в пространстве, вплоть до последних разветвлений. Стела в сечении имеет крестообразную форму. Спорангии конечные, одиночные или в небольших группах на верхушке стерженьков последнего порядка, без кольца, с апикальным вскрытием.

Семейство включает только один род, существовавший в раннем, среднем и в начале позднего карбона.

*Stauropteris* Binney, 1872. Тип рода — *S. oldhamia* Binney, 1872; в карбон, Англия. В ископаемом состоянии известны минерализованные стволы, стерильные и спороносные побеги, спорангии, споры. Побеги кустисто-крестообразно разветвленные — до пяти раз. Ветвление их, как указано в характеристике семейства, происходит радиально в четырех направлениях (поочередно: сперва в двух взаимно-перпендикулярных направлениях с одной стороны несущей оси, затем следующая пара стержней отходит также в двух взаимно-перпендикулярных направлениях с другой ее стороны). Стержни последнего порядка расположены на стержне предпоследнего порядка двумя рядами, распростертыми не в одной плоскости, и не несут перышек. Функции ассимиляции, очевидно, выполняли эти тонкие стерженьки

<sup>1</sup> Составил Г. П. Радченко.



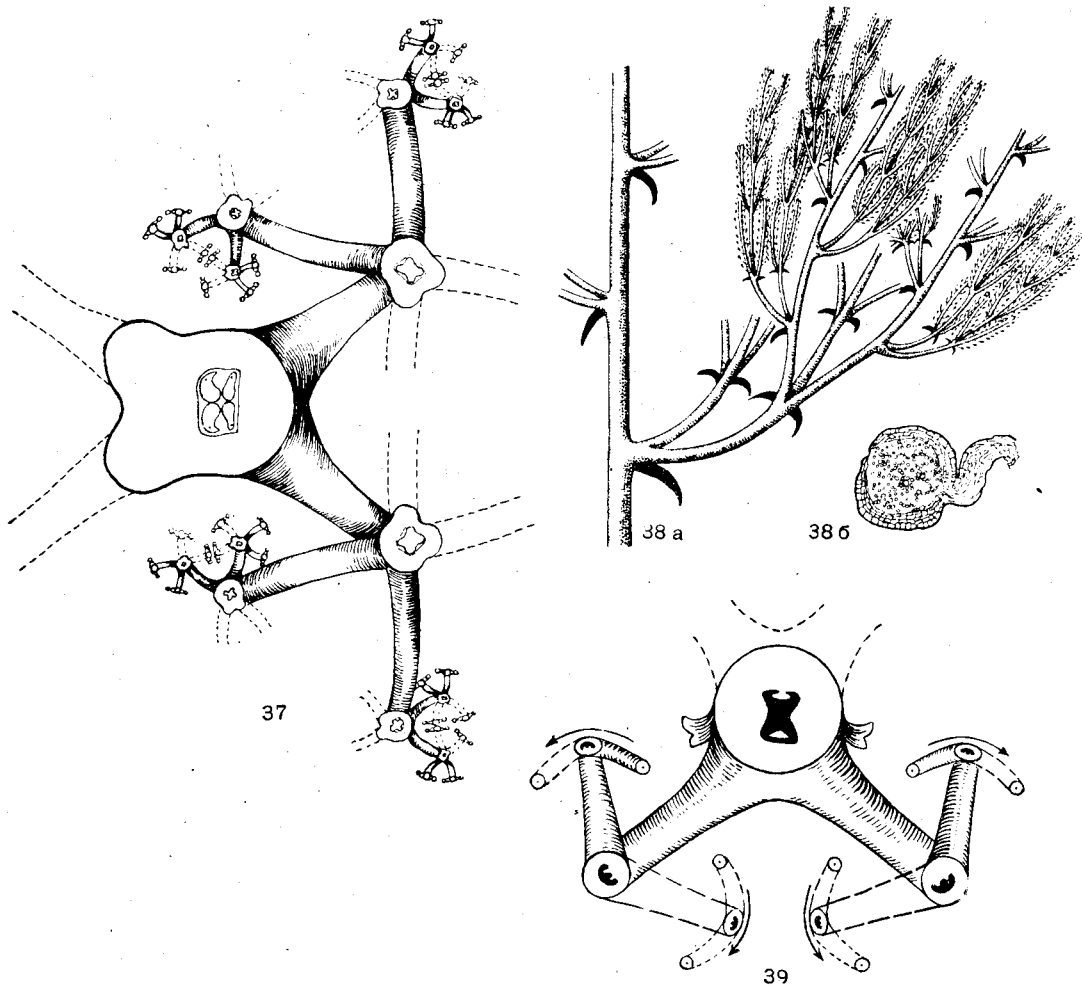


Рис. 37—39.

37—*Stauropteris oldhamia* Binney: схематический разрез поперек главного стержня побега, показывающий характер его ветвления; маленькими кружками обозначены спорангии на верхушке конечных разветвлений; вестфал, 3. Европа (Hirmer, 1927). 38 — *Stauropteris oldhamia* Binney: 38a—реконструкция побега, 1/2; вестфал, 3. Европа (Hirmer, 1927); 38b—разрез через спорангий,  $\times 16$ ; вестфал, Англия (Scott, 1905). 39 — *Metaclepsydropsis duplex* (Williamson) Bertrand: схематический разрез поперек главного стержня побега, показывающий характер ветвления перьев 1-го, 2-го и 3-го порядков; н. карбон, Шотландия (Hirmer, 1927)

последнего порядка. При основании пар стержней всех порядков, кроме последнего, расположены примитивные афлебии, округлые в очертании, образованные простыми ланцетными, радиально расходящимися приостренными пластинками. Неразвившиеся перья улиткообразно свернуты. Ксилема образована четырьмя крестообразно расположенными частями; протоксилема в виде небольших групп вблизи окончаний участков ксилемы. Спорангии одиночные, на верхушке стерженьков последнего порядка грушевидной формы, содержат одиночные, одинаковые, до 110  $\mu$  длиной, тетраэдрически-эллипсоидальные

споры с трехлучевой щелью и почти гладкой экзиной (рис. 37, 38). Два вида. Н. и в. карбон Англии и Шотландии.

#### СЕМЕЙСТВО ZYGOPTERIDACEAE (ETAPTERIDACEAE)<sup>1</sup> HIRMER, 1927

Представители этого семейства характеризуются тем, что у них стержни первого порядка непосредственно по выходе из главного стержня вильчато разветвляются в плоскости, перпен-

<sup>1</sup> Составил Г. П. Радченко при участии Е. О. Новик, описавшей роды *Corynepteris* и *Alloiopteris*.

дикулярной к оси главного стержня; получившиеся ветви многократно, но чаще всего лишь дважды разветвляются, причем стержни второго (как и более высоких порядков) расположены не в одной плоскости, но правильными рядами в двух плоскостях, обычно несколько наклоненных навстречу друг другу. Перышки примитивные, со слабо развитой пластинкой, глубоко рассеченные на доли, часто узкие. Стволы и стебли характеризуются протостелическим внутренним строением, лишь у некоторых родов с признаками вторичного роста. Сосудистые пучки в стеблях (листовые следы) имеют в поперечном сечении характерные очертания, напоминающие контур букв X или H. Несколько родов.

Представители семейства существовали с конца девона до конца ранней перми.

*Metaclepsydropsis* Bertrand, 1909. Тип рода — *Arpexylon duplex* Williamson, 1874; н. карбон, Шотландия. В ископаемом состоянии известны стволы и черешки (стержни) листьев с сохранившимся внутренним строением. Небольшие растения, обладавшие нетолстым (до 8 мм) корневищем; воздушные побеги, сложно разветвленные, отстоят на значительном расстоянии (до 11 см) друг от друга. Главный стержень несет в чередующемся порядке то на одной, то на другой своей стороне стержни первого порядка, отходящие от него и сразу же при основании вильчато разветвляющиеся под широким углом. Стержни второго порядка простые, отходят от несущего их стержня поочередно то в одну, то в другую сторону, будучи повернуты несколько назад, к оси побега; они расположены в два ряда, плоскости которых образуют одна с другой очень широкий угол. Стержни третьего порядка точно таким же образом располагаются на стержнях второго порядка. Листовые образования (в виде перышек) неизвестны. В корневище стела цилиндрическая, образованная двумя зонами первичной ксилемы: центральной, состоящей из одинаково удлиненных, тонких, прямых трахеид с сетчатым или лестничным утолщением стенок, и наружной — из более крупных, но коротких сетчатых трахеид. Листовой след (проводящий пучок) сразу после его выхода из стелы имеет в сечении эллиптическое очертание и две небольшие группы протоксилемы, располагающиеся у концов эллипса. Выше, в самом главном стержне, проводящий пучок принимает в сечении характерные для данного рода очертания «песочных часов» или буквы X, и от него здесь отделяются пучки в каждый стержень более высокого порядка, имеющие в сечении форму, напоминающую греч. омегу ( $\omega$ ). Такого же

типа пучки с группами протоксилемы на внутренней их стороне прослеживаются и в стержнях более высокого порядка (рис. 39). Два вида. Н. карбон Шотландии и Тюрингии.

*Diplolabis* Renault, 1896. Тип рода — *D. roemeri* Solms-Laubach, 1892; н. карбон, Силезия. В ископаемом состоянии известны только стволы и черешки (стержни) сложных листьев с сохранившимся внутренним строением. Растения небольшие, лазающие. Ствол длинный, обычно вильчато разветвленный. Главные стержни отходят от ствола через значительные промежутки один от другого, поочередно с одной и другой его стороны, сразу по выходе вильчато расходятся в плоскости, наклоненной к оси главного стержня. Стержни второго порядка чередующиеся, расположены как у *Metaclepsydropsis*, но наклонены не назад, а вперед, Перышки неизвестны. При основании стержней первого порядка по обе их стороны два афлебия. В стволах стела цилиндрическая, состоящая из двух зон, как у *Metaclepsydropsis*, с тем, однако, отличием, что трахеиды внутренней зоны короткие, только с сетчатым утолщением их стенок. Листовой след (сосудистый пучок в стержнях) при выходе из стелы имеет в сечении эллиптический контур, а выше, в самих стержнях, постепенно приобретает очертания буквы X, часто с загнутыми внутрь окончаниями лучей ксилемы. Протоксилема в виде небольших групп вблизи вогнутого края лучей, около их окончания (рис. 40). Один вид. Н. карбон Польши (Силезия), Франции и Шотландии.

*Corynepteris* Bailey, 1860 (*Zygopteris* Corda, 1845). Тип рода — *Corynepteris stellata* Bailey, 1860; вестфал, Ирландия. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные побеги, спорангии. Побеги крупные, триждыперистые. Главный прямой стержень несет попарно отходящие от него в поперечном направлении то в одну, то в другую сторону перистые листья. Последние в очертании линейно-ланцетные, несут расположенные в одной плоскости линейные перья последнего порядка, повсюду почти одинаковой ширины. Перышки чередующиеся, избегающие, более или менее сросшиеся, с мелкими, широкими городками по краю. Спороносные перышки сходны со стерильными, либо пластинка перышек более или менее заметно редуцирована. Средняя жилка отчетливая, разветвляется на дихотомирующие боковые жилки по числу городков. Спорангии крупные, сидячие, плотно сращены в синангии, напоминают своей формой дольки апельсина, снабжены цельным кольцом, образованным несколькими видами клеток и проходящим через

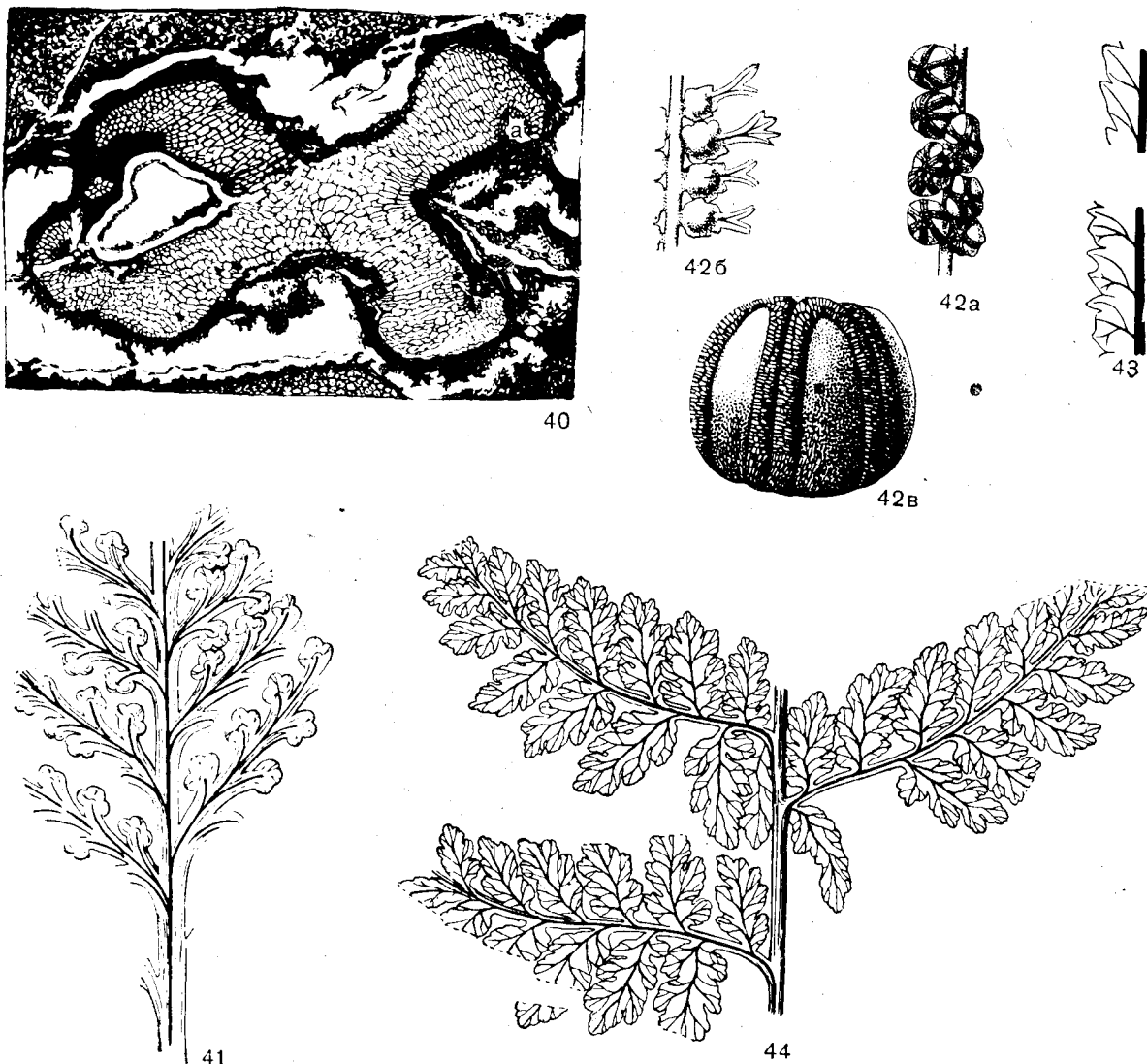


Рис. 40—44.

40 — *Diplolabis roemeri* Solms-Laubach, поперечный разрез через стебель в месте отхождения стержней 1-го порядка;  $\times 10$ ; а — протоксилема; н. карбон, Шотландия (Bertrand, 1913). 41 — *Corynepteris coralloides* (Gutbier) Potonié, участок стерильного пера;  $\times 3$ ; ср. карбон (свита  $C_2^3$ ), Донбасс (Новик, 1952). 42 — *Corynepteris coralloides* (Gutbier) Potonié; вверху — участок спороносного пера с синангиями,  $\times 2,5$ ; 42 а — вид сверху, 42 б — вид сбоку; 42 в — отдельный синангий,  $\times 25$ ; ср. часть в. карбона, Бельгия (Renault, 1910). 43 — *Alloiopteris radstockiensis* Kidston: отдельные перышки; верхи вестфала, Англия (Hirmer, 1927). 44 — *Alloiopteris quercifolia* (Goepfert) Potonié, участок стерильного пера  $\times 1,3$ ; н. карбон (свита  $C_4^1$ ), Донбасс (Новик, 1952)

верхушки и по сторонам спорангия. Сорусы сферические, состоят из пяти-шести продолговатых спорангиев, расположенных вокруг одной оси и соприкасающихся друг с другом краями своих колец (рис. 41, 42; табл. XXVII, фиг. 9). До пяти видов. Верхи намюра — ср. карбон. Ср. карбон (свиты  $C_2^3$ ,  $C_3^2$ ) Донбасса; ср. карбон Англии, Франции, Бельгии,

Польши (Силезия), М. Азии (Эрегли), Канады, США, верхи намюра и ср. карбон Германии.

Многие палеоботаники считают, что *Corynepteris* представляют собой остатки спороносных участков побегов *Alloiopteris* (т. е. что оба типа остатков принадлежат одному растению).

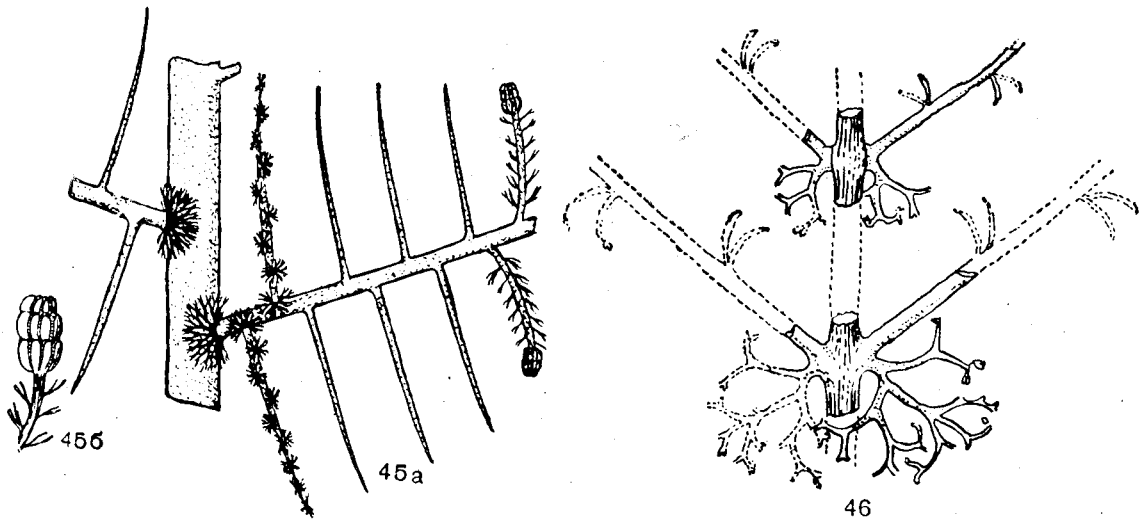


Рис. 45—46.

45 — *Chacassopteris concinna* Radczenko: 45a — схематическая зарисовка части побега, иллюстрирующая расположение афлебиев и вегетативных листьев; 45b — синангий на верхушке конечного пера,  $\times 6$ ; намюр, Минусинская котловина (колл. Г. П. Радченко). 46 — *Protocephalopteris praecox* (Höeg) Ananiev: реконструкция части растения,  $4/5$  (по А. Р. Анапьеву)

*Alloiopteris* Potonié, 1899. Тип рода — *Hymenophyllites quercifolius* Goerpert, 1836; н. карбон, Германия. В ископаемом состоянии известны стерильные листья. Главный стержень прямой. Перья первого порядка отходят попарно от ствола в плоскости, перпендикулярной к нему. Они чередующиеся, линейно-ланцетные. Перья последнего порядка узкие, повсюду почти одинаковой ширины, обычно свободные. Перышки многочисленные, маленькие, чередующиеся, более или менее сросшиеся, с параллельными краями, с зубчатым верхушечным краем. Конечное перышко несколько асимметрично. Средняя жилка ясная, доходит до конца перышка; боковые жилки отходят от средней под острым углом, дихотомируют и заканчиваются в зубчиках (рис. 43, 44). До семи-восьми видов. Карбон. Н. карбон (свита С<sup>4</sup>) Донбасса; карбон Англии, намюр М. Азии (Эрегли), Франции, Германии, Польши (Верхн. Силезия), Чехословакии (Моравия), н. и ср. карбон Нижн. Силезии, ср. и в. карбон США.

#### Роды, связываемые с семейством *Zygopteridaceae*

*Chacassopteris* Radczenko, 1960. Тип рода — *C. concinna* Radczenko, 1960; н. намюр, Кузбасс и Минусинская котловина. В ископаемом состоянии известны участки стерильных и спороносных побегов, спорангии. Растения некрупные. Главный (?) стержень относительно

толстый, деревянистый, несет два ряда чередующихся, сравнительно тонких стержней второго порядка, расположенных в двух наклонных навстречу друг другу плоскостях и отходящих под острым углом от главного стержня. Каждый из них окружен плоским, круглым в очертании, звездообразным афлебием, образованным многочисленными радиально расходящимися узколинейными, до трех раз повторно вильчато разветвленными пластинками с отчетливой жилкой в каждой из них. Стержни третьего порядка очень тонкие, чередующиеся и также расположенные в двух наклонных плоскостях, отходят от несущего их стержня почти под прямым углом и тоже окружены при основании звездчатыми афлебиями. Они несут на своей верхней стороне собранные в виде небольших, почти плоских розеток, очень похожих на афлебии пучки почти нитевидных, вильчато разветвленных листовых образований без видимой жилки, которые поочередно сдвинуты то к одному, то к другому краю стержня. Спороносные образования располагаются по одному на верхушках перьев третьего (последнего) порядка в верхней части пера второго порядка. Спороносные перья несут чередующиеся одиночные, один раз дихотомирующие нитевидные листовые образования. Спороносные образования в виде небольших продолговатых шишкоподобных синангиев, образованных несколькими ярусами плотно соприкасающихся друг с другом продолговатых спорангиев, собранных



вокруг общей оси и, по-видимому, имеющих полное кольцо (рис. 45; табл. XXVI, фиг. 3,4; табл. XXVII, фиг. 5—8). Споры эллипсоидальной, диаметром 0,09—0,11 мм, с очень тонкой экзиной, обычно смятой в складки; поверхность экзины мелкозернистая. Щель разverzания трехлучевая с гладкими краями; длина лучей до  $\frac{2}{3}$  радиуса тела. Один вид. Только в СССР. Н. намюр Кузбасса (низы острогской свиты), Минусинской котловины (низы сохельской подсвиты), окрестностей Томска.

*Protocephalopteris* A p a n i e v, 1960. Тип рода — *Cephalopteris* (?) *praecox* H ö e g, 1942; живет, Шпицберген. В ископаемом состоянии известны стерильные и фертильные участки растения. Стержни первого порядка заметно толще стержней второго порядка. Последние длинные, прямые, отходят от стержня первого порядка в чередующемся порядке и под острым

углом. Они несут парные короткие веточки последнего порядка, располагающиеся поочередно то на одной, то на другой их стороне. Спороносные участки в виде обильно и через короткие интервалы дихотомически разветвленных коротких ветвей, расположенных в катадромном (нижнем или наружном) углу стержней второго порядка, в их базальной части. По-видимому, фертильные ветви частично срastаются своими основаниями и перекрывают главный стержень. Конечные веточки их загнуты назад и заканчиваются небольшими гроздьями свисающих или почти свисающих округло-продолговатых спорангиев. Кроме того, такие же одиночные спорангии располагаются иногда на верхушках коротких конечных веточек третьего порядка в базальной части стержней второго порядка (рис. 46). Один вид. Живет Кузбасса, Минусинской котловины, Горного Алтая, Тувы, Шпицбергена.

## ПОРЯДОК ARCHAEOPTERIDALES. АРХЕОПТЕРИДИЕВЫЕ<sup>1</sup>

Большей частью довольно крупные растения, имевшие облик небольших кустарников или чаще небольших деревьев, со сложно рассеченными перистыми листьями, напоминающие настоящие папоротники. Однако строение спороносных органов у этих растений является весьма своеобразным и еще очень далеким от всех известных типов спороношения папоротников. Спороносные образования — в виде совершенно видоизмененных участков перистых листьев: у одних представителей данного порядка в виде верхушечных, у других, напротив, в виде приосновных перьев. Спорангии одиночные, удлиненные, лишены кольца, в подавляющем большинстве содержат одинаковые споры (изоспория), расположены рядами на боковых стерженьках или пучками на коротких верхушечных стерженьках.

Представители этого порядка существовали на протяжении всего позднего девона, раннего и среднего карбона.

*Archaeopteris* D a w s o n, 1871. Тип рода — *Cyclopteris hibernica* Forbes, 1853; в девон, Ирландия. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные побеги, спорангии, мегаспоры и микроспоры. Главные стержни несут крупные дважды-перистые листья, которые могут достигать длины 1 м и более и состоят из прямого крепкого стержня и двух рядов супротивных или попарно сближенных, распростертых в одной плоскости длинных перьев, несущих хорошо развитые перышки. Последние

с веерным жилкованием, сфеноптероидные, в очертании обратнойцевидные или клиновидные, крупные, длиной 1—5 см, цельные или в различной степени рассеченные, иногда весьма глубоко, иногда бахромчатые, прикрепляются к стержню суженным, часто избегающим основанием. Приосновная часть стержня, иногда на значительном протяжении его длины остается необлиственной и имеет вид черешка. Спорангии сидят на тонких боковых стерженьках специализированных спорофиллов, по размерам аналогичных стерильным перьям, обычно расположенных в нижних частях листьев. Спорангии одиночные, мелкие, овальные или линейные, без кольца. У одного вида (*Archaeopteris latifolia* Arnpold) установлена гетероспория: микроспорангии, длиной 2 мм, содержат до 100 микроспор диаметром 30  $\mu$  с трехлучевой щелью разverzания. Мегаспорангии, также длиной 2 мм, но более толстые, содержат 8—16 мегаспор диаметром 300  $\mu$ . Экзина у обоих типов спор гладкая, толстая, сильнокутинизированная (рис. 47; табл. XXVII, фиг. 1—4). До 10 видов. В девон (включая этрень) Минусинской котловины, Тувы, в девон Рыбинской впадины, Кузбасса, Казахстана, Урала, З. Приуралья, Русской платформы, Донбасса; в девон и этрень о-ва Медвежьего, в девон Польши, Германии, Бельгии, Франции, Англии, Ирландии, Норвегии, США, Канады.

*Rhacopteris* S c h i m p e r, 1869. Тип рода — *Asplenites elegans* Ettingshausen, 1852; н. карбон, Н. Силезия (Польша). В ископаемом состоянии известны стерильные и плодущие

<sup>1</sup> Составил Г. П. Радченко при участии А. Р. Ананьева, описавшего р. *Archaeopteris*.

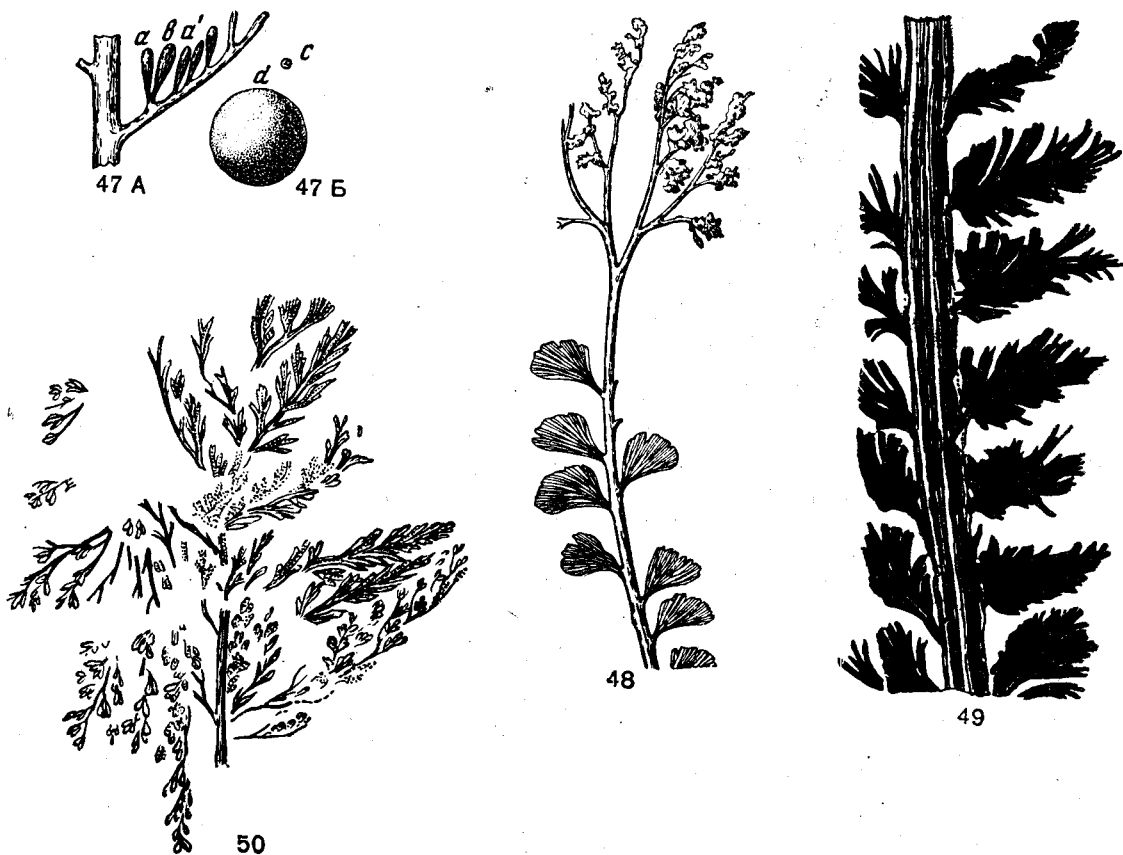


Рис. 47—50.

47 — *Archaeopteris latifolia* Arnold: 47А — спороносное перышко, а и а' — микроспорангии, б — макроспорангии, × 6; 47Б — схема, показывающая относительные размеры мегаспор (d) и микроспор (c); в. девон, Пенсильвания, США (Arnold, 1947). 48 — *Rhacopteris lindseaeformis* (Bunbury) Kidston, верхушка спороносного листа, 1/2; н. карбон, Силезия, (Польша) (Stur, 1875). 49 — *Rhacopteris karagandensis* Borsuk: участок стерильного листа; верхи намюра (карагандинская свита, пласт К<sub>2</sub>), Караганда (колл. М. И. Борсуку). 50 — *Saropteris rossica* Tschirkova: участок спороносного пера; н. вize, восточный склон Урала, Брединское месторождение угля (Чиркова, 1937)

листья, спорангии. Листья узкие, длинные, сужающиеся по направлению к основанию, простоперистые, заканчивающиеся на верхушке острым кончиком; стержень листа прямой или слабо дугообразно изогнутый, при основании не облиствен, постепенно утолщается к месту своего прикрепления и всем своим обликком напоминает черешок. Перышки чередующиеся или попарно сближенные, перекрывающие один другого или соприкасающиеся краями, иногда более или менее отдаленные, клиновидные, ромбоидальные, продолговатые или ассиметричные, ланцетные, цельные, надрезанные на верхушке или рассеченные на узкие линейные сегменты, сидящие под прямым углом или слегка наклоненные к стержню. Жилкование веерного типа. В перышко вступают одна или несколько одинаковых жилок, которые повторно дихотомизируют и ответвляют боковые жилки по числу

сегментов. Спороносные образования в верхушечной необлиственной, вильчато-разделенной части листа расположены гроздьями. Спорангии конечные, яйцевидные, без колец (рис. 48, 49). До 17 видов. Н. и ср. карбон. Ср. карбон (свита С<sub>2</sub>) Донбасса, верхи намюра — ср. карбон (середина карагандинской свиты) Караганды, н. и ср. карбон Польши (Силезия), Чехословакии (Моравия), Германии, Франции, Англии, США, Китая (Кайпин), Индии (Спити), С. Африки, Австралии.

Многие палеоботаники подразделяют род *Rhacopteris* на две группы или два подрода, предложенные Оверсте-Бринком (Oberste-Brink, 1914): *Anisopteris* Oberste-Brink с более или менее ассиметричными перьями (преимущественно нижнекаменноугольные формы) и *Eurhacopteris* Oberste-Brink — с симметричными перьями (верхнекаменноугольные формы).



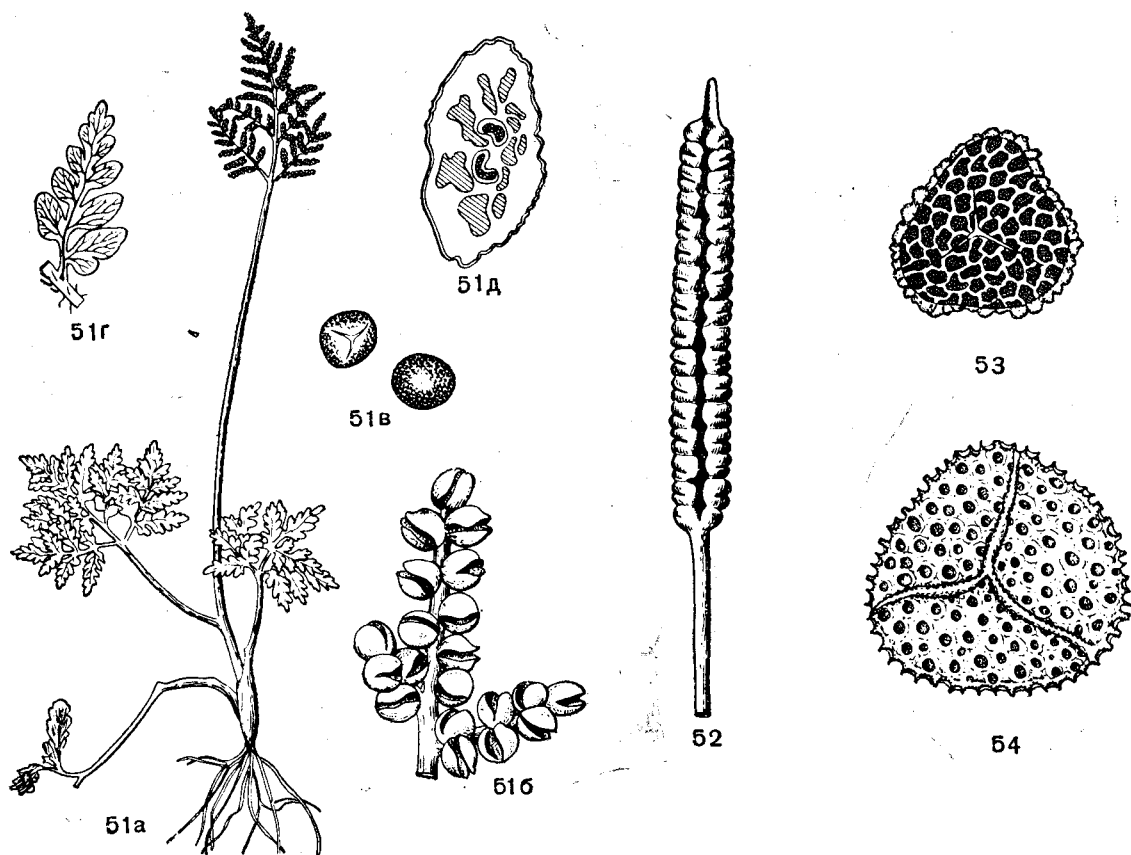


Рис. 51—54.

51 — современный *Botrychium matricariae*: 51a — общий вид, 1/2; 51b — колосок со спорангиями,  $\times 4$ ; 51c — перо,  $\times 700$ ; 51d — разрез через стебель,  $\times 12$  (Мадальский, 1954). 52 — синангий у современного *Ophioglossum*,  $\times 3$  (Мадальский, 1954). 53 — *Botrychium* sp.: спора,  $\times 400$ ; сеноман, Тургайская впадина (колл. Е. П. Войцовой). 54 — *Ophioglossum* sp., спора,  $\times 400$ ; апт-альб, низовья р. Лены (колл. Э. Н. Кара-Мурзы).

и поэтому они чаще встречаются в ископаемом состоянии. Ныне известно три рода, два из них (*Ophioglossum* и *Botrychium*) обитают по всему земному шару, третий (*Helminthostachys*) известен только в тропиках.

*Botrychium* Swartz, 1801. Тип рода — *B. lunaria* (Linné) Swartz, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны споры с трехлучевой щелью, диаметром 23—50  $\mu$ , большей частью округло-треугольные, при складывании экзины бобовидные или трехлопастные. Экзина толстая, крупно- и неравномернобугорчатая, ямчатая, реже грубосетчатая. Бугорки и ямки различных размеров и очертаний. Контуры бугорков большей частью ровные. Контур тела спор обычно зубчатый или волнистый (рис. 53). Много видов. С в. перми (?), достоверно с триаса. В. пермь бассейна С. Двины и Пермского Прикамья (?), в. триас З. Казахстана, юра Ср. Азии, в. юра Ср. Поволжья. Современное распространение — мелкие нежные папоротники

лугов и лесов умеренного и тропического поясов.

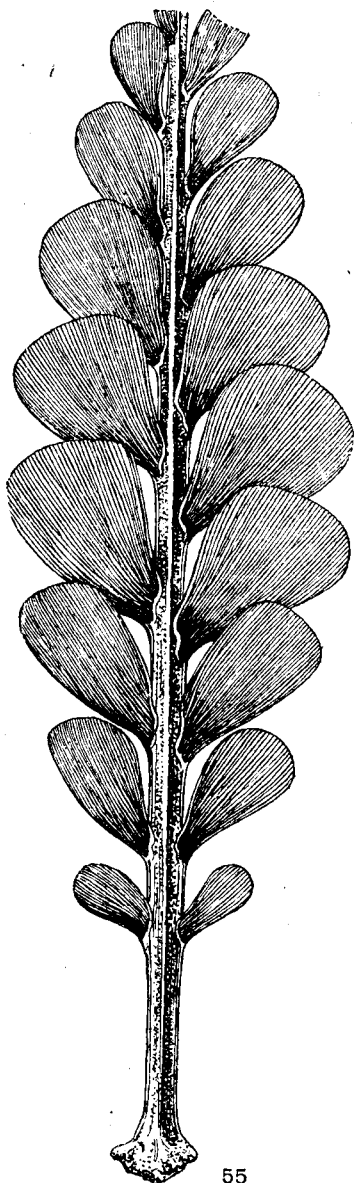
*Ophioglossum* Linné, 1753. Тип рода — *Oph. vulgatum* Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии известны споры с трехлучевой щелью, диаметром 25—60  $\mu$ , округлые, округло-треугольные, при складывании экзины трехлопастные. Экзина толстая, сетчато-бугорчатая, неправильно-ямчатая. Ячейки сетки различны по размерам и форме, часто круглые. Бугорки расположены в узлах сетки. Край тела иногда очерчивается двойной линией; контур его крупнозубчатый, городчатый или мелковолнистый (рис. 54). Много видов. С перми (?), достоверно с триаса. В. пермь (?) С. Сибири, в. триас и ср. юра Ср. Азии, ср. юра Украины, юра Ср. Поволжья, Ср. Урала и Узбекистана, в. юра Белоруссии, Сибири, н. мел Украины, З. Сибири, С. Сибири, н. и в. мел бассейна рек Вилюя и Лены. Современное распространение — мелкие папоротники, иногда элифиты в лесах и на лугах умеренного и тропического поясов.



# ПОДКЛАСС NOEGGERATHIIDAE. НЕГГЕРАТИЕВЫЕ

## ПОРЯДОК NOEGGERATHIALES<sup>1</sup>. НЕГГЕРАТИЕВЫЕ

В этот своеобразный и изолированный подкласс, заключающий единственный порядок, входят исключительно ископаемые растения, до сих пор встреченные только за пределами СССР. Отличительные особенности порядка —



55



56

Рис. 55—56.

55 — *Noeggerathia foliosa* Sternberg: стерильный лист; ср. карбон (вестфал), Чехословакия (Stur, 1878). 56 — *Noeggerathia bohemicus* Feistmantel: стробил с чешуями, несущими макро- и микроспорангии; на рисунке показаны микроспорангии; ср. карбон (вестфал), Чехословакия (Halle, 1954)

многослойность стенок спорангиев и разноспоровость; стерильные и спороносные листья резко различны. Наиболее характерный представитель — р. *Noeggerathia*. У *Noeggerathia* простоперистые листья с округленно-ланцетными перышками, косо прикрепленные к плоскому стержню, с относительно широкими основаниями (рис. 55). Передний край мелко зазубрен. В каждое перышко входит несколько проводящих пучков. Жилкование веерно-дихотомическое. Спорофилл резко отличный. Спороносные перышки, расположенные в четыре ряда поперек стержня листа, несут на своей «верхней» стороне спорангии, размещенные концентрическими кругами. Мегаспоры находятся на перышках нижней части спорофилла, микроспоры — на верхней его части (рис. 56). У спорангий многослойная стенка; освобождение спор происходит в результате сгнивания стенки, так как особых приспособлений для ее вскрытия нет.

По поводу систематического положения *Noeggerathia* были высказаны различные взгляды вплоть до отнесения их к птеридоспермам. Открытие макро- и микроспорангиев с несомненностью показало принадлежность *Noeggerathia* к споровым растениям. Однако положение спорангиев на «верхней» стороне спороносных перышек, казалось, не позволяло относить их к папоротникам. Хирмер считает, однако, что «верхняя» сторона спороносных перышек генетически является нижней. На возможность такого поворота указывает косое прикрепление перышек стерильного листа к стержню, при котором верхняя часть перышек обращена в сторону основного листа. Если косое прикрепление сменится поперечным, то нижняя сторона перышка окажется обращенной вверх.

Помимо р. *Noeggerathia*, к этому же порядку относят роды *Discinites* Feistmantel и *Saarodiscites* Hirmer. У первого из них дважды-перистый, а у второго неравномерно рассеченный простоперистый лист. Спорофиллы у них устроены несколько сложнее. Спороносные перышки (чешуи) расположены поперек и вокруг стержня, срастаясь друг с другом и образуя стробилоподобный орган. Микро- и мегаспоры находятся вместе. Отнесение к данному порядку рода *Tingia*, иногда выделяемого в самостоятельное семейство, вряд ли достаточно обосновано, так

<sup>1</sup> Составил В. А. Вахрамеев.

как строение спороносных органов этого растения еще очень мало известно, а по характеру стерильных листьев он более напоминает слагинеллы. Готан и Вейланд (Gothan и Weyland, 1954) полагают, что *Tingia* представляет группу плауновых. Следует отметить, что Галле (Halle, 1954) считает преждевременным при современном состоянии наших знаний включать неггератиевые непосредственно в папоротники

и предлагает их рассматривать как изолированную группу *Pteridophyta incertae sedis*.

Известны в в. палеозое З. Европы. Относительно широким распространением пользуется только р. *Noeggerathia*, находимый в отложениях ср. карбона (вестфал В и С); более часто он встречается в Чехии и В. Силезии, а также в Саарбрюкене. Остальные роды имеют очень локальное распространение.

## ПОДКЛАСС MARATTIIDAЕ. МАРАТТИЕВЫЕ

Спорангии со стенками, сложенными несколькими слоями клеток.

### ПОРЯДОК MARATTIALES. МАРАТТИЕВЫЕ

#### СЕМЕЙСТВО MARATTIACEAE KAULFUSS<sup>1</sup>, 1824

Единственное семейство подкласса *Marattiidae*. Многолетние папоротники, представленные преимущественно крупными растениями с короткими клубневидными неразветвленными стеблями; встречаются и более мелкие формы с ползучим разветвленным корневищем (многие *Danaea*, *Christensenia*). Молодой стебель представляет протостелу, по мере роста заменяющуюся амфилоидной сифоностелой; крупные стебли имеют диктиостелу очень сложного строения. Листья крупные, преимущественно перистые или сложноперистые, реже пальчатые (*Christensenia*) или цельные (некоторые виды *Danaea*), с толстыми прилистниками (афлебиями), остающимися на стебле после опадения листьев. У некоторых современных видов листья достигают 4—6 м длины. Жилкование открытоперистое, у р. *Christensenia* — сетчатое. Спороносные листья не отличаются от стерильных, и только у *Danaea* спороносные перышки несколько сужены. Спорангии с многослойной стенкой расположены на нижней поверхности листьев, вдоль средней жилки перышек. У большинства мараттиевых они срастаются между собой боковыми стенками, образуя синангии, а у более примитивных форм (*Angiopteris*, *Asterotheca*) остаются свободными и располагаются в сорусах. Индузий отсутствует. Сросшиеся спорангии лишены кольца; примитивными кольцами обладают спорангии подсем. *Angiopteridae*, собранные в сорусы, которые открываются при помощи верхушечной поры. Споры диаметром 15—35 м, с трехлучевой щелью, бобовидные, овальные и круглые. Эк-

зина тонкая, мелкошиповатая, реже гладкая, иногда смятая в кольцевую складку, параллельную контуру тела.

Большим разнообразием мараттиевые пользовались уже в каменноугольное и нижнепермское время; спороносные листья, находимые в отложениях этого возраста, описаны как *Acitheca*, *Asterotheca*, *Ptychocarpus*, *Danaeites*, окаменелые стволы — как *Psaronius*, отпечатки стволов — как *Caulopteris*, прилистники — как *Aphlebia*, стерильные листья — как *Pecopteris*; однако не все листья, описанные под последним родовым названием, являются папоротниками, некоторые из них принадлежат птеридоспермам (*Pecopteris pluckeneti* Schlotheim).

Корсэн (Corsin, 1948, 1955) для папоротников с листовой типа *Pecopteris* предлагает новую классификацию, основанную на строении древесного ствола (*Psaronius*), а также отпечатков ствола. Он выделяет новый порядок — *Psaroniales* с тремя семействами: *Caulopteridaceae*, *Megaphytinaceae* и *Hagiophytinaceae*. Сем. *Caulopteridaceae* должно охватывать стволы папоротников со спирально расположенными листовыми рубцами, с простым, неветвящимся главным рахисом и со спороношением типа *Asterotheca* и *Acitheca*; сем. *Megaphytinaceae* — стволы с двухрядно расположенными листовыми рубцами, с дихотомически ветвящимся на два первичных черешка главным рахисом и со спороношением типа *Dactylotheca* и *Senftenbergia*; сем. *Hagiophytinaceae* — стволы с диаметрально расположенными, сильно удлиненными листовыми рубцами, с простым главным рахисом. Тип листьев неясен, возможно, со спороношением типа *Ptychocarpus*. Предложенная Корсеном классификация, основанная на строении ствола древовидных папоротников, вызывает возражение, так как автор предлагает объединить в одном порядке папоротники, принадле-

<sup>1</sup> Составили: В. А. Вахрамеев и Е. О. Новик (характеристика семейства), Н. Д. Василевская (описание р. *Marattiopsis*), В. П. Владимирович (роды *Bernoullia*, *Danaeopsis*), Э. Н. Кара-Мурза (описание спор), Е. О. Новик (роды *Acitheca*, *Asterotheca*, *Ptychocarpus*, *Eupcopteris*, *Psaronnis*, *Caulopteris*).

жащие к разным семействам: Marattiaceae и Schizaeaceae (р. *Senftenbergia*).

Для в. перми и н. мезозоя (триас — н. юра) характерно присутствие родов *Danaeopsis* и *Marattiopsis*, установленных на основании стерильных и спороносных листьев, близких к листьям современных *Danaea* и *Marattia*. Надо отметить, что ископаемые споры, известные в верхнепермских, триасовых и нижнеюрских отложениях СССР, обладающие строением спор современных *Danaea* и *Marattia*, описываются непосредственно под этими же родовыми названиями, хотя они, вероятно, принадлежат ископаемым папоротникам, листья которых известны под названиями *Danaeopsis* и *Marattiopsis*. В пользу последнего заключения говорит близкое сходство спор, выделенных из спорангиев *Marattiopsis* и изолированных спор, нередко описываемых как споры *Marattia*. В нашей работе они описываются как споры *Marattiopsis*. Споры, выделенные из спорангиев *Danaeopsis*, несколько отличаются от спор *Danaea*, однако это отличие может иметь частное значение, так как до сего времени только у двух видов *Danaeopsis* удалось выделить и изучить споры, и мы не знаем границ изменчивости спор этого рода.

В отложениях послеюрского возраста остатки мараттиевых почти не известны. Из третичных отложений Вьетнама (Тонкин) известен отпечаток, напоминающий *Angiopteris*, описанный Зейлером. Ныне мараттиевые представлены шестью родами, произрастающими в тропиках, преимущественно в ю.-в. Азии. Характерно, что мараттиевые и в прошлые эпохи произрастали в основном лишь в пределах тропического пояса (Вестфальская область Карбона; Индо-Европейской юры).

*Angiopteris Hoffmann*, 1796. Тип рода — *A. eevctum* (Forster) Hoffmann, 1796; современный. В ископаемом состоянии известны только споры. Споры диаметром 18—30 м, с трехлучевой щелью, большей частью округлые. Эскина тонкая, обычно мелкошиповатая, с узкой складкой, расположенной параллельно контуру тела, и наиболее заметной на дистальной стороне; окраска обычно светло-желтая (рис. 57). Несколько видов. С перми. В. пермь С. Двины и ю.-з. Притиманья, ср. и в. триас З. Казахстана и С. Сибири, триас — н. юра С. Урала. Современное распространение — Мадагаскар, Полинезия, Япония.

*Danaea Smith*, 1793. Тип рода — *D. nodosa* (Linné) Smith, 1793; современный. В ископаемом состоянии известны споры; листья сходного облика описываются под родовым названием *Danaeopsis*. Споры диаметром 20—36 м, с однолучевой щелью, овальные, реже ок-

руглые. Щель разверзания трудно различима. Эскина с густо и равномерно расположенными острыми, обычно коническими шипиками, значительно более крупными, чем у спор *Marattia* (рис. 58). Около 30 современных видов. С перми. В. пермь бассейна С. Двины, ср. триас С. Сибири, в. триас З. Казахстана и С. Урала, н. мел З. Сибири. Современное распространение — тропики Америки.

*Danaeopsis Heer*, 1864. Тип рода — *Talniopteris marantacea* Presl, 1838; в. триас (кейпер), Германия. В ископаемом состоянии известны спороносные и стерильные листья, спорангии и споры. Стерильные листья крупные, перистые или дважды-перистые; стержни листа и перьев прямые; конечные перышки очень крупные, широколентовидные с закругленными или слегка выемчатыми верхушками; перышки прикрепляются к стержню расширенными и низбегающими или суженными основаниями. Средняя жилка толстая, прямая; боковые жилки отходят от средней под острым углом, затем изгибаются вперед и доходят до краев перышка, дихотомически разветвляясь (у некоторых форм до трех раз); боковые жилки местами анастомозируют вблизи края перышка. Спороносные перышки лентовидные; средняя жилка толстая, прямая; нижняя поверхность перышка покрыта сорусами, расположенными между боковыми жилками. Сорусы линейные, состоят из двух параллельных рядов тесно расположенных чередующихся спорангиев, не сросшихся между собой. Спорангии шаровидные с продолговатым углублением на верхушке (рис. 59; табл. XXVIII, фиг. 1, 2). Споры выделены Э. А. Копытовой из спорангия *Danaeopsis angustipinnata* Brick (Брик, Копытова, Туртанова-Кетова, 1955) из в. триаса З. Казахстана, а также Галле (Halle, 1922) — из спорангиев *D. fecunda* Halle (юра Швеции). Споры диаметром 15—40 м, реже 60—70 м, с трехлучевой щелью, концы которой иногда раздвоены. Эскина толстая, мелкошиповатая или гладкая, часто кажущаяся точечной. Шипики густо и ровно расположенные. Контур тела ровный или мелко зазубренный (рис. 60). Несколько видов. В. пермь — в. триас. В. пермь Печорского бассейна, в. пермь — н. триас (мадыгенская свита) Ферганы, в. триас Ферганы (Камыш-баши), в. триас (курашасайская и куралинская свиты) З. Казахстана, бассейна р. Илек, в. триас Урала (Суракай), Памира; триас Индии, в. триас Германии, Швеции, Швейцарии, Китая, Ю. Африки, Тонкина.

*Marattiopsis Schimper*, 1869 (*Angiopteridium* Schimper, 1869). Тип рода — *Angio-*



*pteridium muensteri* (Goepfert) Schimper, 1869; рэт, Бавария. В ископаемом состоянии известны листья, органы спороношения, споры. Листья простоперистые, перья тениоптеридные, удлинненно-ланцетные, удлинненно-овальные, лентовидные, в основании суженные или расширенные, закругленные, сердцевидно-несимметричные, короткочерешковые или сидячие, цельнокрайние или зубчатые. Жилкование перистое. Главная жилка толстая, вторичные жилки тонкие, простые или вильчато разветвленные в основании. Синангии овально-продолговатые или лодкообразные, расположены близ края пера вдоль каждой из вторичных жилок и в том же направлении разделены на две половины. Споры диаметром 25—30 м, с однолучевой щелью, овальные или сфероидальные, иногда уплощенные на дистальной стороне. Щель не всегда заметная. Экзина умеренно толстая, с очень мелкими, тонкими, густо расположенными шипиками; при небольших увеличениях (до  $\times 400$ ) кажется точечной или гладкой. Контур тела неровный, тонко зазубренный. Споры, диаметром 15—22 м, с короткой щелью, с тонкой острошиповатой и светло-желтой экзиной, рассматриваются обычно как принадлежащие р. *Marattia* Swartz. Споры выделены Карамурзой из спорангия *Marattiopsis* sp. (юра Мангышлака), Томасом (Thomas, 1913) — из спорангия *Marattiopsis anaglic* Thomas (ср. юра Йоркшира), Гаррисом (Harris, 1931) — из *Marattiopsis hoerensis* (Schimper) Thomas (рэт В. Гренландии) (рис. 61, 62; XXVIII, фиг. 3). Несколько видов. Рэт — ср. юра. Листья: н. юра Кавказа, Кузбасса, Ср. Азии (В. и Ю. Фергана, Зеравшанский хребет), ср. юра Украины (Каменка), Кавказа, Эмбенского бассейна, н. мел р. Буреи; рэт Польши, Швеции, Франконии, Кореи, Китая, рэт — ср. юра Японии, н. юра Швеции, Гренландии, юра Калифорнии, Германии, Китая, ср. юра Англии. Споры: н. и ср. триас С. Сибири, в. триас З. Казахстана, Ср. Азии, н. юра центральной части Сибирской платформы.

#### Роды, связываемые с семейством *Marattiaceae*

*Asterotheca* Presl, 1845. Тип рода — *Asterocarpus sternbergii* Goepfert, 1836; карбон, З. Европа. В ископаемом состоянии встречаются спороносные и стерильные листья. Листья крупные, многократно-перистые; стержень гладкий, слабо изогнутый. Перья чередующиеся, ланцетной или линейно-ланцетной формы. Перышки пекотеридные, удлиненные, сидячие, с параллельными краями

и гакругленный или тупой верхушкой, свободные или более или менее слившиеся друг с другом. Жилкование отчетливое, средняя жилка ясная, прямая, доходит почти до верхушки перышек, от нее отходят простые или дихотомирующие до трех раз. Спороносные перышки сходны со стерильными или слегка редуцированы. Спорангии без колец, овальные с тупо-заостренной верхушкой. Спорангии ориентированы перпендикулярно к поверхности перышка; они группируются по четыре-пять на коротком столбике (рецептакулуме) и образуют синангии, имеющие форму четырех-пятилучевой звезды. Основания спорангиев сращены между собой, остальные две трети свободны. Синангии прикреплены к вторичным жилкам у основания, в средней части, реже — у их окончания вблизи края перышка. При основании листьев наблюдаются афлебии — крупные, перистораздельные или перистые, с параллельными, слабо заметными жилками (рис. 63, 64; табл. XXVIII, фиг. 4, 5). Около 15 видов. Намюр — пермь, редко триас. Ср. и в. карбон Донбасса ( $C_2^3 - C_2^2$ ;  $C_3^1 - C_3^3$ ), московский ярус С. Кавказа, балахонская свита ср. и в. карбона Кузбасса, в. карбон Ср. Азии (Нарынтау); намюр — пермь, реже в. триас З. Европы (наиболее распространен в вестфальском ярусе), вестфал и низы намюра М. Азии, в. карбон с.-в. Китая, пермокарбон о-ва Суматры, пенсильванский ярус и в. триас США, рэт Вьетнама (Тонкин).

*Acitheca* Schimper, 1879. Тип рода — *A. polymorpha* Schimper, 1879; стефанский ярус, Франция. В ископаемом состоянии известны спороносные и стерильные листья. Листья крупные, многократно-перистые, стержень толстый, гладкий или тонкопродольноструйчатый, покрыт мелкими бугорками. Перья чередующиеся, линейно-ланцетные. Перышки пекотеридные до 4—5 мм ширины и 10 мм длины, с закругленной верхушкой, при основании слегка стянутые. Жилкование отчетливо-перистое; средняя жилка толстая, доходит почти до верхушки перышка, где разделяется на две дихотомирующие жилки. Боковые жилки дихотомируют первый раз непосредственно вблизи основания. Спороносные перышки более или менее редуцированы. Синангии обычно состоят из четырех, реже из пяти спорангиев, располагающихся вокруг столбика; основания спорангиев погружены в ткань перышка. Синангии расположены двумя рядами по обеим сторонам средней жилки, отделяясь от нее валиком, представляющим вырост ткани перышка (рис. 65; табл. XXVIII, фиг. 6). Спорангии без колец, удлиненные, заканчиваются



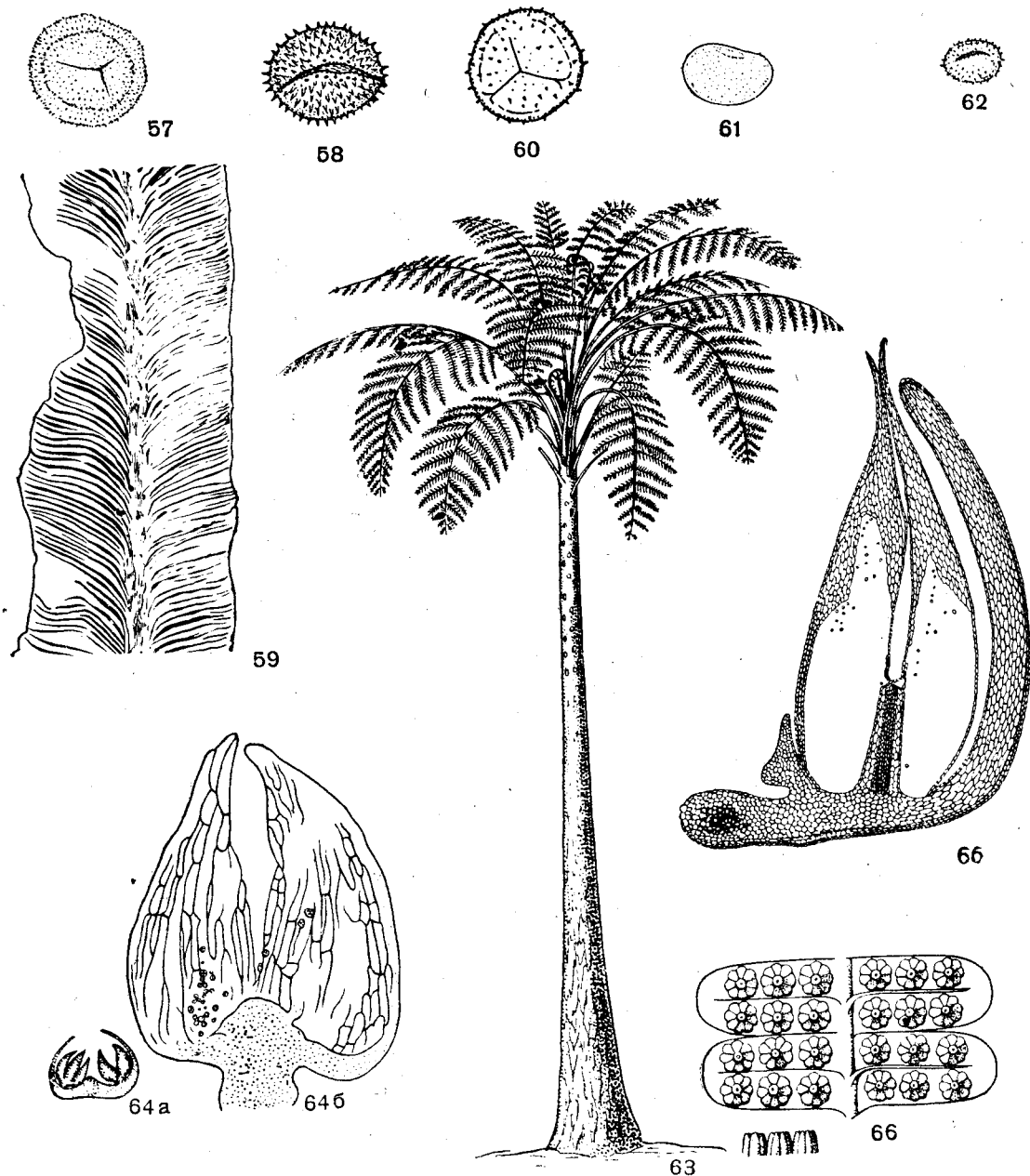


Рис. 57—66.

57 — *Angiopteris* sp.: спора,  $\times 400$ ; в. триас, Актюбинское Приуралье, басс. р. Илек (колл. Э. А. Копытовой). 58 — *Danaea* sp. спора,  $\times 400$ ; в. триас, Актюбинское Приуралье, басс. р. Илек (колл. Э. А. Копытовой). 59 — *Danaeopsis emarginata* Brick: участок листа; в. триас, Актюбинское Приуралье, басс. р. Илек (Брик, 1952). 60 — *Danaeopsis angustipinnata* Brick: спора,  $\times 400$ ; в. триас, Актюбинское Приуралье, басс. р. Илек (Брик, Копытова, Турутанова-Кетова, 1955). 61 — *Marattiopsis* sp.: спора,  $\times 400$ ; при малом увеличении кажется точечной; ср. триас, Анабаро-Хатангское междуречье (колл. Э. И. Кара-Мурзы). 62 — *Marattiopsis* sp. спора,  $\times 400$ ; в. триас, Актюбинское Приуралье, басс. р. Илек (колл. Э. А. Копытовой). 63 — *Asterotheca (Pecopteris) arborescens* Schlotheim: реконструкция, 1/60; н. пермь, Германия (Mägdefrau, 1942). 64 — *Asterotheca arborescens* (Schlotheim) Zeiller: 64a — поперечный разрез через перышко с двумя синангиями, расположенными по обеим сторонам от средней жилки,  $\times 6$ ; 64b — продольный разрез через синангий,  $\times 60$ ; н. пермь (красный лежень), Германия (Hirmer, 1927). 65 — *Acitheca polymorpha* (Brongniart) Schimper,  $\times 16$ ; поперечный разрез через перышко с синангиями, располагающимися вокруг колонковидного рецептакулума; в разрез попало два спорангия; справа — подвернутый край перышка, слева — валик, представляющий вырост ткани перышка; ср. карбон (стаффордские слои), Англия (Scott, 1920). 66 — *Ptychocarpus unites* (Brongniart) Zeiller: вверху — схема расположения синангиев на перышках, внизу — вид сбоку; в. карбон, Франция (Scott, 1920)

щетиновидным кончиком. Достоверен один вид. В. карбон — пермь. В. карбон ( $C_3^E$ ,  $C_3^F$ ) С. Кавказа; в. карбон и н. пермь Ц. Европы, вестфал Англии.

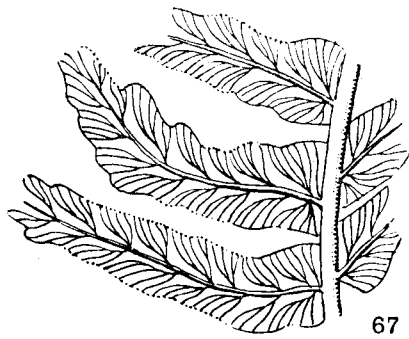
*Ptychocarpus* Weiss, 1869. Тип рода — *Pecopteris unita* Brongniart, 1828; стефанский ярус, Франция. В ископаемом состоянии известны спороносные и стерильные листья. Листья многократно-перистые, стержень мелкобугорчатый. Перья чередующиеся, линейные или линейно-ланцетные, соприкасающиеся или слегка перекрывающие друг друга. Перышки чередующиеся, с параллельными краями и закругленной верхушкой с цельным зубчатым краем, более или менее сросшиеся между собой (табл. ХХІХ фиг. 1, 2). Жилкование перистое, средняя жилка доходит до верхушки перышка, где делится на две части; боковые жилки всегда простые. Синангии в форме усеченного конуса, состоят из пяти — шести спорангиев вокруг столбика, внутри которого проходит сосудистый пучок (рис. 66; табл. ХХІХ, фиг. 1, 2). Около четырех видов. Верхи ср. карбона — пермь Донбасса ( $C_2^7$  и  $C_3^2$ ), С<sub>2</sub> Кавказа (свита  $C_3^E$ ); верхи вестфала (радстокский и стаффордский горизонты) Англии, стефанский ярус и н. пермь (отэн) Франции, верхи продуктивного карбона — н. пермь Германии, верхи вестфала — низы стефана М. Азии, в. карбон (свита Юэмыньгоу) и пермь (нижняя свита Шихэцзы) Китая, пермокарбон о-ва Суматры, верхи вестфала Канады.

*Eupecopteris* Gothan, 1921, emend. Kidston, 1925. Тип рода — *Pecopteris bucklandii* Brongniart, 1828; вестфальский ярус, Англия. В ископаемом состоянии известны только стерильные листья, но форма и жилкование перышек очень напоминают перышки *Asterotheca*, *Ptychocarpus*, *Acithea*, что позволяет сблизить его с мараттиевыми. Листья крупные, перистые, стержень прямой, мелкобугорчатый. Перья распростертые, ланцетовидные или узколанцетные. Перышки неоптеридные, чередующиеся, язычковые, прикрепленные к стержню пера всем основанием, цельнокрайние, с притупленной верхушкой. Жилкование слабо-замечное. Средняя жилка прямая или слегка низбегающая, боковые жилки изогнутые, простые (табл. ХХІХ, фиг. 3). Около восьми видов. Ср. карбон. Башкирский ярус ( $C_3^3$ ) Донбасса; ланаркский (намюр) и вестфал Англии, вестфал Франции, Германии, Польши и М. Азии (Эрегли).

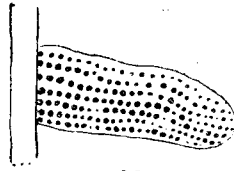
*Bernoullia* Heer, 1876. Тип рода — *B. helvetica* Heer, 1876; в. триас (кейпер), Швейцария. В ископаемом состоянии известны спороносные

и стерильные листья и споры. Стерильные листья крупные, дважды-перистые, стержни листа и перьев прямые, перья линейные, прикрепляются к стержню в очередном порядке. Перышки язычковые, с вытянутыми верхушками, с краями цельными, городчатыми или расчлененными на лопасти, прикрепленные к стержню суженными или расширенными основаниями. Средняя жилка толстая, прослеживается до верхушки, вторичные жилки тонкие, дихотомически ветвятся 2—3 раза. Спороносные перья линейные, стержни прямые, толстые, перышки язычковые, цельнокрайние, с закругленными верхушками и с широкими или слегка суженными основаниями. Нижняя поверхность перышек, исключая узкую полосу вдоль края, покрыта крупными шаровидными спорангиями, расположенными в несколько рядов. Споры выделены Кара-Мурзой из спорангия *Bernoullia aktjubensis* Brick (в. триас З. Казахстана). Споры диаметром 37—50  $\mu$ , округлые, с трехлучевой щелью. Часто смятые в складки, параллельные контуру тела, реже лодочкообразно свернутые, бледно-желтые. Экзина тонкая, нежная, кажется точечной, при увеличении свыше 900 (иммерсия), остро- и мелкошиповатая. Контур тела тонко зазубренный (рис. 67—69; табл. ХХІХ, фиг. 4). В. триас З. Казахстана (бассейн р. Илека); н. кейпер Баварии, ср. кейпер Швейцарии, Австрии, в. кейпер Вьетнама (Тонкин), Китая (С. Шаньси).

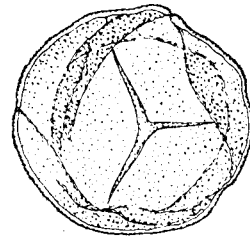
*Psaronius* Cotta, 1832. Тип рода — *P. helmintholithus* (Sprengel) Cotta, 1832; карбон, Германия. Окаменелые стволы палеозойских мараттиевых папоротников с сохранившейся структурой, одетые мантией из воздушных корней, обычно сохраняющейся в ископаемом состоянии. Центральная часть ствола сложена лентовидными проводящими пучками, более или менее концентрически расположенными среди основной паренхимной ткани, анастомозирующими между собой. Кнаружи появляются пучки механической ткани (склеренхимы), располагающиеся между проводящими пучками. Здесь же находятся листовые следы, проводящие пучки которых обращены вогнутостью к центру ствола. Периферическая часть сложена придаточными воздушными корнями, погруженными в паренхимную ткань. Проводящие пучки придаточных корней имеют пяти-шестиугольную ксилему и оболочку из склеренхимы. Листовые следы расположены двухрядно, мутовчато (четырёхрядно) или спирально (рис. 70, 71). Около 35 видов. В. карбон (редко) — н. пермь Франции (отэн), Чехословакии и Саксонии, вестфал D шт. Иллинойс. В СССР не обнаружен.



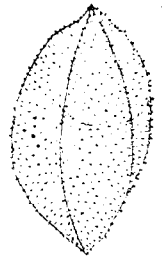
67



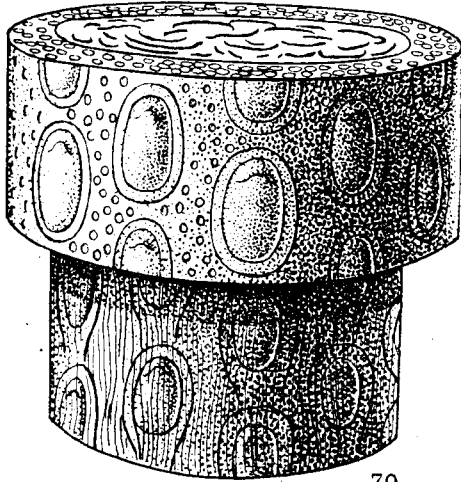
68



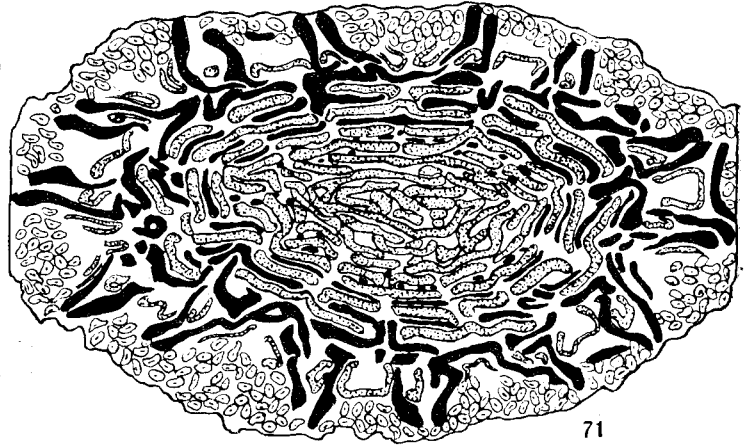
69a



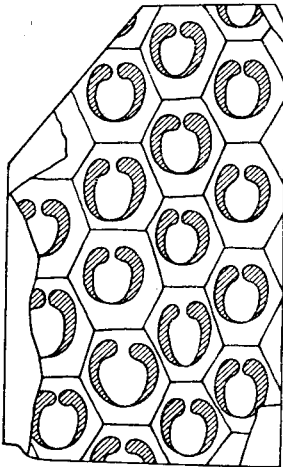
69b



70



71



72

Рис. 67—72.

67 — *Bernoullia aktjubensis* Brick: участок неполного листа,  $\times 2$ ; в. триас (курашасайская свита), Актюбинское Приуралье, басс. р. Илек (Брик, 1952). 68 — *Bernoullia aktjubensis* Brick: отпечаток поверхности спорофилла, покрытого углублениями, соответствующими спорангиям; в. триас (курашасайская свита), Актюбинское Приуралье, басс. р. Илек (Брик, 1952). 69a, б — *Bernoullia aktjubensis* Brick: споры,  $\times 400$ ; в. триас (курашасайская свита), Актюбинское Приуралье, басс. р. Илек (Брик, Копытова, Турутанова-Кетова, 1955). 70 — схема ствола *Psaronius* с внешней скульптурой типа *Caulopteris*: вверху — поперечный разрез через ствол с воздушными корнями; внизу, где мантия из воздушных корней удалена, рубцы выступают менее отчетливо; заметна продольная штриховатость, возникшая от воздушных корней, 1/3; н. пермь (красный лежень), Германия (Zeiller, 1900). 71 — *Psaronius infarctus* Unger: [поперечный разрез через ствол и часть мантии из воздушных корней; черное — тяжи склеренхимы; точками обозначены проводящие пучки и листовые следы; н. пермь (красный лежень), Германия (Gothan u. Weyland, 1954). 72 — *Caulopteris saportae* Zeiller, 1/3; в. карбон, Германия (Gothan, 1923)

*Caulopteris* Lindley et Hutton, 1832. Тип рода — *C. primaeva* Lindley et Hutton, 1832; в. карбон, Англия. Отпечатки или окремелые ядра стволов *Psaronius*, покрытые крупными листовыми рубцами, высота которых превышает ширину; рубцы располагаются спирально или четырьмя—шестью продольными рядами. Выход листового следа, расположенный внутри листового рубца, имеет подковообраз-

ную форму, открытую сверху, с концами, загнутыми внутрь, у некоторых видов — форму замкнутого овала, в общем повторяющего контур листового рубца. Поверхность отпечатка ствола или ядра в промежутке между листовыми рубцами, покрыта мелкими округлыми рубчиками — следами воздушных корней. Отпечатки стволов, лишенных внешней коры, известны под названием *Ptychopteris*. Листовые следы

выражены менее отчетливо, обнаруживая при основании остатки склеренхимного влагаллица. Поверхность ствола продольно заштрихована многочисленными отпечатками воздушных корней. Иногда оба типа отпечатков — *Caulopteris* и *Ptychopteris* — встречаются на одном стволе (рис. 70). Отпечатки ствола *Caulopteris*

(рис. 72), по-видимому, отвечают мараттиевым папоротникам со спороношением типа *Astrotheca* и *Acithea*. Около 17 видов. В. карбон — н. пермь 3. Европы. В СССР единственная недостоверная находка в западной части Донбасса.

## ПОДКЛАСС LEPTOFILICES (LEPTOSPORANGIATAE). ЛЕПТОСПОРАНГИАТНЫЕ ПАПОРОТНИКИ

Спорангии со стенкой, состоящей из одного слоя клеток, развивающиеся из одной начальной клетки эпидермиса. Исключения известны

только в сем. *Osmundaceae* и отчасти у *Schizaeaceae* и *Gleicheniaceae*.

### ПОРЯДОК FILICALES. НАСТОЯЩИЕ ПАПОРОТНИКИ

Папоротники равноспоровые. Около 15 семейств.

#### СЕМЕЙСТВО OSMUNDACEAE<sup>1</sup> R. BROWN, 1810

Папоротники многолетние, крупные, с массивными, обычно короткими прямостоячими или реже простертыми стеблями, покрытыми основаниями опавших листьев и многочисленными воздушными корнями. Кора сильно развита при относительно тонкой стеле. Ксилема имеет вид сетчатого цилиндра, состоящего из удлиненных петель, но, в отличие от большинства папоротников, она окружена сплошным кольцом флоэмы. Листья крупные, перисто-рассеченные, выходящие пучком из конца стебля. Листовые следы имеют в разрезе подковообразную форму с выпуклостью, обращенной наружу. Спорангии крупные, почти шаровидные, с короткими, толстыми ножками, раскрываются боковой щелью при помощи группы клеток с утолщенными стенками, расположенной вблизи верхушки спорангия. На противоположной стороне спорангия находится полоска из узких клеток, по которой и происходит разрыв. Споры созревают одновременно. Споры с трехлучевой щелью, округлые или треугольно-округлые. Экзина от мелкобугорчатой до шиповатой. Бугорки большей частью неправильной формы. Шипы часто притупленные. По некоторым признакам (образование спорангиев происходит как из одной клетки, так и из группы эпидермальных клеток и т. д.), осмундовые

занимают промежуточное положение между эвспорангиатными и лептоспорангиатными папоротниками. Стебли, спороносные листья и споры с характерными для *Osmundaceae* признаками известны с перми (возможно, даже с карбона — *Discopteris*); широким распространением представители этих семейств пользовались в мезозое (*Osmundopsis*, *Osmundites*, *Cladophlebis*, *Todites*).

Ныне семейство представлено тремя родами, распространенными в болотистых местах тропических и частично умеренных областей, за исключением Австралии.

*Osmunda* Linné, 1753. Тип рода — *O. regalis* Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии известны стерильные листья и споры. Листья крупные, перистые или дважды-перистые; перья широколанцетные, перышки продолговатые, языковидные с тупой или несколько заостренной верхушкой, основание обычно перетянутое. Жилкование перистое, средняя жилка отчетливая, боковые дихотомируют один или два раза. Пластинка спороносных листьев редуцирована. Сорусы шаровидные, густо сидящие на жилках перышек. Споры диаметром 40—65 м, с трехлучевой щелью; на дистальной стороне экзина утончена, что способствует смятию и изменению очертания до лодочкообразного. Экзина бугорчатая, бугорки неправильной формы — от плоских до сильновыпуклых (рис. 73, 74). Около 40 видов, преимущественно современных. Достоверен с палеогена. Листья стерильные: палеоген Приморья (Посыет) и Сахалина, палеоцен Поволжья (Камышин), эоцен Закавказья (Джульфа), олигоцен В. Казахстана (Ашу-Тас); мел (?) и третичные 3.

<sup>1</sup> Составили: Н. Д. Василевская (описание *Osmundopsis*, *Osmundites*, *Todites*), В. А. Вахрамеев (характеристика семейства, а также *Osmunda*), Е. О. Новик (*Discopteris*), Г. П. Радченко и В. Г. Лепехина (*Chasmatopteris*, *Thamnopteris*, *Iegosigopteris*, *Petchopteris*, *Zalesskya*), М. А. Седова (описание спор).



Европы и С. Америки. Споры: пермь Европейской части СССР и Приуралья, мезозой и кайнозой СССР; юра — мел Нов. Зеландии, неоген Центр. Европы.

Споры, относимые к *Osmunda* из пермских и мезозойских отложений, могут принадлежать другим, ныне вымершим родам сем. *Osmundaceae*, установленным по остаткам древесины и листьев. На это косвенно указывают очень близкая морфология спор различных современных родов этого семейства, а также отсутствие типичных листьев *Osmunda* в отложениях старше палеогена. Современное распространение — области умеренно-теплого и тропического климата обоих полушарий.

*Osmundopsis* H a r r i s, 1931. Тип рода — *Osmunda sturii* Raciborski, 1890; н. юра, Польша. В ископаемом состоянии известны стерильные и спорнозные листья и споры. Стерильные листья дважды-перистые, по строению и жилкованию типа *Cladophlebis*, спорнозные — трижды-перистые, с сильно редуцированными пластинками перышек, типа *Osmunda*. Спорангии мелкие, шаровидные или грушевидные, с верхушечным неполным поперечным кольцом и продольной щелью, расположены скученно близ средней жилки перышка. Споры выделены А. Ф. Николаевой из спорангия папоротника *Osmundopsis* (н. юра Ферганы) и Гаррисом (Harris, 1931) из *Osmundopsis plectrophora* (н. лейас Гренландии). Споры диаметром 65—110  $\mu$ , округлые и округло-овальные, с трехлучевой щелью. Эскина шиповато-бугорчатая (рис. 75; табл. XXIX, фиг. 5, 6). Несколько видов. В. триас — в. юра. В. триас Армении, рэт — лейас Челябинского бассейна, н. юра Украины и Ср. Азии (Ю. и В. Фергана, Зеравшанский хребет), в. юра Буреинского бассейна, Якутии; н. юра Польши, Гренландии.

*Todea* W i l l d e n o w, 1802. Тип рода — *Acrostichum barbarum* Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии известны споры. Остатки листьев сходного облика описываются как *Todites*. Споры округлые и овальные, диаметром 55—80  $\mu$ , с трехлучевой щелью. Эскина бугорчатая. Отличаются от спор *Osmunda* более крупным размером и более правильной формы бугорками, равномерно расположенными по поверхности. Очень близки (если не идентичны) спорам, выделенным из спорангиев *Todites* (рис. 76). С перми. Пермь Европейской части СССР и Приуралья, юра Ю. и С. Тянь-Шаня, В. Забайкалья. Современное распространение — Ю. Африка, Австралия, Нов. Зеландия.

*Todites* S e w a r d, 1900. Тип рода — *Pecopteris williamsoni* Brongniart, 1928; ср. юра, Ан-

глия. В ископаемом состоянии известны стерильные и спорнозные листья, споры. Листья дважды-перистые. Перышки мелкие, по строению и жилкованию пекоптеридные, реже промежуточного типа между пекоптеридными и сфеноптеридными, цельнокрайние, зубчатые или городчатые. Спорнозные перышки не отличимы от стерильных или немного отличаются меньшей величиной отношения длины перышка к его ширине. Спорангии крупные, шаровидные, бескольцевые, разбросаны по всей нижней поверхности перышек. Споры выделены Э. А. Копытовой из спорангиев *Todites roeserti* (Presl) Zeiller (в. триас З. Казахстана, р. Илек) и Гаррисом (Harris, 1931) из спорангиев нескольких видов *Todites* (н. юра Гренландии). Споры диаметром 44—72  $\mu$ , с трехлучевой щелью, округлые и овальные. Эскина толстая, с редкими шипами различной величины или с бугорками разной величины и формы. На дистальной стороне эскина утончена (рис. 77; табл. XXIX, фиг. 7—9). Около восьми видов. В. триас — в. юра. В. триас З. Казахстана (р. Илек), триас или н. юра Челябинской обл., н. юра Мангышлака, Ю. и В. Ферганы, юра Крыма, Кавказа, Приморья, ср. юра Ю. Казахстана (Каратау); в. триас и рэт Японии, Китая (Шаньси), рэт Польши, Вьетнама (Тонкин), рэт — лейас Гренландии, ср. юра Англии, в. юра Шотландии, Японии, Земли Грэма.

*Cladotheca* H a l l e, 1911. Тип рода — *C. ungans* Halle, 1911; ср. юра, Йоркшир, Англия. В ископаемом состоянии известны стерильные и спорнозные перья. Перышки кладофлебоидные, жилкование перистое. Сорусы расположены в два ряда по обе стороны от средней жилки и закрывают собой всю нижнюю поверхность несколько редуцированной пластинки. Спорнозные перышки расположены в верхней части перьев. Споры округлые, с трехлучевой щелью разверзания. Эскина бугорчатая (табл. XXXIV, фиг. 1). Два-три вида. Ср. юра Орского угленосного бассейна и Англии.

#### Род, связываемый с семейством *Osmundaceae*

*Discopteris* S t u r, 1885. Тип рода — *D. karwinensis* Stur, 1885; вестфал, Силезия. В ископаемом состоянии известны стерильные и спорнозные листья. Листья перисто рассеченные, черешки гладкие или покрытые едва заметными основаниями опавших листьев. Перья чередующиеся, от овальных до линейно-ланцетных. Перышки сфеноптеридные, яйцевидные до удлинненно-яйцевидных, перисто рассеченные на лопасти овально-клиновидного очертания. При основании перьев различаются

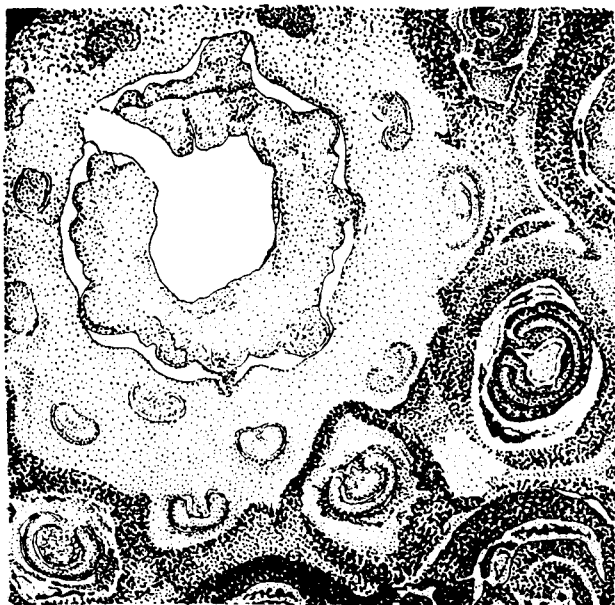
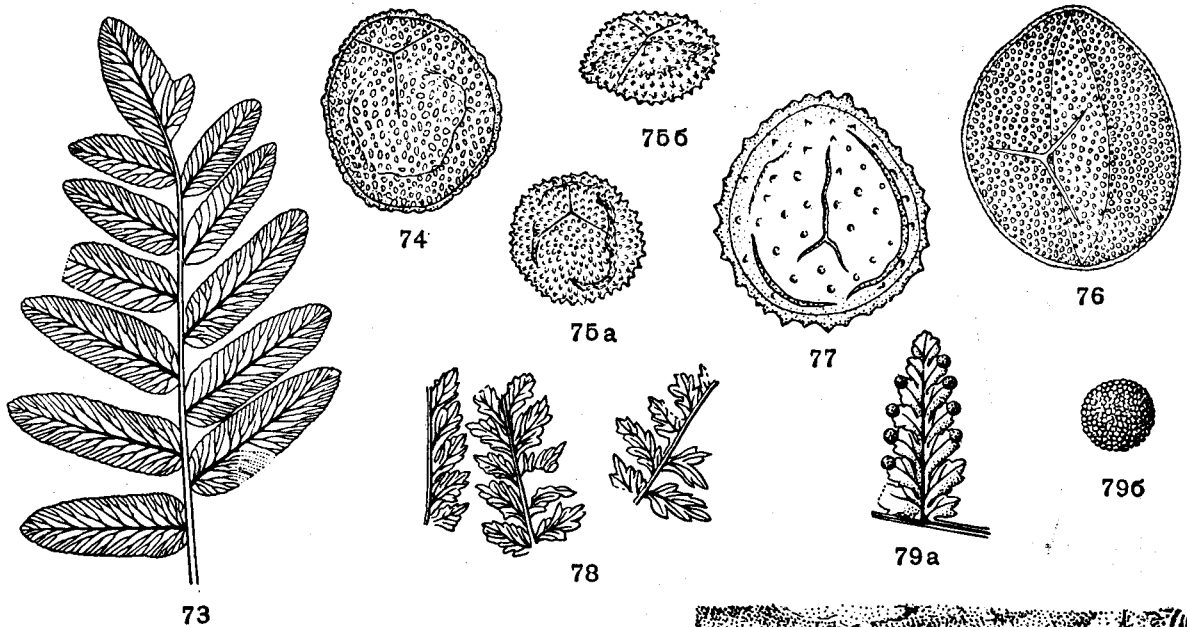


Рис. 73—80.

73 — *Osmunda heeri* Gaudin: третичные, Посыет (Приморье) (Heer, 1878). 74 — *Osmunda* sp.: спора,  $\times 400$ ; миоцен, Приморье (колл. М. А. Седовой). 75 — *Osmundopsis* sp.: споры,  $\times 400$ ; 75а — округлая спора, 75б — сложенная спора; юра, Узбекистан (колл. А. Ф. Николаевой). 76 — *Todea* sp.: спора,  $\times 400$ ; миоцен, Сев. Сихотэ-Алинь (колл. М. А. Седовой). 77 — *Todites* sp.: спора,  $\times 400$ ; в. триас и юра, Актюбинское Приуралье, басс. р. Илек (Брик, Копытова, Турутанова-Кетова, 1956). 78 — *Discopteris vullersii* Stur: ср. карбон ( $C_2^5$ ), Шахтинский район (Донбасс) (Залеский и Чиркова, 1938). 79 — *Discopteris karwinensis* Stur; 79а — перышко с сорусами; 79б — отдельный сорус, сильно увеличен; ср. карбон, Н. Силезия (Stur, 1885). 80 — *Chasmatopteris principalis* Zalesky; 80а — поперечный разрез через стебель,  $\times 2.2$ . 80б — поперечный разрез через листовый след,  $\times 3.2$ ; н. пермь (?), Приуралье (Залеский, 1931)

афлебоидные перышки иной формы, направленные книзу. Жилкование отчетливое; средняя жилка разделяется на боковые, дихотомирующие по числу лопастей. Спорангии маленькие, одиночные, без колец, соединенные в выпуклые сорусы, сидящие на коротеньких ножках, напоминающие спорангии современных осмундовых. Сорусы располагаются либо на концах лопастей перышек, либо на их нижней поверхности (рис. 78, 79). Около шести видов. Ср. карбон Донбасса ( $C_2^3$ ,  $C_2^5$ ); вестфал Германии, Польши, Чехословакии, М. Азии, Стефан Франции.

**Группа родов семейства Osmundaceae, установленных по анатомическому строению ископаемой древесины**

*Anomorrhoea* Eichwald, 1854. Родом считаться не может. Под названием *A. fisheri* Eichwald, 1854 описаны небольшие части полых стволов, покрытых панцирем от черешков опавших листьев. Основания черешков ромбовидные, сближенные, расположены на стволе по спирали и снабжены маленьким подковообразным листовым следом, обращенным выпуклой стороной вниз. Один вид. Казанский ярус Урала.

*Chasmatopteris* Zalessky, 1931. Тип рода — *Ch. principalis* Zalessky, 1931; кунгур Ю. Урал. Известны ископаемые стволы. Ответвления стелы в листовые черешки образуют узкие и короткие прорывы в кольце ксилемы. Стебель окружен многочисленными черешками листьев. Последние в сечении широкой округло-треугольной формы с оттянутыми боковыми углами, имеющими очертания крыльев. Анатомическое строение крыльев: верхние углы острые и загнутые внутрь, передний край немного выпуклый, задний — несколько вогнутый, присутствуют до 10 групп механических элементов (рис. 80). Один вид. Кунгур Ю. Урала.

*Thamnopteris* Brongniart, 1849. Тип рода — *Anomopteris schlechtendali* Eichwald, 1842; пермь, Урал. В ископаемом состоянии известны стебли и корни. В стеблях хорошо выражена внутренняя и наружная кора; первая образована тонкостенными, вторая — толстостенными прозенхимными клетками. Листовой след овальный, с мезархной протоксилемой; по мере передвижения по следу и черешку вверх листовой след превращается в эндархный и приобретает серповидные очертания. При вхождении листового следа в наружную (склеренхимную) кору протоксилема следа расщеп-

ляется на четыре-пять групп. Для корней характерно, что их проводящая система отходит от стелы стебля или от проводящей системы листового следа. Корни имеют диархный пучок древесины, окруженный флоэмой и внутренней корой стебля; при выходе корней в наружную кору стебля и за ее пределы они окружаются своей собственной внутренней и наружной корой (рис. 81). Четыре вида. Пермь (кунгурский и казанский ярусы) Печорского бассейна (р. Кожва), Удмуртской АССР (Камско-Воткинский рудник), Башкирской АССР (р. Белебей, Кирменский рудник), Оренбургской обл. (Каргалинский рудник).

*Iegogopteris* Zalessky, 1935. Тип рода — *I. javorskii* Zalessky, 1935; в пермь (верхнекольчугинская подсвита), Кузбасс. В ископаемом состоянии известны стебли, окруженные черешками листьев. Анатомическое строение стебля сходно со строением стеблей *Thamnopteris*. Листовой черешок на поперечном срезе имеет вид ромба, несколько вытянутого в тангенциальном направлении. Его вытянутость связана с выпрямлением абаксиальной стороны сосудистого пучка листового следа (ответвления стелы в черешок). Боковые края черешка оттянуты в стороны и состоят из тонкостенной ткани. Механических элементов нет (рис. 82). Один вид. В пермь (верхнекольчугинская подсвита) Кузбасса.

*Petcheropteris* Zalessky, 1931. Тип рода — *P. splendida* Zalessky, 1931; кунгур, Печорский бассейн. В ископаемом состоянии известны стволы. Ксилемные пучки листовых следов (ответвлений стелы в черешки) мезархные, овальной формы, выше по стволу постепенно превращаются в эндархные, приобретая серповидную форму, а по выходе в самый черешок принимают вид треугольной незамкнутой фигуры с выступающим к периферии стебля углом и с концами, загнутыми внутрь (рис. 83). Один вид. Кунгур (воркутская свита) Печорского бассейна.

*Zalesskya* Kidston et Gwynne-Vaughan, 1908. Тип рода — *Chelepteris gracilis* Eichwald, 1860; верхи н. перми, Ю. Урал. В ископаемом состоянии известны стебли. Ксилема, образуя сплошной цилиндр (протостела), дифференцируется на две части: периферическую, состоящую из узких трахейд с многорядными лестничными утолщениями, и центральную, образованную широкими, короткими трахейдами с утолщениями сетчатого характера. Древесинная паренхима отсутствует. Флоэма отделена от ксилемы ксилемным влагалищем из удлиненных паренхимных клеток, заполненных бурым содержимым. Флоэма окружена



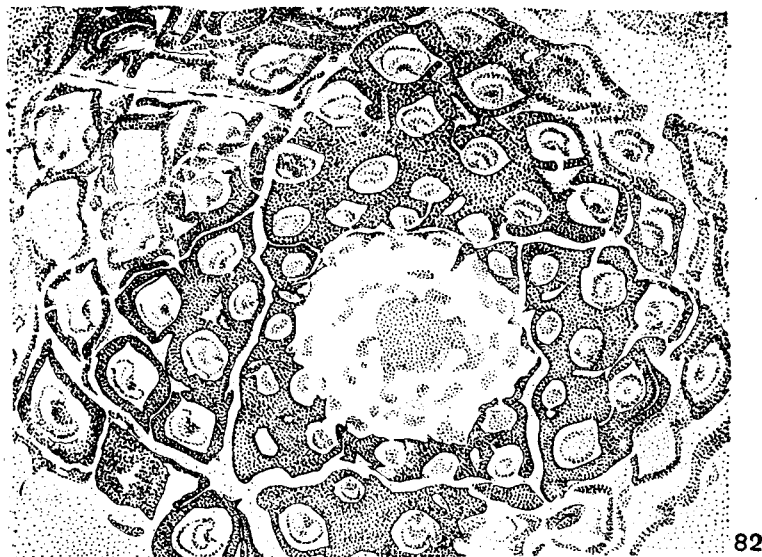
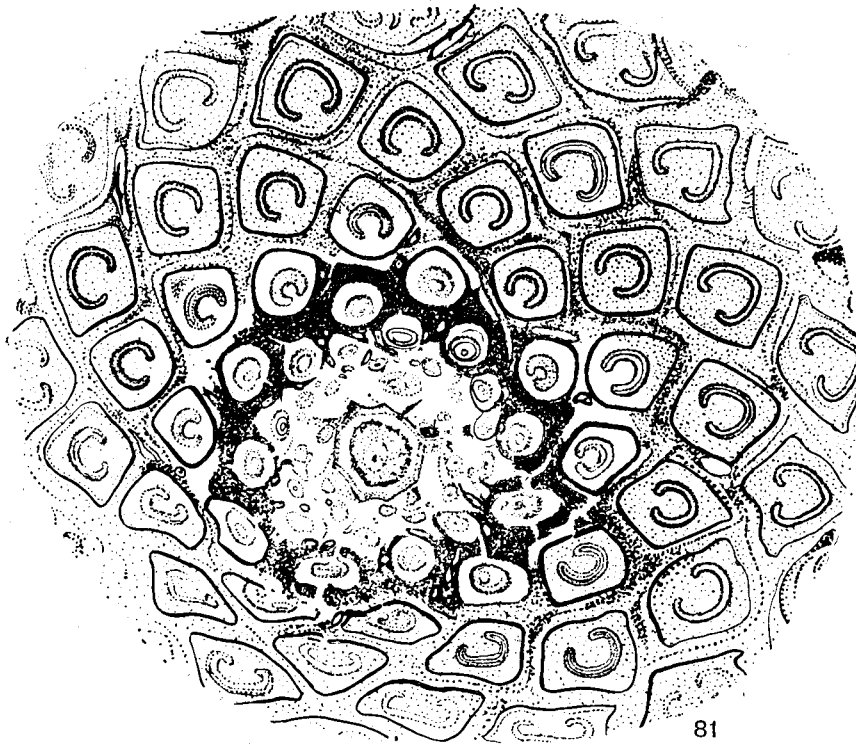


Рис. 81—82.

81 — *Thamnopteris schlechtendali* (Eichwald) Brongniart: в. пермь, Камско-Воткинский рудник (Башкирская АССР) (Залесский, 1927). 82 — *Iegosigopteris javorskii* Zalesky: поперечный разрез через стебель,  $\times 2,8$ ; н. пермь (ерунаковская свита), Кузбасс (Залесский, 1935)



перидиклом. Кора широкая; внутренняя ее часть — паренхимная, наружная состоит из толстостенных клеток. Листовой след вначале имеет овальную форму; сосудистый пучок мезархного строения. По мере приближения к периферии стебля и выше листового след (черешок) приобретает подковообразную форму, а сосудистый пучок — эндархное строение. При прохождении листового следа через кору протоксилема делится на несколько групп. Корни имеют диархный сосудистый пучок, окруженный флоэмой, иногда корой, с толстостенными наружными клетками (рис. 84). Четыре вида. Пермь Ю. Урала.

*Osmundites* Unger, 1854. Тип рода — *O. schemnicensis* Unger, 1854; третичные, Венгрия. Окаменелые стволы папоротников, близкие по строению к стеблям современных *Osmundaceae*. На поперечном разрезе виден центральный ствол (стела), окруженный основаниями черешков листьев. Стела с паренхимной сердцевинной. Ксилемное кольцо окружено флоэмой, пронизанной листовыми следами. Черешки листьев округлые или овальные, вытянутые в ширину; проводящие пучки черешков более или менее подковообразные, обращенные выпуклой стороной кнаружи (табл. XXIX, фиг. 10). Несколько видов. Триас — третичные. В триас Челябинского бассейна, палеоцен Поволжья; триас — юра Нов. Зеландии, юра Центр. Австралии, н. мел Ю. Африки, Канады, в. мел и третичные Австралии (Квинсленд), н. эоцен о-ва Уайт, третичные Венгрии (близ Хемница).

В ископаемом состоянии вне СССР: *Kidstonia* Zeiller, 1897; *Paradoxopteris* Hirmer, 1927; *Sperocarpus* Stur, 1888; *Sturiella* Weiss, 1885; *Todeopsis* Renault, 1896.

#### СЕМЕЙСТВО SCHIZAEACEAE<sup>1</sup> MARTIUS, 1834

Папоротники различного внешнего вида, большей частью с прямостоячими (*Schizaea*, *Mohria*, большинство *Anemia*), реже с ползучими стеблями или корневищами (*Lygodium*). Листья разнообразны по величине и форме, перисто- и пальчато-рассеченные. Жилкование от открыто-перистого до перисто-сетчатого. Спорангии крупные, одиночные, сидячие или на коротких ножках, расположены по краю или переходят на нижнюю поверхность листа и прикрываются его загнутым краем. Кольцо полное, на-

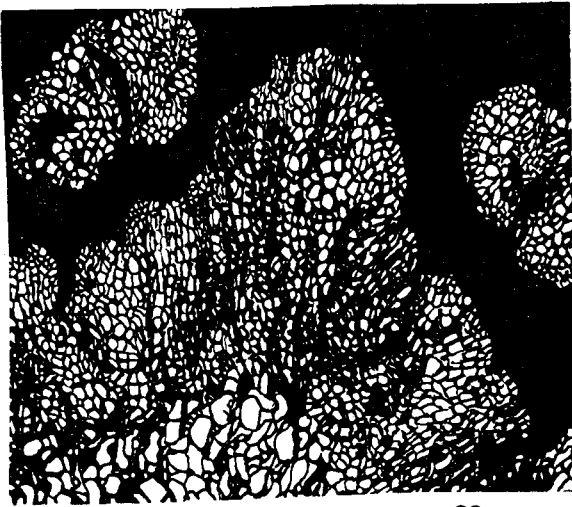
ходится на верхушке спорангия, имеет вид колпачка, состоит из одного или нескольких рядов клеток (*Senftenbergia*). Споры с трехлучевой, реже однолучевой щелью, треугольно-округлые и трехлопастные (*Anemia*, *Mohria*, *Lygodium*) или овальные, бобовидные и округлые (*Schizaea*, *Klukia*). Экзина двуслойная, ребристая, ямчатая, с выростами, реже гладкая.

С карбона (*Senftenbergia*), но широкое распространение получило во второй половине мезозоя, в отложениях которого найдено большое количество спор с характерными морфологическими признаками. Наоборот, остатки стерильных листьев, не обладая какими-либо специфическими признаками, характерными для этого семейства или отдельных его родов, опознаются редко. Видимо, их часто относят к формальному роду *Sphenopteris*, а иногда даже к гинкговым. Так как листья многих *Schizaea* очень напоминают мелко рассеченные листья *Baiera*. Находки спорозоносных листьев очень редки.

Семейство *Schizaeaceae* представлено четырьмя родами, распространенными преимущественно в тропиках; отдельные представители встречаются в южной части умеренного пояса (вплоть до Нью-Фаундленда и Японии).

*Anemia* Swartz, 1806. Тип рода — *A. phyllitidis* (Linné) Swartz, 1806; современный. В ископаемом состоянии известны стерильные листья и споры. Листья перистые или дважды-перистые. Спорозоносны обычно нижняя пара перьев листа, пластинка у них сильно редуцирована, а стержни перьев удлинены. Перышки преимущественно сфеноптеридные, обычно немного асимметричные, нередко с ушками у основания верхнего края. Жилкование перышек от открыто-перистого до сетчатого. К этому роду относят отпечатки стерильных перьев с ланцетными, стянутыми у основания перышками, отходящими от стержня пера под острым углом. Нижний край перышка обычно низбегающий. Край перышка от цельного до крупнозубчатого, у самого основания цельный. Жилкование перистое, вторичные жилки густые, дихотомизирующие. Спорангии голые или частично прикрытые загнутым краем листа. Споры диаметром 45—115 м, с трехлучевой щелью, треугольные или треугольно-округлые, часто с выростами на углах. Экзина двуслойная, толстая, ребристая. Ребра снабжены различными по величине выростами или ямками, края ребер большей частью неровные (рис. 85, 86). Более 110 видов, из них около 90 современных. С юры. Листья стерильные: н. мел Буреи, Приморья (оз. Ханка), в. мел Сахалина, палеоген Амура (Райчиха) и Украины (Могильно); в. мел С. Америки, неоген З. Европы и С. Америки.

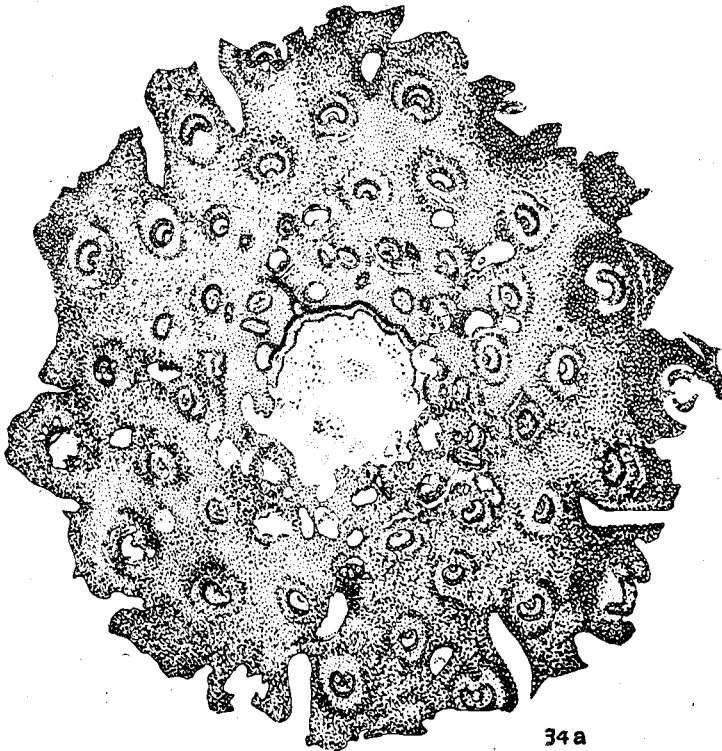
<sup>1</sup> Составили: Н. Д. Василевская (описание *Klukia*, *Ruffordia*), В. А. Вахрамеев (характеристика семейства, а также роды *Anemia* и *Lygodium*), Е. О. Новик (*Dactylothea*, *Senftenbergia*, *Megaphyton*), М. А. Седова (описание спор).



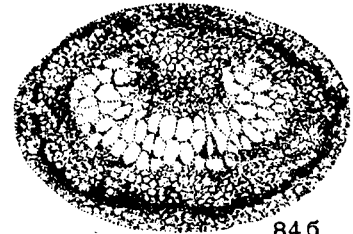
83a



83b



84a



84b

Рис. 83—84.

83 — *Petcheropteris splendida* Zalesky: 83a — участок поперечного среза стебля,  $\times 20,5$ ; 83b — поперечный срез через листовой след,  $\times 6,7$ ; н. пермь, р. Печора (Залесский, 1931). 84 — *Zaleskya diploxylon* Kidston et Gwynne-Vaughan: 84a — поперечный разрез через стебель,  $\times 2,5$ ; 84b — поперечный разрез через листовой след,  $\times 30$ ; в. пермь, Ключевский рудник (Башкирия) (Kidston a. Gwynne-Vaughan, 1908)

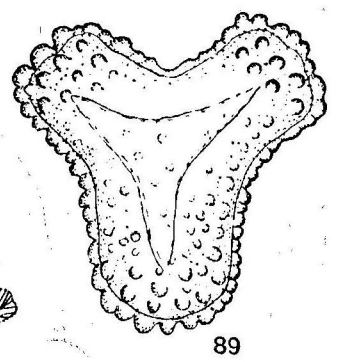




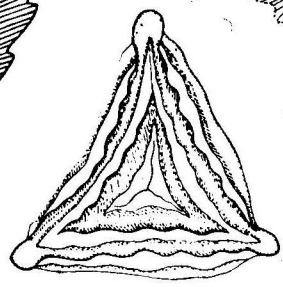
85



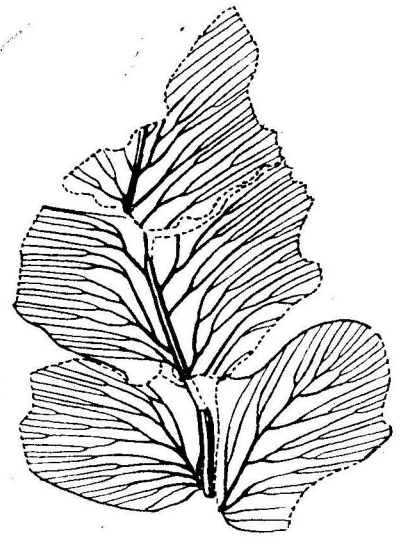
87



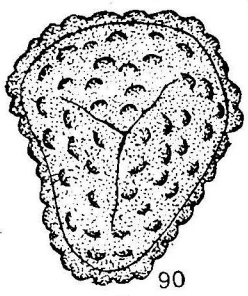
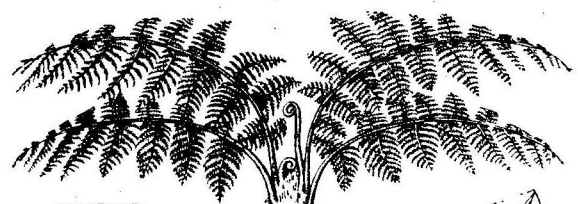
89



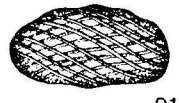
86



88



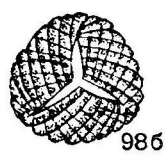
90



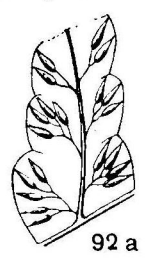
91



98a



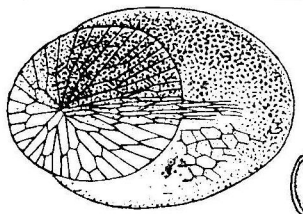
98b



92 a



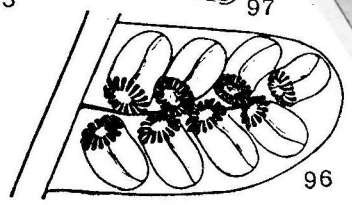
92 b



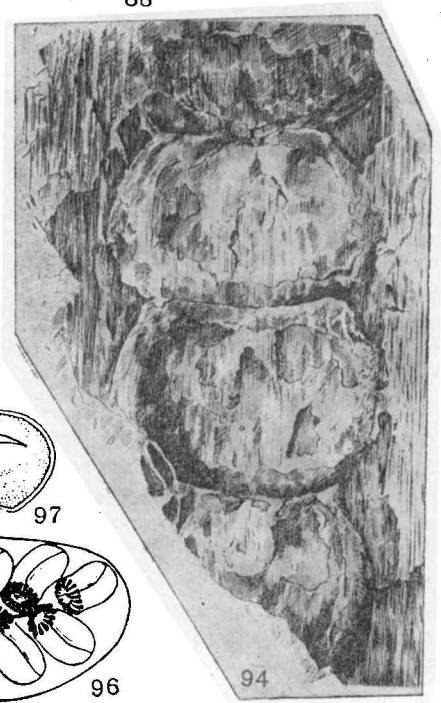
93



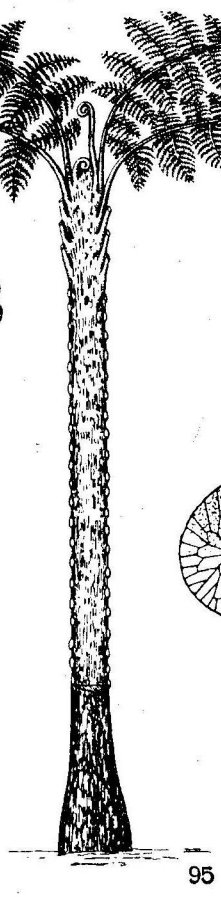
97



96



94



95

Споры: единичные споры появляются в н. юре СССР, в ср. и в. юре встречаются редко, наибольшим распространением пользуются в н. и в. мелу, в палеогене — редкие находки; юра — н. мел Англии, Индии, Австралии, н. мел Китая, Монголии, в. мел Чехословакии. Современное распространение — преимущественно тропики Америки (а также Флорида, Техас), Африка, Мадагаскар, один вид в Индии.

*Lygodium* Swartz, 1801. Тип рода — *L. scandens* (Linné) Swartz, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны стерильные, реже спороносные листья и споры. Лианоподобные папоротники с длинным, вьющимся стеблем. Листья пальчатые с нечетным или четным числом ланцетных долей, иногда раздельные до самого основания, так что доли листа (перышки) оказываются сидящими на собственных черешочках. От средней жилки перышка отходят боковые дихотомизирующие жилки, у некоторых видов анастомозирующие. Спорангии расположены вдоль края пластинки, каждый спорангий прикрыт особым выростом поверхностных тканей листа, выполняющим функцию покрывальца. Споры диаметром 65—116 м, с трехлучевой щелью, округлые, треугольно-округлые и трехлопастные. Экзина многослойная толстая, гладкая, со следами внутренней текстуры или с выростами. Выросты бугорчатые или шиповатые. Наиболее крупные и частые выросты иногда расположены на углах треугольника (рис. 87—90). Около 40 видов, преимущественно современных. С триаса. Листья: палеоген Украины, Приморья, Сахалина; в. мел (редки) З. Европы (сенон Вестфалии) и США (штаты Дакота, Колорадо), эоцен — миоцен З. Европы и США (в эоцене находки особенно часты), третичные Китая. Споры: редкие находки в триасе, н. и ср. юре, в в. юре встречаются чаще, н. мел — почти повсеместное распространение, в в. мелу находки становятся более редкими, третичные. — З. и Центр. Европы. Монголии, Америки. Современное распро-

странение — тропические и субтропические области от Нов. Зеландии и Ю. Америки до Японии, один вид произрастает на ю.-в. США.

*Schizaea* Smith, 1793. Тип рода — *Sch. dichotoma* (Linné) Smith, 1793; современный. В ископаемом состоянии известны споры, редко спороносные листья (*Schizaeopsis* Berry). Листья клиновидные или веерообразные, неоднократно дихотомически рассеченные на большее или меньшее количество долей, напоминающие листья гинкговых; спорангии расположены вдоль края. Споры диаметром 30 м, шириной 20—40 м, с однолучевой щелью, бобовидные, овальные. Экзина двуслойная, довольно толстая, прозрачная, реже более грубая, ямчатая или с выростами (рис. 91). 35 современных видов. С юры. Листья: н. мел США (серия Потомак, свита Патуксент). Споры: единичные находки в триасе и юре, н. и в. мел — почти повсеместное распространение, третичные Украины, С. Кавказа, Волгоградского Поволжья, З. Европы, Нов. Гвинеи. Современное распространение — Ю. Африка, о-в Св. Елены, Центр. и Ю. Америка, Австралия, Тасмания, Нов. Зеландия.

#### Роды, связываемые с семейством *Schizaeaceae*

*Dactylothea* Zeiller, 1883. Тип рода — *Filicites plumosus* Artis, 1825; вестфал, Силезия. В ископаемом состоянии известны отпечатки стволов (*Megaphyton*), стерильные и спороносные листья. Листья средней величины, трех — пятиперистые; стержень мелкобугорчатый. Перья чередующиеся, овально- или линейно-ланцетные. Перышки типично пекоптеридные, чередующиеся, более или менее цельнокрайние или, если они готовят дальнейшее подразделение перьев, более или менее глубоколопастные. При основании перьев первого порядка с нижней и верхней сторон стержней расположены афлебии. Жилкование отчетливое,

Рис. 85—98.

- 85 — *Anemia asiatica* Vachrameev: н. мел, оз. Ханка (Приморье) (колл. В. А. Вахрамеева). 86 — *Anemia* sp.: спора, × 400; н. мел, З. Сибирь (колл. М. А. Седовой). — 87 — *Lygodium coloradense* Knowlton, 2/3; верхи в. мела, шт. Колорадо (Knowlton, 1930). 88 — *Lygodium asiaticum* Borsuk: участок листа; палеоген (нижнедунская свита), Сахалин (колл. М. О. Борсука). 89 — *Lygodium* sp. спора, × 400; олигоцен, Приморье (колл. М. А. Седовой). 90 — *Lygodium sparsaetuberculatum* К.-М.: споры, × 500; в. мел, Намцы, Вилюйская впадина (колл. Н. А. Болховитиной). — 91 — *Schizaea* sp., спора, × 400; третичные, З. Сибирь (колл. М. А. Седовой). 92 — *Dactylothea plumosa* (Artis) Zeiller: 92а — часть перышка со спорангиями, × 6; 92б — спорангий, × 35; ср. карбон, Саар (Zeiller, 1886—1888). 93 — *Senftenbergia elegans* Corda: спорангий, × 38; вестфал Чехословакия (Zeiller, 1900). — 94 — *Megaphyton mirabile* Zalessky: поверхность ствола с листовыми рубцами, × 1/3; ср. карбон (С<sup>5</sup>), Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938). 95 — *Megaphyton* Artis: реконструкция, 1/80 (Hirmer, 1927). 96 — *Klukia exilis* (Phillips) Raciborski: перышко со спорангиями, × 20; н. юра, В. Фергана (колл. Н. Д. Василевской). 97 — *Klukia* sp. спора, × 400; ср. юра; З. Казахстан (Брик, Копытова, Турутанова-Кетова). 98а — *Ruffordia* sp.: споры, × 400; вид с дистальной стороны; н. мел, Приморье (колл. В. Д. Принады); 98б — *Pelletieria tersa* (Kara-Murza) Bolkhovitina, × 450; н. мел, Казахстан, р. Эмба (Болховитина, 1961)



средняя жилка прямая или слегка избегающая, доходит до верхушки перышка; боковые жилки отходят от средней под довольно открытым углом, в нижней части перышка — однократно дихотомирующие, в верхней — простые. Спороносные перышки слегка редуцированы; спорангии покрывают значительную часть нижней поверхности перышек, находясь вблизи окончаний боковых жилок, верхушками по направлению к краю перышка. Спорангии удлиненно-яйцевидные, вверху заостренные, длиной 0,50—0,75  $\mu$ , шириной 0,20—0,25  $\mu$  (рис. 92; табл. XXX фиг. 1). Около пяти видов. Преимущественно ср. и в. карбон. Н. и ср. карбон Донбасса ( $C_1^2$ ,  $C_4^1$ ;  $C_2^2$ ,  $C_3^2$ ,  $C_4^4$ ,  $C_5^5$ ,  $C_6^6$ ) и его западного протяжения, наюр Львовско-Брестской впадины, башкирский ярус С. Кавказа и Ср. Поволжья (тепловская свита); карбон З. Европы, М. Азии (преимущественно ср. и в. карбон, а также наюрский ярус), ср. карбон Канады, н. пермь (?) Франции и Германии.

Систематическое положение р. *Dactylotheca* долго оставалось неясным. В последние годы у р. *Dactylotheca* на спорангиях был обнаружен колпачок подобно колпачку р. *Senftenbergia*; это дало основание Корсэну (Corsen, 1955), а также Готану и Вейланду (Gothan и. Weyland, 1954) отнести р. *Dactylotheca* к сем. Schizaeaceae.

*Senftenbergia* Corda, 1845. Тип рода — *S. pennaeformis* Brongniart, 1828; вестфал, Франция. В ископаемом состоянии известны листья спороносные и стерильные. Листья крупные, по меньшей мере трижды-перистые. Перья чередующиеся, линейно-ланцетные. Перышки мелкие, пекоптеридные, прикрепленные к стержню пера всем основанием. Жилкование отчетливое, перистое; средняя жилка сильно выступает на нижней поверхности перышка. Спороносные перышки подобны стерильным. Спорангии расположены на боковых жилках по обеим сторонам средней жилки спороносных перышек, по краю, или занимают все пространство между средней жилкой и краем перышка. Спорангии овальные, слегка суженные у верхнего конца. Кольцо полное, расположено на верхушке спорангия, имеет вид колпачка, состоящего из нескольких рядов клеток (рис. 93; табл. XXX, фиг. 2). Линия разветвления (stomium) отмечена углублением, образованным узкими, удлиненными клетками, простирающимися от верхушки почти до основания спорангия. Два вида. Ср. карбон Донбасса ( $C_2^3$ ,  $C_5^5$  и  $C_6^6$ ); вестфал Англии, Франции, Германии, М. Азии, Канады.

*Megaphyton* Artis, 1825. Тип рода — *M. frondosum* Artis, 1825; продуктивный карбон, З. Европа. Отпечатки стволов папоротников с

двумя диаметрально противоположными рядами больших листовых рубцов эллиптической или округлой формы. При хорошей сохранности в листовых рубцах наблюдается внутренний концентрический контур, отвечающий выходу листового следа, проходившего из ствола в черешок листа. Кроме крупных листовых следов, иногда наблюдаются сопровождающие их рубцы меньших размеров, которые представляют собой поперечное сечение вторичных полос сосудисто-лубяных элементов. На обескоренных стволах *Megaphyton* листовые рубцы не сохраняются, но зато остаются рубцы от листовых следов, а также рубцы от окружающих их склеренхимных влагалищ (рис. 94, 95). Несколько видов. Ср. и в. карбон. Ср. карбон Донбасса ( $C_2^5$ ,  $C_2^6$ ,  $C_7^7$ ) и Ср. Поволжья (тепловская свита); ср. и в. карбон З. Европы, в. карбон США (шт. Пенсильвания).

*Klukia* R a c i b o r s k i, 1890. Тип рода — *Pecopteris exilis* Phillips, 1835; ср. юра, Англия. В ископаемом состоянии известны листья, органы спороношения, споры. Стерильные и спороносные листья одинакового строения, дважды — четырежды-перистые. Перышки по форме и жилкованию пекоптеридные, цельнокрайние или в нижней части листьев зубчатые. Вторичные жилки простовильчатые. Спорангии расположены на нижней поверхности немного редуцированных спороносных перышек двумя рядами, по 3—12 в одном ряду, с двух сторон от средней жилки, и обращены верхушками к последней. Спорангии одиночные, крупные, овальные, с продольной трещиной и верхушечным полным кольцом, состоящим из одного ряда многочисленных (15—20) радиально расходящихся клеток. Споры, диаметром 32—36  $\mu$ , с однолучевой щелью, округлые или овально-округлые. Поперек щели большей частью наблюдается трещина, расположенная под прямым углом, отчего создается впечатление трехлучевой щели. Экзина гладкая или шагреневая (рис. 96, 97; табл. XXX, фиг. 3,4). Споры выделены Э. А. Копытовой из спорангиев *Klukia* sp. (ср. юра З. Казахстана). Несколько видов. Н. юра — н. мел, наиболее распространен в н. и ср. юре. Н. юра Закавказья (Ткварчели), Ферганы, Туркмении (Туаркыр), н. — ср. юра Ср. Азии (В. Фергана и Байсунский р-н), ср. юра Кавказа и Эмбенского р-на (гора Джаксы-Ханджага), н. мел Буреинского бассейна; н. юра Англии, Сардинии, Австрии, Польши, н. или ср. юра Афганистана, в. юра Японии, н. мел Ю. Америки (Перу) и Японии (свита Риосеки).

Корсэн (Corsin, 1948, 1955) выделяет р. *Hagiophyton*, отличающийся от р. *Megaphyton* да-

леко отстоящими друг от друга листовыми рубцами, распространенный в н. карбоне, тогда как собственно *Megaphyton* встречается в отложениях ср. и в. карбона. Стволы *Megaphyton* связывают с листьями и спороношением *Dactylothea*.

*Ruffordia* Seward, 1894. Тип рода — *Sphenopteris goepperti* Dunker, 1846; вельд, Англия. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные листья, споры. Стерильные листья небольшие, короткотреугольные, трижды-и-четырежды-перистые, тройчатого сложения. Приосновные перья обычно несимметричные, по степени рассеченности и размерам значительно превышают остальные. Перышки сфеноптеридные, надрезаны на удлиненные доли с неровными краями. Спороносные листья с сильно редуцированными перышками, на всей нижней поверхности которых разбросаны спорангии. Спорангии крупные (0,25—0,30 мм), одиночные, с верхушечным кольцом, состоящим из радиально расположенных клеток. Споры сходны со спорами р. *Pelletieria*, отличаясь от них более тонкими ребрышками (рис. 98а; табл. XXX, фиг. 5, 6). Несколько видов. В. юра (редко) — н. мел. Н. мел Колымы и Ю. Приморья (сучанская серия); н. мел Англии, Германии, Австрии, Бельгии, С. Америки, в. юра и н. мел (свиты Тетори и Риосеки) Японии. Споры, н. мел Англии и СССР.

*Pelletieria* Seward, 1913. Тип рода — *P. valdensis* Seward, 1913; н. мел, Англия. В ископаемом состоянии известны споры. Споры диаметром 60—70 м, с трехлучевой щелью, округло-треугольные с выпуклыми сторонами. Дистальная сторона споры покрыта широкими (3—4 м), плоскими, сближенными ребрами. Проксимальная сторона гладкая. До 1962 г. споры этого типа ошибочно описывались как споры р. *Mohria* (рис. 98б). Более 10 видов. С юры. Юра — редкие находки в Поволжье и Монголии, мел (особенно н. мел) — почти повсеместное распространение, третичные З. Сибири, З. Европы, США.

В ископаемом состоянии вне СССР: *Norimbergia* Gothan, 1914; *Schizaeopsis* Berry, 1911; *Teihardia* Seward, 1913.

#### СЕМЕЙСТВО GLEICHENIACEAE<sup>1</sup> GAUDICHAUD, 1826

Папоротники с тонкими, обычно ползучими, реже прямостоячими корневищами, дихотомически разветвленными. Листья крупные, моно-

морфные, дважды- или трижды-перистые, с ложно дихотомическим ветвлением стержня, вызванным образованием верхушечной спящей почки. Листья продолжают свой рост боковыми перьями первого порядка. Последние в свою очередь могут дихотомировать вследствие появления и у них верхушечных спящих почек. Перышки мелкие. Жилкование перистое. Спорангии собраны в сорусы, расположенные на нижней поверхности перышек непосредственно на спинках боковых жилок. Покрывальце отсутствует. Спорангии довольно крупные, грушевидные, с короткой толстой ножкой. Кольцо почти полное, косое или горизонтальное, состоящее из одного ряда крупных толстостенных клеток, прерывающееся только у верхушки спорангия несколькими тонкостенными клетками.

Известно с карбона (*Oligocarpia*), но наибольшего расцвета достигает в средней части мела (собственно род *Gleichenia*). Ныне представлено шестью родами, распространенными в тропических областях и умеренном поясе южного полушария.

*Gleichenia* Smith, 1793 (*Gleichenites* Seward, 1926). Тип рода — *G. polypodioides* (Linné) Smith, 1793; современный. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные листья и споры. Листья от просто- до трижды-перистых; стержень ложнодихотомический. Перышки мелкие, пекоптеридные, тесно сидящие, с закругленной верхушкой. Сорусы, заключающие от двух до восьми спорангиев с почти горизонтальным кольцом, расположены на боковых жилках перышек (рис. 99—102; табл. XXX, фиг. 8). Разделяется на секции: *Eugleichenia* Diels., с единственным сорусом, расположенным у основания перышка, сбоку от средней жилки; *Didymosorus* Debey et Ettingshausen, с двумя сорусами, сидящими у основания перышка по обеим сторонам от средней жилки; *Mertensia* Willd (*Dicranopteris* Bernh.), с многими сорусами, размещенными в два ряда по обеим сторонам от средней жилки. Споры диаметром 20—55 м, с трехлучевой, реже с однолучевой щелью, треугольные или округленно-треугольные, иногда с булавовидно оттянутыми углами, реже бобовидные; при свертывании экзины трехлопастные. Щель изредка с узким окаймлением. Экзина гладкая или гранулированная, тонкая, прозрачная, большей частью с тонкими дугообразными складками между лучами щели; реже экзина плотная, а складки грубые, параллельные вогнутым сторонам споры и окружающие щель. По краю споры нередко наблюдаются выросты или отвороты экзины в виде оторочки, прерывающейся по

<sup>1</sup> Составили: В. А. Вахрамеев (характеристика семейства, а также р. *Gleichenia*), Э. Н. Кара-Мурза (описание спор), Е. О. Новик (*Oligocarpia*).

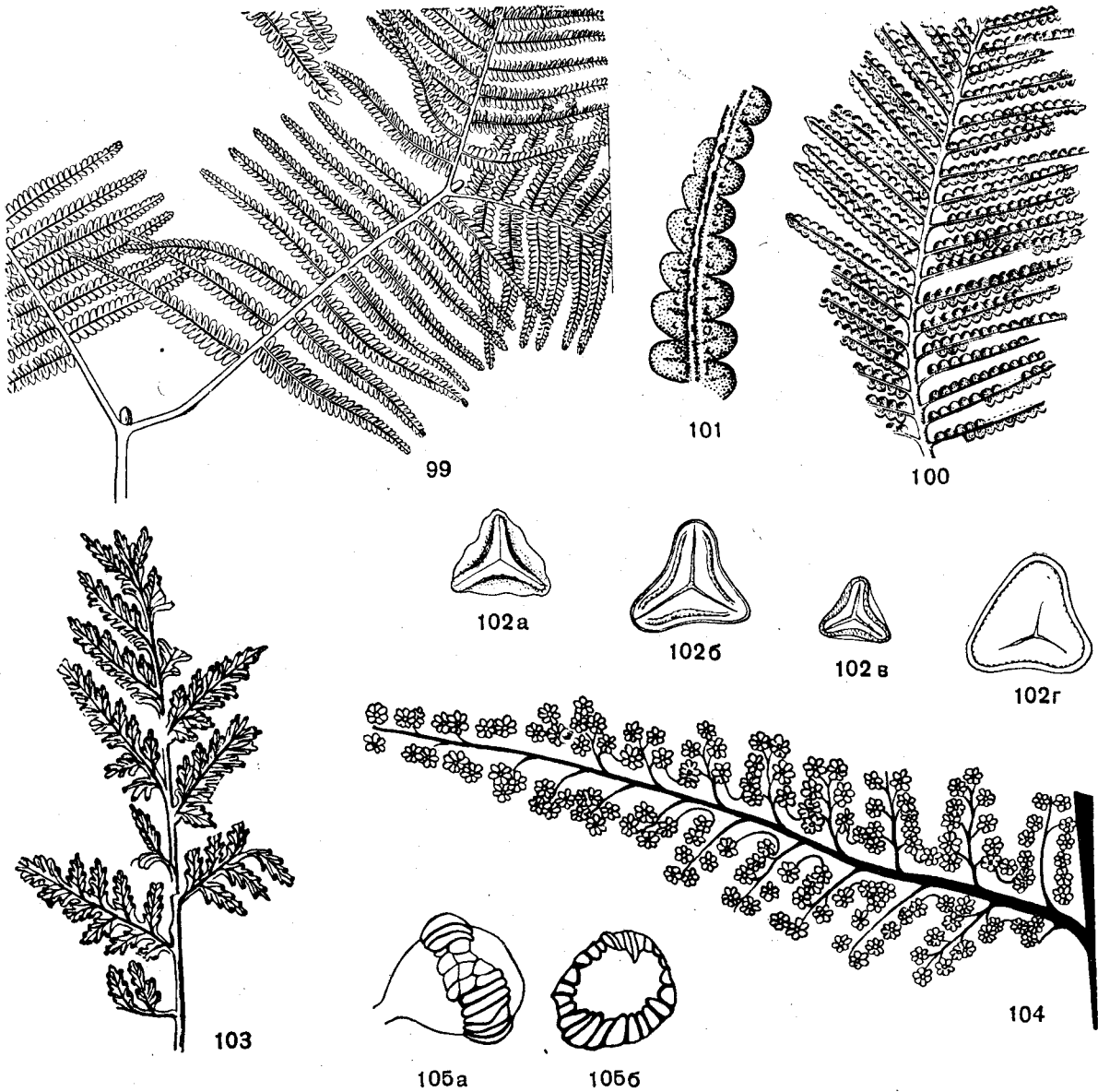


Рис. 99—105.

99 — *Gleichenia zippei* Heer: дихотомическое ветвление стержня листа глейхении, 1/2; н. мел. (слои Кома), З. Гренландия (Heer, 1875). 100 — *Gleichenia rotula* Heer: н. мел. (апт), Воронежская обл. (колл. В. А. Вахрамеева). 101 — *Gleichenia kazachstanica* Vachrameev: спорносное перо,  $\times 3$ ; н. мел. (альб), З. Казахстан, Чушкакульская антиклиналь (Вахрамеев, 1952). 102 — *Gleichenia* sp.: споры,  $\times 400$ : 102a — апт, Подмоскowie (Болховитина, 1953); 102b — спора с дугообразными складками между лучами; в. мел. (сантон), Анабаро-Хатангское междуречье (колл. Э. Н. Кара-Мурзы); 102v — спора с загибами края экзины вдоль сторон в виде дуговидных складок; альб низовьев Енисея (колл. Э. Н. Кара-Мурзы); 102г — спора, выделенная из спорангия *Gleichenia sphenopteroides* Brück; ср. юра, Актюбинское Приуралье (Брик, Копытова, Туртанова-Кетова, 1955). 103 — *Oligocarpia bronngiartii* (Stur) Zeiller: карбон (C<sub>2</sub><sup>1</sup>), Дебальцево-Фашевский район, Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938). 104 — *Oligocarpia bronngiartii* (Stur) Zeiller: спорносное перо,  $\times 6$ ; Пенсильвания, США (Abbot, 1954). 105 — *Oligocarpia capitata* D. White: спорангий с кольцом,  $\times 65$ : 105a — вид сбоку (хорошо видны тонкостенные клетки, по которым происходит разрыв кольца); 105b — вид сверху; Пенсильвания, США (Abbot, 1954).



углам (рис. 102). Выделены Э. А. Копытовой из спорангиев *Gleichenia sphenopteroides* (ср. юра Актюбинского Приуралья). Близкие по типу споры выделены Гаррисом (Harris, 1931) из спорангиев *Gleichenites nitida* Harris из н. лейаса В. Гренландии. Более 20 видов, из них половина современные. С триаса, наибольшее распространение — в мелу (более 20 видов). Листья: триас З. Казахстана, н. мел Якутии (р. Лена), Приморья, апт Московской и Воронежской областей, Закавказья, альб Урала, З. Казахстана, сенман — турон Сахалина, олигоцен Украины (Аджамка); в. триас и юра З. Европы, мел З. Европы, Гренландии, С. и Ю. Америки, эоцен Англии. Споры: в. триас, н. и ср. юра — единичны, в. юра — часты в Европейской части СССР, н. и в. мел — повсеместно и в большом количестве. Современное распространение — тропические области земного шара.

*Oligocarpia* G o e r p e r t, 1841. Тип рода — *O. gutbieri* Goerpert, 1841; карбон, Саксония. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные листья, споры. Листья крупные, трижды-перистые, стержень гладкий, слегка желобчатый, с афлебиями, расположенными при основании перьев первого порядка. Перья чередующиеся, распростерты, ланцетные, свободные, реже соприкасающиеся своими краями. Перышки от удлиненно-ланцетных, стянутых у основания, слопастным углом, располагающихся в верхней части пера, до коротких пекоптеридных, цельнокрайних, возникших из отдельных лопастей удлиненных перышек при превращении последних в перья. Жилкование отчетливо перистое, средняя жилка от прямой до извилистой, боковые жилки дихотомируют. Спороносные перышки с редуцированной пластинкой несут сорусы, обычно заключающие четыре — шесть, но часто и более спорангиев. Сорусы расположены на боковых жилках, как правило, у края перышка. Спорангии довольно крупные, грушевидные, с почти полным косым или горизонтальным кольцом, проходящим через верхушку спорангия, состоящим из двух рядов клеточек. На вентральной поверхности спорангия находится углубление, образованное маленькими, узкими клеточками, по которому происходит разрыв спорангия. Споры трехлучевые, гладкие (рис. 103—105). Один вид. Ср. карбон. Ср. карбон Донбасса ( $C_2^3$ ,  $C_2^5$ ). Верхняя (вестфал С и D) и отчасти средние (вестфал В) части вестфальского яруса Англии, Франции, Чехословакии, Германии, Польши, Канады, США.

## СЕМЕЙСТВО HYMENOPHYLLACEAE<sup>1</sup> GAUDICHAUD,

1826

Преимущественно мелкие, нежные папоротники с тонкими ползучими протостелическими корневищами. Листья тонкие, мономорфные, большей частью однослойные, без устьиц, иногда цельные, но чаще дихотомически или перисто рассеченные. Перышки рассеченных листьев только с одной жилкой. Сорусы краевые или верхушечные, расположенные на окончаниях жилок. Ложе (рецептакулум) колонковидное. Покрывальце бокальчатое, окружает сорус. Спорангии сидячие, на коротких ножках, с неполным косым или поперечным кольцом. Споры диаметром 20—80  $\mu$ , с трехлучевой щелью, округлые, округленно-треугольные, нередко с развилкой на концах щели. Экзина от тонкой до плотной, мелкобугорчатая или точечная. Ископаемые листья обычно описываются под названием *Hymenophyllites*; встречаются сравнительно редко.

Наиболее древние формы известны с карбона. В настоящее время представлены двумя родами (*Trichomanes* и *Hymenophyllum*), некоторыми исследователями разделенными более чем на 30 родов. Распространены главным образом в дождевых горных лесах тропических областей и влажных низменных лесах южного полушария. В умеренном поясе северного полушария сравнительно редки. В основном гигрофиты, частично эпифиты. Обитают преимущественно под тропиками, во влажных и тенистых местах, реже в лесах умеренного климата.

*Hymenophyllum* S m i t h, 1793. Тип рода — *H. tunbrigense* (Linné) Smith, 1793; современный. В ископаемом состоянии известны споры диаметром 30—65  $\mu$ , редко 80  $\mu$ , с трехлучевой щелью, округлые или округленно-треугольные, иногда с развилкой на концах лучей щели. Экзина тонкая, реже плотная, мелко- и равномерно-бугорчатая, зернистая или точечная, часто смята в продольном направлении и разорвана по одному из лучей. Лучи нередко кажутся очерченными линиями или окаймленными. Контур тела большей частью мелковолнистый (рис. 106). Около 25 современных (очень близких) видов. Сперми. В. пермь бассейна С. Двины и, Пермского Прикамья, ср. триас — ср. юра З. Казахстана, в. триас — н. юра С. Урала и В. Приуралья, в. триас — ср. юра Ср. Азии, н. юра Ю. Урала, ср. юра — в. мел З. Сибири, в. юра Белоруссии, в. юра и н. мел Латвии,

<sup>1</sup> Составили: В. А. Вахрамеев (характеристика семейства, а также *Hymenophyllites*), Э. Н. Кара-Мурза (описание спор).



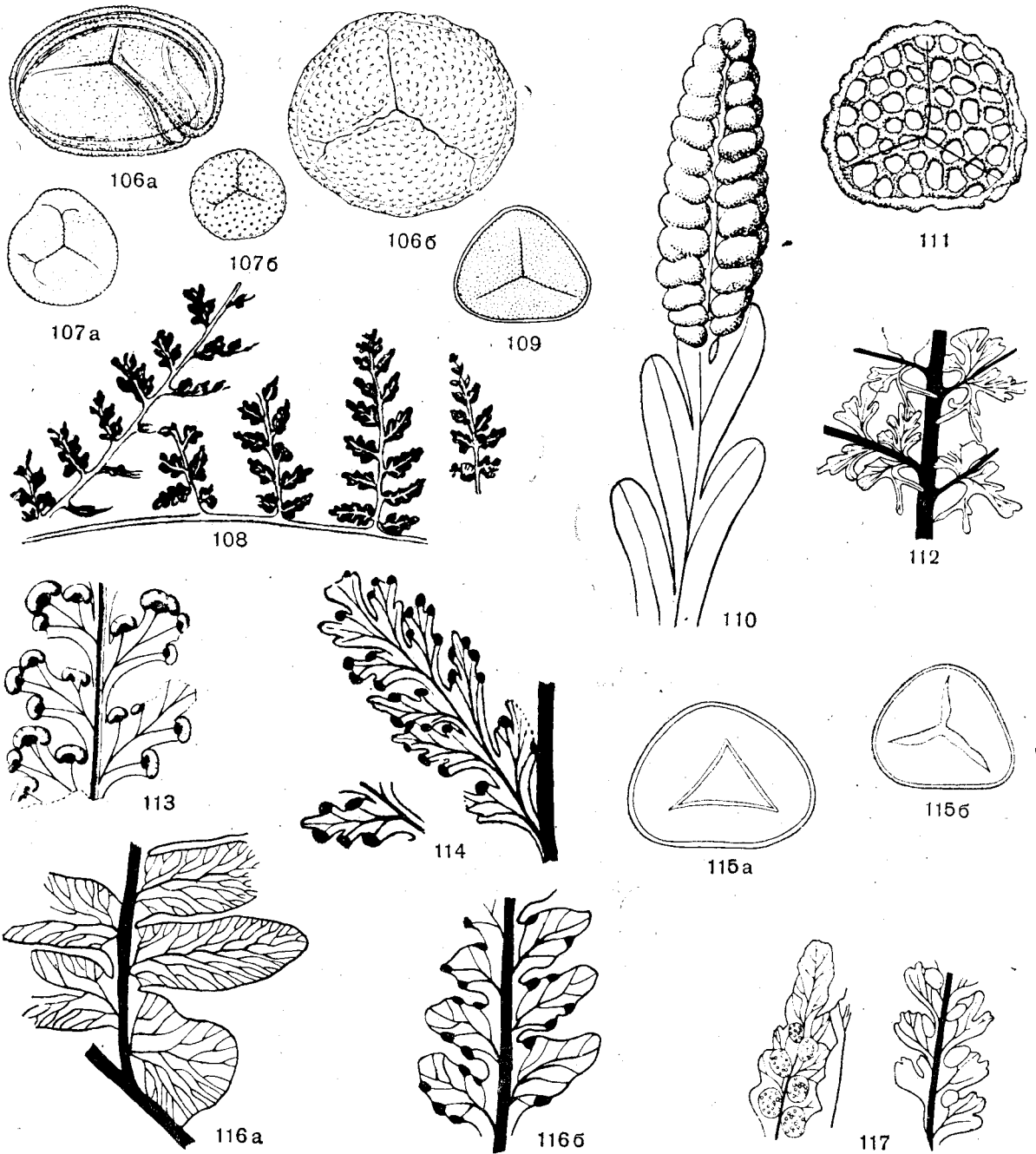


Рис. 106—117.

106 — *Hymenophyllum* sp.: 106a — спора с экзиной, сложенной в продольные складки и разорванной по одному из лучей щели,  $\times 400$ ; в. юра, Домановичский район (Белоруссия) (колл. Э. Н. Кара-Мурзы); 106b — спора округлая, мелкобугорчатая, с развилками на концах лучей щели,  $\times 700$  (колл. М. А. Седовой). 107 — *Trichomanes* sp.: споры,  $\times 400$ : 107a — спора с точечной экзиной и развилками на концах двух лучей; в. триас, Актюбинское Приуралье, басс. р. Илек (колл. Э. А. Копытовой); 107b — спора с мелкобугорчатой экзиной с развилками на концах двух лучей; в. юра, Домановичский район (Белоруссия) (колл. Э. Н. Кара-Мурзы). 108 — *Hymenophyllites quadridactylites* Gutbier: ср. карбон (С<sup>2</sup>), Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938). 109 — *Hymenophyllites macrosporangiatum* Vachrameev: спора,  $\times 400$ ; ср. альб, З. Казахстан; (Вахрамеев, 1952). 110 — *Stachypteris elongata* Turutanova-Ketova: спороносный колосок со спорами,  $\times 10$ ; в. юра, хр. Каратау, Ю. Казахстан (Турутанова-Кетова, 1930). 111 — *Dicksonia* sp.: спора,  $\times 400$  ср. юра, Барабинск, З. Сибирь (колл. М. А. Седовой). — 112 — *Coniopteris hymenophylloides* (Brongniart): базальные перышки на нижней стороне перьев, обладающие сильно развитыми лопастями,  $\times 3$ ; юра, В. Фергана (Брик, 1937). 113 — *Coniopteris kasachstanica* Turutanova-Ketova,  $\times 3$ ; ср. юра, Ю. Казахстан (колл. А. И. Турутановой-Кетовой). 114 — *Coniopteris trautscholdii* (Heer): спороносное перо,  $\times 3$ ; ср. юра, Иркутский бассейн (колл. В. Д. Принады). 115 — *Coniopteris* sp.: споры,  $\times 400$ ; ср. юра, Барабинск, З. Сибирь (колл. М. А. Седовой). 116 — *Eboracia lobifolia* (Phillips) Thomas: 116a — часть стерильного пера,  $\times 3$ ; 116b — часть спороносного пера,  $\times 3$ ; н. юра, Ю. Фергана (Брик, 1937). 117 — *Gonatosorus sphenopteroides* Brick: спороносные перышки,  $\times 1,5$ ; н. юра, Ю. Фергана (Брик, 1937). 117 — *Gonatosorus sphenopteroides* Brick: спороносные перышки,  $\times 1,5$ ; н. юра, Ю. Фергана (Брик, 1937)

С. Сибири (?), бассейна Ангары и Лены, альб—сеноман Ср. и Ю. Урала, альб — турон Донбасса (Каменский р-н), сеноман — н. сантон З. Сибири, третичные Тургая; н. юра Польши (Краков), мел, плиоцен и плейстоцен Нов. Зеландии. Современное распространение — Фарерские о-ва, Норвегия, Сахалин, Япония, Огненная Земля, Чили, Венесуэла, Ямайка, Нов. Зеландия, Тасмания.

*Trichomanes* Linné, 1753, emend. Smith 1793. Тип рода — *Tr. crispum* Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии известны споры. Споры диаметром 20—35 м, с трехлучевой щелью, большей частью округлые. Лучи щели нередко с развилкой на концах. Экзина тонкая, реже плотная, мелкобугорчатая или точечная, иногда сминается в складки. Контур тела ровный или мелковолнистый. Отличается от *Hymenophyllum* более мелкими размерами и более нежной экзиной (рис. 107). Около 25 современных видов. С триаса. Ср. и в. триас, в. юра и н. мел (в. альб) З. Казахстана, ср. и в. юра Волгоградского Поволжья и бассейна р. Лены, в. юра Калужской обл., н. мел бассейна Лены, альб — сеноман восточного склона Урала, в. мел З. Сибири, н. майкоп с.-з. Кавказа. Современное распространение — Япония, Китай, Индонезия, острова Индийского океана.

*Hymenophyllites* Goerpert, 1836. Тип рода — *Sphenopteris quadridactylites* Gutbier, 1835; ср. карбон, Германия. Под этим названием описывают стерильные и спорносные листья, обладающие признаками сем. *Hymenophyllaceae*. Отнесение ряда ископаемых стерильных листьев к этому семейству часто очень условно. Спорносные листья не отличаются от стерильных. Листья мелкие, с тонкой, однослойной пластинкой, без устьиц, трижды- или даже четырехжды-перистые, реже дихотомически рассеченные. Перышки сфероидные, реже продолговато-линейные. Сорусы расположены на окончаниях жилок и окружены бокальчатым покрывальцем. Спорангии сидят на колонковидном ложе. Споры выделены Н. А. Болховитиной из спорангиев *Hymenophyllites macrosporangiatum* Vachgatееv (ср. альб З. Казахстана). Споры диаметром 25—30 м, с трехлучевой щелью, округло-треугольные. Экзина тонкая, шагреновая (рис. 108—109; табл. XXXI, фиг. 1). Около 10 видов. Ср. карбон — в. мел. Ср. и в. карбон Донбасса и С. Кавказа, ср. юра Донбасса, альб З. Казахстана; ср. и в. карбон З. Европы и М. Азии, н. пермь Германии, н. юра Польши, в. мел Австрии и С. Америки (шт. Дакота).

Папоротники с ползучим, покрытым волосками корневищем. Листья кожистые, перисто рассеченные, жилкование перистое, открытое. Сорусы краевые, расположены на концах жилок, с нитевидным покрывальцем и удлинненным ложем. Спорангии грушевидные, почти сидячие, с косым, полным или неполным кольцом; споры тетраэдральные.

С н. юры (*Stachypteris*). Ныне представлено двумя родами, обитающими в Нов. Зеландии и тропической Америке.

Род, сближаемый с семейством *Loxsomaceae*<sup>1</sup>

*Stachypteris* Pomel, 1849. Тип рода — *S. spicans* Pomel, 1847; н. юра, Франция. В ископаемом состоянии известны стерильные и спорносные листья. Листья мелкие, в очертании линейно-ланцетные, трижды (и более) перисто рассеченные, кожистые. Главный стержень относительно тонкий, изгибающийся, боковые стержни чередующиеся. Перышки овальные, цельнокрайние, с тупой верхушкой и клиновидным основанием, тесно поставленные, свободные или сбегаящие по стержню. Жилкование перистое; в каждый сегмент входит тонкая простая, либо (реже) дихотомирующая жилка. Сорусы краевые, расположены на концах стержней пера любого порядка, колосковидные — сложенные из сросшихся между собой сближенных редуцированных вегетативных сегментов, окончания которых загнуты и преобразованы в индузии. Сорусы двух противоположных рядов чередуются между собой. Возможно, что спорносные колоски представлены тремя (и более) рядами спорангиев на коротких ножках, связанных общей осью. Каждый спорангий с косым кольцом спорангиальных клеток. Нижние части спорносных перьев представлены стерильными сегментами (рис. 110; табл. XXXI, фиг. 2, 3). Споры не изучены. Дс семи видов. Н. юра — н. мел. В. юра Ю. Казахстана (Каратау); н. юра Франции, ср. юра Англии и С. Германии, в. юра Франции, н. мел Португалии.

#### СЕМЕЙСТВО DICKSONIACEAE<sup>2</sup> PRESL, 1836

Преимущественно древовидные папоротники с прямостоячими стволами и кроной из крупных листьев. Листья перисто рассеченные. Пластин-

<sup>1</sup> Составила А. И. Турутанова-Кетова. Ныне Гаррикс (Harris) сближает *Stachypteris* с сем. *Schizaeaceae*.

<sup>2</sup> Составили: В. А. Вахрамеев (характеристика семейства, описание *Gonatosorus, Protopteris*), Н. Д. Василевская (*Eboracia*), М. А. Седова (споры *Coniopteris* и *Dicksonia*), А. И. Турутанова-Кетова (*Coniopteris*).

ки спороносных листьев и перьев большей частью редуцированы. Сорусы краевые, расположены на концах жилок, окружены чашевидным (*Thyrsopteris*) или чаще двугубым (*Dicksonia* и др.) покрывальцем. Спорангии преимущественно с длинными ножками и косым, вплоть до вертикального, обычно полным кольцом. Мезозоя (*Coniopteris*, *Eboracia*), особенно широким распространением пользовались в юре.

Ныне семейство представлено четырьмя родами, распространенными в тропиках и умеренных областях южного полушария, большинство их имеет очень ограниченные ареалы (*Thyrsopteris* — только о-в Хуан-Фернандес), что говорит о древности их происхождения.

*Dicksonia* L' Heritier, 1788. Тип рода — *D. arborescens* L' Heritier, 1788; современный. В ископаемом состоянии известны споры. Спороносные листья, описанные ранее под этим родовым названием, ныне не считают возможным безоговорочно отождествлять с *Dicksonia*, выделяя в самостоятельный род *Coniopteris*. Стерильные листья относят к формальным родам *Sphenopteris* и частично к *Cladophlebis*. Споры диаметром 45—67 м, с трехлучевой щелью, треугольно-округлые и треугольные. Экзина двуслойная, толстая, гладкая, со складками, окаймляющими щель, и с отворотами на углах, либо сетчатая с толстыми высокими стенками сетки. Ячей сетки глубокие, большей частью округлые (рис. 111). Около 25 современных видов. С юры. Юра З. Казахстана, В. Забайкалья, Сибирской платформы, ср. юра Волгоградского Поволжья, бассейна Эмбы, в. юра Белоруссии, Украины, бассейна Эмбы, Волгоградского Поволжья, Урала, З. Сибири, н. мел Белоруссии, Украины, Крыма, Н. Волги, Эмбы, бассейна Зеравшана, Урала, З. Сибири, в. мел Казахстана, Ср. и С. Урала, олигоцен Кавказа, неоген Предкарпатья, Прибалтики, Белоруссии, В. Предкавказья, З. Сибири.

#### Роды, связываемые с семейством *Dicksoniaceae*

*Coniopteris* Brongniart, 1849. Тип рода — *Sphenopteris hymenophylloides* Brongniart, 1828; ср. юра (Йоркшир, Англия). В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные листья и споры. Листья средних или небольших размеров от просто- до трижды-перистых. Стержень листа сравнительно тонкий, с гладкой поверхностью или с остатками волосков. Перья линейные, линейно-ланцетные или овальные, к верхушке заостренные. Перышки треугольные, овальные, ромбические или линейно-ланцетные, косо расположенные по отношению к стержню пера, с клиновидно

суженными или перетянутыми основаниями, иногда низбегающие на стержень пера. Пластинка перышка от цельной до более или менее глубоко надрезанной на нечетное число лопастей; базальные перышки нижних перьев часто крупнее соседних и снабжены крупной, сильно расчлененной базальной лопастью. Край перышек от цельного до зубчатого. Жилкование несовершеннo-перистое; средняя жилка входит в пластинку под острым углом и не доходя до верхушки разветвляется; боковые жилки отходят от средней под острым углом, обычно дихотомируя, реже оставаясь простыми. Спороносные перья расположены в нижней части обычного листа, реже лист целиком спороносен. Пластинки перышек редуцированы. Округлые сорусы находятся на концах жилок, прикрываясь редко различным чашевидным или реже почковидным индузием. Спорангий с косым кольцом. Споры неоднократно выделялись из спорангиев. Споры диаметром 22—70 м, с трехлучевой щелью, треугольные и треугольно-округлые. Лучи щели длинные, иногда широко раскрытые. Экзина гладкая, тонкая (рис. 112—115; табл. XXXI, фиг. 4). Около 40 видов. Н. юра — н. мел. Очень распространен в ср. юре всего северного полушария, а также в в. юре — н. мелу Сибирской палеофлористической области. Споры встречаются в юрских и нижнемеловых отложениях в массовом количестве, особенно много их в ср. и в. юре, где они составляют до 30% спорово-пыльцевого спектра.

*Eboracia* Thomas, 1911. Тип рода — *Neuropteris lobifolia* Phillips, 1835; ср. юра, Англия. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные листья. Листья дважды-перистые, типа *Cladophlebis*. Перышки прикреплены всем основанием или слегка сжаты в основании, нижним краем низбегают на стержень пера, треугольно-изогнутые или почти прямые, иногда с городчатым краем. Базальные перышки (особенно нижнее) крупнее остальных и снабжены лопастью. Средняя жилка неотчетливая; вторичные жилки ветвятся от одного до трех раз, реже они простые. Спороносные перышки немного редуцированы, с менее ветвящимися жилками, сорусы округленные или поперечно вытянутые, расположены по краю перышка на концах вторичных жилок (рис. 116; табл. XXXIV, фиг. 4). Четыре вида. Рэт—ср. юра. Рэт—лейас Ср. Азии и Сибири, н. юра Ю. Ферганы и бассейна Зеравшана, н. и ср. юра В. Ферганы, ср. юра Донбасса (Каменка), в. юра Буреинского бассейна; рэт Вьетнама (Хан-га), н. юра Борнгольма, Польши, ср. юра Йоркшира (Англия), Китайской Джунгарии, юра Японии, Кореи.

*Disorus* V a s h g a m e e v, 1961 (*Tuarella* Вуракова, 1961). Тип рода — *Disorus nimakanensis* Vashgameev, 1961; н. мел, Буреинский бассейн. Перья с кладофлебоидными перышками, базальные перышки преимущественно нижнего, но часто и верхнего ряда, лопастные. Перышки фертильных перьев, находящихся в верхней части перьев первого (?) порядка, несут два соруса, соответственно расположенных на нижнем и верхнем краях перышек, на небольшом расстоянии от их оснований. Иногда нижний край перышка лишен соруса. Диаметр спор 33—56 м, наиболее часто встречаются диаметры 45—50 м. Цвет желтовато-коричневый и коричневый. Очертание треугольно-округлое, редко треугольное, с закругленными углами. Боковые стороны прямые или слегка выпуклые, редко вогнутые. Экзина плотная, двухконтурная, гладкая или слегка шероховатая, либо с редкими, плоскими бугорками, часто смятая в крупные складки. Щель разверзания простая с широким утолщением вдоль лучей споры. Лучи равны радиусу или несколько меньше его. (табл. XXXIV, фиг. 2). Два вида. Ср. юра Мангышлака, н. мел Буреинского бассейна.

*Gonatosorus* R a s i b o r s k i, 1894. Тип рода *G. nathorstii* Raciborski, 1894; н. юра, Польша. Под этим родовым названием выделен особый тип спороношения. Листья небольших размеров, дважды-перистые; перышки мелкие, пекоптеридные, иногда несколько суженные у основания; край от цельного до лопастного. Спороношение приурочено к перьям нижней и средней частей листа. Спороносные перышки не отличаются от стерильных; сорусы крупные, овальные (до 1,5 мм в поперечнике), с двустворчатым покрывальцем; расположены по одному в перышке, у основания его верхнего края, слегка выдаваясь за него. Спорангии многочисленные, округлые, с кольцом утолщенных клеток. Споры не изучены (рис. 117). Три вида. Юра — н. мел. Н. юра Ю. и В. Ферганы, ср. юра р. Эмбы, в. юра — н. мел. р. Бурей, н. мел Алдана; н. юра Польши, юра (серия Раджамахал) Индии.

#### Род, связываемый с семейством *Dicksoniaceae* или *Cyatheaceae*

*Protopteris* Sternberg, 1838. Тип рода — *P. punctata* Sternberg, 1838; мел, З. Чехословакия. Окаменелые прямые стволы древовидных папоротников, голые или частично покрытые побочными (воздушными) корнями. Листовые рубцы овальные, вытянутые вдоль ствола, несколько оттянутые книзу, расположенные по спирали. Листовые следы имеют

форму неправильной подковы с более или менее загнутыми внутрь концами. Побочные (воздушные) корни оставляют на поверхности ствола многочисленные округлые рубчики. Сосудистый цилиндр представляет диктиостель. Сердцевина широкая, сложенная паренхимой. Как с внешней, так и с внутренней стороны цилиндра находится полное (или неполное) кольцо склеренхимы (табл. XXXI, фиг. 5). Несколько видов. С в. юры. В. юра Ср. Поволжья; н. мел (вельд) Англии и Германии, в. мел Чехословакии, Саксонии, Вестфалии, Гренландии, третичные Чехословакии.

#### СЕМЕЙСТВО PTERIDACEAE<sup>1</sup> GAUDICHAUD, 1826

Разнообразные по внешнему облику папоротники с ползучими или восстающими (вплоть до прямых) корневищами, покрытыми волосками или чешуйками. Листья различной формы и разной величины, преимущественно перисторассеченные, мономорфные, реже диморфные. Расположение сорусов различное: краевое (*Dennstaedtia*) или по всей нижней поверхности перышек (*Pteridium*). Сорусы обладают покрывальцем или лишены его; в последнем случае они защищены загнутым краем листовой пластинки. Спорангии мелкие, уплощенные, с длинной, тонкой ножкой и косым или вертикальным неполным кольцом.

Споры известны с триаса, спороносные листья (*Onychiopsis*) — с н. мела. В настоящее время семейство представлено более чем 60 родами. Распространены по всему земному шару (особенно роды *Pteris*, *Pteridium*, *Cheilanthes*), преимущественно в тропиках.

*Acrostichum* L i n n é, 1753. Тип рода — *A. aureum* Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии известны стерильные спороносные листья и споры. Листья значительной величины, просто перистые, с крупными цельными кожистыми перышками. Жилкование равномерно-сетчатое; ячейки однородные по величине, образованные жилками одинаковой толщины. Спороносны все перышки листа или только перышки, расположенные в его нижней части. Спорангии густо покрывают нижнюю поверхность перышек, но сорусов не образуют. Споры диаметром 40—50 м, с трехлучевой щелью, треугольно-округлые. Экзина двуслойная, толстая, гладкая. Внутренняя структура иногда отражается на отдельных участках экзины в виде слабой бугорчатости. Контур ровный (рис. 118,

<sup>1</sup> Составили: В. А. Вахрамеев при участии Н. Д. Василевской (*Adiantopteoris*) и М. А. Седовой (описание спор).



119). Несколько видов. Листья известны из третичных отложений, где часто встречается с остатками палм. Эоцен Украины (спондиловые глины); присутствие в в. мелу С. Урала (р. Лозьва) сомнительно; эоцен Англии, Франции, США (штаты Джорджия, Уайоминг), н. олигоцен Венгрии, Франции, Италии, Югославии, палеоген Японии. Споры известны с юры. Юра Украины, мел Украины, Ср. Поволжья, Урала, З. Сибири, палеоген З. Сибири, Приморья. Современное распространение — побережье тропических и субтропических морей. Приспособлен к жизни в условиях повышенной солености.

*Ceratopteris* Brongniart, 1821. Тип рода — *Acrostichum thalictroides* Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии известны споры, реже листья. Водные или болотные однолетние папоротники, иногда свободно плавающие. Корневище короткое, поднимающееся вверх, несущее расположенные по спирали диморфные листья. Стерильные листья пальчато-рассеченные, с широкими, неправильными лопастями. Спороносные листья крупные, рассечены на более узкие и длинные доли. Спорангии сидячие, расположены на нижней поверхности вдоль края пластинки, защищены ее загнутым краем. Споры диаметром 80—148 м, с трехлучевой щелью, треугольно-округлые и округлые. Экзина двуслойная, толстая, ребристая. Ребра выпуклые, толстые. На дистальной стороне споры ребра в количестве пяти-шести располагаются вдоль сторон треугольника; на проксимальной стороне они закругляются к концам щели, образуя на контуре выступы (рис. 120, 121). Несколько видов. Листья: плиоцен (Дуаба). Споры: н. мел Московской обл., Крыма, миоцен Кавказа, З. Сибири, Прибайкалья, третичные о-ва Борнео. Сходство спор *Ceratopteris* со спорами некоторых папоротников из сем. Schizaeaceae, широко распространенных среди меловых отложений, требует дополнительных исследований для доказательства присутствия в мезозое р. *Ceratopteris*. Современное распространение — тропические области Африки, Америки, Азии, реже субтропики (Япония, Нов. Зеландия, юг США).

*Onychium* Kaulfuss, 1824. Тип рода — *O. auratum* Kaulfuss, 1824; современный. В ископаемом состоянии известны споры. Споры диаметром 50—75 м, с трехлучевой щелью, треугольные и треугольно-округлые. Экзина толстая, многослойная, с различными по величине и форме плоскими выростами, более выпуклыми и редкими, чем у спор *Pteris* (рис. 122). Около пяти современных видов. С триаса. В. триас Нордвика, юра Ср. Поволжья, З. Казах-

стана, н. и ср. юра бассейна р. Лены, мел Ср. Урала. Современное распространение — Центр Америка, Япония, Индия, Нов. Гвинея.

*Pteridium* Scopoli, 1760. Тип рода — *P. aquilina* (Linné) Scopoli, 1760; современный. В ископаемом состоянии известны стерильные листья, обычно относившиеся к р. *Pteris*. Листья дважды- или трижды-перисто-рассеченные монотомные. Перышки пекоптеридные, жилкование перистое; боковые жилки дихотомируют. Край цельный или зубчатый. Сорусы прикрыты с одной стороны завороченным краем перышка, а с другой — покрывальцем, расположенным параллельно его краю (рис. 123). Около 10 очень близких видов, часто объединяемых в один. С палеогена. Олигоцен и плиоцен (?) Закавказья (Дары-Даг, Годерзи), миоцен Донбасса (Крынка); третичные З. Европы и С. Америки. Современное распространение — по всему земному шару.

*Pteris* Linné, 1753. Тип рода — *P. longifolia* Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии известны стерильные листья и споры. Ряд отпечатков, описанных под этим родовым названием, относится к р. *Pteridium*, так как многие исследователи не пересматривали его в качестве самостоятельного рода. Листья просто перистые, перышки некрупные, линейно-ланцетные, до 15—20 см длины. Жилкование перистое. Спороносные перышки уже стерильных. Сорусы линейные, без покрывальца, прикрыты завернутым краем перышка. Споры диаметром 36—50 м, с трехлучевой щелью, треугольные и треугольно-округлые. Экзина толстая, трехслойная, с различными по величине и форме плоскими выростами. Контур волнистый (рис. 124, 125). Около 200 видов, в основном современных. Листья: эоцен верховьев Днепра (Путивль), олигоцен В. Казахстана (Ашутас), плиоцен З. Грузии (перевал Годерзи); третичные З. Европы и С. Америки. Споры: триас с.-в. Сибири, н. юра бассейна р. Лены, юра Казахстана, В. Забайкалья, н. мел В. Закавказья, Ю. Урала, З. Казахстана, олигоцен З. Сибири; мел Нов. Зеландии. Современное распространение — преимущественно в тропических и отчасти в умеренных областях обоих полушарий.

#### Роды, сближаемые с семейством *Pteridaceae*

*Adiantopteris* Vassilevskaja, 1963. Тип рода — *Adiantites seawardii* Yabe, 1905; в. юра — н. мел (серия Нактонг), Корея. В ископаемом состоянии известны стерильные листья. Листья

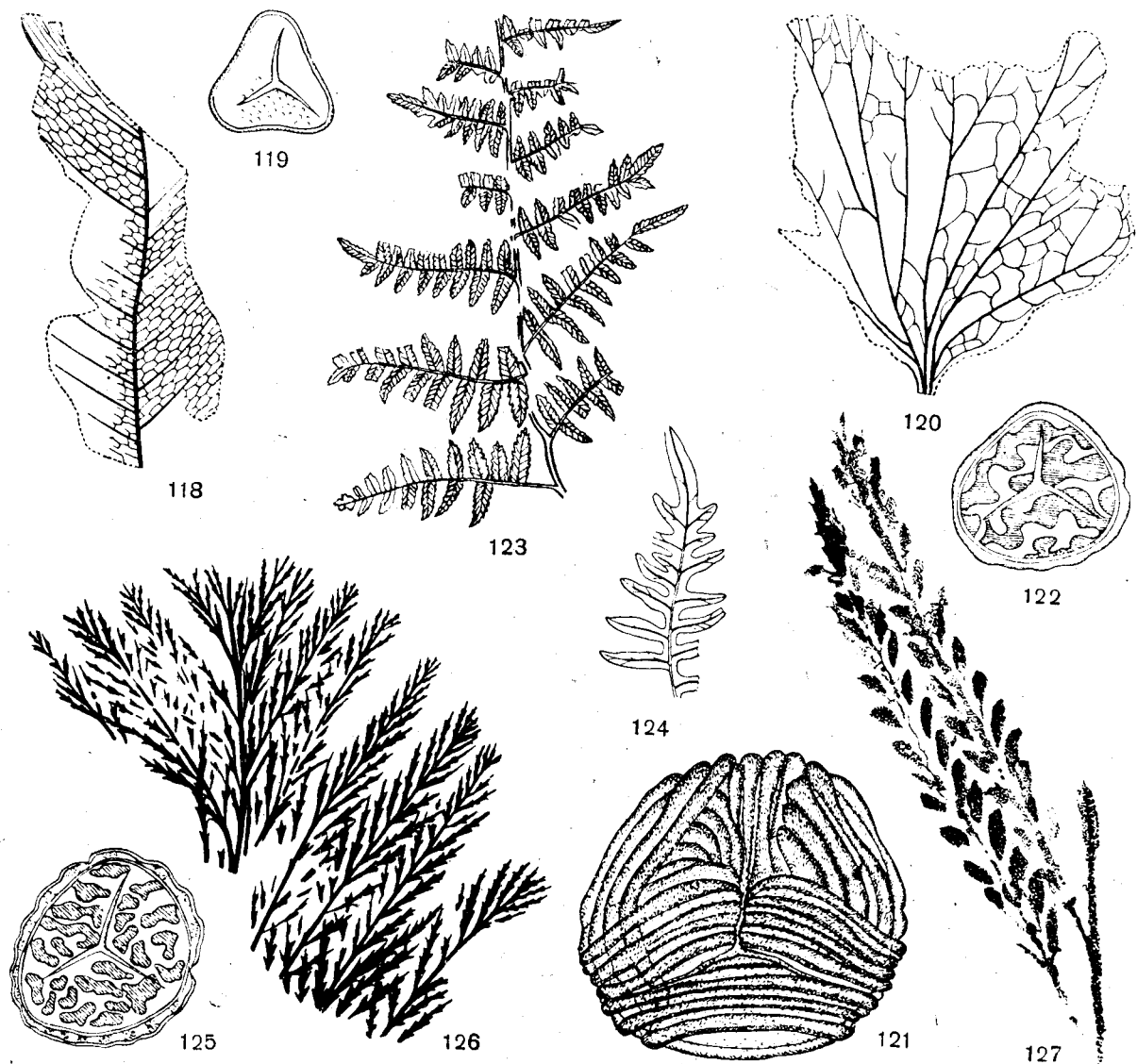


Рис. 118—127.

118 — *Acrostichum (Chrysodium) lanzaeanum* Gardn. et Att., 2/3; палеоген, Украина (Криштофович, 1932). 119 — *Acrostichum* sp., спора,  $\times 400$ ; мел, Тюмень (З. Сибирь) (колл. М. А. Седовой). 120 *Ceratopteris duabensis* Kol., неоген, киммерийский ярус, Дуаб (Кавказ) (Колаковский, 1954). 121 — *Ceratopteris* sp., спора,  $\times 400$ ; миоцен, Прибайкалье (колл. М. А. Седовой). 122 — *Onychium* sp.: спора,  $\times 400$ ; юра, З. Сибирь (колл. М. А. Седовой). 123 — *Pteridium crenatum* (Web.); плиоцен, перевал Годерзи (Закавказье) (Палибин, 1937). 124 — *Pteris oeningensis* Heer; плиоцен, там же (Палибин, 1937). 125 — *Pteris* sp.: спора,  $\times 400$ ; юра, З. Сибирь (колл. М. А. Седовой). 126 — *Onychiopsis mantelli* (Brongniart) Seward; стерильные перья; н. мел. (вельд), Англия (Seward, 1894). 127 — *Onychiopsis elongata* (Geyl.) Seward; два спороносных пера; н. мел. Приморье (Криштофович, 1916)

*Adiantum*-подобные, перистые, с тонким стержнем. Перышки чередующиеся или противопоставленные, веерообразные, округло- или треугольно-сердцевидные, овально-ромбические, клиновидные, более или менее симметричные, короткочерешковые или почти сидячие, цельнокрайние, зубчатые, зубчато-лопастные. Жил-

кование веерное, жилки тонкие, многочисленные, повторно дихотомирующие. Около 10 видов (табл. XXXI, фиг. 6). В. юра — неоген. Н. мел Якутии, юра Приморья, в. мел восточного склона Урала; в. юра — н. мел Кореи, С. Америки, Португалии, мел Гренландии, эоцен Далмации (Монте Промина), миоцен Италии.

Введение нового родового названия *Adiantopteris* вызвано необходимостью внесения ясности в обозначение стерильных остатков папоротников, точная родовая принадлежность которых не может быть установлена и которые неправильно включаются в р. *Adiantites*. Род *Adiantites* установлен Гёппертом в 1836 г.; он включил в этот род два мезозойских вида гинкго и папоротниковидные растения палеозойского возраста. В 1869 г. Шимпер, не приняв во внимание определение Гёпперта, дал новое толкование этого рода, обозначил его *Adiantites* Schimper (auct.) и отнес к нему *Adiantum* - подобные остатки, встречающиеся с отложений карбона до третичных включительно.

В 1923 г. Кидстон изменил диагноз р. *Adiantites*, ограничил его только палеозойскими видами, относящимися, по его мнению, не к папоротникам, а к птеридоспермам. Е. О. Новик (1952) принимает толкование Кидстона и определенно относит р. *Adiantites* к птеридоспермам. Просмотр палеозойских остатков и остатков более молодого возраста, описываемых как *Adiantites*, показал, что они относятся к разным группам: первые, по-видимому, действительно, принадлежат птеридоспермам, вторые, несомненно, являются папоротниками. Для первых следует сохранить название *Adiantites* в понимании Кидстона, а для вторых необходимо ввести новое название *Adiantopteris*. В р. *Adiantopteris* должны быть также включены ископаемые виды *Adiantum*, известные только по стерильным остаткам. Род *Adiantopteris* ближе всего стоит к современному р. *Adiantum*, на что и указывает его название.

*Onychiopsis* У о к о у а т а, 1890. Тип рода — *Hymenopteris psilotoides* Stokes et Webb, 1824; н. мел, Англия. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные листья. Листья дважды- или трижды-перистые; перья ланцетные, направленные вверх. Перышки узкие, заостренные, линейно-ланцетные (ширина 2—3 мм, длина 15—70 мм), отходящие от стержня пера под острым углом, от цельных до надрезанных на узкие, заостренные доли. Жилкование перистое, боковые жилки тонкие, едва заметные, отходящие под острым углом от средней жилки. У спороносных перьев, расположенных на тех же листьях, перышки видоизменены в ланцетно-овальные капсулы, заключающие сорусы. К верхушке листа спороносные листья сменяются стерильными (рис. 126, 127; табл. XXXIV, фиг. 5). Споры не исследованы. Около пяти видов. Н. мел. редко в юра. Н. мел З. Казахстана, Закавказья Агджакенд), Якутии,

(Забайкалья, Приморья, Германии, Англии, Японии, С. Китая, С. Америки; в юра Японии (свита Тетори).

#### СЕМЕЙСТВО CYATHEACEAE<sup>1</sup> REICHENBACH, 1828

Преимущественно древовидные папоротники с прямыми стволами и кроной из крупных листьев. Строение стебля чаще всего диктиостелическое, реже сифоностелическое. Листья крупные, преимущественно мономорфные, перисто-рассеченные дважды и трижды-, реже просто перистые или цельные. Нижняя поверхность листьев и стрелки обычно густо покрыты чешуями. Иногда присутствуют афлебии. Сорусы округлые, с покрывальцем или (реже) без него (*Alsophila*), расположены на спинках боковых жилок перышка, по обеим сторонам средней жилки. Покрывальце радиально-симметричное, чашеобразное или шаровидное. Спорангии мелкие, с короткими ножками, кольцо почти полное, косое — близкое к вертикальному. Споры с трехлучевой щелью, в очертании треугольные, треугольно-округлые и трехлопастные. Экзина многослойная, гладкая или с выростами.

Споры известны с юры. Окаменелые стволы описаны из юры Индии (*Protocyathea*) и Кореи, из мела Чехии и Венгрии (*Alsophilina*). Современных семь родов, произрастающих в тропических и субтропических областях.

*Cyathea* Smith, 1793. Тип рода — *C. arborea* (Linné) Smith, 1793; современный. В ископаемом состоянии известны споры. Споры диаметром 35—50 м, с трехлучевой щелью, треугольные и трехлопастные или округлые, с лопастью посередине. Щель часто окаймленная. Экзина двуслойная, толстая, гладкая или с выростами (рис. 128). Около 800 современных видов. С юры. Юра З. Казахстана, Сибирской платформы, ср. юра Украины, Белоруссии, Волгоградского Поволжья, З. Сибири, Тянь-Шаня, в юра Волгоградского Поволжья, В. Забайкалья, бассейна р. Зеи, н. мел Белоруссии, Украины, Саратовского Поволжья, З. Казахстана, Урала, бассейна р. Зеравшан, З. Сибири, В. Забайкалья, в мел З. Казахстана, Ср. Урала, З. Сибири, бассейна Лены, олигоцен Белоруссии, Кавказа, З. Казахстана, Приморья, сармат В. Предкавказья; юра, мел, неоген Нов. Зеландии, мел Монголии, Шпицбергена, палеоген и неоген З. Европы. Современное распространение — тропические области Ю. Америки, Австралия, Нов. Гвинея, Нов. Зеландия, Тасмания, Мадагаскар.

<sup>1</sup> Составили В. А. Вахрамеев и М. А. Седова (описание спор).

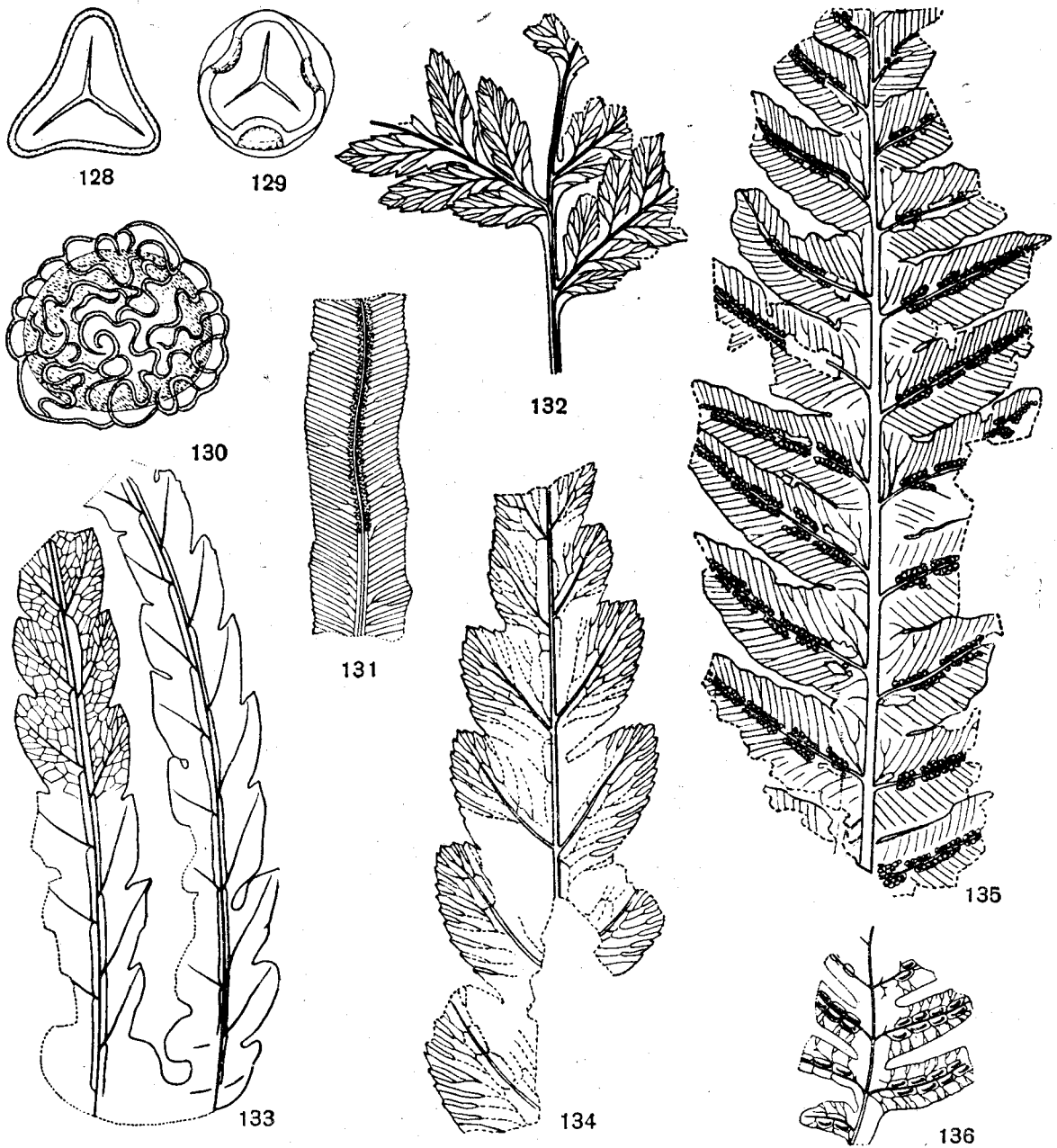


Рис. 128—136.

128 — *Cyathea* sp.: спора,  $\times 400$ ; мел, Мугоджары (колл. М. А. Седовой). 129 — *Hemitelia* sp.: спора  $\times 400$ ; в. мел, Кулундинская степь (колл. М. А. Седовой). 130 — *Asplenium* sp.: спора,  $\times 400$ ; миоцен, В. Сибирь (колл. М. А. Седовой). 131 — *Blechnum braunii* Eti.: участок спороносного пера,  $\times 2$ , олигоцен, Дарры-Даг, Закавказье (Палибин, 1947). 132 — *Dryopteris lakesii* (Lesquereux) Knowlton, в. мел, свита Денвер (США) (Knowlton, 1930). 133 — *Onoclea sensibilis* Linné: стерильные перья; третичные, Аляска (Hollick, 1936). 134 — *Woodwardia latiloba* Lesq. var. *serrata* Knowlton:  $\times 1,5$ ; верхи в. мела, Колорадо (Knowlton, 1930). 135 — *Woodwardia latiloba* Lesq.: спороносный лист,  $\times 2$ ; олигоцен, р. Тавда, З. Сибирь (Введенский, 1933). 136 — *Woodwardia orientalis pliocenica* Palibin: участок спороносного пера с жилкованием; плиоцен, перевал Годерзи, З. Грузия (Палибин, 1937)



*Hemitelia* R. Brown, 1810. Тип рода — *Cyathea multiflora* Smith, 1793; современный. В ископаемом состоянии известны споры. Споры диаметром 27—41 м, с трехлучевой щелью, округло-треугольные или округлые. Экзина двуслойная, прозрачная, гладкая, большей частью с различным количеством беспорядочно расположенных округлых углублений, напоминающих поры (рис. 129). Около 60 современных видов. С мела. Н. мел Ю. Урала, З. Сибири, В. Забайкалья, альб — сеноман Тургайской впадины, в мел Ср. Урала, Кулундинской степи, палеоген З. Сибири; н. мел Шпицбергена, третичные о-ва Тринидад. Современное распространение — тропические области Америки, Мадагаскар, Нов. Зеландия.

#### СЕМЕЙСТВО ASPIDIACEAE<sup>1</sup> GRAY, 1821

Папоротники с ползучими, восходящими или прямостоячими корневищами, иногда переходящими в короткий ствол. Листья разнообразной величины, перисто рассеченные, реже цельные, обычно монорморфные, реже диморфные. Сорусы на нижней поверхности перышек вдоль боковых жилок, редко вдоль края, округлые или продолговатые, снабженные индузиумом, иногда атрофирующимся. Спорангии с тонкими ножками и вертикальным, почти полным или неполным кольцом. Споры бобовидные, с однолучевой щелью, обычно с периспорием, редко сохраняющимся в ископаемом состоянии.

Листья известны с н. мела; широкое распространение получило в третичном периоде. Ныне представлено более чем 80 родами. Распространено по всему земному шару, особенно в тропиках и субтропиках.

*Asplenium* Linné, 1753. Тип рода — *As. trichomanes* Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии известны стерильные, реже спороносные листья. Листья от перистых до трижды-перистых, монорморфные. Перышки сфеноптеридные от линейных и линейно-ланцетных до округло-ромбических или пекоптеридных, обычно с перетянутыми основаниями. Сорусы продолговатые или линейные, расположенные односторонне вдоль боковых жилок перышек. Покрывальце по форме соответствует сорусу, прикреплено к жилке наружным краем, внутренний край свободен. Споры с однолучевой щелью, длинная ось в периспории 30—58 м, короткая ось в периспории 20—45 м; без периспория оваль-

ные и бобовидные, экзина гладкая. Периспорий неравномерно сетчатый, иногда сохраняется в ископаемом состоянии. Обычно под этим родовым названием из меловых отложений описываются отпечатки дважды-или трижды-перистых листьев с узколанцетными перышками, отходящими под острым углом от стержня пера. Край перышек неглубоко надрезан на несколько лопастей. Верхушечная более крупная, лопасть немного перетянута у основания. Многие из листьев, описанных под этим родовым названием, отнесены к р. *Asplenium* без достаточных оснований — их следовало бы отнести к формальным родам *Sphenopteris* или *Cladophlebis* — в зависимости от строения перышек (рис. 130; табл. XXXII, фиг. 1). Около 700 видов, из них более 650 современных. С н. мела. Альб и в. мел Казахстана, З. Сибири, н. и в. мел Якутии, Сахалина, палеоген Амура (Райчиха); н. и в. мел Гренландии, в. мел и третичные Аляски, в. мел Чехословакии, Германии, США и Канады, третичные США. Споры — с юры; юра В. Сибири, ср. и в. юра Волгоградского Поволжья, миоцен З. Сибири, ю.-в. Прибайкалья, плиоцен Туркмении, баррем Монголии. Современное распространение — умеренный и тропический пояса земного шара.

*Blechnum* Linné, 1753. Тип рода — *B. occidentale* Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные листья. Простоперистые, реже дважды-перистые, диморфные. Перья удлиненно-ланцетные; перышки удлиненные, цельнокрайние, сросшиеся основаниями. Жилкование перистое, боковые жилки дихотомирующие (спороносные перышки несколько сужены). Сорусы линейные, расположенные по обеим сторонам средней жилки перышка, параллельно ей, иногда сливающиеся; покрывальце пленчатое, прикрепленное к краю перышка, с внутренней стороны свободное (рис. 131). Более 200 видов, в основном современных. С палеогена. В. эоцен Туркмении (Ер-Ойлан-Дуз), олигоцен В. Казахстана (Ашу-Тас), Закавказья (Дарры-Даг), в. плиоцен Закавказья; третичные З. Европы и С. Америки. Современное распространение — южное полушарие, в северном — один широко распространенный вид.

*Dryopteris* Adanson, 1763. Тип рода — *D. filix mas* (Linné) Schott, 1834; современный. Для ископаемых остатков, близких к р. *Dryopteris*, Берри предложил применять родовое название *Dryopterites* (Berry, 1911), в СССР не привившееся. Стерильные листья из мела, отнесенные без достаточных оснований к р. *Dryopteris* (*Aspidium*), ныне рассматривают в рамках формального рода *Cladophlebis*. В ис-

<sup>1</sup> Составили В. А. Вахрамеев и М. А. Седова (описание спор).

копаемом состоянии известны стерильные листья, редко — спороносные. Листья мономорфные, дважды-, реже трижды-перистые. Перья ланцетно-линейные; перышки мелкие, пекоптеридные, сидячие, реже несколько стянутые у основания; край преимущественно зубчатый, реже простой. Жилкование перистое; боковые жилки дихотомируют один или два раза, реже простые. Сорусы округлые, расположены на боковых жилках двумя рядами, реже разбросаны; покрывальце большей частью сердцевидное или почковидное, прикрепленное складкой сбоку, иногда исчезающее (рис. 132). Около 150 видов, в основном современных. С мела. Палеоген Украины, Сахалина, Ново-Сибирских о-вов, плиоцен З. Грузии (перевал Годерзи), Закавказья (М. Шираки); мел С. Америки и Гренландии, третичные С. Америки и З. Европы. Современное распространение — умеренные и тропические области северного полушария.

*Onoclea* Linné, 1753. Тип рода — *O. sensibilis* Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии известны стерильные, редко спороносные листья. Листья диморфные, простоперистые, с окрыленным стержнем. Перышки крупные, ланцетные или линейно-ланцетные, более или менее глубоко рассеченные на треугольно-овальные цельнокрайние лопасти, со слабо заостренными, направленными вперед верхушками. Перышки верхней части листа цельные. Жилкование перисто-сетчатое. От средней жилки в верхушку каждой лопасти отходит по жилке. Жилки третьего порядка, анастомозируя между собой, образуют мелкую сетку. На небольшом расстоянии от средней жилки перышка проходят две параллельные ей жилки, соединяющие основания жилок второго порядка и отграничивающие по обеим сторонам средней жилки узкие, длинные ячейки. У спороносных листьев пластинка редуцирована. Сорусы крупные, шаровидные, сидящие на цилиндрическом возвышении по обеим сторонам от средней жилки перышка, по одному в каждой лопасти. Покрывальце нежное, почти шаровидное, рано исчезающее (рис. 133). Один вид. С в. мела. Верхи в. мела рек Анадыря и Амура (Цагаян), третичные В. Саяна, олигоцен В. Казахстана (Ашутас) и Сахалина (верхнеудуйская свита), плиоцен — древнечетвертичные отложения С. Двины; в мел и третичные С. Америки и Гренландии, эоцен З. Европы (о-в Мулл; только здесь обнаружены спороносные листья). Современное распространение — Дальний Восток, Япония, Китай, штаты Атлантического побережья США, в зоне влажных умеренных и субтропических лесов.

*Woodwardia* Smith, 1793 (*Woodwardites* Unger, 1845). Тип рода — *Woodwardia sadicans* Smith, 1793; современный. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные листья. Листья просто- и дважды-перистые, мономорфные, реже диморфные; перья широколанцетные, перышки пекоптеридные — у дважды-перистых листьев крупные (длиной до 30—40 мм), продолговатые, иногда серповидные, сросшиеся основаниями; край зубчатый; у перышек нижних перьев иногда цельный. Жилкование сетчатое (такое же, как у *Onoclea*). У видов с простоперистыми листьями спороносные перышки сильно сужены. Сорусы линейные, иногда прерывающиеся, вытянутые по обеим сторонам средней жилки. Покрывальце прикреплено к краю перышка с внутренней стороны, свободное (рис. 134—136). Около 20, преимущественно современных видов. С в. мела. Эоцен Туркмении (Ёр-Ойлан-Дуз) и Анадыря, олигоцен З. Сибири (р. Тавда), плиоцен З. Грузии (перевал Годерзи); в мел (Денвер) и третичные С. Америки, третичные, преимущественно неогеновые, З. Европы. Современное распространение — Ю. Европа, Китай, Япония, Индия, Австралия, юг С. Америки.

#### СЕМЕЙСТВО МАТОНИАСЕАЕ<sup>1</sup> PRESL, 1848

Папоротники крупные с ползучим, нередко вильчато ветвящимся соленостелическим корневищем. Листья крупные, мономорфные, достигающие 2 м высоты, с крупным, длинным черешком и веерообразной пластинкой, пильчато разделенной на удлиненные перья, в свою очередь перисто рассеченные на отдельные перышки. Ветвление первоначально монопоидальное: черешок листа непосредственно переходит в стержень центрального пера, от основания которого отходят стержни двух базальных перьев, направленных вверх. Последние ветвятся симподиально во внешнюю сторону недалеко от своего основания. Такое же ветвление испытывает и каждая последующая пара перьев. Жилкование перышек перистое или ложноперистое (*Selenocarpus*). Сорусы расположены двумя рядами по обеим сторонам средней жилки перышка, округлые, состоящие из шести—девяти спорангиев, находящихся вокруг столбикообразного ложа, из которого развивается щитообразное покрывальце, покрывающее сорус, иногда оно отсутствует (*Phlebopteris*). Спорангии крупные, с широким, неполным косым кольцом. Споры диаметром 45—68 м, с

<sup>1</sup> Составили: В. А. Вахрамеев (характеристика семейства, описание *Phlebopteris*), Э. Н. Кара-Мурза (описание спор), И. Н. Сребродольская (*Matonidium*).

трехлучевой щелью, в очертании треугольные или округленно-треугольные с вогнутыми или прямыми сторонами, реже с выпуклыми. Эскина толстая мелкозернистая, иногда гладкая. Щель разверзания окаймлена валикообразным утолщением.

Известно с в. триаса. Максимального разнообразия (четыре рода) и широкого географического распространения (Евразия, С. Африка, С. Америка, Австралия) достигло в юре и отчасти в н. мелу. Ныне представлено двумя родами (*Matonia*, *Phanerosorus*), обитающими только в Малайе и Индонезии. Хороший пример реликтовой группы.

*Matonidium* Schenk, 1871. Тип рода — *M. goeppertii* Schenk, 1871, н. мел (вельд), С. Германия. Известны стерильные и спороносные листья и споры. Листья крупные, мноморфные, веерообразные, пальчато разделенные до самого основания на линейно-ланцетные перья, в свою очередь перисто рассеченные. Ветвление стержней листа первоначально моноподиальное; стержни базальных и остальных перьев ветвятся симподиально во внешнюю сторону. Общее число перьев достигает 13—17. Перышки серповидные сидячие, относительно короткие (до 10—15 мм). Край цельный. Жилкование перистое; средняя жилка доходит почти до верхушки пера, боковые дихотомируют один раз, не анастомозируя между собой. Сорусы с сильно развитым колонковидным ложом и прикрепленным к его верхней части небольшим покрывальцем, значительно меньшим, чем у современной *Matonia* (рис. 137—138). Споры не изучены. Два вида. Ср. юра — н. мел. Н. мел восточного склона Ср. Урала (Каменск), Приморья, ср. альб З. Казахстана (п-в Куланды); ср. юра Англии (Йоркшир), в. юра Шотландии, н. мел Англии, Бельгии, С. Германии, Индии, США.

*Phlebopteris* (*Laccopteris* Presl) Brongniart, 1828. Тип рода — *Pecopteris polypodioides* Lindley et Hutton, 1831; юра, Англия. Известны стерильные и спороносные листья и споры. Листья мноморфные, устроены, как у *Matonidium*, но перья значительно шире, а перышки более удлинённые (до 40—50 мм), узкие, почти прямые. Край цельный. Жилкование перышек перисто-сетчатое, боковые жилки дихотомируют обычно два раза, анастомозируя вдоль края перышка между собой. Сорусы округлые, расположенные по обеим сторонам средней жилки, лишённые покрывальца (рис. 139—141; табл. XXXIV, фиг. 3). В них находится по 6—13 спорангиев с косо расположенным небольшим кольцом, черепитчато налегающих друг на друга. Споры диамет-

ром 45—70 м, с трехлучевой щелью, треугольные, с округленными или суженными углами и часто с прямыми сторонами. Лучи щели нередко окаймлены темной оторочкой. Эскина толстая, вдоль сторон споры большей частью двухконтурная, мелкозернистая, точечная или гладкая, часто с утолщением на углах и складками смятия вокруг щели или между лучами (рис. 142, 143). Споры с краевым утолщением в виде узкой, темной оторочки, с плотным, нередко широким валиком, окружающим щель, и обычно с мелкозернистой эскиной рассматриваются в ряде случаев как принадлежащие *Matonia* по сходству их со спорами *Matonia pectinata* Brown (рис. 144). Э. А. Копытова выделила споры из спорангиев *Ph. muensteri* (Schenk) Hirmer et Hoerhammer (ср. юра Актюбинского Приуралья), А. Ф. Николаева — из *Ph. polypodioides* Brongniart (юра Ср. Азии, Ангрен), Гаррис — из *Ph. groenlandica* Harris (рэт В. Гренландии) и т. д. Девять видов. В. триас — н. мел. Листья: н. юра Кавказа и Средней Азии, ср. юра З. Казахстана и Крыма, н. мел Московской и Воронежской обл., З. Казахстана, Приморья; в. триас В. Гренландии, Швеции, н. юра Польши, Швеции, Германии, Австрии, С. Италии, Венгрии, Румынии, В. Гренландии, Австралии, ср. юра Англии (Йоркшир), в. юра С. Африки, н. мел З. Гренландии. Споры: триас и юра З. Казахстана, триас — неокон С. Сибири, лейас бассейна Лены, юра Ср. Азии, мел восточного склона Ср. Урала, апт Подмоскovie. Споры, определяемые как *Matonia* и, возможно, относящиеся к одному из видов *Phlebopteris*, известны с триаса.

В ископаемом состоянии вне СССР: *Selenocarpus* Schenk, 1866; *Matoniella* Hirmer et Hoerhammer, 1936.

#### СЕМЕЙСТВО DIPTERIDACEAE<sup>1</sup> SEWARD ET DALE, 1907

Папоротники с ползучим корневищем, с листьями различной формы — от почти цельных до глубоко пальчато рассеченных. Ветвление основного стержня листа дихотомическое или дихотомически-симподиальное. Основные жилки расходятся по радиусам, соединяясь жилками более высоких порядков, анастомозирующими между собой и образующими ячейки. Последнее придает листьям этого семейства

<sup>1</sup> Составили: В. А. Вахрамеев (характеристика семейства, *Thaumatopteris*), В. А. Владимирович (*Hausmannia* и *Thinfieldiella*), И. Н. Сребродольская (*Camptopteris*, *Clathropteris* и *Dictyophyllum*), М. А. Седова (споры).

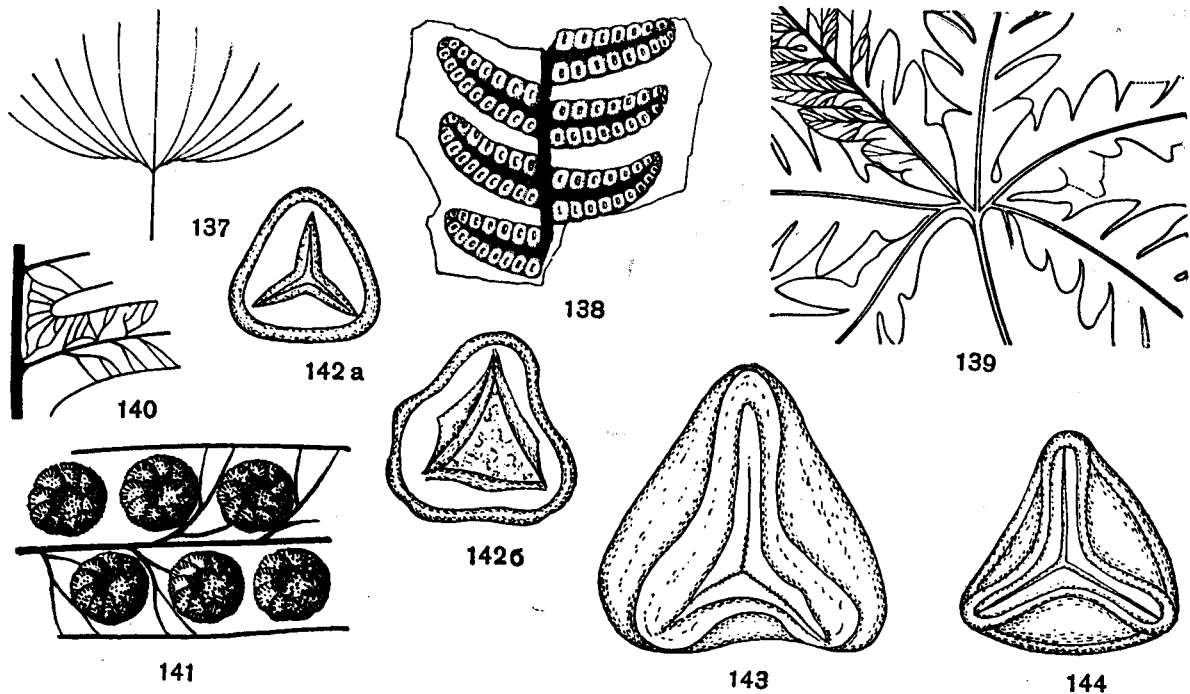


Рис. 137—144.

137 — схема жилкования листьев *Matonidium* и *Phlebopteris* (Hirmer, 1927). 138 — *Matonidium goeppertii* Schenk: участок спороносного пера,  $\times 2,5$ ; вельд, С. Германия (Schenk, 1871). 139 — *Phlebopteris (Laccopteris) braunii* (Goepfert),  $\times 1,5$ ; вэт-лейас, Ю. Германия (Hirmer et. Hoerhammer, 1936). 140 — *Phlebopteris (Laccopteris) braunii* (Goepfert): деталь жилкования приосновной части перышек; н. юра, Ю. Фергана (Брик, 1937). 141 — *Phlebopteris (Laccopteris) muensteri* (Schenk) Hirmer et Hoerhammer: споры,  $\times 400$ ; 142a — спора с окаймлением вдоль лучей щели; 142b — спора с отворотами и утолщением экзины вдоль лучей щели разверзания; ср. юра, Актюбинское Приуралье, басс. р. Илек (Брик, Копытова, Турутанова-Кетова, 1955). 143 — *Phlebopteris polypodioides* Brongniart: спора с плотным окаймлением экзины вокруг щели разверзания,  $\times 400$ ; юра, Ангренское месторождение, Узбекистан (колл. А. Ф. Николаевой). 144 — ископаемая спора, сходная со спорой современной *Matonia pectinata* R. Brown.,  $\times 400$ ; в. триас, карнийский ярус Анабаро-Хатангское между-речье (колл. Э. Н. Кара-Мурзы)

сходство с листьями двудольных растений, приводившее при плохой сохранности материала к ошибочным определениям и выводам. Спорозоносные листья такие же, как и стерильные. Спорангии образуют группы, рассеянные на нижней поверхности пластины внутри ячеек, образованных жилками высоких порядков. Спорангии с круто поставленным косым кольцом. Споры диаметром 15—65  $\mu$ , с трехлучевой щелью, теругольные, при свертывании трехлопастные. Экзина большей частью гладкая, нередко с узким окаймлением вокруг щели или с одной-двумя лопастевидными складками смятия, реже шиповатая. Возможно наличие шиповатого периспория. Отсутствие индюзия и строение кольца спорангия наряду с присутствием в составе современной растительности единственного рода (*Dipteris*) заставляло многих ботаников включать диптериевые в сем. Polypodiaceae, не выделяя их в отдельное семейство. Однако

ряд других признаков (характер листьев, тип жилкования), хорошо выдерживающийся у многочисленных ископаемых форм, среди которых различают пять родов, заставляет выделять их в самостоятельное семейство. Косвенным доказательством правильности этого является то, что расцвет Dipteridaceae падает на гораздо более раннее время (н. мезозой) по сравнению с временем расцвета Polypodiaceae, относящегося к третичной и современной эпохам. Хирмер делит Dipteridaceae на два подсемейства: Camptopterideae, представленные исключительно ископаемыми формами, и Dipterideae, куда входят современный род *Dipteris* и ископаемый род *Hausmannia*. С в. триаса.

Максимального разнообразия (пять родов) и распространения достигает в в. триасе и н. юре. Ныне представлено единственным родом *Dipteris*, обитающим в ю.-в. Азии.



## ПОДСЕМЕЙСТВО САМРТОТЕРИДЕАЕ

Расчленение листа и жилкование симподиально-дихотомическое. После раздвоения главного стержня каждая из двух ветвей в дальнейшем подвергается симподиально-дихотомическому ветвлению. Четыре рода.

*Clathropteris* Brongniart, 1828. Тип рода — *C. meniscioides* Brongniart, 1828; рэт, Швеция. В ископаемом состоянии известны листья. Листья пальчато рассеченные, разделенные наиболее глубоким средним вырезом почти до самого черешка. Перья сравнительно крупные, линейно-ланцетные, у верхушки суженные и приостренные, по краю крупнозубчатые. Жилкование листа симподиально-дихотомическое. Средние жилки перьев симподиально отходят от коротких развилок главного стержня, загнутых наружу; жилкование перьев перисто-сетчатое, боковые жилки очередные, отходят от средней под углом, близким к прямому, заканчиваясь в зубцах края; жилки третьего и четвертого порядков образуют сеть из прямоугольных и многоугольных ячеек. Сорусы многочисленны, расположены на нижней поверхности листа внутри ячеек (рис. 145, 147, 148; табл. XXXII, фиг. 2). Споры выделены В. П. Владимирович из спорангиев *Clathropteris obovata* var. *magna* Turutanova-Ketova (н. юра Бангшлага) и Гаррисом — из спорангиев *Clathropteris meniscioides* (рэт — лейас 3. Гренландии). Споры диаметром 33—65 м, с трехлучевой щелью, треугольные, с несколько вдавленными сторонами и закругленными углами. Экзина довольно плотная, гладкая, с узким, замкнутым окаймлением вокруг щели, иногда с шипиками, ориентированными в разные стороны, желтая или оранжевая. По наличию шиповатого периспория (рис. 148) описываемые споры имеют сходство со спорами *Dictyophyllum*. К этому роду предположительно относят корневища *Rhizomopteris cruciata* Nathorst, найденные в одном слое с отпечатками листьев *Clathropteris*. 10 видов. В. триас, юра, редко н. мел. В. триас Украины, Приморья, рэт — лейас Донбасса (Каменка), Кузбасса, Туркмении, Киргизии, Ср. Азии (Камыш-Баши), Памира (реки Бартауг, Пшарт), н. и ср. юра Кузбасса, Кавказа, Узбекистана, Киргизии, н. мел. Приморья; в. триас Швеции, Франции, Австрии, Швейцарии, С. Вьетнама (Тонкин), Китая, Японии, С. Америки (Виргиния), рэт — лейас 3. Европы, Египта, Ирана, Китая, н. и ср. юра Англии, Германии, Швеции, Польши, н. мел. Египта.

*Dictyophyllum* Lindley et Hutton, 1834. Тип рода — *D. rugosum* Lindley et Hut-

ton, 1834; ср. юра, Англия. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные листья и споры. Стержень листа разделен на два ухватовидных развилка, на которых спирально расположены перья, отходящие наружу вееровидно. Перья линейно-ланцетные, суженные у основания, более или менее глубоко перисто надрезанные на зубообразные лопасти. Жилкование перьев перисто-сетчатое. Средняя жилка сравнительно толстая, прямая, доходящая до его верхушки; боковые жилки очередные или почти супротивные, оканчивающиеся у верхушках лопастей. Жилки третьего и четвертого порядков образуют сеть из многоугольных неправильных ячеек. Группы спорангиев расположены на нижней стороне листа внутри ячеек, образованных жилками (рис. 146, 149, 150; табл. XXXII, фиг. 3—5). Неоднократно описывались споры, выделенные из спорангиев. Споры диаметром 20—65 м, с трехлучевой щелью, треугольные, с закругленными, тупыми углами. Экзина толстая, гладкая, с узким замкнутым или прерывистым утолщением в виде темного ободка, окаймляющего щель, иногда с острошиповатой скульптурой, по-видимому, имеется тонкий, равномерно-шиповатый периспорий (рис. 151). С этим родом связывают корневище *Rhizomopteris major* Nathorst. Около 30 видов. В. триас — н. мел. В. триас Приморья, рэт — лейас Донбасса, юра Туркмении, ср. юра Крыма и Кавказа, н. мел. Бурейнского бассейна; в. триас 3. Европы, Ирана, С. Вьетнама (Тонкин), Китая, Японии, В. Гренландии, юра 3. Европы, Ирана, Китая, Японии, н. мел. Англии, Германии, Гренландии.

*Camptopteris* Nathorst, 1878 (non *Camptopteris* Presl, 1883). Тип рода — *C. spiralis* Nathorst, 1878; рэт, Швеция. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные листья. Листья крупных размеров. Стержень листа вилообразно разделен на две направленные вверх ветви, на каждой из которых спирально располагаются многочисленные перья. Перья линейные, суженные у основания, край крупнозубчатый, редко цельный. Жилкование перисто-сетчатое. От толстой средней жилки, утоняющейся к верхушке пера, отходят под острым углом боковые жилки, доходящие почти до верхушек зубцов. Жилки третьего порядка образуют сеть из неправильных многоугольных ячеек. Спорангии почти шаровидные, с довольно широким неполным кольцом, расположены на нижней поверхности листа, внутри ячеек, образованных жилками. Споры не исследованы (рис. 152). Около 15 видов. В. триас — н. юра. Рэт Швеции, триас 3. Европы, Кореи, Японии, н. юра Австрии, Ирана.

*Thaumatopteris* Go e r p e r t, 1841. Тип рода *T. muensteri* Goerpert, 1841; рэт, Бавария. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные листья и споры. Листья стоповидные. Стержень листа вилкообразно разветвляется на две укороченные ветви, от которых вовнутрь симподиально отходит около восьми продолговато-ланцетовидных перисто рассеченных перьев длиной до 30 см. Ввиду редукции развилка основания перьев сильно сближены между собой, создавая впечатление радиальнолучистого расхождения перьев из окончания основного стержня. Перышки продолговатые, длиной до 6—9 см, сидящие почти под прямым углом к стержню пера, часто сросшиеся основаниями. Край перышек ровный или крупногородчатый. Жилкование перисто-сетчатое. Средняя жилка массивная, доходящая до верхушки перышка; боковые жилки оканчиваются в верхушках лопастей; жилки третьего порядка анастомозируют, образуя сетку. Спорангии расположены группами по 8—10 спорангиев внутри ячеек, на нижней поверхности листа. Споры, выделенные Гаррисом из спорангиев *Thaumatopteris schenkii*, очень сходны со спорами *Hausmannia*. С этим родом связывают корневища *Rhizomopteris schenkii* Nathorst (рис. 153; табл. XXXII, фиг. 6). Три вида. Рэт — н. юра Донбасса, Армении, Швеции, Баварии, Вьетнама, В. Гренландии, ср. юра Кавказа.

#### ПОДСЕМЕЙСТВО DIPTERIDEAE

Расчленение листа и жилкование чисто дихотомические. Один род.

*Hausmannia* D u n k e r, 1846. Тип рода — *H. dichotoma* Dunker, 1846; н. мел, Германия. В ископаемом состоянии известны спороносные и стерильные листья и споры. Листья черешковые, веерообразные, цельнокрайние или рассеченные на доли, с цельными или городчатыми краями. Жилкование сетчатое: жилки первого порядка выходят из черешка и, повторно дихотомируя, расходятся по листовой пластинке; жилки второго порядка отходят под прямым углом и, анастомозируя между собой, образуют прямоугольные ячейки, внутри которых жилки третьего порядка образуют сеть четырехугольных или полигональных петель. Группы спорангиев покрывают нижнюю поверхность листа, располагаясь внутрипетель, образованных жилками третьего порядка; спорангии округлые, имеют неполное кольцо (рис. 154; табл. XXXII фиг. 7, 8). Споры неоднократно выделялись из спорангиев. Споры диаметром 25—40, реже 50—60 м, с трехлучевой щелью, треугольные, округленно-треугольные,

часто с двумя лопастевидными складками, при некоторых положениях под микроскопом — трехлопастные. Экзина большей частью тонкая, гладкая, реже мелкоточечная, бледно-желтоватая (рис. 155, 156). Имеют сходство со спорами *Vaniopteris* и со спорами, выделенными из спорангиев *Thaumatopteris schenki* Nathorst. Более 10 видов. В. триас — мел. В. триас Ю. Приморья, н. юра Мангышлака, Караганды, В. и Ю. Ферганы, н. и ср. юра Самарской Луки, Мангышлака, Казахстана, Ср. Азии (Байсунтау), Тувы, Иркутского бассейна, в. юра Бурей и Якутии, н. мел Русской платформы (Московская и Воронежская области), Якутии, Бурей, Приморья, в. мел Камчатки, третичные Украины; в. триас Швеции, Японии, н. юра Борнгольма, Гренландии, Польши, Китая; юра Италии, н. мел Германии, Англии, Гренландии, С. Америки, третичные Аляски (?).

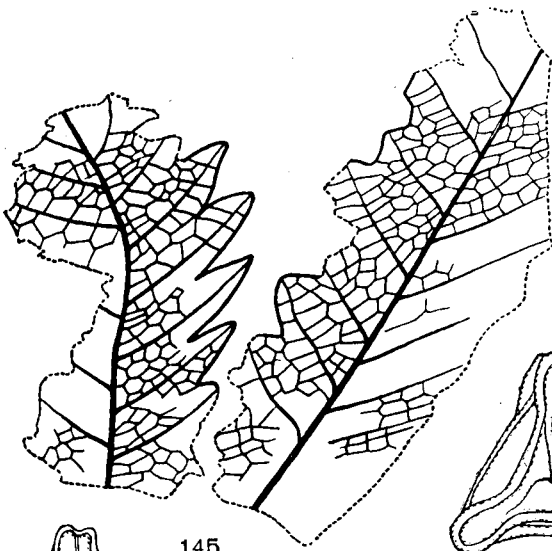
#### Род, связываемый с семейством Dipteridaceae

*Thinnfeldiella* P r u p a d a, 1956. Тип рода — *Th. reticulata*, 1956; в. триас, Донбасс. В ископаемом состоянии известны листья. Листья довольно крупные, глубоко надрезаны на лопасти с приостренными верхушками. Жилкование сетчатое. Боковые жилки, отходящие от средней, доходят до верхушек лопастей; жилки более высоких порядков очень тонкие, образуют слабовидимую сеть петель. Род был описан на основании изучения материала довольно плохой сохранности, и самостоятельность его вызывает сомнения. Судя по типу жилкования, *Thinnfeldiella* ближе всего стоит к сем. Dipteridaceae и, возможно, является новым видом одного из родов этого семейства (рис. 157). Один вид. В. триас Донбасса (дер. Гаражовка).

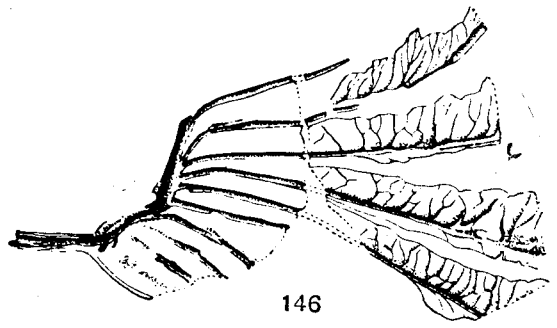
#### СЕМЕЙСТВО POLYPODIACEAE<sup>1</sup> R. BROWN, 1810

Папоротники преимущественно эпифитные, реже наземные, с ползучими, иногда восходящими корневищами, покрытыми чешуей. Листья разнообразные по форме и величине, номоморфные и диморфные. Жилкование перистое и сетчатое. Сорусы расположены посередине или на концах боковых жилок, иногда рассеяны по всей нижней поверхности листа. Покрывальце отсутствует. Спорангии мелкие, уплощенные, с длинной и тонкой ножкой. Кольцо вертикальное, неполное. Споры большей частью с

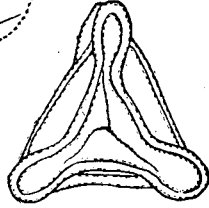
<sup>1</sup> Составили: В. А. Вахрамеев (характеристика семейства, описание *Diplazites*, *Polypodites*) и М. А. Седова (*Polypodiaceae*, *Polypodium* и *Cheiropleuria*).



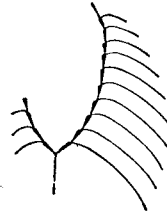
145



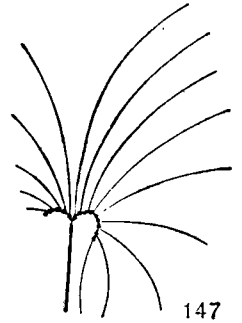
146



148



149



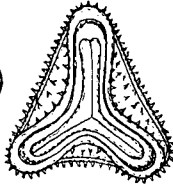
147



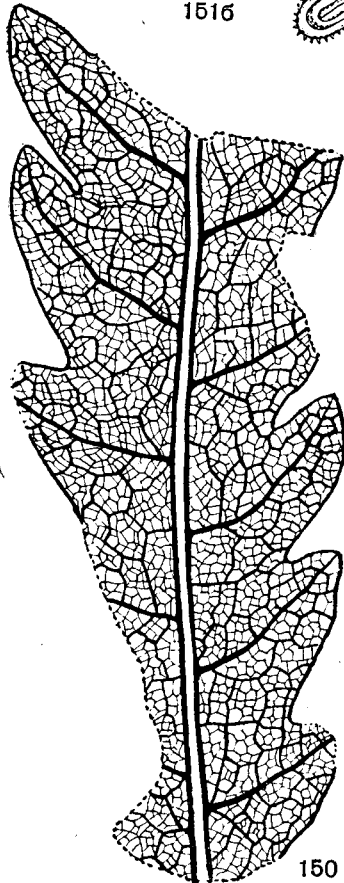
151a



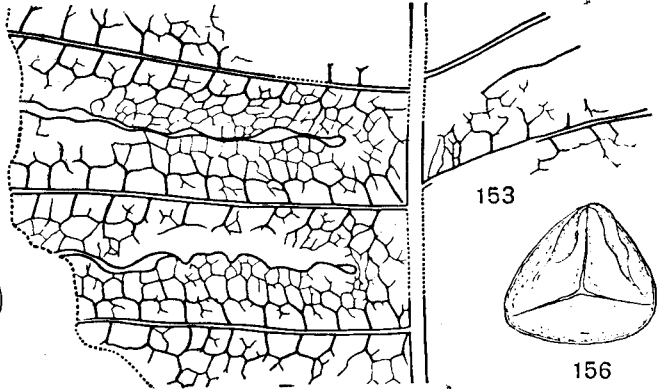
151b



151c



150



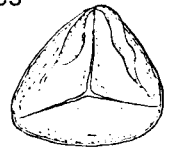
153



155a



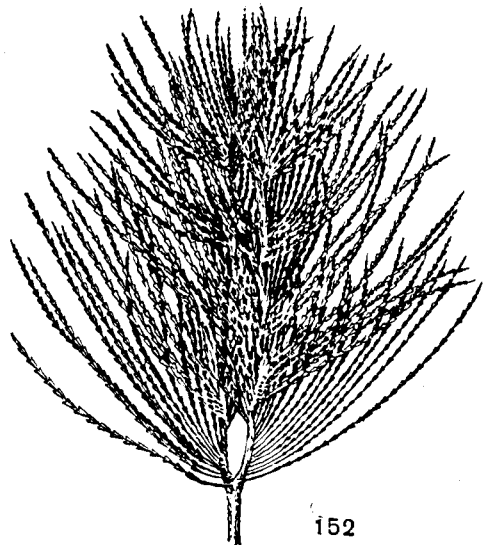
155b



156



154



152

однолучевой щелью, реже с трехлучевой щелью разверзания; овальные и бобовидные, реже треугольные и треугольно-округлые. Экзина гладкая либо с разнообразной скульптурой. Периспорий пленчатый, гладкий, сетчатый или с выростами, в ископаемом состоянии сохраняется редко.

Широкое распространение представители семейства получают с конца мелового периода, близкие формы (*Polypodites*) известны с конца триаса. Ныне представлено 65 родами. Распространено по всему земному шару, подавляющее число родов свойственно тропикам.

*Polypodium* Linné, 1753. Тип рода — *P. vulgare* Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии известны только споры. Споры с однолучевой щелью, длиной 27—67 м, шириной 22—54 м, овальные и бобовидные. Экзина толстая, двуслойная, бугорчатая; величина бугорков варьирует у различных видов (рис. 158). Около 75 современных видов. С в. мела. В мел Кулундинской степи, олигоцен и миоцен Приморья, миоцен С. Кавказа, З. Сибири, ю.-в. Прибайкалья; палеоген Германии, третичные Бразилии. Современное распространение — преимущественно тропические области, главным образом северного полушария, некоторые виды заходят далеко на север.

*Cheiropleuria* Presl, 1849. Тип рода — *Ch. bicuspis* (Blume) Presl, 1848; современный. В ископаемом состоянии известны только споры. Споры диаметром 27—35 м, с трехлучевой щелью, округлые, треугольные с закругленными выступами по углам и трехлопастные. Экзина двуслойная, гладкая, с утолщением около щели. Края утолщения неровные (рис. 159). Один вид. С юры. Юра Сибирской платформы, бассейна р. Лены, ср. юра Волгоградского Поволжья, в. юра Украины, Волгоградского Поволжья, З. Сибири, н. мел Белоруссии, Украины, З. Казахстана, З. Сибири, Чулымо-Енисейского бассейна, В. Забайкалья, олигоцен С. Кав-

каза, Усть-Урта, в. сармат В. Предкавказья, плиоцен Туркмении; н. мел Шпицбергена. Современное распространение — Индонезия, Тайвань, Тонкин, Нов. Гвинея.

### Роды, сближаемые с семейством *Polypodiaceae*

*Polypodites* Goerpert, 1836. Тип рода — *Lonchopteris mantellii* Brongniart, 1828; в альб-сеноман, Чехословакия. Под этим родовым названием описаны ископаемые спороносные, реже стерильные листья, обнаруживающие черты строения, характерные для современного рода *Polypodium*. Листья перистые или дважды-перистые, мономорфные. Перышки языковидные, продолговатые, прикрепленные всем основанием. Жилкование перистое, боковые жилки дихотомирующие. Спороносные перья такие же, как и стерильные. Сорусы округлые, расположены двумя рядами по сторонам средней жилки, на окончаниях или середине боковых жилок. Споры, выделенные из спорангиев *Polypodites cladophleboides* Brick (в. триас Казахстана) диаметром 60—70 м, с трехлучевой щелью, треугольные с закругленными углами и вогнутыми боковыми сторонами. Экзина толстая, покрытая длинными, тупыми шипами, более густо сидящими на углах спор (табл. XXXIII, фиг. 2). Около 10 видов. В. триас — ныне. В. триас Казахстана, апт Московской и Воронежской областей, мел Приморья, в. эоцен Туркмении; альб — сеноман Чехословакии, сенон Германии, третичные Калифорнии.

*Diplazites* Goerpert, 1836. Тип рода — *D. emarginatus* Goerpert, 1836; карбон, З. Европа. Установлен по сходству сорусов с сорусами современного рода *Diplazium*. Листья дважды-перистые (просто перистые?), с толстым стержнем. Перышки сидячие, с параллельными краями и закругленной верхушкой; нижний

### Рис. 145—156.

145 — *Clathropteris obovata* Oishi,  $\times 2/3$ ; участки двух соседних перьев, принадлежащих одному листу; н. юра, В. Фергана (Брик, 1953). 146 — *Dictyophyllum nathorstii* Zeiller: н. юра, Каменка, Донбасс (Томас, 1911). 147 — схема жилкования листьев *Clathropteris* и *Thaumatopteris* (Hirmer, 1927). 148 — *Clathropteris obovata* var. *magna* Turutanova-Ketova: спора,  $\times 400$ ; н. юра, Мангышлак, хр. Каратау (колл. В. П. Владимирович). 149 — схема жилкования листа *Dictyophyllum* (Hirmer, 1927). 150 — *Dictyophyllum acutilobum* F. Braun: участок листа с жилкованием,  $\times 2$ ; н. лейас, Украина (колл. В. Д. Принады). 151 — *Dictyophyllum* sp.: споры,  $\times 400$ : 151a — спора с гладкой экзиной и узким окаймлением вокруг щели; 151b — спора с прерывистой складкой экзины вокруг щели; 151v — спора с шиповатым периспорием (?) ср. юра, Актюбинское Приуралье (Брик, Копытова, Турутанова-Кетова, 1955). 152 — *Camptopteris spiralis* Nath. реконструкция листа, уменьш.; в. триас, Швеция (Nathorst, 1906). 153 — *Thaumatopteris remauryi* (Zeiller) var. *expansa* Kryshch. et Prynada: участок листа,  $2/3$ ; в. триас, р. Веди-чай, Армения (Криштофович и Принада, 1933). 154 — *Hausmannia crenata* (Nathorst) Moeller: участок нижней поверхности листа с сорусами; ср. юра, Иркутский бассейн (колл. В. Д. Принады). 155 — *Hausmannia* ex gr. *ussuriensis* Kryshch.: споры,  $\times 400$ : 155a — спора с одной лопастью-евидной складкой; 155b — спора трехлопастная; юра, Ангрен, Узбекистан (колл. А. Ф. Николаевой). 156 — *Hausmannia* sp.: спора с двумя складками,  $\times 400$ ; сантон, Анабаро-Хатангское междуречье, басс. р. Меймечи (колл. Э. Н. Кара-Мурзы)



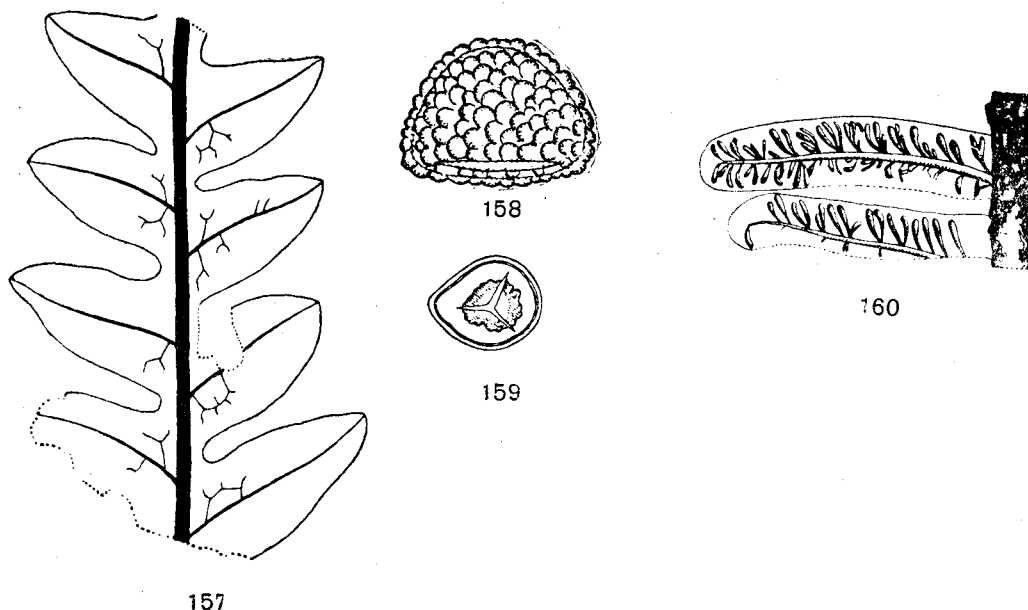


Рис. 157—160.

157 — *Thinnfeldiella reticulata* Prunada: рисунок участка пера, показывающий сетчатое жилкование; немного увеличено; в. триас, дер. Гаражовка, Донбасс (колл. В. Д. Принады). 158 — *Polypodium* sp.: спора,  $\times 400$ ; в. мел., Кулундинская степь (колл. М. А. Седовой). 159 *Cheiropleuria* sp.: спора,  $\times 400$ ; в. юра, н. мел, Забайкалье (колл. М. А. Седовой). 160 — *Diplazites kazachstanicus* Brick: отпечаток двух спороносных перьев с сорусами, имеющими вид толстых валиков,  $\times 2$ ; в. триас, З. Казахстан, басс. р. Илек (Брик, 1952)

край перышка низбегает на стержень, окрыляя его. Жилкование перистое; средняя жилка толстая; боковые жилки дихотомирующие, к верхушке простые. Спороносные перышки имеют такой же облик, края их несколько подогнуты. Вдоль боковых жилок расположены ли-

нейные сорусы, обладающие покрывальцем и раскрывающиеся продольной щелью. В нижней части перышка, сбегающей по стержню пера, жилки отходят непосредственно от последнего (рис. 160). Два вида. В. триас З. Казахстана (бассейн р. Илек); карбон З. Европы.

## ПОРЯДОК MARSILEALES. МАРСИЛИЕВЫЕ

Папоротники водные, разноспоровые, с сорусами, расположенными в сложно устроенных вместилищах — спорокарпиях; сорусы обополюе. Одно семейство.

### СЕМЕЙСТВО MARSILEACEAE<sup>1</sup> R. BROWN, 1810

Разноспоровые папоротники, небольшие, травянисто-водные или болотные растения с ползучими корневищами, от которых отходят корни и два ряда листьев с хорошо развитыми пластинками на длинных черешках (*Marsilea*, *Regnelidium*) или длинных шловодидные листья (*Pilularia*). Спорангии в твердых и прочных вместилищах — спорокарпиях, защищающих их от

высыхания. В спорокарпиях развиваются мегаспоры, собранные в группы — сорусы.

С мела (*Marsilea*), обычны в третичных отложениях (*Marsilea* и *Pilularia*). Ныне представлены тремя родами: *Marsilea* (около 70 видов),

*Pilularia* (6 видов), *Regnelidium* (монотипный), распространенных в тропических и теплых странах.

*Marsilea* Linné, 1753. Тип рода — *M. quadrifolia* Linné, 1753; современный. В ископаемом состоянии известны мегаспоры и микроспоры, редко листья. Травянистые растения с корневищем и листьями, глубоко крестообразно рассеченными на четыре доли-листочка с веерно-сетчатым жилкованием (рис. 161), сидящими на длинных черешках. Спорокарпии сидячие или на ножках. Мегаспоры

<sup>1</sup> Составил П. И. Дорощев. при участии М. А. Седовой (микроспоры).

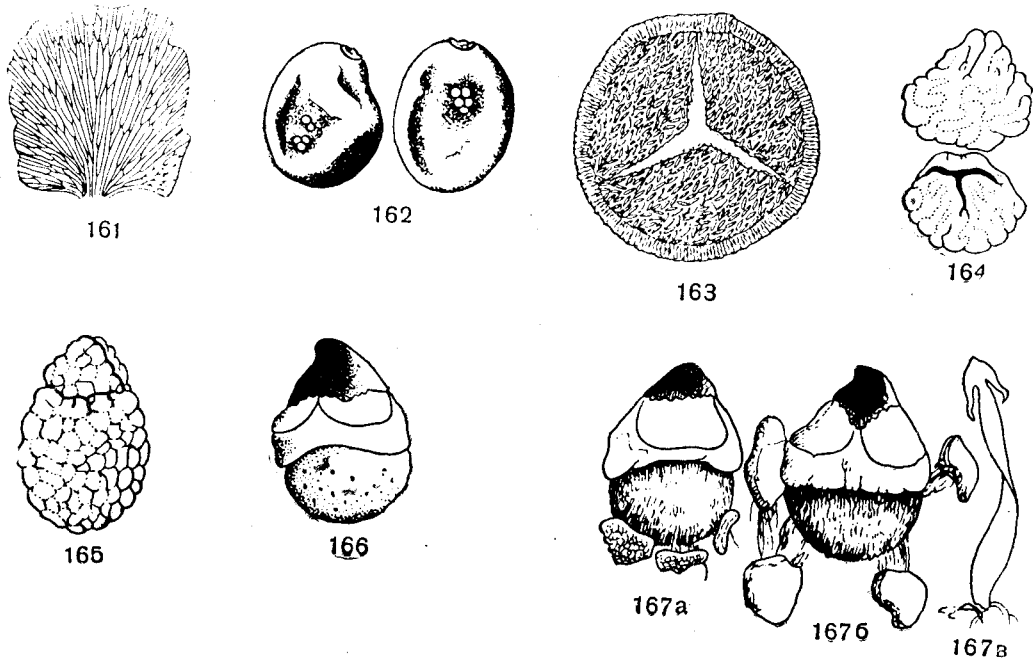


Рис. 161—167.

161 — *Marsilea vera* Jarmolenko: листочек,  $\times 2$ ; сеноман-турон, Ю. Казахстан, Каратау (Ярмоленко, 1935). 162 — *Marsilea* sp.: мегаспоры и на их фоне микроспоры,  $\times 70$ ; мэотис, Одесса (колл. П. И. Дорофеева). 163 — *Marsilea* sp.: микроспора,  $\times 600$ ; миоцен, Приморье (колл. М. А. Седовой). 164 — *Salvinia cerebrata* Nikit.: мегаспоры (вид с разных сторон),  $\times 50$ ; миоцен, Н. Дон (колл. П. И. Дорофеева). 165 — *Salvinia tuberculata* Nikit.: мегаспора,  $\times 50$ ; миоцен, Н. Дон (колл. П. И. Дорофеева). 166 — *Azolla glabra* Nikit.: мегаспора,  $\times 50$ ; сармат, Ю. Буг (колл. П. И. Дорофеева). 167 — *Azolla tomentosa* Nikit.: 167a, 167б — мегаспоры и массулы,  $\times 50$ ; 167в — глохидий,  $\times 50$ ; мэотис, Одесса (колл. П. И. Дорофеева)

0,6—0,8  $\times$  0,35—0,6 мм, эллипсоидальные, довольно правильные, хотя обычно сплюснутые и измятые, на верхушке слегка выемчатые, кожистые зеленовато-серые или желтые с матовой поверхностью; на верхушке в выемке находится линзовидный бугорок с ядром мегаспоры. Микроспоры диаметром 40—70  $\mu$ , с трехлучевой щелью, округлые или эллиптические; экзина неясно-двуслойная, покрытая узкими жгутооб-

разными выростами, лежащими неровно (рис. 161—163). Около 70 современных видов. С мела. Листья: сеноман-турон ю.-з. Казахстана (Каратау). Мегаспоры и микроспоры: мел З. Сибири, миоцен Н. Дона и Украины, неоген ю.-в. Прибайкалья и Приморья; мел С. Америки. Современное распространение — тропические и умеренные области земного шара.

## ПОРЯДОК SALVINIALES. САЛЬВИНИЕВЫЕ

Папоротники водные, разноспоровые. Спорангии отсутствуют. Сорусы однополые. Два семейства.

### СЕМЕЙСТВО SALVINIACEAE<sup>1</sup> DUMORT, 1829

Заключает один род.

*Salvinia Micheli*, 1729. Тип рода — *S. natans* (Linné) Allioni, 1785; современный. В ископаемом состоянии известны отпечатки листьев и целых побегов, мегаспоры, микроспорангии и микроспоры. Разноспоровые водные папоротники, плавающие на поверхности воды.

<sup>1</sup> Составил П. И. Дорофеев.

Стебель горизонтальный с тремя рядами листьев, из которых два ряда плавающих листьев имеют обычный вид, а подводные листья третьего ряда рассечены на нитевидные доли бурого цвета и внешне похожие на корни. Листья округлые, эллиптические, продолговато-яйцевидные, цельнокрайние, со средней жилкой и более тонкими вторичными жилками, которые, анастомозируя с жилками третьего порядка, образуют квадраты или шестиугольники с одним—четырьмя сосочками внутри (или одной—четырьмя ямками на противоположатках), расположенными характерными рядами перпендикулярно к главной жилке или под углом к ней.

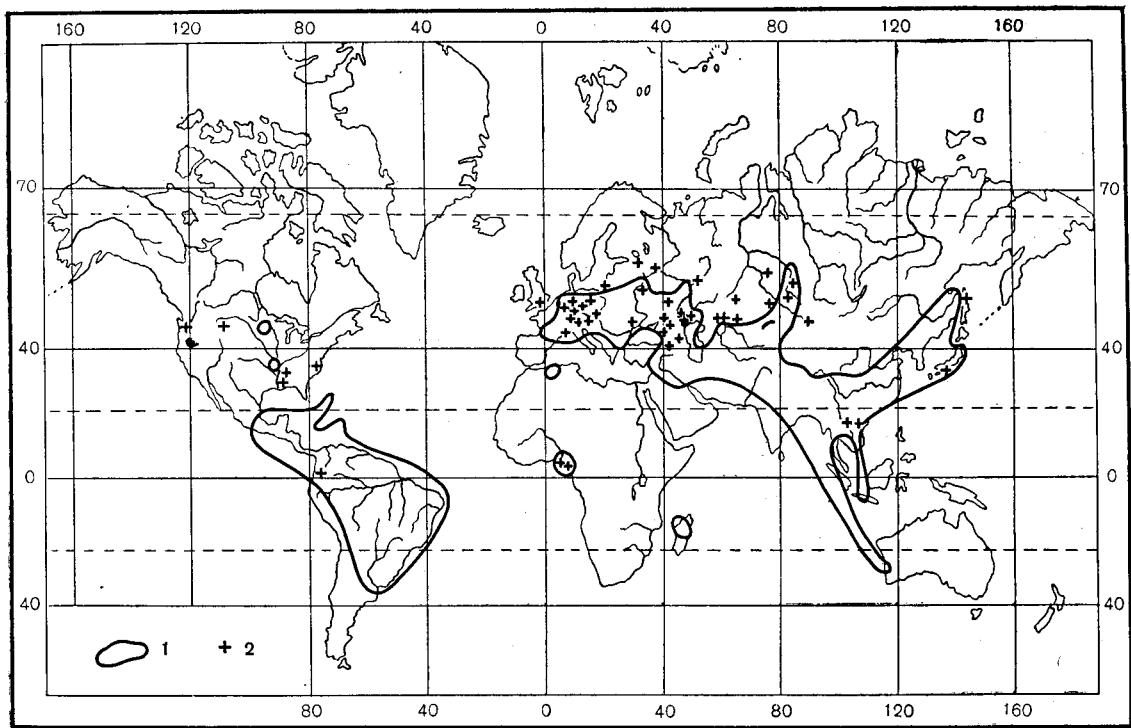


Рис. 168. Схема распространения рода *Salvinia*:  
 1 — современный ареал р. *Salvinia*, 2 — находки ископаемых остатков  
 рода *Salvinia* (по К. К. Шапаренко с дополнениями П. И. Дорофеева)

Мегасорусы шаровидные, на ножках, входящих внутрь и образующих плаценту, на которой развиваются мегаспорангии с одной мегаспорой в каждом. Микросорусы, сходные снаружи с мегасорусами, на плацентах внутри несут мелкие шаровидные микроспорангии, в которых развиваются 64 микроспоры, соединенные по четыре в тетрады и заключенные в рыхлую плазматическую ткань. Мегаспоры  $0,5-0,7 \times 0,3-0,4$  мм, эллиптические, яйцевидные или неправильно-шаровидные с трехлучевым рубцом и очень короткими лучами с гладкой, ямчатой или бугорчатой поверхностью; периспорий относительно толстый. Микроспорангии лепешковидные,  $\frac{1}{3}-\frac{1}{5}$  величины мегаспоры, построены из рыхлой ткани (рис. 164, 165, 168; табл. XXXIII, фиг. 3). Около 20 видов, из них около 10 ископаемых (шесть по листьям, четыре по мегаспорам). Достоверно с эоцена (возможно, со ср. юры). Листья: палеоген Сахалина, эоцен и олигоцен Казахстана и З. Сибири, миоцен Украины, Н. Дона, Кавказа, З. Сибири, плиоцен Н. Дона, Воронежской обл., Кавказа. Мегаспоры: ср. юра Тянь-Шаня и мел З. Казахстана, третичные Приморья; эоцен — миоцен З. Европы, эоцен Африки; палеоген Японии, С. и Ю. Америки, неоген Индокитая. Сов-

ременное распространение — тропики, субтропики и умеренные области Европы, Азии, Африки, Австралии, Америки.

#### СЕМЕЙСТВО AZOLLACEAE CHRISTENSEN, 1938

Заключает один род.

*Azolla* L a m a r k, 1783. Тип рода — *A. filiculoides* Lamark, 1783; современный. В ископаемом состоянии известны мегаспоры и массулы, реже встречаются отпечатки побегов. Единственный род семейства Azollaceae. Разноспоровые папоротники, небольшие растения, плавающие на поверхности воды, с длинными придаточными корнями, с тонкими ветвистыми побегами до 8—10 см длины, 5—7 ширины. От главной оси почти под прямым углом отходят боковые, несущие 8—10 пар мелких листочков, черепитчато налегающих один на другой. Мегасорусы с одним мегаспорангием и одной мегаспорой развиваются на нижней доле первого листа бокового побега. Индузий обычно сохраняется лишь на верхушке в виде пленчатого колпачка. Мегаспоры яйцевидные или эллипсоидальные, размером  $0,2-0,6 \times 0,2-0,3$  мм, с пояском или без пояска, с плавательным аппаратом из трех или девяти поплавок,

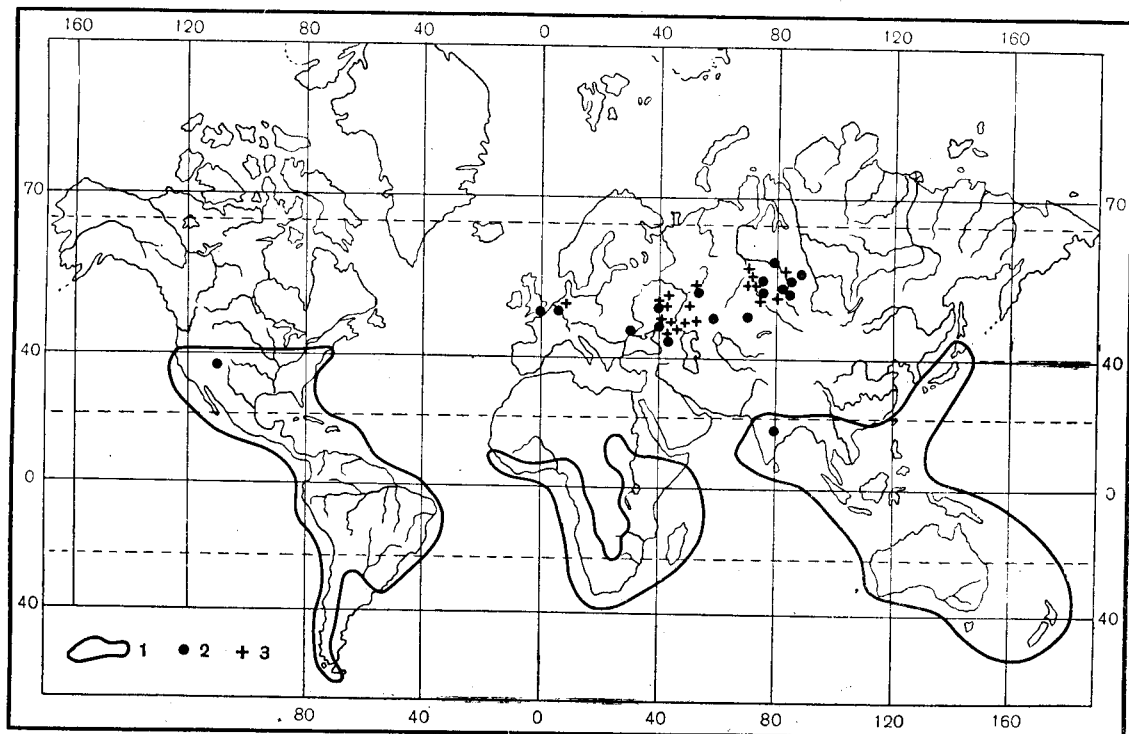


Рис. 169. Схема распространения рода *Azolla*:

1 — современный ареал рода (по Рао, с дополнениями); 2 — третичные находки остатков рода; 3 — четвертичные находки остатков рода (составил П. И. Дорощев)

с гладким или бугорчатым, голым или прикрытым войлочным покровом периспорием. Микросорус с двуслойным индузием, под которым на плацентах развиваются группы микроспорангиев или массул, содержащие в рыхлой массе микроспоры. Массулы (микроспорангии) лепешковидные, до  $\frac{1}{3}$  величины мегаспоры, с глохидиями (отростки с крючками на концах) или без глохидий (рис. 166, 167, 169; табл. XXXIII, фиг. 4). Около 18—17 видов, из них более половины ископаемых. С мела. Облиственные побеги: олигоцен Казахстана и З. Сибири. Ме-

гаспоры: в мел З. Казахстана, палеоген Кавказа, олигоцен Казахстана, олигоцен — миоцен З. Сибири, миоцен Н. Дона, Украины, плиоцен Н. Дона, Воронежской обл., Татарии, плейстоцен Поволжья, Н. Дона, Воронежской обл., Татарии, З. Сибири; эоцен Индии, олигоцен Англии, олигоцен — миоцен С. Америки, плиоцен и плейстоцен Голландии. Современное распространение — тропические и умеренно теплые области Ю и С. Америки, Африки, ю.-в. Азии, Австралии.

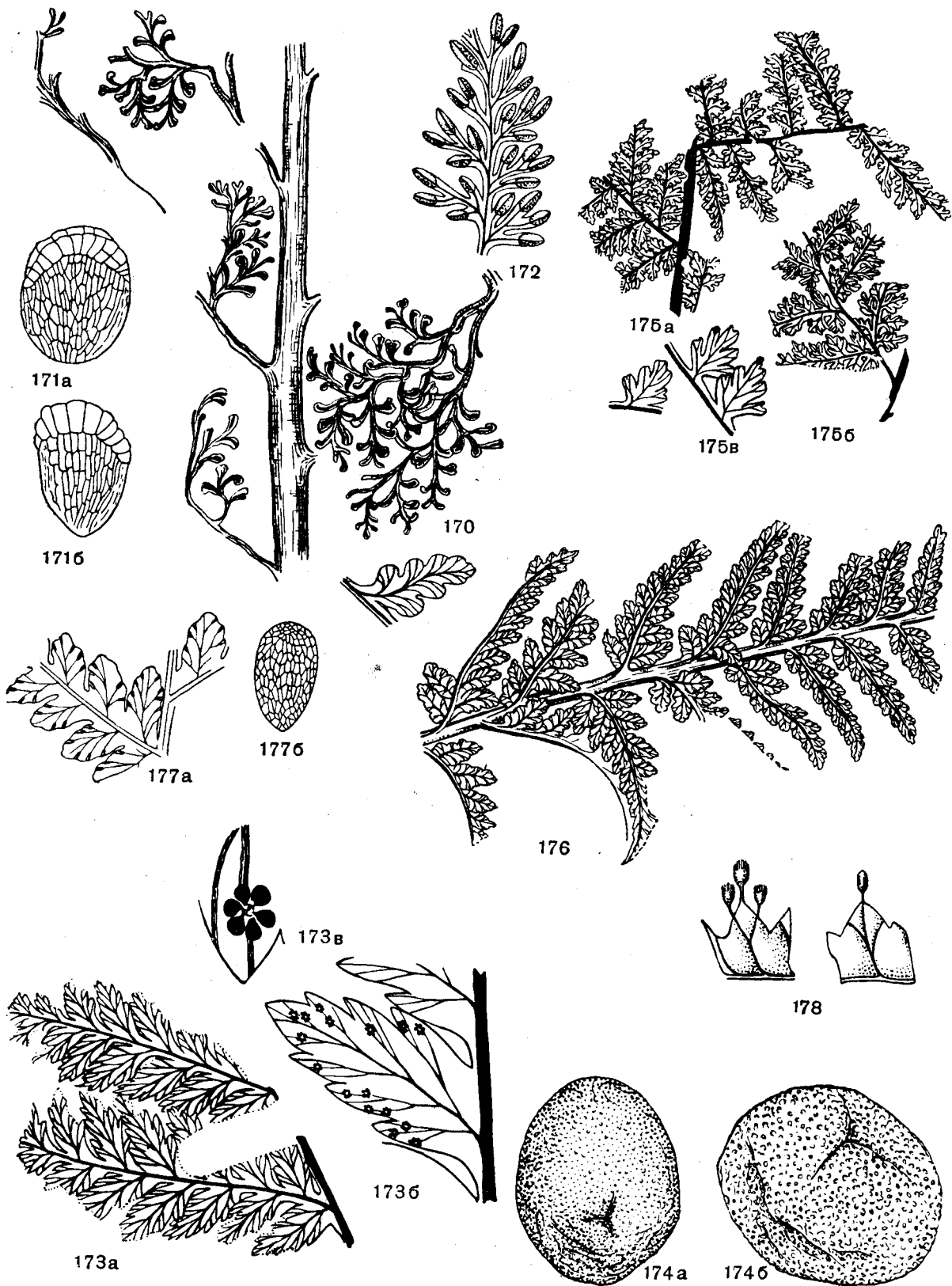
## ПАЛЕОЗОЙСКИЕ ПАПОРОТНИКИ БЛИЖЕ НЕ УСТАНОВЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ<sup>1</sup>

*Boweria* Kidston, 1911. Тип рода — *B. schatzarensis* Stur, 1885; в. карбон, Бельгия. В ископаемом состоянии известны и стерильные и спороносные листья. Листья многократно-перистые, стержень тонкий, прямой или слегка изогнутый; перья чередующиеся, удлиненно- или широколанцетные. Перышки сфено-

птеридные, чередующиеся, свободные, лопастные, сегменты узколинейные или клиновидные. Жилкование неясное, боковые жилки простые, входят в каждый сегмент. Спороносные перышки более или менее сходны со стерильными или слегка редуцированы. Спорангии округлые или овальные (диаметром 0,5 мм), с неполным кольцом, прикрепленные к жилкам сегментов перышек; неполное кольцо, образованное двумя рядами выпуклых клеток, имеет вид ленты, расположенной на верхушке

<sup>1</sup> Составили: Е. О. Новик (описание *Boweria*, *Hymenotheca*, *Renaultia*, *Zeilleria*) и Г. П. Радченко (*Prynadaopteris*, *Sibirilla*).





спорангия и немного спускающейся на его боковые стороны (рис. 170, 171). Два вида. Ср. карбон, Московский ярус Донбасса (C<sub>2</sub><sup>5</sup>, C<sub>2</sub><sup>6</sup>); вестфал Англии.

*Hymenotheca Potonié*, 1890. Тип рода — *H. beyschlagii* Potonié, 1890; в. карбон, Саарбрюкен. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные листья. Листья многократно-перистые, стержень прямой, продольно-бороздчатый, перья чередующиеся, удлинено-ланцетные, отстоящие. Перышки сфеноптеридные, чередующиеся, свободные, иногда низбегающие, разделенные на линейные сегменты. Жилкование слабозаметное; в каждый сегмент или перышко входит простая жилка. Сегменты спороносных перышек тупые и несут у верхушки по одному более или менее выпуклому эллиптическому или шарообразному бугорку, природа которого неизвестна (синангии или спорангии) (рис. 172). Четыре вида. Ср. и в. карбон. В. карбон Донбасса (C<sub>2</sub><sup>5</sup>); вестфал Англии, Германии, Саара, Польши (В. Силезия).

*Prynadaeopteris Radczenko*, 1955. Тип рода — *Sphenopteris (Oligocarpia?) karpovii* Radczenko, 1936; в. пермь (верхнекольчугинская подсвита), Кузбасс. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные листья, спорангии и споры. Листья мономорфные, трижды-перистые, с удлиненными ланцетными, треугольными, широко распростертыми перьями. Перышки прямые, промежуточные между пекоптеридными и сфеноптеридными, от широколанцетных до языковидных, с перетянутым или слабо суженным основанием, низбегающим задним краем, более или менее глубоко надрезанные на полуовальные косые лопасти. Средняя жилка нетолстая, входит в перышко ближе к заднему краю, извилистая, в неразвитых перышках разветвляется симподиально; боковые жилки тонкие, очередные, ветвятся симподиально, не отгибаются вбок. Сорусы розеткообразные, на разветвлениях боковых жилок, ближе к краю пластинки, без

индузия, одно-, реже двуслойные; спорангии по 4—20 в сорусе, грушевидные, с короткими столбиками, без кольца, с группой толстостенных клеток на верхушке. Споры диаметром 40—60 м, с трехлучевой щелью, округло-овальные или тетраэдрически-шаровидные; края щели простые. Экзина несет очень мелкие, частые бугорки с округлой верхушкой (рис. 173, 174). 10 видов. В. карбон — пермь. В. карбон (верхи нижнебалахонской подсвиты) — в. пермь (верхнекольчугинская подсвита) Кузбасса. Споры: в. карбон (верхи черногорской свиты) — н. пермь (белоярская свита) Минусинского бассейна, н. пермь (бургуклинская свита) — в. пермь (дегалинская свита) Тунгусского бассейна, н. пермь — в. пермь Таймыра, кунгур (верхи воркутской свиты) — в. пермь (паэмбойская свита) Печорского бассейна, кунгур западного склона Урала, в. пермь Сучана в Приморском крае, р. Пыжа на Алтае; сомнительны: свита Кобосан (н. пермь) Ю. Кореи, свита В. Шихэцзы (н. пермь) Китая, н. пермь бассейна Брисв Франции, н. пермь бассейна Бисако Португалии.

*Siberiella Radczenko*, 1955. Тип рода — *S. kosmovskii* Radczenko, 1955; в. карбон (нижнебалахонская подсвита), Кузбасс. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные листья, спорангии. Листья небольшие, изящные, трижды-перистые, с короткими перьями и тонкими стержнями. Перышки сфеноптеридные, глубоко рассеченные на узкие овальные или языковидные доли с выемчатыми или надрезанными на короткие тупые лопасти верхушками. Средняя жилка тонкая, прямая; боковые жилки тонкие, входят в каждую долю, разветвляются. Спороносные листья такие же. Спорангии одиночные, крупные, яйцевидные, гладкие, расположенные на верхушках некоторых долей, в своей верхней части несут группу крупных толстостенных клеток (рис. 175). Монотипен. В. карбон (нижнеалькаевский горизонт балахонской свиты) Кузбасса.

Рис. 170—178.

170 — *Boweria minor* Kidston, × 4; ср. карбон (C<sub>2</sub><sup>5</sup>), Донбасс, Центральный район (Новик, 1952). 171 — *Boweria schatzarensis* Stur: 171a и 171b — спорангии (вид с различных сторон), × 40; ср. карбон, Англия (Kidston, 1923—1925). 172 — *Hymenotheca beyschlagii* Potonié: спороносное перо; ср. карбон, Саар (Potonié, 1892). 173 — *Prynadaeopteris karpovii* Radczenko: 173a — участок средней части листа; 173б — перышко с сорусами, × 2,5; 173в — сорус, образованный шестью грушевидными спорангиями, × 10; в. пермь (ерунаковская свита), Кузбасс (Радченко, 1955). 174 — *Prynadaeopteris*: споры, × 600; 174a — *Prynadaeopteris karpovii* Radczenko: в. пермь (ерунаковская свита), Кузбасс; 174б — вероятно, *Prynadaeopteris maneichensis* (Zalessky); ср. карбон — н. пермь (ерунаковская свита), Кузбасс (Радченко, 1955). 175 — *Siberiella kosmovskii* Radczenko: 175a — часть стерильного листа; 175б — часть спороносного листа; 175в — отдельные перышки, × 2; в. карбон (алькаевская подсвита балахонской свиты), Кузбасс (Радченко, 1955). 176 — *Renaultia chaerophylloides* (Brongniart) Zeiller: часть листа; слева изображено отдельное перышко, × 2; ср. карбон (С), Донбасс, Центральный район (Новик, 1952). 177 — *Renaultia schatzarensis* (Stur) Hirmer. 177a — спороносное перо, × 4; 177б — спорангий, × 50; ср. карбон, С. Франция (Zeiller, 1886—1888). 178 — *Zeilleria avaldensis* (Stur) Hirmer: часть перышка с синангиями, расположенными на окончаниях жилок, × 5 ср. карбон, Англия (Kidston, 1923—1925)

*Renaultia* Zeiller, 1883 (*Hapalopteris* Stur, 1883). Тип рода—*R. chaerophylloides* Brongniart, 1828; вестфальский ярус, Франция. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные листья. Листья небольшие, нежные, трижды-перистые; стержень гладкий, прямой или изогнутый. Перышки от сфеноптеридных (чаще) до пекоптеридных, чередующиеся от более или менее лопастных до сильно рассеченных. Жилкование заметно слабо; средняя жилка прямая или изогнутая; боковые жилки дихотомирующие, ответвления заканчиваются в лопастях. Спорангии овальные, без колец, одиночные или собранные в группы подва—пять, расположены на окончаниях боковых жилок вблизи края перышек (рис. 176, 177; табл. XXXIII, фиг. 5). Около девяти видов. Ср. карбон. Башкирский ( $C_2^3$ ) и московский ( $C_2^5$ ,  $C_2^6$ ) ярусы Донбасса, прокопьевская свита Кузбасса; ср. карбон Англии (ланаркский и вестфальский ярусы), Франции, Бельгии, Саара (вестфал D), Польши, М. Азии, пенсильваниен США.

*Zeilleria* Kidston, 1884. Тип рода—*Z. delicatula* Sternberg, 1820; карбон, Англия. В ископаемом состоянии известны стерильные и спороносные листья. Листья многократно-перистые; стержень тонкий, изогнутый, продольнобороздчатый. Перышки сфеноптеридные, рассеченные на линейные сегменты, редко пекоптеридные. Жилкование неясное; от средней жилки отходят простые жилки в каждую лопасть. Плодущие перышки сходны со стерильными или редуцированы (табл. XXIII, фиг. 6). Сорусы (или синангии) шаровидные или овальные, расположены на верхушке перышек или сегментов, прикреплены при помощи короткой ножки, находящейся на продолжении жилки, растрескиваются на четыре или пять створок (рис. 178; табл. XXXIII, фиг. 6). Около шести видов. Н. и ср. карбон. Ср. карбон Донбасса ( $C_2^2$ — $C_2^6$ ); н. карбон Англии, ср. карбон Англии (стаффордский горизонт), Франции, Бельгии, Польши (В. Силезия), М. Азии и Канады.

## МЕЗОЗОЙСКИЕ ПАПОРОТНИКИ БЛИЖЕ НЕ УСТАНОВЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ<sup>1</sup>

*Chiropteris* K u r g, 1858. Тип рода—*Ch. digitata* Kurg, 1858; в. триас (н. кейпер), Германия. В ископаемом состоянии известны листья. Листья черешковые, кожистые, широковеерообразные, до 40 см в диаметре, пальчато разделенные на пять ширококлиновидных лопастей. Жилкование веерное, жилки неоднократно дихотомируют и, анастомозируя между собой, образуют тонкую сетку из узкоромбических петель, ориентированных радиально (рис. 179; табл. XXXIII, фиг. 7). Род этот связывается с *Dipteridaceae* или *Ophioglossaceae*, однако явных доказательств в пользу того или иного мнения нет. Около пяти видов. В. триас — н. мел. Рэт — лейас Донбасса, н. мел Приморья; в. триас Германии, рэт Ю. Африки (свита Стромберг), н. мел С. Америки.

*Cladophlebis* B r o n g n i a r t, 1849. Тип рода — *Pecopteris whitbiensis* Brongniart, 1828; ср. юра, Англия. Это родовое название употребляется для обозначения только стерильных

листьев. Формальный род, связывается с сем. *Osmundaceae* вследствие близкого, сходства с листьями и с перышками *Todites*. Вероятно, однако, часть листьев, описываемых под наименованием *Cladophlebis*, может принадлежать другим семействам (например, *Pteridaceae*, *Schizaeaceae*), так как среди современных видов этих семейств есть виды с кладофлебоидными листьями. Листья дважды-, четырежды-перистые, линейные, треугольные, линейно-треугольные. Перышки прикреплены к стержню всей шириной основания, иногда в основании слегка сужены или расширены, свободные на всем протяжении или сливаются нижними своими частями, образуя кайму вдоль стержня; в очертании линейные, треугольные, серповидные, к верхушке обычно суженные, тупые или острые, цельнокрайние, зубчатые или лопастные. Жилкование перистое: главная жилка отчетливая, в верхушке перышка разветвляется; вторичные жилки более тонкие, ориентированы под более или менее острым углом к главной, дугообразные или прямые, дихотомируют от одного до нескольких раз. Степень дихотомии жилок уменьшается от основания перышка к его верхушке; в самой верхушке жилки простые (рис. 180, 181). Более 100 видов. Пермь — в. мел, главным образом юра и н. мел. Пермь Кузбасса, в. мел Сахалина;

<sup>1</sup> Составили: В. А. Вахрамеев (описание *Chiropteris*, *Kirchnera*, *Kugartenia*, *Palibiniopteris*, *Scleropteris*, *Tempskyia*, *Vargolopteris*, *Weichselia*), Н. Д. Василевская (*Jacutopteris*, *Rhizomopteris*), В. П. Владимирович (*Cladophlebidium*), И. Н. Сребродольская (*Nikania*, *Raphaelia*, *Ussuriopteris*), А. Н. Турутанова-Кетова (*Cladophlebis*, *Kenderlykia*).

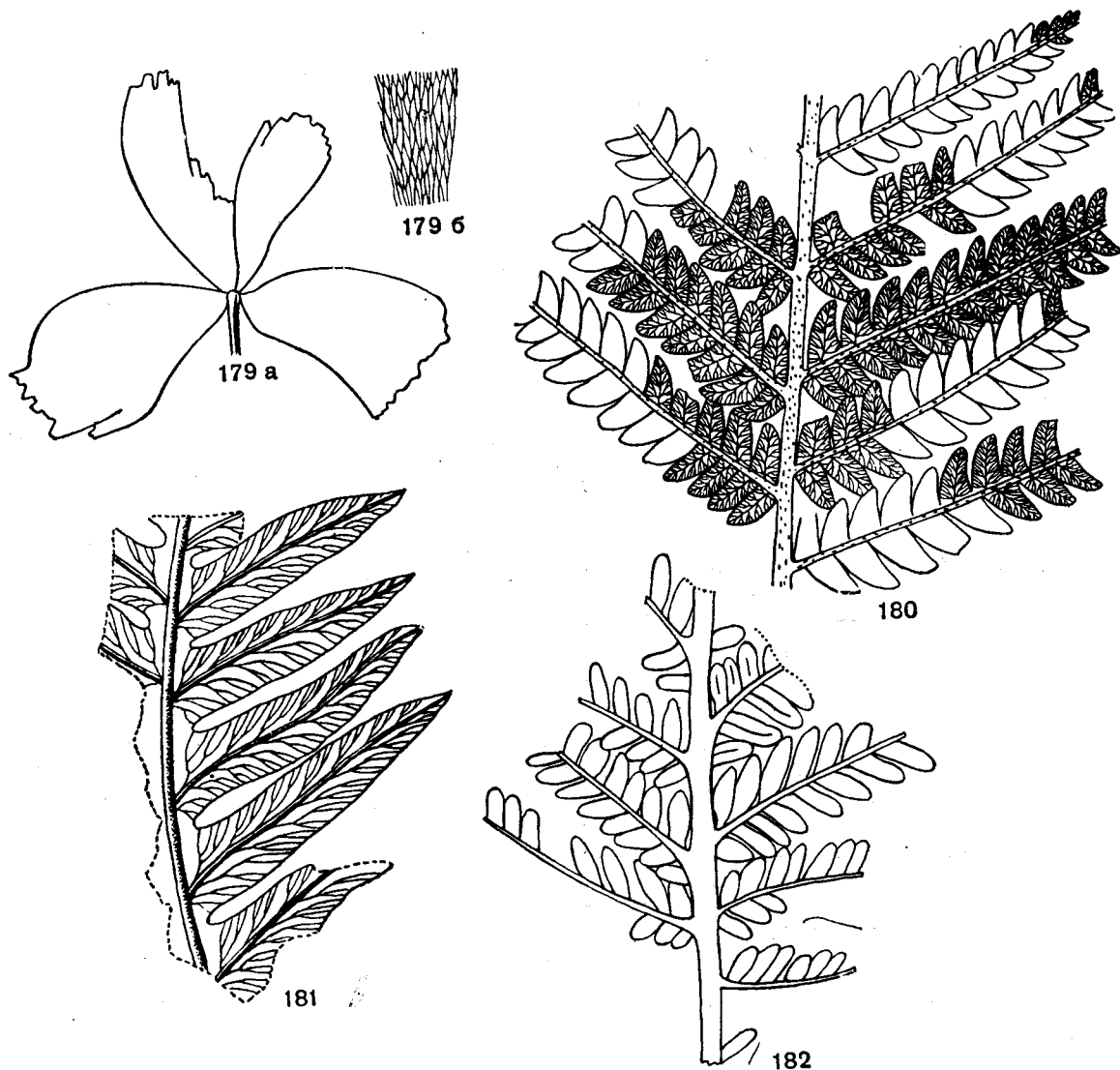


Рис. 179—182.

179 — *Chiropteris* sp.: 179a — общий характер листа,  $\times 2/3$ ; 179b — деталь жилкования; в. триас (кейпер), Германия (Gothan и. Weyland, 1954). 180 — *Cladophlebis whitbensis* Brongniart var. *punctata* Brick: часть листа,  $\times 1/2$ ; н. юра, Фергана (Брик, 1935). 181 — *Cladophlebis aldanensis* Vachrameev,  $\times 2$ ; в. юра, Якутия, нижнее течение Алдана (колл. В. А. Вахрамеева). 182 — *Cladophlebidium elegans* Brick: участок листа небольших размеров с «промежуточными» перышками, прикрепленными непосредственно к стержню листа; в. триас, горы Камыш-Баши, Ю. Фергана (Брик, 1941)

н. пермь Шаньси (Китай), почти во всех местонахождениях триасовых, юрских и нижнемеловых флор, в. мел Аляски.

*Cladophlebidium* Sze, 1931. Тип рода — *Cl. wongii* Sze, 1931; лейас, Китай. В ископаемом состоянии известны листья. Лист дважды-перистый, широколанцетный; перья линейные, перышки удлинненно-овальные, цельнокрайние, прикреплены к стержню широкими основаниями. Нижнее основное перышко избегает на

стержень листа; характерно присутствие «промежуточных перышек», прикрепленных непосредственно к стержню листа. Средняя жилка перышка прямая, прослеживается до верхушки, вторичные жилки дихотомируют один раз. Два вида (рис. 182). В. триас — н. юра. В. кейпер Ю. Ферганы (Камыш-Баши); н. юра Китая.

Описанные В. Д. Принадой папоротники из нижнемеловых отложений бассейна р Колымы



и Забайкалья под родовым названием *Cladophlebidium* не принадлежат этому роду.

*Jacutopteris* Vassilevska ja, 1960. Тип рода — *J. lenaensis* Vassilevska ja, 1960; н. мел (неоком), С. Якутия. Стерильные листья кладофлебоидные, простоперистые (?), линейные. Стержень прямой, жесткий, продольнорезбристый. Перышки ориентированы к стержню под прямым или острым углом, прикрепляются всем основанием (часто верхний край их отстает), сидят более или менее тесно, линейные, прямые или серповидно изогнутые, сужающиеся от основания к верхушке; верхушка узко вытянутая; основание несимметричное, с расширенным верхним краем и поджатым или слегка низбегающим нижним краем; цельнокрайние или зубчатые в своих верхушечных частях. Жилкование типа *Cladophlebis*, но жилки образуют более острые углы, базальные дихотомируют до четырех раз. Спорношение типа *Contopteris*. Спороносные листья дважды-перистые (спороносное перо соответствует стерильному перышку, а сорус — вторичной жилке). Сорусы булавовидно утолщены, на ножке, располагаются по бокам стержня пера (рис. 183). Один вид. Н. мел (неоком) С. Якутии.

*Kenderlykia* Turutanova - Ketova, 1961. Тип рода — *K. gracilis* Turutanova-Ketova; рэт — н. лейас. Кендерлык, Казахстан. Лист сложный, веерообразный, в основании очень слаботоронковидный, поддерживается тонким (около 1 мм) стержнем, дихотомически разделенным на две части, из которых каждая дихотомически ветвится. Перья линейно-ланцетные, к дистальному концу заостренные, вдоль края глубоко-зубчатые; они свободные или реже в основании слегка слитные между собой; крайние перья расположены под углом 180° в одной плоскости. Зубцы треугольные, серповидно загнутые и заостренные к верхушке. Жилкование перисто-сетчатое: от стержня пера под широким углом отходит в каждый зубец жилка второго порядка; жилки третьего порядка образуют сеть полигональных петель, обнаруживающих внутри слепые веточки жилок четвертого порядка, иногда дихотомически разветвленные на концах. Спорангии не были обнаружены (рис. 184). Один вид. Рэт — лейас Казахстана.

Данные морфологического строения стерильных листьев позволяют относить папоротник к сем. *Dipteridaceae* (подсем. *Camptopterideae*), однако по характеру рассечения листа он ближе стоит к сем. *Matoniaceae*.

*Kirchnera* Velovsk y, 1888. Тип рода — *Thinnfeldia arctica* Heeg, 1874; н. мел, Шпицберген. Листья дважды-перистые, перья удли-

ненные, длиной 70—80 мм, шириной 10—15 мм. Перышки овально-ланцетные, с широким или несколько суженным сидящим основанием и заостренной верхушкой, расположенные под острым углом к стержню. Край цельный или крупнозубчатый в верхней части перышка. Жилки выходят непосредственно из стержня пера и, слегка расходясь и дихотомируя, направляются к краям перышка. Средняя жилка неотчетливая, как бы сложенная основаниями расходящихся жилок (рис. 185). Два вида. Мел Шпицбергена и Чехословакии. Форма, описанная в СССР (Каратау), вряд ли принадлежит этому роду.

*Kugartenia* Sixtel, 1953. Тип рода — *K. irregularis* Sixtel, 1953; рэт — лейас, Фергана (Кок-Янган). Известны стерильные листья. Листья дважды-перистые, перья линейные, отходящие от стержня листа почти под прямым углом. Перышки расположены на небольшом интервале друг от друга, прикрепляясь к стержню пера широкими асимметричными основаниями, сливающимися между собой. Нижний край вблизи основания перышка осложнен выемкой, после которой он низбегаем вдоль стержня пера, образуя узкую каемку. Верхний край взбегаем по стержню, создавая у основания перышка лопасть. Край перышек лопастный; в отличие от цельных или зубчатых перышек *Cladophlebis*. Жилкование перистое; боковые жилки в числе пяти—семи пар отходят от средней жилки под острым углом, дихотомируя один или два раза (рис. 186). Два-три вида. Рэт — лейас Ферганы (Кок-Янган), н. юра оз. Иссык-Куль.

*Palibiniopteris* Prunada, 1956. Тип рода — *P. inaequipinnata* Prunada, 1956; н. мел, Приморье. В ископаемом состоянии известны стерильные листья. Листья дважды-перистые, стержень прямой, сравнительно тонкий. Перья удлиненные, более или менее асимметричные, супротивные или сильно сближенные. Перышки ланцетные, с заостренной верхушкой и зубчатым краем, незначительно сужающиеся к основанию и низбегающие на черешок. Наиболее крупные перышки расположены в средней части пера, уменьшаясь по направлению к его основанию и особенно к верхушке. Перышки заднего ряда короче и уже перышек переднего ряда. Жилкование перистое; средняя жилка достигает верхушки перышка; боковые жилки в нижней части перышка дихотомирующие, в верхней — простые, оканчивающиеся в краевых зубцах перышка (рис. 187). Монотипен. Н. мел Приморья и р. Бурей.

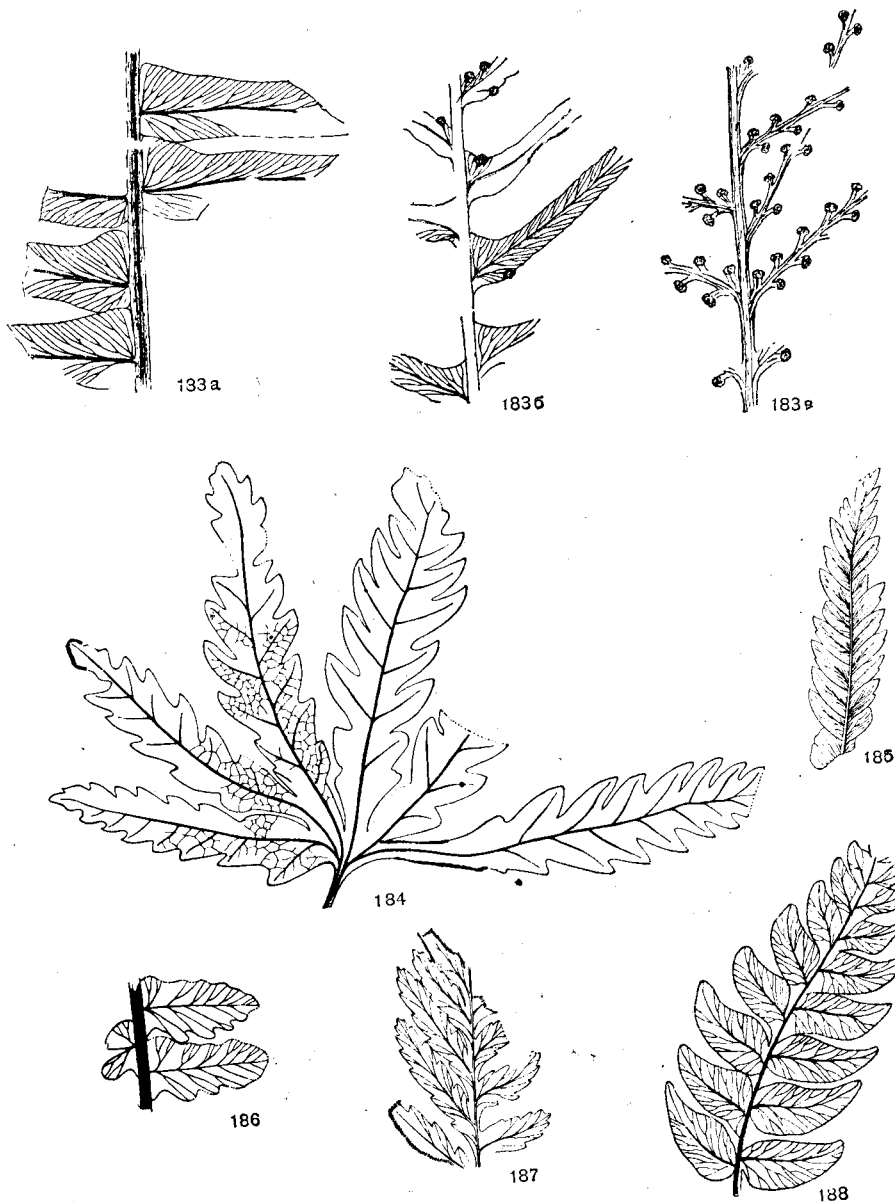


Рис. 183—188.

183 — *Jacutopteris lenaensis* Vassilevskaia: 183a — участок стерильного листа,  $\times 2$ ; 183б — участок стерильного листа, переходящего постепенно в спороносное,  $\times 2$ ; 183в — участок спороносного пера,  $\times 2$ ; н. мел (неоком), С. Якутия (Василевская, 1960). 184 — *Kenderlykia Turutanova-Ketova*: стерильный лист,  $\times 2$ ; рэт — лейас, Кендерлык, В. Казахстан (колл. А. И. Турутановой-Кетовой). 185 — *Kirchnera arctica* Heer: перо; перуцкие слои (альб — сеноман), Чехословакия (Velenovsky, 1888). 186 — *Kugartenia irregularis* Sixel: обрывок пера; н. или ср. юра, Ферганский хребет, Кок-Янтак (Сикстель, 1953). 187 — *Palibinipteris inaequipinnata* Prunada; участок пера; н. мел. Приморье (колл. В. Д. Принады). 188 — *Raphaelia diamensis* Sew.: перо,  $\times 2$ ; ср. юра, Иркутский бассейн (Турутанова-Кетова, 1920)

*Raphaelia De bey et Ettingshausen*, 1859. Тип рода — *R. neuropteroides* Debey et Ettingshausen, 1859; в. мел, Германия. В ископаемом состоянии известны стерильные листья. Листья сравнительно крупные, дважды или трижды-перистые (?). Перья очередные, довольно сближенные. Перышки продолговатые, цельнокрайние, зубчатые или лопастные, с более или менее заостренной верхушкой, у основания перетянутые и прикрепленные большей или меньшей частью основания таким образом, что округлые края перышка остаются свободными. Жилкование перистое; средняя жилка более или менее изгибающаяся, заметно утончается по направлению к верхушке перышка и почти достигает ее; боковые жилки многократно ветвящиеся, тонкие, изгибающиеся. Спороношение неизвестно (рис. 188; табл. XXXIII, фиг. 1). Около 10 видов. Юра, очень редко мел. Ср. юра Тургайской впадины, Кузнецкого, Чулымо-Енисейского, Иркутского бассейнов и Тувы, в. юра, реже н. мел Вилюйской впадины, бассейнов рек Алдана и Буреи, н. мел Якутии; юра Китая (Джунгария), в. мел Германии, Чехословакии.

*Rhizopteris Schimper*, 1869. Тип рода — *R. schenkii* Nathorst, 1876; рэт, Швеция. Под этим родовым названием описываются корневища мезозойских ископаемых папоротников. Корневища горизонтальные, стелющиеся, прямые или извилистые, дихотомически разветвленные, с рубцами от опавших листьев, с остатками черешков, иногда покрытые волосками. Рубцы расположены спирально, более или менее редко, округлые или овальные, с более или менее отчетливыми подковообразной формы следами проводящих пучков (рис. 189). Несколько видов. Рэт — н. мел. Н. триас Тунгусского бассейна, н. юра Ср. Азии, юра Кузбасса, н. мел Якутии; рэт — лейас Швеции, юра Китая (Джунгария), в. юра Шотландии, н. мел Шпицбергена.

*Scleropteris Saporta*, 1872. Тип рода — *S. pomelii* Saporta, 1872; кимеридж, Франция. Известны стерильные листья. Листья дважды или трижды-перистые, перья последнего порядка ланцетные, с заостренной верхушкой. Перышки кожистые, ланцетные или эллиптические, направленные под острым углом к стержню пера, с клиновидным низбегающим основанием. Край цельный или зубчатый в верхней части. Жилкование веерно-дихотомическое (рис. 190). Около 15 видов. Юра — н. мел. В. юра — н. мел р. Буреи, н. мел Забайкалья; кимеридж Франции, юра США (шт. Орегон), неокон Португалии, н. мел

Скалистых гор и Атлантического побережья США.

*Tempskya Corda*, 1845. Тип рода — *T. pulchra* Corda, 1845; мел, Чехословакия. Известны окаменелые стволы. Собрание соленостелистических тонких дихотомически ветвящихся стеблей (корневищ), расположенных без какой-либо правильности и заключенных в массе тонких, изогнутых придаточных корешков. Такое образование обычно именуется «ложным стволом». Стебли несут по одной стороне два ряда оснований листьев, а на другой — придаточные корешки. В поперечном разрезе ксилема стволиков имеет форму кольца, разорванного в месте ответвления листовых следов, ксилема листовых следов подковообразна. Связывается некоторыми исследователями с сем. Schizaeaceae (рис. 191). Около 10 видов. Мел. Н. и ср. альб Мугодзар и Чушкакульской антиклинали, в переохлажденном состоянии в в. мелу (цагайская свита) Дальнего Востока; н. мел (вельд) Англии, Франции, Германии, н., реже в. мел США (штаты Мериленд, Айдахо, Уайоминг), альб — сенон Чехословакии (перуцкие слои) сенон Вестфалии.

*Ussuriopteris Prunada*, 1956. Тип рода — *U. rossica* Prunada, 1956; н. мел, Ю. Приморье. В ископаемом состоянии известны листья. Листья узкие, перисто рассеченные, расставленные сравнительно свободно, к стержню прикреплены под очень острым углом, что производит впечатление дихотомического ветвления. Перышки очередные, косо наклонены в сторону верхушки листа, лопастно надрезанные. Узкие пластинки перышек сливаются с окрылением стержней, образуя одну пластинку. Жилкование простое, в сложных перышках перистое; жилки дихотомически разветвляются, в каждую конечную долю входит по одной жилке. Ближе всего стоит к *Hymenophyllites*, отождествлению с которым препятствует отсутствие органов спороношения (табл. XXXII, фиг. 9). Один вид. Н. мел Ю. Приморья (Сучанский район).

*Vargolopteris Prunada*, 1945. Тип рода — *V. rossica* Prunada, 1945; апт. Воронежская обл. (р. Варгол). Известны спороносные и стерильные листья. Листья небольшие, перистые. Перья удлиненно-ланцетные, длиной около 60 мм при ширине 9 мм, к основанию клиновидно суженные, сидячие или короткочерешковые, чаще перисто надрезанные, редко цельные. Лопасты тупые, направленные вперед; глубина выемок между ними у отдельных перьев заметно меняется. Жилкование перистое, средняя жилка прямая, отчетливая, доходящая

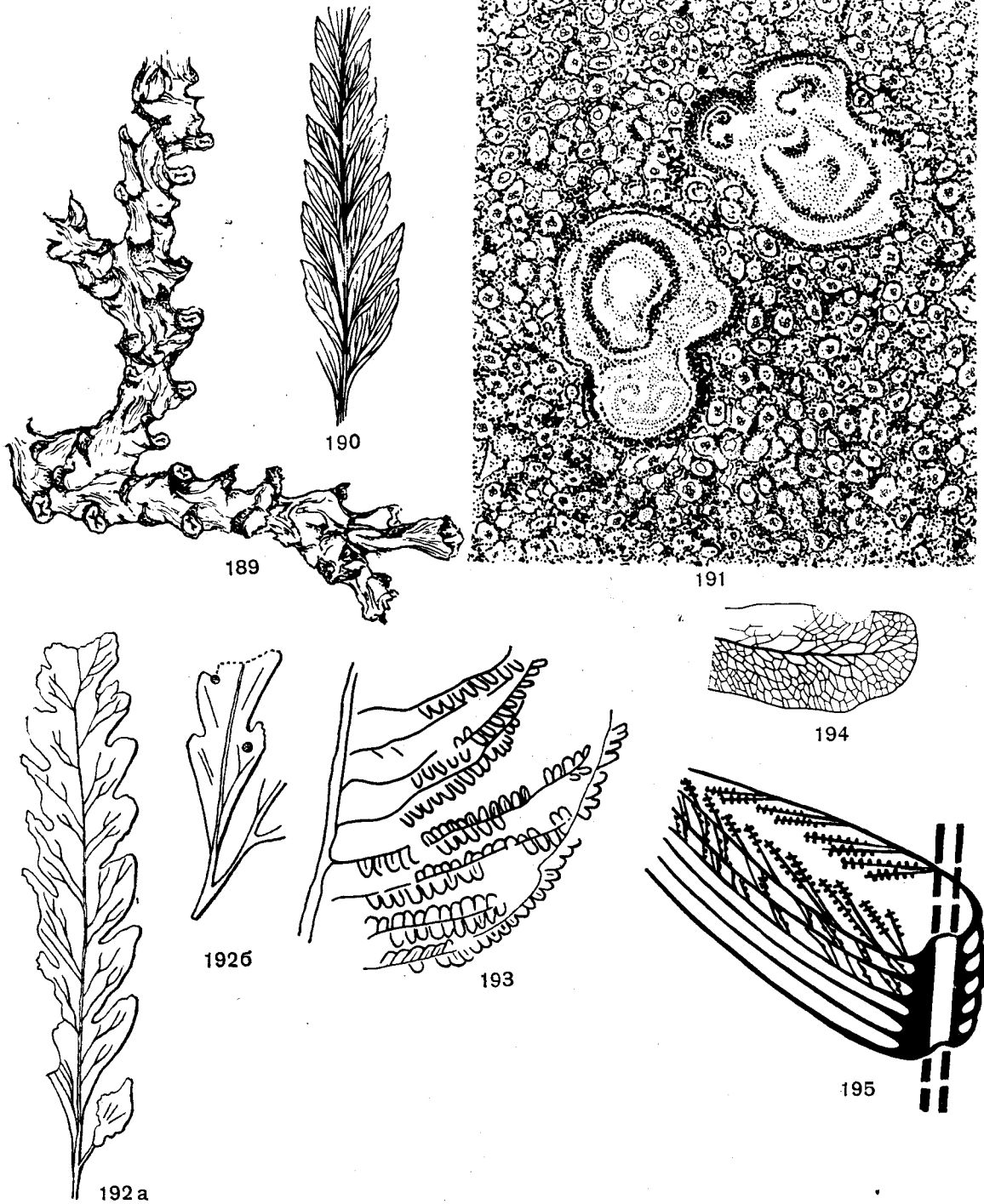


Рис. 189—195.

189 — *Rhizopteris grandis* Vassilevskaja: корневище папоротника; н. мел., Якутия (колл. Н. Д. Василевский). 190 — *Scleropteris dahurica* Prynada: перо; н. мел., Тарбагатайские копи, З. Забайкалье (Принада, 1951). 191 — *Tempskya rossica* Kidston et Gwynne-Vaughan: поперечный разрез через ложный ствол; видны два столба (стели) с отходящими от них листовыми следами; стели окружены мантией из воздушных корней,  $\times 3$ ; н. мел. Мугоджары (Kidstone a. Gwynne-Vaughan, 1911). 192 — *Vargolopteris rossica* Prynada: 192a — стерильное перо; 192b — обрывок пера с сорусами  $\times 1,5$ ; н. мел., Воронежская обл. (Принада, 1945). 193 — *Weichselia reticulata* Stokes. et Webb: н. мел.; Московская обл. (Пересветов, 1947). 194 — *Weichselia reticulata* Stokes. et Webb.: деталь жилкования перышка,  $\times 5$ ; ср., альб., З. Казахстан, Чушкакульский кряж (колл. В.А. Вахрамеева). — 195 — *Weichselia reticulata* Stokes. et Webb.: схема строения участка спороносного листа; н. мел., Кведлинбург, Германия (Daber, 1953).



почти до верхушки пера; боковые жилки многочисленные, отходящие от средней под острым углом, дихотомирующие дважды или трижды (рис. 192а). В каждую лопасть отходят одна-две жилки. Сорусы круглые, расположенные на нижней стороне перьев двухрядно по обеим сторонам средней жилки, по одному на каждую лопасть пера (рис. 192б). Один вид. Апт Воронежской обл.

*Weichselia Steihler*, 1957. Тип рода — *Pecopteris reticulata* Stokes et Webb, 1824; н. мел, Англия. В ископаемом состоянии известны стерильные, реже спороносные листья (Германия). Листья дважды-перистые, у основания вильчато раздвоенные до 1—2 м в длину, диморфные. Перышки короткоязычковые (ши-

рина 2—4, длина 4—8 мм), с тупой верхушкой и обычно с подвернутыми краями, прикрепленные к стержню пера всем основанием. Противоположные перышки находятся не в одной плоскости со стержнем пера, но, будучи поднятыми вверх, образуют между собой тупой угол. Жилкование перышек сетчатое; средняя жилка отчетливая. Сорусы сидят на коротких ножках по обеим сторонам средней жилки; пластинка перышка редуцирована. Споры не изучены (рис. 193—195). Монотипен. Н. мел Московской и Воронежской областей, З. Казахстана, Узбекистана, Приморья, З. Европы (Англии, Франции, Бельгии, Германии), Китая, Индии, С. Африки, С. и Ю. Америки.

### ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫЕ БЛИЖЕ НЕ УСТАНОВЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ<sup>1</sup>

*Barakaria* Seward et Sahni, 1920. Тип рода. — *B. dichotoma* (Feismantel) Seward et Sahni, 1920; пермь, Индия. Известны листья и участки облиственных побегов. Побег с листьями, расположенными в кольцах или мутовках. Листья в соседних мутовках чередующиеся. Они узко- или широколиственные, повторно дихотомически рассеченные на более узкие цельнокрайние доли и конечные линейные лопасти. Поверхность тех и других обычно поперечноморщинистая. Средняя жилка сильная, вильчато делящаяся соответственно рассеченности пластинки листа (рис. 196). Три вида. Пермь. Верхнебалахонская свита Кузбасса, бургуклинская свита Тунгусского бассейна; воркутская свита Печорского бассейна, угольное месторождение Ауранга — свита Баракар Индии, слои Тоторан Аргентины.

*Pecopteris* Brongniart, 1828. Тип рода — *P. pennaeformis* Brongniart, 1828; продуктивный карбон, Германия. Формальный род, употребляемый для обозначения стерильных листьев палеозойских папоротников с пекоптеридными перышками — в тех случаях, когда неизвестна их систематическая принадлежность. При установлении типа спороношения тот или иной вид *Pecopteris* получает свое естественное положение в системе папоротников (*Asterotheca*, *Acitheca*, *Ptychocarpus*, *Dactylotheca* и др.), соответственно меняя свое родовое название. Большинство пекоптеридных папоротников палеозоя, видимо,

принадлежит мараттиевым и схизейным. Некоторые птеридоспермы со сходным типом листьев также описывались как *Pecopteris* (*P. pluckneti* Schlotheim). Листья многократноперистые, перья удлиненные, перистораздельные; перышки пекоптеридные, чередующиеся, прикрепленные к стержню пера всем основанием, свободные или слегка сросшиеся между собой, с параллельными краями, ровными или иногда лопастными либо зубчатыми, с закругленной верхушкой. Жилкование перистое; средняя жилка ясная, доходит почти до верхушки перышка; боковые жилки отходят от средней под более или менее открытым углом, простые или дихотомирующие (рис. 197). Много видов. Ср. и в. карбон и пермь, реже н. карбон, преимущественно в северном полушарии.

*Scoresbya* Harris, 1932. Тип рода — *S. dentata* Harris, 1932; н. ледяной, В. Гренландия. В ископаемом состоянии известны листья. Листья пальчато раздельные, примерно на шесть овально-ланцетовидных перышек, не одинаковых по своим размерам. Два наиболее крупных перышка вильчато раздвоены. Край перышек грубозубчатый. От толстой средней жилки каждого перышка под углом около 60° отходят боковые дихотомирующие жилки, анастомозирующие между собой и образующие сеть узких петель (рис. 198). Монотипен. Н. юра Ферганы (Кок-Янгах) и В. Гренландии.

*Sphenopteris* Brongniart, 1828, emend. Gothan, 1913. Тип рода — *S. mantelli* Brongniart, 1828; юра, Англия. Формальный род, употребляемый для обозначения стерильных листьев со сфеноптеридными перышками в тех случаях, когда неизвестна их систематическая

<sup>1</sup> Составили: В. А. Вахрамеев (описание *Scoresbya*), Е. О. Новик (*Pecopteris*), М. Ф. Нейбург (*Barakaria*), А. И. Турутанова-Кетова (*Sphenopteris*).

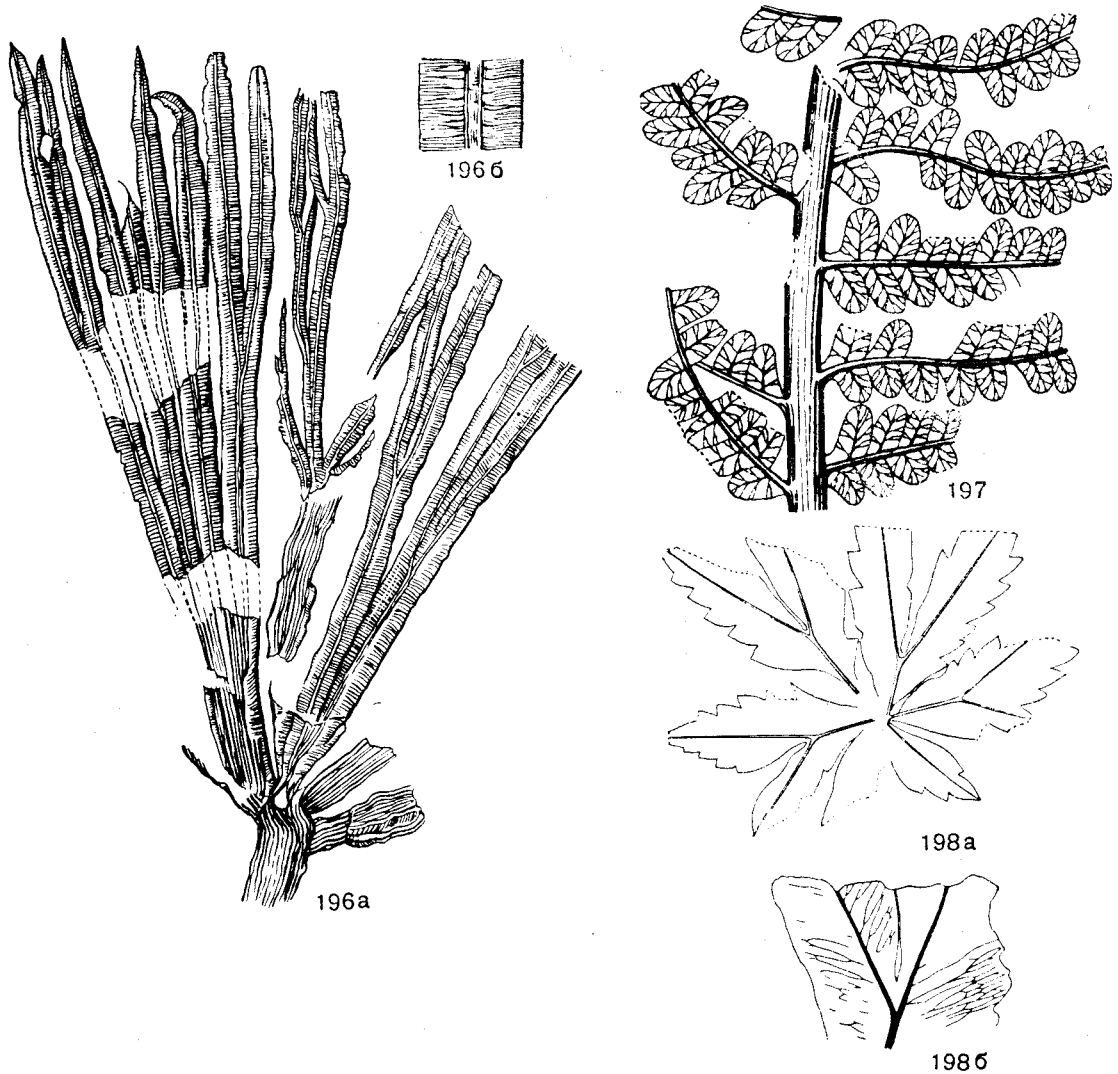


Рис. 196—198.

196 — *Barakaria dichotoma* (Feistmantel) Seward et Sahnf: 196a — побеги с листьями; 196b — участок листа с толстой средней жилкой и поперечной морщинистостью: н. пермь (свита Баракар), Индия (Seward a. Sahnf, 1920). 197 — *Pecopteris integra* (Andrae) Schimper; ср. карбон (C<sub>2</sub>), Алмазный район, Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938). 198 — *Scorshya dentata* Harris: 198a — лист, × 1/2; 198b — деталь жилкования; н. лейас, залив Скоресби, В. Гренландия (Harris, 1932)

принадлежность. При установлении типа спороношения для того или иного вида *Sphenopteris* он занимает естественное положение в системе папоротников, соответственно меняя свое родовое название. В других случаях устанавливается принадлежность некоторых видов *Sphenopteris* к птеридоспермам. Таким образом, остатки стерильных листьев из палеозоя, описываемые как *Sphenopteris*, могут принадлежать как папоротникам, так и птеридоспермам. Мезозойские *Sphenopteris*, по-видимому, принадлежат только папоротникам. Листья разнообразного

строения, формы и размеров от простоперистых до четырехжды-перистых. Главный стержень более или менее массивный, гладкий или с трихомными образованиями. Перья косо поставлены к главному стержню, чередующиеся, реже супротивные или попарно сближенные. Перышки треугольного или ромбовидного очертания, вдоль края лопастные или зубчатые, в основании клиновидно суженные. Степень расчленения листовой пластинки к верхушке листа, а также к верхушкам перьев постепенно упрощается. Жилкование перистое или несовершенноперистое; под острым

углом, ближе к нижнему краю, в пластинку перышка входит средняя жилка, прямая или немного извилистая; вторичные жилки простые

или дихотомирующие, отходят под острым углом по одной в каждую лопасть. Повсюду в отложениях карбона, перми и мезозоя.

## ЛИТЕРАТУРА

- Ананьев А. Р. 1960. К изучению среднедевонской флоры Саяно-Алтайской горной области. Ботан. журн., т. 45, № 5, стр. 649—666. Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. 1955. Т. 1—2. Коллектив авторов. Госгеолтехиздат.
- Баранов В. И. 1942. Ископаемые комплексы верхнемеловой флоры СССР. Уч. зап. Казанск. гос. ун-та, т. 102, стр. 45—74. — 1959. Этапы развития флоры и растительности в третичном периоде на территории СССР. Изд-во «Высшая школа». Болховитина Н. А. 1953. Спорово-пыльцевая характеристика меловых отложений центральных областей СССР. Тр. Ин-та геол. наук Акад. наук СССР, вып. 145, сер. геол. (№ 61), стр. 1—184. — 1956. Атлас спор и пыльцы юрских и нижнемеловых отложений Вилюйской впадины. Тр. Геол. ин-та Акад. наук СССР, вып. 2, стр. 1—180. — 1961. Ископаемые и современные споры семейства схизейных. Тр. Геол. ин-та, вып. 40. Изд-во Акад. наук СССР. Борсук М. О. 1935. К изучению тургайской третичной флоры. Тр. Центр. науч.-исслед. геол.-развед. ин-та, вып. 37А, стр. 1—27. Брик М. И. 1935. Мезозойская флора Южной Ферганы. 1. Папоротники. Ташкент, стр. 1—36. — 1937. Мезозойская флора Южной Ферганы. 2. Папоротники (окончание), хвощевые. Тр. Среднеаз. геол. треста, вып. 3, стр. 1—76. — 1941. Мезозойская флора Камыш-Баши. Ташкент. Узгосиздат, 44 стр. — 1952. Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений бассейна среднего течения р. Илек в Западном Казахстане. Госгеолиздат, 116 стр. — 1953. Мезозойская флора Восточно-Ферганского каменноугольного бассейна. Папоротники. Госгеолиздат, 112 стр. Брик М. И., Копытова Э. А. и Турутанова-Кетова А. И. 1955. Некоторые мезозойские папоротники юго-западного Приуралья и их споры. Мат. по геол. и полезн. ископ., вып. 9, стр. 131—178. Буракова А. Т. 1961. Среднеюрские папоротники из Западной Туркмении. Палеонтол. журн., № 4, стр. 138—143.
- Василевская Н. Д. 1957. Три новых вида папоротников из нижнемеловых отложений р. Лены. Сб. статей по палеонтол. и биостратигр. Ин-та геол. Арктики, вып. 13, стр. 69—78. — 1959. Папоротники из угленосных отложений Сангарского района (Ленский угленосный бассейн). Сб. статей по палеонтол. и биостратигр. Ин-та геол. Арктики, вып. 13, стр. 35—58. — 1960. Новый род папоротника — *Jacutopteris* gen. nov. из нижнемеловых отложений севера Якутии. Сб. статей по палеонтол. и биостратигр. Ин-та геол. Арктики, вып. 22, стр. 63—67. Василевская Н. Д. и Кара-Мурза Э. Н. 1956. Папоротник *Coniopteris onychioides* sp. nov. из нижнемеловых отложений Якутской АССР. Ежегодн. Всес. палеонтол. об-ва, т. 15, стр. 37—54. Вахрамеев В. А. 1958. Стратиграфия и ископаемая флора юрских и меловых отложений Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоанского краевого прогиба. Региональная стратиграфия, т. 3. Изд-во Акад. наук СССР. — 1959. Нижнемеловые растения с оз. Ханка (Приморье). Ботан. журн., 44, № 77, стр. 997—1000. Вахрамеев В. А. и Долуденко М. П. 1961. Верхнеюрская и нижнемеловая флора Буренского бассейна и ее значение для стратиграфии. Тр. Геол. ин-та, вып. 54.
- Изд-во Акад. наук СССР. Введенский Л. В. 1938. Материалы к арктотретичной флоре Северо-Западной Сибири. Тр. Аркт. ин-та, т. 12, стр. 43—69.
- Голенкин М. И. 1937. Курс высших растений. Медгиз.
- Дорофеев П. И. 1959. О новых видах *Azolla* Lam. для третичной флоры СССР. Ботан. журн., 44, № 12, стр. 1756—1763.
- Залесский М. Д. 1904. Заметка о верхнекаменноугольной флоре каменноугольных отложений Янтая и Южной Маньчжурии. Зап. СПб. мин. об-ва, ч. 42, вып. 1, стр. 386—408. — 1904<sub>2</sub>. Палеофитологические заметки. Изв. Геол. ком., т. 23, стр. 181—192. — 1931. Structure anatomique du stipe du *Chasmatopteris principalis* nov. gen. et sp., un nouveau représentant des Osmundaceae permienes. Изв. Акад. наук СССР, отд. мат. и естеств. наук, стр. 715—720. — 1931<sub>2</sub>. Structure anatomique du stipe du *Petcheropteris splendida* nov. gen. et sp., un nouveau représentant permienes. Изв. Акад. наук СССР, отд. мат. и ест. наук, стр. 705—710. — 1934. Каменноугольная флора Северного Кавказа. ОНТИ, стр. 1—21. — 1935. Structure anatomique du stipe d'une nouvelle Osmondée du terrain Permien du bassin de Kousnetzsk. Изв. Акад. наук СССР, отд. мат. и ест. наук, № 5, стр. 747—752. — 1937. Sur deux végétaux nouveaux du devonien supérieur. Bull. Soc. geol. France, ser. 5, t. 7, fig. 9, p. 587—591. — 1938. Пермская флора Печорского Урала и хребта Пайхой. Изд-во Акад. наук СССР, 52 стр. Залесский М. Д. и Чиркова Е. Ф. 1938. Ископаемая флора среднего отдела каменноугольных отложений Донецкого бассейна. Тр. Центр. науч.-исслед. геол.-развед. ин-та, вып. 98, стр. 1—170.
- Ищенко Г. А. 1957. Среднекаменноугольная флора центральной части Донецкого бассейна. Тр. Ин-та геол. наук Акад. наук Украинской ССР, сер. стратигр. и палеонтол., вып. 12, стр. 1—133.
- Колаковский А. А. 1952. Плиоценовая флора Абхазии. Тр. Сухум. ботан. сада, вып. 7, стр. 83—151. Корнилова В. С. 1953. Водяной папоротник *Azolla* в отложениях чеганской свиты. Докл. Акад. наук СССР, т. 93, стр. 139—142. Криштофович А. Н. 1937. Меловая флора Сахалина. 1. Мгач и Половинка. Тр. Дальневост. фил-ла Акад. наук СССР, сер. геол., т. 2, стр. 1—164. — 1939. До рослинності мангрових боліт України. В кн.: Збірник пам'яті академіка П. А. Тютковського. Київ, Вид. Укр. Акад. наук. — 1946. Происхождение и развитие мезозойской флоры. В кн.: Тр. юбил. науч. сессии Ленингр. гос. ун-та. Л., стр. 95—115. — 1952. Водяной папоротник *Azolla* в третичных отложениях Сибири. В кн.: Палеонтология и стратиграфия. М., стр. 190—193. — 1957. Палеоботаника. Изд. 4-е. Госполтехиздат. — 1941. Каталог растений ископаемой флоры СССР. Палеонтология СССР, т. 12. Прил. Криштофович А. Н., Палибин И. В. и др. 1956. Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане. Палеоботаника. Тр. Ботан. ин-та Акад. наук СССР, сер. 8, вып. 1, стр. 1—171. Криштофович А. Н. и Пригада В. Д. 1932. Материалы к мезозойской флоре Уссурийского края. Изв. Всес. геол.-развед.



объед., т. 51, вып. 22, стр. 363—374.— 1933<sub>1</sub>. О верхнетриасовой флоре Армении. Тр. Всес. геол.-развед. объед., вып. 336, стр. 1—26.— 1933<sub>2</sub>. О рэт-лейасовой флоре Челябинского бурогоугольного бассейна Восточного Урала. Тр. Всес. геол.-развед. объед., вып. 346, стр. 1—40.— 1934. Определитель мезозойской флоры СССР. ОНТИ, 92 стр.

М а л я в к и н а В. С. 1953. Верхнетриасовые, нижнеюрские и среднеюрские спорово-пыльцевые комплексы Восточного и Западного Приуралья. Тр. Всес. науч.-исслед. геол.-развед. ин-та, вып. 75, стр. 1—138. М а р к о в и ч Е. М. и Ф а д д е е в а И. З. 1960. Новый среднеюрский папоротник из Орского бурогоугольного бассейна. Палеонтол. журн., № 3, стр. 127—130. Материалы по палеонтологии (новые семейства и роды, 1956). Тр. Всес. науч.-исслед. геол. ин-та, вып. 2, стр. 220—225.

Н е й б у р г М. Ф. 1948. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. Палеонтология СССР, т. 12, ч. 3, вып. 2, стр. 1—342. Н о в и к Е. О. 1952. Каменноугольная флора Европейской части СССР. Палеонтология СССР, нов. сер., вып. 1, стр. 1—468.— 1954. Каменноугольная флора восточной части Донецкого бассейна. Тр. Ин-та геол. наук Акад. наук УССР, сер. стратигр. и палеонтол., вып. 7, стр. 1—128.— 1958. Про систематиче положення кам'яновугільних папоротей формального роду *Pecopteris*. Геологічний журн., 18, № 5, стр. 94—98. Н о в и к Е. О., И щ е н к о Г. А. 1956. Флора каменноугольных отложений Галицино-Вольнской впадины. Тр. Ин-та геол. наук Акад. наук Укр. ССР, вып. 10, стр. 200—260. Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР, ч. I, 1960. Коллектив авторов. Госгеолтехиздат.

О р л о в с к а я Э. Р. 1958. Два новых папоротника из юрских отложений Майсабескского угленосного бассейна. Вест. Акад. наук Каз. ССР, № 12, стр. 60—63.

П а в л о в В. В. 1959 К вопросу о видовом определении папоротника *Coniopteris* по спорам. Сб. статей по палеонтол. и биостратигр. Ин-та геол. Арктики, вып. 13, стр. 59—61. П а л и б и н И. В. 1937. Ископаемая флора Годерзского перевала. Флора и систематика высших растений. Тр. Ботан. ин-та Акад. наук СССР, вып. 4, стр. 7—92.— 1947. Нижнеолигоценовая флора горы Дарры-Даг в бассейне р. Аракса (Закавказье). Флора и систематика высших растений, вып. 6. Тр. Ботан. ин-та Акад. наук СССР. Пересветов А. С. 1947. Флористическая характеристика нижнемеловых песчаников с. Карова. Тр. Моск. геол.-развед. ин-та им. Орджоникидзе, т. 22, стр. 192—208. П и м е н о в а Н. В. 1939. Отпечаток *Hausmannia* из палеогеновых отложений Могильно в Западной Украине. Докл. Акад. наук СССР, т. 25, № 4, стр. 342—344. П р и н а д а В. Д. 1931. Материалы к познанию мезозойской флоры Средней Азии. Тр. Главн. геол.-развед. упр., вып. 122, стр. 1—60.— 1933<sub>1</sub>. Нижнемеловая флора из Латинского района Центральной Черноземной области. Мат. Центр. науч.-исслед. ин-та палеонтол. и стратигр., вып. 1, стр. 43—54.— 1933<sub>2</sub>. Юрские растения Ткварчельского угленосного бассейна в Закавказье. Тр. Всес. геол.-развед. объед., вып. 261, стр. 1—40.— 1934. Древнемезозойские растения Памира. Таджикск. комплексн. экспед. Л., 1932, стр. 1—100.— 1937. К изучению нижнемеловой флоры Воронежской области. Ежегодн. Всерос. палеонтол. об-ва, т. 11—1938<sub>1</sub>. Материалы к познанию мезозойской флоры бассейна р. Кольмы. Мат. по изуч. Кольмыско-Индигирск. края, сер. 2, вып. 13, стр. 1—68.— 1938<sub>2</sub>. Материалы к юрской флоре Эмбенского района. Пробл. палеонтол., т. 4, стр. 363—405.— 1944. О мезозойской флоре Сибири. Мат. по геол. и полезн. ископ.

В. Сибири, вып. 19, стр. 1—44.— 1945<sub>1</sub>. О новой находке *Tempskya* в мезозойских отложениях СССР. Ежегодн. Всерос. палеонтол. об-ва за годы 1931—1939, т. 12, стр. 69—80.— 1945<sub>2</sub>. *Vargolopteris rossica* Evp. et sp. nov. Новый папоротник нижнего мела Европейской части СССР. Ежегодн. Всерос. палеонтол. об-ва за годы 1936—1939, т. 12 стр. 120—125.— 1956. В кн.: Новые семейства и роды. Материалы по палеонтологии. Тр. Всес. геол. ин-та (ВСЕГЕИ), нов. сер., вып. 12. Палеонтология, стр. 220—225. Пыльцевой анализ. 1950. Под ред. И. М. Покровской. Госгеолиздат.

Р а д ч е н к о Г. П. 1960. Новый раннекаменноугольный прапапоротник Сибири. В сб.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР, ч. 1, стр. 45—49.— 1955. Руководящие формы верхнепалеозойской флоры Саяно-Алтайской области. В кн.: Atlas руководящих форм ископаемой фауны и флоры Западной Сибири, т. 2. Госгеолиздат, стр. 42—153.— 1956. Руководящие формы ископаемых растений угленосных отложений Кузнецкого бассейна. В кн.: Atlas руководящих форм ископаемой флоры и фауны пермских отложений Кузнецкого бассейна. Госгеолтехиздат, стр. 110—207.

Р а д ч е н к о М. И. 1954. Нижнекаменноугольная флора Карагандинского бассейна. Изд-во Акад. наук Каз. ССР, Алма-Ата, 62 стр.

С и к с т е л ь Т. А. 1952. Юрская флора каменноугольного месторождения Фан-Ягноб. Тр. Ин-та геол. Акад. наук Тадж. ССР, т. 11, стр. 1—68.— 1953<sub>1</sub>. Материалы к познанию юрской флоры угольного месторождения Ангрэн. Тр. Ин-та геол. Акад. наук Узб. ССР, вып. 7. Палеонтология — стратиграфия Ср. Азии, сб. 2, стр. 41—68.— 1953<sub>2</sub>. Материалы к стратиграфии юрских угленосных отложений Ягмана в Туркменской ССР. Тр. Ин-та геол. Акад. наук Узб. ССР, вып. 7. Палеонтология и стратиграфия Ср. Азии, сб. 2, стр. 117—154.— 1953<sub>3</sub>. Материалы к стратиграфии юрской толщи каменноугольного месторождения Кок-Янгах. Тр. Ин-та геол. Акад. наук Узб. ССР, вып. 7. Палеонтология и стратиграфия Ср. Азии, сб. 2, стр. 69—116.

С р е б р о д о л ь с к а я И. Н. 1961. О семействе *Dipteridaceae* во флоре среднего кайпера Южного Приморья. Палеонтол. журн., № 1, 144—150.

С ь ю р д А. 1911. Юрские растения из Китайской Джунгарии. Тр. Геол. ком., вып. 75, стр. 1—62.— 1912. Юрские растения из Амурского края. Тр. Геол. ком., вып. 81, стр. 1—36.

Т а х т а д ж а н А. Л. 1956. Высшие растения. М.—Л., Г о м а с Х. 1911. Юрская флора Каменки в Изюмском уезде. Тр. Геол. ком., вып. 71, стр. 1—96. Т у р у т а н о в а А. И. 1920. Материалы к изучению ископаемой флоры Черемховского угленосного бассейна. I. Юрские папоротники. Изв. Сиб. отд. Геол. ком., т. I, вып. 5, стр. 1—20. Т у р у т а н о в а-К е т о в а А. И. 1929. Первая находка папоротника *Stachypteris* в юрских отложениях Туркестана. Изв. Акад. наук СССР, отд. мат. и ест. наук, № 1, стр. 139—146.— 1930. Юрская флора хребта Каратау. Тр. Геол. музея Акад. наук СССР, т. 6, стр. 131—172.— 1936. Материалы к стратиграфии Чапкакского каменноугольного района в Южном Казахстане. Тр. Геол. ин-та Акад. наук СССР, т. 5, стр. 85—116.— 1939. Материалы к вопросу о стратиграфии и возрасте угольного месторождения Мангыстау Казахской ССР. I. Папоротникообразные. Уч. зап. Ленингр. ун-та, сер. геол.-почв. наук, вып. 39, стр. 285—317.— 1961. Новый род папоротника из мезозойских отложений Казахстана. Палеонтол. журн., № 4, стр. 40—45.

Ч и р к о в а Е. Ф. 1937. Contribution nouvelle à la flore Carbonifère inférieure du versant oriental de l'Oural. Пробл. палеонтол., т. 2—3, стр. 232—235.



Шмальгаузен И. 1894. О девонских растениях Донецкого каменноугольного бассейна. Тр. Геол. ком., т. 8, № 3, стр. 1—36.

Ярмоленко А. В. 1935. Верхнемеловая флора северо-западного Каратау. Тр. Среднеаз. ун-та, сер. 8-в. Ботаника, вып. 28, стр. 1—36.

Abbot M. 1954. Revision of the paleozoic fern genus *Oligocarpia*. Palaeontogr., Bd. 96, N 3—6, p. 39—65.  
Andrews H. 1955. Index of generic names of fossil plants 1820—1950. Geol. Surv. Bull. Washington, N. 1013.—1961. Studies in palaeobotany. New York, p. 1—487.  
Arnold C. 1947. An introduction to paleobotany. New York—London.  
Artis E. 1825. Antediluvian phytology. London, p. 1—24.

Baily W. H. 1860. *Corynepteris* — a new generic form of fossil fern. J. Geol. Soc. Dublin, v. 8, p. 237—241.  
Beck C. H. 1960. Connection between *Archaeopteris* and *Callixylon*. Sci., v. 131, N 3412, p. 1524—1525.  
Bell W. A. 1938. Fossil flora of Sidney coalfield, Nova Scotia. Canada Dep. Min. a. Res., Geol. Surv. Mem., N 215, p. 71—82.—1956. Lower Cretaceous floras of Western Canada. Mem. Geol. Surv. Canada, N 285, v. VI, p. 1—331.  
Berry E. W. 1911. Lower cretaceous, Maryland Geol. Surv., v. 4, p. 173—597.—1911a. Lower cretaceous species of Schizaeaceae from Eastern North America. Ann. Botany, v. 25, p. 193—198.—1927. The flora of the Esmeralda formation in Western Nevada. Proc. U. S. Nat. Mus., N 72, p. 4—5.  
Bertrand P. 1909. Etudes sur la fronde des Zygopteridées. Lille, p. 1—286.—1935. Contribution à l'étude des Cladoxylées de Saalfeld. Palaeontogr., Bd. 81.—1939. Nouvelles observations sur les fougères primitives du genre *Cladoxylon*. C. R. Acad. Sci. Paris, v. 209, N 23, p. 839—841.  
Binney E. W. 1872. On a specimen of *Stauropteris* Oldhamia. Proc. Manch. Lit. a. Phil. Soc., v. 11, p. 69.  
Bower F. 1923—1928. The ferns (Filicales), v. 1—3. Cambridge.  
Brongniart A. 1828. Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles. Dictionnaire des sciences naturelles. Paris, t. 57, p. 16—212.—1828—1838. Histoire des végétaux fossiles, v. 1—2. Paris.—1849. Tableau des genres de végétaux fossiles. Dictionnaire univ. hist. nat., t. 13, Paris, p. 1—127.

Christ H. 1897. Die Farnkräuter der Erde. Jena.  
Christensen G. 1906. Index Filicum Hafniae. Suppl. I—III—1913, 1917, 1934.—1938. Filicinae. Man. Pteridol., v. 4, p. 522—550.  
Copeland E. 1947. Genera Filicum, the genera of ferns, Ann. Cryptogamici of Phytopathol., v. 5.  
Cockrell T. D. 1924. A genuine fossil *Ophioglossum* (Tertiary, Wyoming). Torreia, Havana, v. 24, p. 10—11.  
Corda A. J. 1845. Flora Protogaea. Beiträge zur Flora der Vorwelt. Berlin, 128 S. (Neue Ausgabe in 1867).  
Corsin P. 1948. Reconstitutions de Pecoteridées: genres *Caulopteris* Lindley et Hutton, *Megaphyton* nov. gen. Ann. Soc. géol. Nord., v. 67, p. 6—25.—1955. Position systématique des *Pecopteris*. C. R. Acad. Sci. Paris, v. 240, N 6, p. 661—663.  
Cotta C. B. 1832. Die Dendrolithen in Beziehung auf ihren inneren Bau. Dresden u. Leipzig, S. 1—89.  
Crepin F. 1875. Observations sur quelques plants fossiles des dépôts dévoniens. Bull. Soc. Bot. Belg., v. 14, p. 214—230.

Dansè J. 1955. *Discopteris Bertrandi* nov. sp. Evolution de la fructification chez ce *Discopteris*. Ann. Soc. géol. Nord., v. 75, N 2, p. 96—110.—1956. À propos des Sphenopteridées et de *Sphenopteris*. C. R. Acad. Sci. v. 243, N 23, p. 1902—1904.  
Doubling J. 1956. Contribution à l'étude des flores autunostephaniennes. Mém. Soc. géol. France, v. 35, N 1—2, p. 1—179.  
Dawson J. W. 1862. On the flora of the Devo-

nian period in North-Eastern America. Quart. J. Geol. Soc. London, v. 18, p. 296—330.—1871. The fossil plants of the devonian and upper silurian formations of Canada. Geol. Surv. of Canada. Mountreal, pt. 1, p. 1—92.—1878. Notes on some scottish Devonian plants. Canadian Nat., new ser., v. 8, N 7, p. 1—10.  
Debey R. 1953. Paläobotanische Untersuchungen in der Unterkreide von Quedlinburg. Geologie, Bd. 2, N 6, S. 401—410.  
Debey M. S. u. Eттingshausen C. 1859. Die urweltlichen Acrobryen des Kreidegebirges von Aachen und Maastricht. Denksch. Acad. Wiss. Wien, Bd. 47, S. 183—248.  
Dijkstra J. K. 1949. Megaspores and some other fossils from the Aachenian (Senonian) in South Limburg, Netherlands. Mededel. geol. Stichting, 1948—1949, nov. ser., N 3, p. 19—32.  
Dunker W. 1846. Monographie der norddeutschen Wealdenbildung. Braunschweig, S. 83.

Eggert D. A. 1959. Studies of Paleozoic ferns: *Tubicaulis stewartii* sp. nov and evolutionary trends in the genus. Amer. J. Bot., v. 46, N 8, p. 594—602.—1959a. Studies of Paleozoic ferns. The morphology, anatomy and taxonomy of *Ankyropteris glabra*. Amer. J. Bot., v. 46, N 7, p. 510—520.  
Eichwald E. 1842. Die Urwelt Russlands durch Abbildungen erläutert. 1840—1842. St. Petersburg, p. 180—184.—1854. Die Grauwackenschichten von Liev- und Esthland. Soc. Nat. Imp. Moscou Bull., t. 27, pt. 1, N 1, p. 3—11.—1860. Lethaea Rossica ou paléontologie de la Russie, t. 1, p. 1—681, pt. 2, p. 682—1657.  
Emberger L. 1944. Les plants fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. Paris.—1958. La structure des Botryopteridacées. C. R. Acad. Sci., v. 297, N 21, p. 1815—1817.  
Engler A. 1954. Syllabus der Pflanzenfamilien, Bd. I, Berlin.  
Eттingshausen C. 1852. Steinkohlen-Flora vom Stradonith in Böhmen. Abh. K. K. Geol. Reichsanst., Abt. 3, Bd. 4, S. 1—18.—1865. Die Farnkräuter der Jetztwelt. Vienna.

Feistmantel O. 1879. The fossil flora of the Lower Gondwanes. I. The flora of the Talchir-Karharbari beds. Mem. Geol. Surv. Ind., Palaeontol. Ind., ser. 12, v. 3, p. 1—48.  
Florin R. 1940. Zur Kenntnis einiger fossiler *Salvinia* Arten und der früheren geographischen Verbreitung der Gattung. Svensk. Botan. Tidskrift, Bd. 34, H. 4, S. 265—292.  
Fontaine. 1889. The Potomac or Younger Mesozoic flora. U. S. Geol. Surv. Monogr., v. 15, p. 1—377.  
Forbes E. 1853. On the fossile of the yellow sandstone of the South of Ireland. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci., N 22.

Gardner J. S. u. Eттingshausen C. 1882. Monograph of the british eocene flora, v. I. Filices. Palaeontogr. Soc. London, v. 33, p. 361—363.  
Gilkinet A. 1922. Flore fossile des Psammites du Condroz (Devonien Supérieur). Mém. Soc. géol. Belg., v. 4, fasc. 2, p. 1—21.  
Goepfert H. 1836. Die fossilen Farnkräuter (Systema filicum fossilium). Nova Acta Leopoldina, Bd. 17, S. 1—487.—1841—1846. Les genres des plantes fossiles. Bonn.  
Goldring W. 1924. The Upper Devonian forest of seed ferns in Eastern New York. New York State Mus., Bull. N 251, p. 50—72.  
Gothan W. 1913. Die ober-schlesische Steinkohlenflora. I. Farne und farnähnliche Gewächse. Abh. Preuss. Geol. Landesanst., Bd. 75, S. 1—278.—1927. Strukturzeigende Pflanzen aus dem Oberdevon von Wildenfels. Abh. Sachs. Geol. Landesanst., H. 3.  
Gothan W., Remy W. 1957. Steinkohlenpflanzen. Leitfaden zum Bestimmen der wichtigsten pflanzlichen Fossilien des Paläozoikums im rheinisch-westfälischen Steinkohlengebiet. Verlag Glückauf. Essen, S. 1—248.  
Gothan W. u. Weyland H. 1954. Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin.

- Halle T. G. 1911. On the fructification of Jurassic fern leaves of the *Cladophlebis denticulata* types. *Arkiv Botan.*, v. 10, N 15, p. 1—10.—1922. On the Sporangia of some Mesozoic ferns. *Arkiv Botan.*, v. 17, N 1, p. 1—28.—1954. Notes on the Noeggerathiineae. *Svensk Botan. Tidskrift*, Bd. 48, H. 2, S. 368—380.
- Harris T. M. 1931. The fossil flora of Scoresby Sound, East Grønland. Pt. 1. Cryptogams. Meddeleser om Grønland. Bd. 85, N 2, p. 1—102.—1932. Fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt. 2. Meddeleser om Grønland. Bd. 85, N 3, p. 1—112.
- Heer O. 1855. *Flora Tertiaria Helvetiae*. Bd. 1. Winterthur. 117 S.—1864—1865. *Die Urwelt der Schweiz*, Teil 1—2. Zürich.—1868—1883. *Flora fossilis arctica*, v. 1—7. Zürich. Hirmer M. 1927. *Handbuch der Paläobotanik*. Bd. 1. Thallophyta—Bryophyta—Pteridophyta. München—Berlin.—1938. *Geographie und zeitliche Verbreitung der fossilen Pteridophyten*. *Man. Pteridol.*, Bd. 4, S. 475—495.
- Hirmer M. u. Hoyerhammer L. 1936. *Morphology, Systematik und geographische Verbreitung der Fossilien und Rezenten Matoniaceae*. *Palaeontogr.*, Bd. 81, Abt. B, S. 1—70.
- Höeg O. A. 1942. The downtownian and devonian flora of Spitsbergen. *Skrifter*, N 83, p. 177—179.
- Hollick A. 1930. The Upper Cretaceous floras of Alaska. *U. S. Geol. Surv.*, prof. pap., N 159, p. 1—116.—1936. The tertiary floras of Alaska. *U. S. Geol. Surv.*, prof. pap., N 182, p. 1—171.
- Hoskins J. H. a. Cross A. T. 1952. The petrification flora of the Devonian-Mississippian black shale. *Palaeobotan.*, v. 1.
- Kidston R. 1884. On the fructification of *Zeilleria delicatula* Sternb. *Quart. J. geol. Soc. London*, v. 40, p. 590—598.—1911. *Végétaux haillers recueillis dans le Hainaut Belge*. *Mém. Mus. Hist. Nat. Belg.*, t. 4, p. 1—282.—1923—1925. Fossil plants of the Carboniferous rock of Great Britain. *Mem. Geol. Surv. Great Britain, Palaeontol.*, v. 2, pt. 1—3, p. 1—276; pt. 4, p. 277—375; pt. 5, p. 379—522; pt. 6, p. 525—681.
- Kidston R. a. Gwynne-Vaughan D. 1907. On the fossil Osmundaceae, pt. 1. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, v. 45, p. 759—780.—1908. On the fossil Osmundaceae, pt. 2. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, v. 46, p. 213—232.—1912. On a new species *Tempskya* from Russia. *Зап. СПб. Мин. об-ва*, ч. 48, стр. 1—19.
- Knotton F. 1919. A catalogue of the Mesozoic and Cenozoic plants of North America. *U. S. Geol. Surv. Bull.*, N 696, p. 1—815.
- Kräusel R. 1950. *Versunkene Floren. Eine Einführung in die Palaeobotanik*. Frankfurt a. M.—1958. *Die Juraflora von Sassendorf bei Bamberg*. *Senckenberg. Iethaea*, 39, N 1—2, S. 67—103.
- Kräusel R. u. Weyland H. 1923. Beiträge zur Kenntnis der Devonflora. I. *Senckenbergiana*, Bd. 5, S. 154—184.—1926. Beiträge zur Kenntnis der Devonflora. II. *Abh. Senckenb. Nat. Ges.*, Bd. 40, N 2, S. 115—155.—1933. Die Flora des böhmischen Mitteldevons. *Palaeontogr. Beiträge Naturgeschichte der Vorzeit*, Bd. 78, Abt. B, S. 1—44.—1935. *Pflanzenreste aus dem Devon*. IX. *Senckenbergiana*, Bd. 17, N 2, S. 9—20.—1941. *Pflanzenreste aus dem Devon von Nord-Amerika*. *Palaeontogr.*, Bd. 86, Abt. B, S. 1—78.
- Krejčí J. 1880. Notiz über die Reste von Landpflanzen in der böhmischen Silurformation. *Sitzber. K. Böhm. Ges. Wiss. Prague*, Bd. 201—204.
- Kurr J. 1845. Beiträge zur fossilen Flora der Juraformation Württembergs. *Stuttgart*, S. 1—21.
- La Motte R. 1944. Supplement to catalog of Mesozoic and Cenozoic plants of North America, 1919—1937. *U. S. Geol. Surv. Bull.*, N 924, p. 1—330.—1952. *Catalogue of the Cenozoic plants of North America through 1950*. *Mem. Geol. Soc. Amer.*, v. 51, p. 1—381.
- Lang W. H. 1926. Contribution to the study of the old red sandstone flora of Scotland. 3—5. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, v. 54, p. 785—799.
- Leclercq S. 1951. *Etude morphologique et anatomique d'une fougère du dévonian supérieur le Rhacophyton zygopteroides nov. sp.* *Ann. Soc. géol. de Belg.*, v. 11. Lindley I. a. Hutton W. 1831—1837. *The fossil flora of Great Britain*, v. 1—3. London.
- Mägdefrau K. 1948. *Vegetationsbilder der Vorzeit*. Jena. Maunay S. H. 1957. *Biscalitheca*, a new genus of Pennsylvanian Caenopterids, based on its fructification. *Amer. J. Botan.*, 44, N 3, p. 229—239.
- Manual of pteridology. 1938. Ed. by Fr. Verdoorn. Hague.
- Nathorst A. G. 1876. *Bidrad till Sveriges Fossila Flora växter från rätiska formationen vid Palsjö i Skane*. *Kgl. Svensk. Akad. Handl.*, Bd. 14, N 3, S. 1—82.—1878—1886. *Om floran i Skanes Kolförande Bildningar*. I. *Floran vid Bjurf. Sverig. Geol. Unders.*, Ser. H., Bd. 27, S. 1—52.—1902. *Zur oberdevonischen Flora der Bareninsel*. *Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl.*, Bd. 36, N 3, S. 1—60.—1906. Über *Dictyophyllum* und *Camptopteris spiralis*. *Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl.*, Bd. 41, N 5.—1910. *Beiträge zur Geologie der Bareninsel*. Spitzbergens und des König-Karl-Landes. *Bull. Geol. Inst. Upsala Univ.*, Bd. 10, S. 261—416.
- Nemejč F. 1938. A revision of the Carboniferous and Permian floras of the coaldistricts of Central Bohemia (Pt. 2. Sphenopterides). *Palaeontogr. Bohemiae*, N 16, p. 33—54.—1950. The natural systematic of plants in the light of the present palaeontological documents. *Sbornik Narodniho Musea Praze*, v. 6, Bd. 3, *Geol. a. Paleontol.*, N 2, str. 1—83.
- Oberste-Brink K. 1914. *Beiträge zur Kenntnis der Farne und farnähnliche Gewächse des Kulms von Europa*. *Jahrb. K. Preuss. geol. Landesanst.*, Bd. 35, S. 93—103.
- Oishi S. 1932. *Rhaetic plants from the Nariwa district prov. Bitchu (Okayama prefecture)*. *Hokkaido. Imp. Univ. J. Fac. Sci.*, ser. 4, v. 1, N 3—4, p. 1—257.—1932. *Rhaetic plants from province Nagato (Jamagushi prefecture)*. *Hokkaido. Imp. Univ. J. Fac. Sci.*, ser. 4, v. 2, N 1, p. 1—151.—1939. Notes on some fossil ferns from the Naktong series (Jurassic) of Korea. *Hokkaido. Imp. Univ. J. Fac. Sci.*, ser. 4, v. 4, p. 308—312.—1940. *Mesozoic flora of Japan*. *Hokkaido. Imp. Univ. J. Fac. Sci.*, ser. 4, *Geol. a. Min.*, v. 5, N 2—4, p. 123—454.—1950. *Illustrated catalogue of fossil plant. Kyoto*, 235 p.
- Oishi S. a. J. Masaita K. 1936. On the fossil Dipteridaceae. *Hokkaido. Imp. Univ. J. Fac. Sci.*, ser. 4, v. 3, p. 135—184.
- Pan C. H. 1936. *Older Mesozoic plants from North Shensi*. *Paleontol. Sin.*, ser. A, v. 4, fasc. 2. Pomet A. 1849. *Matériaux pour servir à la flore des terrains jurassiques de la France*. *Versamml. d. Ges. deutsch. Naturforsch. u. Ärzte*, S. 332—354.
- Potonié H. 1892. Über einige Carbonfarne. *Jahrb. Preuss. geol. Landesanst.*, 1889, S. 21—27.
- Potonié H. et Bernard C. 1904. *Flora Dévonienne de l'étage H de Barrande*. *Praga. Presl in: Sternberg K. 1838. Versuch einer geognostische botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt*, Bd. 2. Leipzig—Prag, S. 1—200.
- Raciborski M. 1890. Über die Osmundaceen und Schizaeaceen der Juraformation. *Botan. Jahrb.*, Bd. 13, S. 1—8.—1894. *Flora kopalna ogniotrwalych glinek Krakowskich*. *Pamietnica matem.-przyrodniczn. Akad. Umejetnosci, Cracow*, t. 18, str. 141—243.
- Raforth N. W. 1939. Further contributions to the our knowledge of the fossil Schizaeaceae, genus *Senftenbergia*. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, v. 59, p. 745—761.
- Rap H. S. 1936. The structure and life-history of *Azolla pinnata* K. Brown, with remarks on the fossil history of the Hydropterideae. *Proc. Ind. Acad. Sci.*,

- v. II, sect. B, N 2, p. 175—200. Read C. H. 1939. The evolution of habit in *Temskyia*. *Lloydia*, v. 2, p. 63—72. Read C. H. a. Brown. 1937. American cretaceous ferns of the genus *Temskyia*. U. S. Geol. Surv., prof. pap., N 186-F, p. 105—129. Rem y W. u. Rem y R. 1959. Pflanzenfossilien. Ein Führer durch die Flora des limnisch entwickelten Paläozoikums. Akad. Verlag. Berlin. Renault B. 1896. Fossile du Bassin Houiller et permien d'Autun et d'Epinaç. Paris, 578 p. Rudolf K. 1906. Psaronien und Marattiaceen. Denkschr. K. Acad. Wiss., Bd. 78. Wien. Sahn i B. a. Rao H. S. 1934. The silicified flora of the Deccan intertrappean series. Proc. Ind. Sci. Cong., N 4, p. 26—27. Saporita G. 1872—1873. Paléontologie française ou description des fossiles de la France, plantes jurassiques. I. Algues equisetacées, characées, fougères. Paris, 506 p.—1894. Flore fossile du Portugal. Lisbon, 288 p. Schenk A. 1864. Beiträge zur Flora des Keupers und der rhatischen Formation. Nat. Ges. Bamberg Ber., Bd. 7, S. 51—142.—1871. Flora der nordwestdeutschen Wealdenformation. Palaeontogr., Bd. 19. Schimper W. Ph. 1869—1874. Traité de paléontologie végétale. Flore du monde actuel, t. 1—3, Paris, 738 p. Schimper W. u. Schenk A. 1890. Handbuch der Palaeontologie. Abt. 2. Palaeophytologie. München—Leipzig. Schlotheim F. F. 1820. Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzig Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerter und fossiler Überreste des Thier- und Pflanzenreiche der Vorwelt erläutert. Gotha. Scott D. H. 1905. The sporangia of *Stauopteris oldhamia*. New Phytol., Bd. 4, p. 114—120.—1906. The occurrence of germinating spores in *Stauopteris oldhamia*. New Phytol., Bd. 5.—1920. Studies in fossil botany, ed. 2, v. 1. Pteridophyta. London.—1923. Studies in fossil botany. 3d ed., v. 2. London, p. 158—169. Sellards E. H. 1900. A new genus of ferns from the Permian of Kansas. Kans. Univ. Quart. J., v. 9, p. 179—189. Seward A. C. 1894. Catalogue of the Mesozoic plants in the Department of geology British Museum (natural history). The Wealden flora, pt. I. Thallophyta—Pteridophyta. London, p. 1—179.—1900. Catalogue of the Mesozoic plants in the British Museum. The Jurassic flora. I. The Yorkshire Coast. London, 341 p.—1910—1917. Fossil plants, v. 2—3. Cambridge. Seward A. a. Sahn i B. 1920. Indian Gondwana plants a revision. Paleontol. Ind., v. 7, p. 1—54. Smith H. 1955. Cryptogamic botany. New York. Sternberg K. 1820—1838. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt, Bd. 1—2. Leipzig—Prag. Stiehler A. 1857. Beiträge zur Kenntnis der vorweltlichen Flora des Kreidegebirges im Harze. Palaeontogr., Bd. 5, S. 47—70. Stokes C., Webb Ph. 1824. Description of some fossil vegetables of the Tilgate Forest in Sussex. Trans. Geol. Soc. London, v. I, p. 423—426. Stopes M. 1913. Catalogue of the Mesozoic plants in the British Museum. The Cretaceous flora, Pt. 1. Bibliography, algae and fungi. London, 281 p. Stur D. 1885. Die Carbonflora der Schatzlärer Schichten. I. Die Farne. Abh. K. K. Geol. Reichsanst., Wien, Bd. II. Sze H. C. 1931. Beiträge zur liassischen Flora von China. Mem. Nat. Res. Inst. Geol. Acad. Sin., N 12, p. 1—85.—1945. Cretaceous flora from the Pantou series in Yungan, Fukien. J. Palaeontol., v. 19, p. 45—59.—1947. On the structure of *Psaronius sinensis* in Southwestern China. J. Geol., v. 35, N 3, p. 160—167.—1949. Die mesozoische Flora aus der Hsiangchi Kohlen Serie in Westhupeh. Palaeontol. Sin., new ser. A, N 2, p. 1—71. Sze H. a. Lee H. 1951. Notes on a rhaetic species *Danaeopsis fecunda* Halle from the Jenchang formation of Kansu. Sci. Rec., v. 4, N 1, p. 85—91. Teixeira C. 1948. Flora mesozoica portuguesa. Pt. 1 u 2. Lissabon, p. 1—118. Thomas H. 1911. On the spores of some the Jurassic ferns. Proc. Cambridge Phil. Soc., v. 16, p. 384—388.—1912. *Stachypteris nallei*, a new Jurassic ferns. Proc. Cambridge Phil. Soc., v. 16, p. 610. Unger F. 1841—1847. Beiträge zur Flora der Vorwelt-Chloris. Protogaea. Wien.—1845. Synopsis plantarum fossilium. Leipzig.—1850. Genera et species plantarum fossilium. Vienna.—1854. Ein fossiles Farnkraut aus der Ordnung der Osmundaceen nebst vergleichenden Skizzen über den Bau des Farnstammes. Denkschr. K. K. Akad. Wiss. Wien, Bd. 6, S. 137—151. Unger F. u. Richter B. R. 1856. Beitrag zur Palaeontologie des Thüringen Waldes. Denkschr. K. K. Akad. Wiss. Math., Naturw. Kl., Bd. 11, S. 139—186. Velenowsky J. 1888. Die Farne der böhmischen Kreideformation. Abh. K. Böhm. Ges. Wiss., 7 Folge, Bd. II, S. 1—32. Walton J. 1940. An introduction to the study of fossil plants. London. Weiss C. 1889. Fragliche Lepidodendronreste im rothliegenden und jüngeren Schichten. Jahrb. K. Preuss. Geol. Landesanst., Bd. 9, Berlin, S. 159—165. Williamson W. C. 1874. On the organisation of the fossil plants of the Coal-measures. Pt. 6. Ferns. Phil. Trans. Roy. Soc. London, v. 164, p. 675—703. Zalesky M. D. 1930. Étude anatomique sur un stipe du *Protopteris sewardii* nov. sp. Mém. Soc. géol. France, nouv. sér., v. 6, N 2, p. 13—55. Zeiller R. 1883. Fructifications de fougères du terrain houiller. Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 6, t. 16, p. 177—207.—1886—1888. Études de gîtes minéraux de la France. Flora fossile du Bassin houiller de Valenciennes. Paris, 731 p. Atlas.—1903. Flora fossile de gîtes de charbon du Tonkin. Études des gîtes minéraux de la France. Paris, 320 p.

ТАБЛИЦЫ  
I—XXXIV  
К РАЗДЕЛУ  
«ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ»



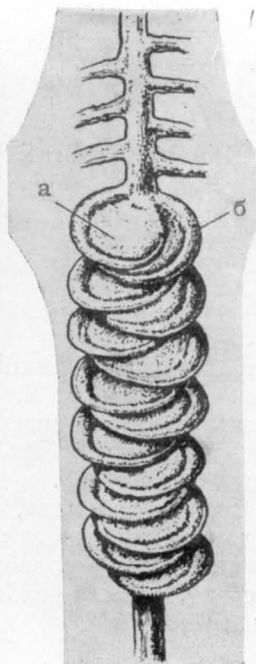
## ПСИЛОФИТОВЫЕ

### ТАБЛИЦА I

- Фиг. 1. *Zosterophyllum llanoveranum* Croft et Lang: 1a — тонкие, дихотомически разветвленные стебли заканчиваются спороносными колосками со спорангиями, направленными в одну сторону,  $\times 1$  (1б — часть колоска,  $\times 2$ ); н. девон, ю.-в. часть З. Сибири, Торгашино (колл. А. Р. Ананьева)
- Фиг. 2—6. *Pectinophyton bipectinatum* Ananiev: 2 — реконструкция части спороносного колоска: а — спорангий, б — спорангиеносцы, охватывающие спорангии кольцом; 3—6 — различные состояния сохранности спороносных органов (6б — часть спороносного колоска,  $\times 4$ ; остальные фиг.  $\times 1$ ); н. девон, ю.-в. часть З. Сибири, Торгашино (А. Р. Ананьев, 1957)
- Фиг. 7. *Uarravia subsphaerica* Lang et Cookson: группа спорангиев, сросшихся своими основаниями,  $\times 1,5$ . Силур, Австралия (рисунок сделан О. А. Хёгом (1937) по фотографии Ланга и Куксон, 1935)
- Фиг. 8. *Taeniocrada langii* Stockmans: отпечатки лентовидных стеблей с резко выступающими в виде среднего ребра проводящими пучками из трахеид,  $\times 1$ ; н. девон, ю.-в. часть З. Сибири, Торгашино (колл. А. Р. Ананьева)



1a



2



3



4



16



6b



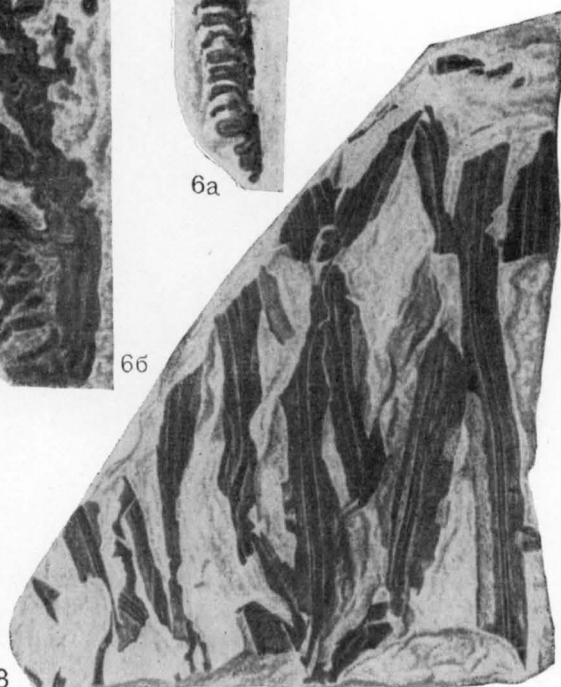
6a



5



7



8

## ПСИЛОФИТОВЫЕ

### ТАБЛИЦА II

Фиг. 1—5. *Protobarinophyton obrutchevii* Ananiev: различные состояния сохранности спороносных органов; 1, 2, 3б, 4б, —  $\times 1$ ; 3а — средний спорангий с правого колоска, содержащий мелкобугорчатые споры с трехлучевой щелью, диаметром  $70\mu$ ,  $\times 4$ ; 4а — часть колоска, видно строение эпидермиса спорангиев,  $\times 4, 2$ ; 5а — отпечаток и противоотпечаток одного и того же образца, показывающие, как двухрядные колоски могут давать состояние сохранности в виде однорядного гребешка; 5б — окаменелые спорангии колоска, лишенные эпидермиса, вид сверху и сбоку,  $\times 4$ ; н. девон, ю.-в. часть З. Сибири, Торгашино (колл. А. Р. Ананьева)





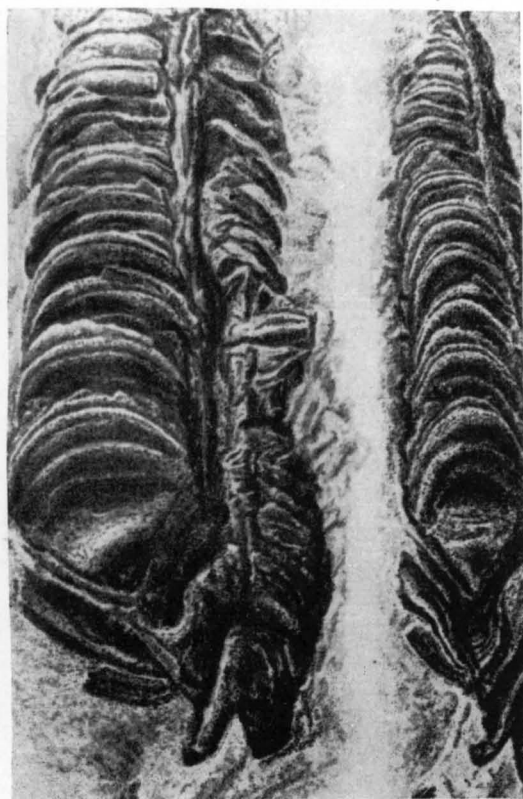
1



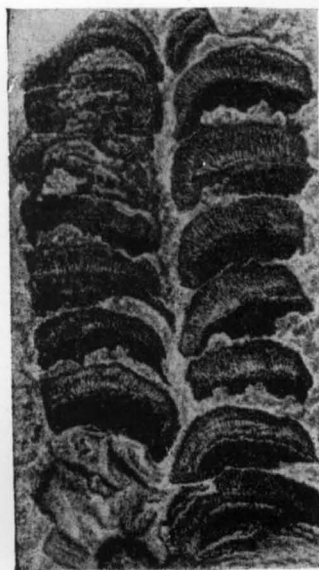
36



46



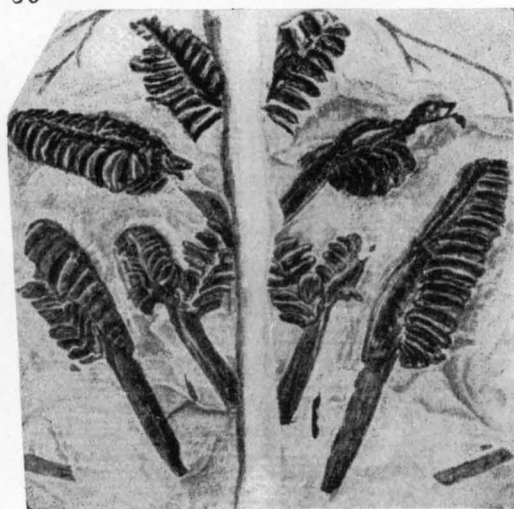
56



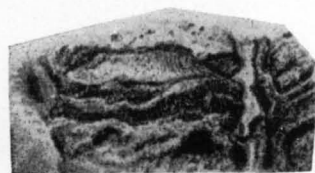
4a



2



5a



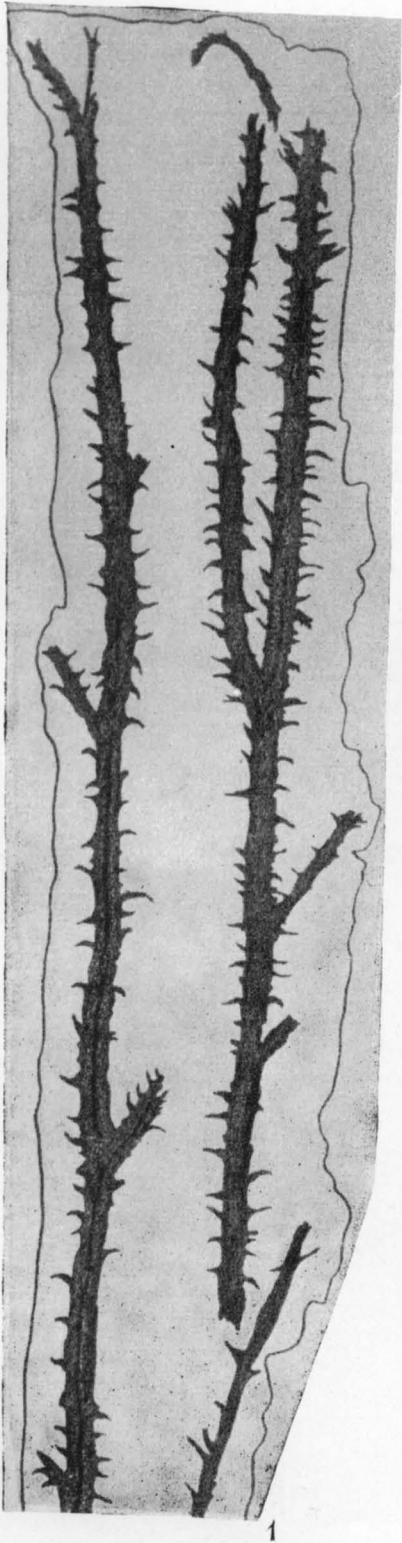
3a



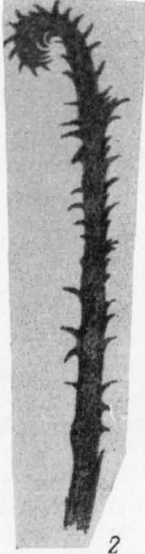
## ПСИЛОФИТОВЫЕ

### ТАБЛИЦА III

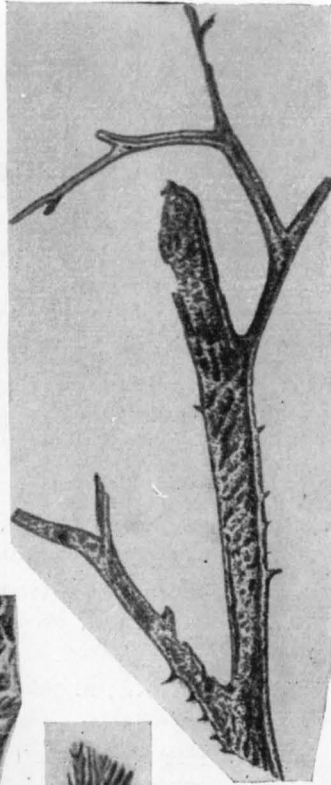
- Фиг. 1—5. *Psilophyton princeps* Dawson: отпечатки дихотомически разветвленных стеблей, покрытых грубыми шипами,  $\times 1$ ; н. девон, В. Канада (фиг. 1,2) и ю.-в. часть З. Сибири (фиг. 3 — Шунет, фиг. 4,5—Торгашино) (фиг. 1,2 — по Dawson, 1871), 3—5 — из колл. А. Р. Ананьева)
- Фиг. 6—7 — *Psilophyton goldschmidtii* Halle: отпечатки стеблей с боковым разветвлением и тонкими шипами,  $\times 1$ ; н. девон З. Норвегии (фиг. 6) и ю.-в. часть З. Сибири, Шунет (фиг. 7) (фиг. 6 по Halle, 1916, фиг. 7—из колл. А. Р. Ананьева)
- Фиг. 8. *Loganiella canadensis* Stolley: отпечатки мелкого стебля,  $\times 1$ ; н. девон, ю.-в. часть З. Сибири, Торгашино (колл. А. Р. Ананьева)
- Фиг. 9. *Thursophyton sibiricum* (Krysht) sp.: фрагмент оси с густым покровом из шипов,  $\times 1$ ; н. девон, ю.-в. часть З. Сибири, лог Тустучжун (колл. А. Р. Ананьева)



1



2



6



3



8



9



4



7



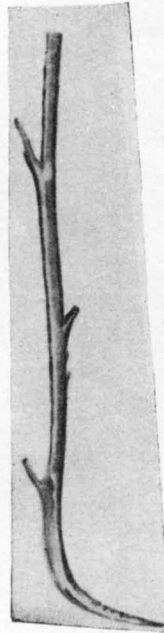
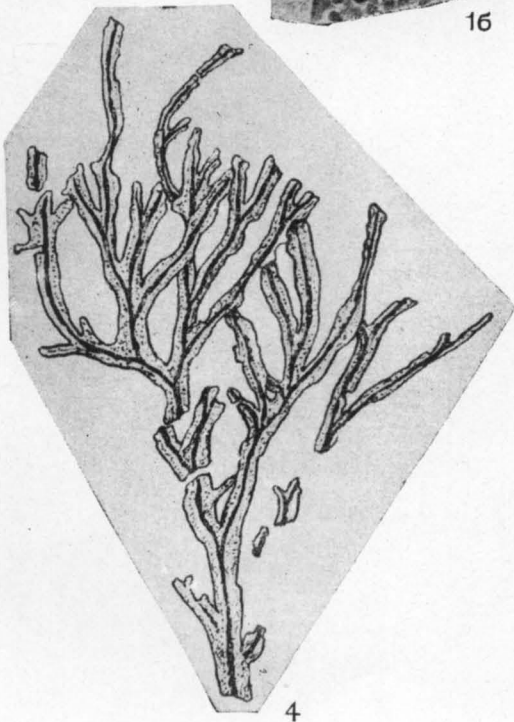
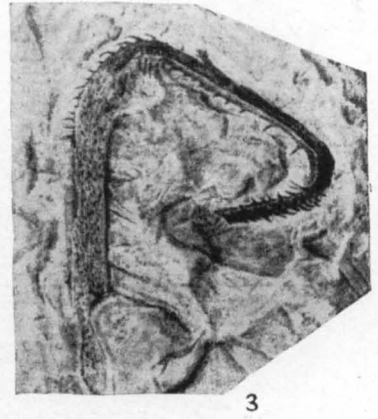
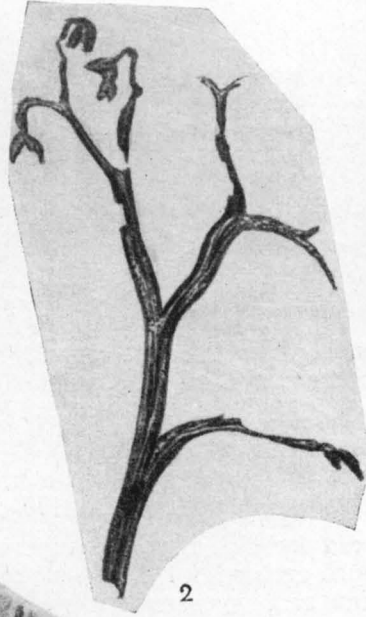
5

## ПСИЛОФИТОВЫЕ

### ТАБЛИЦА IV

- Фиг. 1. *Psilophytites rectissimum* Höeg: рубцы от шипов показывают в центре один рубчик, вероятно, от проводящего пучка: 1a—×1; 1б—×2,2; 1в—×11; н. девон, ю.-в. часть З. Сибири, Шунет
- Фиг. 2. *Dawsonites arcuatus* Halle, ×1; н. девон, Норвегия (Halle, 1916)
- Фиг. 3. *Thursophyton sibiricum* (Krysht) sp.: ×1; н. девон, ю.-в. часть З. Сибири, лог Тустучжул (колл. А. Р. Ананьева)
- Фиг. 4. *Taenocrada decheniana* (Goepfert) Kräusel et Weyland: рисунок с отпечатка, ×1; н. девон, ю.-в. часть З. Сибири, Торгашино (колл. А. Р. Ананьева)
- Фиг. 5. *Aphylopteris* sp., ×1; н. девон, ю.-в. часть З. Сибири, лог Тустучжул (колл. А. Р. Ананьева)
- Фиг. 6. *Haspia devonica* Kräusel et Weyland, ×1; н. девон, ю.-в. часть З. Сибири, Торгашино (колл. А. Р. Ананьева)



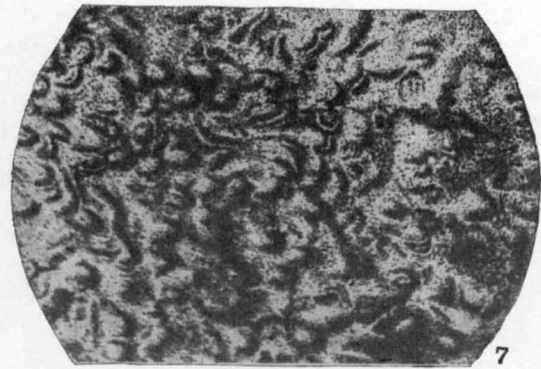
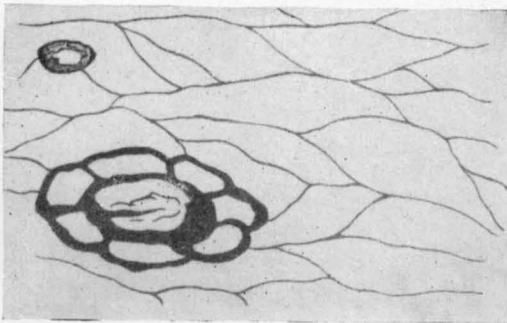
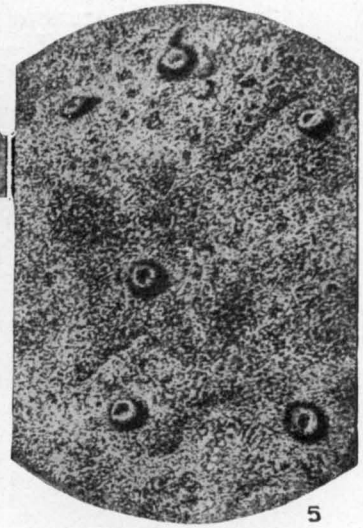
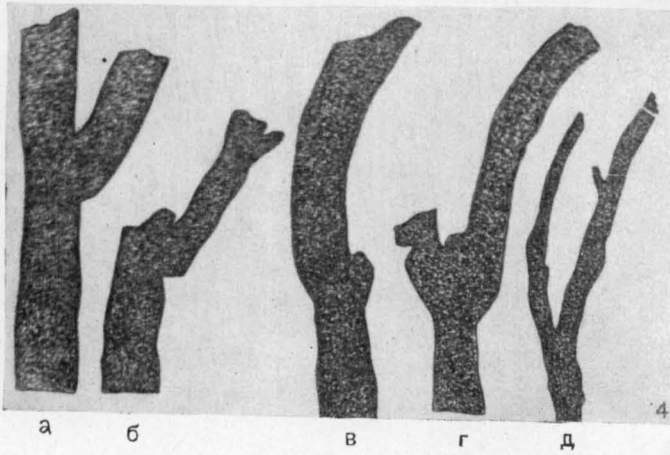
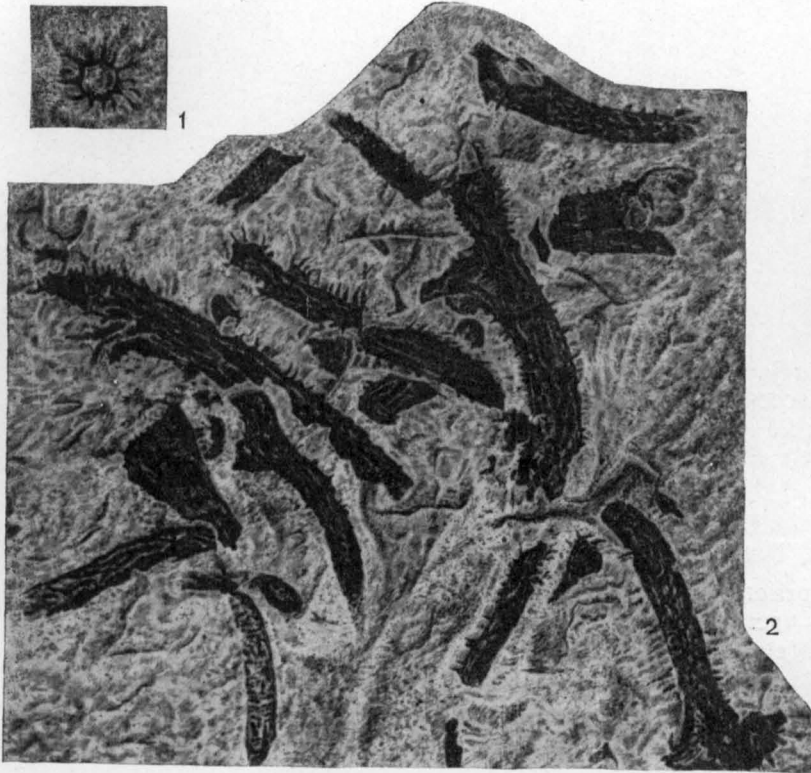




## ПСИЛОФИТОВЫЕ

### ТАБЛИЦА V

- Фиг. 1—3. *Aldanophyton antiquissimum* Kryshthofovich,  $\times 1$ ; н. кембрий, Сибирская платформа (колл. Н. П. Суворовой)
- Фиг. 4а—5г. *Orestovia petzii* Ergolskaya: 4а—4г — фитолеймы дихотомически разветвленных стеблей,  $\times 1/2$ . 5 — внешний вид поверхности стебля с редкими бугорками, несущими в центре углубления,  $\times 16$ ; н. (ср.?) девон, Кузбасс (Ергольская, 1936)
- Фиг. 4д, 6, 7 — *Orestovia devonica* Ergolskaya: 4д — фитолейма дихотомически разветвленного стебля,  $\times 1/2$ . 6 — кутикула с одним устьищем,  $\times 100$ . 7 — внешний вид поверхности стебля с густым расположением сосочковидных выростов,  $\times 16$ ; н. (ср. ?) девон, Кузбасс (Ергольская, 1936)

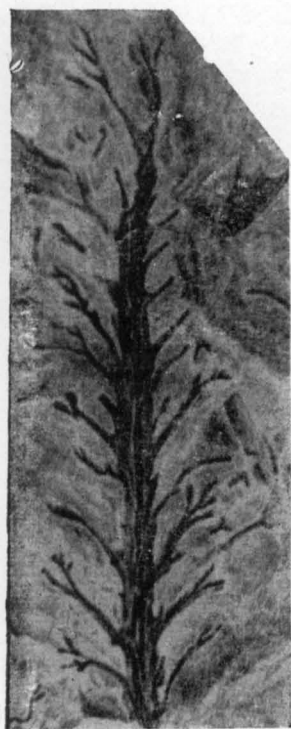


## ПСИЛОФИТОВЫЕ

### ТАБЛИЦА VI

- Фиг. 1, 2. *Protohyenia janovii* Ananiev: 1 — отпечаток оси, покрытой узкими, линейно рассеченными листьями,  $\times 1$ . 2а — отпечатки споросных осей,  $\times 1$ ; 2б — спорангии с верхушечной щелью для раскрытия,  $\times 3$ ; н. девон, ю.-в. часть З. Сибири, Торгашино (Ананьев, 1957)
- Фиг. 3. *Pseudosporochnus krejči*, Potonié et Bernard,  $\times 1$ ; в. (ср.) девон (илеморовская свита), Тувинская впадина (колл. Я. С. Зубрилина)
- Фиг. 4—5. *Barsassia ornata* Zalessky: 4 — часть старого мумифицированного стебля. 5 — часть молодого стебля, извлеченного из сапромикситового угля; н. (ср.) девон, Кузбасс (М. Д. Залесский, 1933)
- Фиг. 6. *Glyptophyton granulare* Kryshstofovich: участок изогнутого стебля (?) с характерной поперечной морщинистостью,  $\times 1$ ; ср. девон (илеморовская свита), Тувинская впадина (колл. Я. С. Зубрилина)
- Фиг. 7. *Hostimella* sp.: отпечаток дважды дихотомически разветвленного голого стебля,  $\times 1$ ; ср. девон (илеморовская свита), Тувинская впадина (колл. Я. С. Зубрилина)





1



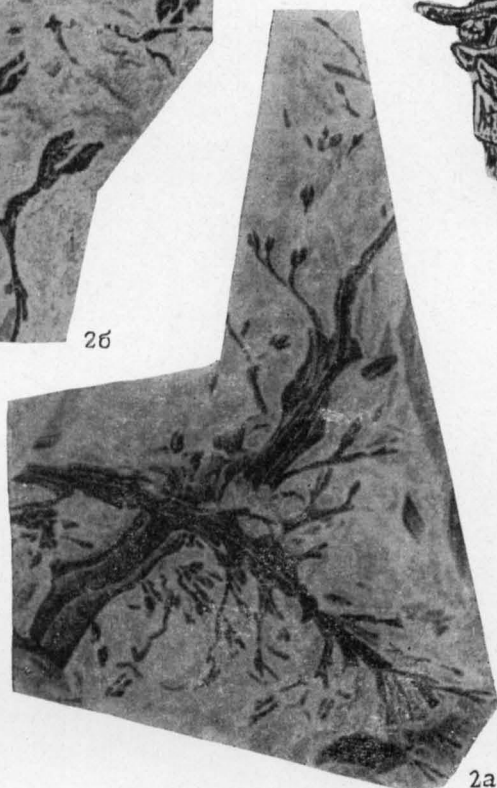
3



4



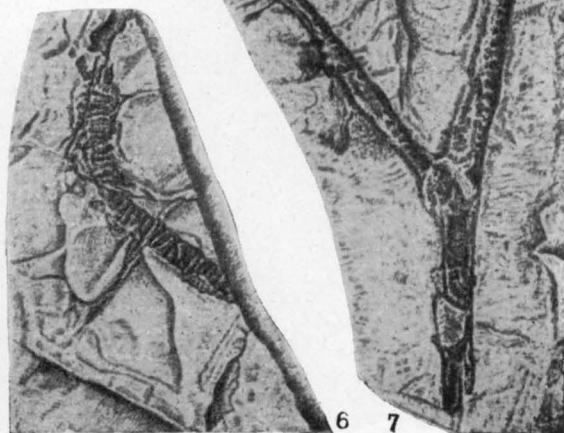
2б



2a



5



6

7



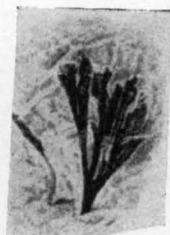
## ПСИЛОФИТОВЫЕ

### ТАБЛИЦА VII

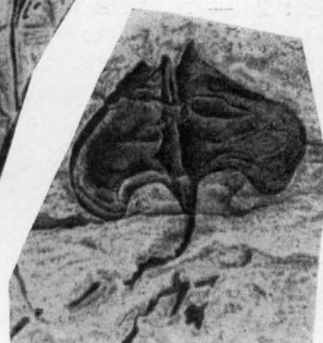
- Фиг. 1, 2. *Moresnetia zaleskyi* Stockmans: отпечатки тонких дихотомически разветвленных ветвей, заканчивающихся пучками из мелких листьев (1а) или крылатыми семенами с микропиле (2а),  $\times 1$ ; 1б —  $\times 2$ ; 2б —  $\times 4$ ; в. девон, ю.-в. часть З. Сибири, Ленный лог (колл. А. Р. Ананьева)
- Фиг. 3. *Bröggeria laxa* Апаніев: отпечатки спороносных колосков цилиндрической формы, состоящих из рыхло расположенных, очень мелких спорангиев,  $\times 1$ ; н. девон, ю.-в. часть З. Сибири, Торгашино (колл. А. Р. Ананьева, 1959)



1a



15



25



2a



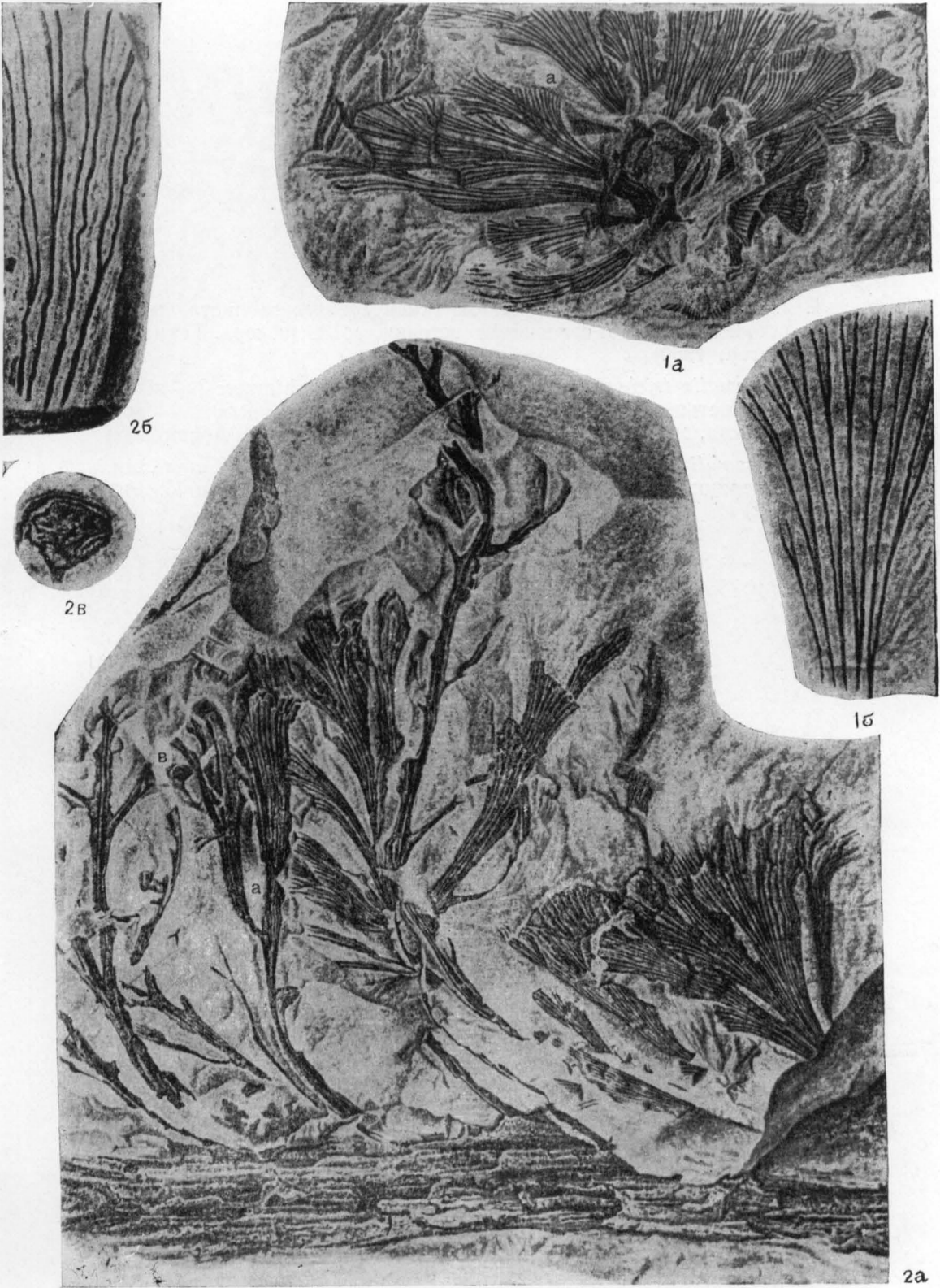
3

## ПСИЛОФИТОВЫЕ

### ТАБЛИЦА VIII

- Фиг. 1. *Platyphyllum fasciculatum* Ananiev: 1а — псигмофиллоидные листья, расположены лучисто вокруг укороченного булавовидного маленького стебля (или корневища),  $\times 1$ ; 1б — часть листа, показывающая характер жилкования,  $\times 6$ ; н. девон, ю.-в. часть З. Сибири, Торгашино (колл. А. Р. Ананьева, 1959)
- Фиг. 2. *Enigmophyton höegü* Ananiev: 2а — толстый прямой стебель несет два типа боковых разветвлений (псигмофиллоидных листьев и узких разветвленных стеблей),  $\times 1$ ; 2б — часть листа,  $\times 5$ ; 2в — овально-треугольное тело (оторванный спорангий) в левой верхней части,  $\times 5$ ; н. девон, ю.-в. часть З. Сибири, Торгашино (колл. А. Р. Ананьева, 1959)



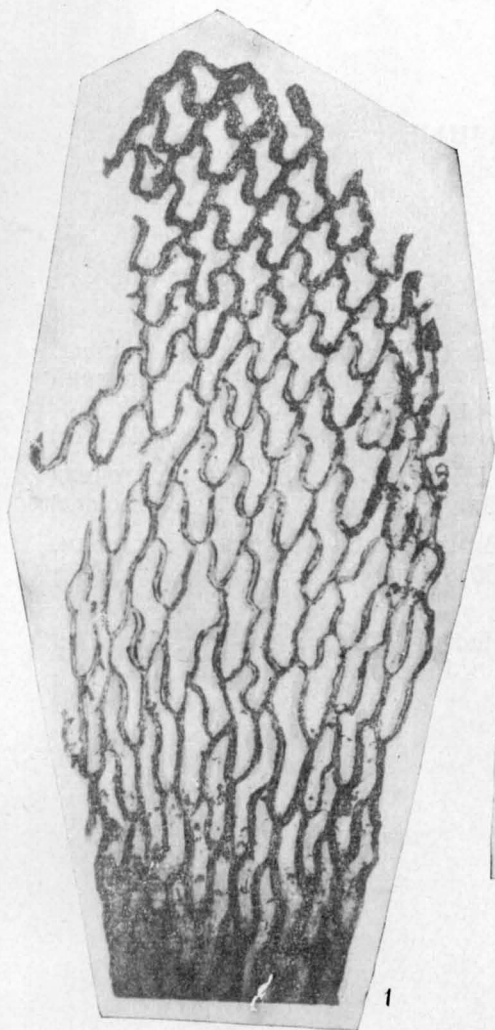




## МОХООБРАЗНЫЕ

### ТАБЛИЦА IX

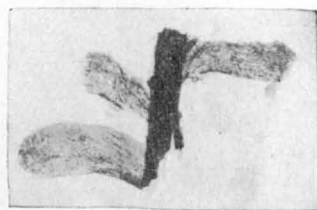
- Фиг. 1, 2. *Sphagnum* sp.: 1 — участок ткани стеблевого листа,  $\times 150$ ;  
2 — веточный лист со свисающей веточки,  $\times 100$ ; н. юра, Германия  
(Рейсингер, 1950)
- Фиг. 3—5. *Homalia trichomanoides* (Hedwig) Bruch et Schimper: 3 — часть  
стебля с листьями,  $\times 5$ ; 4 — верхняя половина листа,  $\times 50$ ; 5 — вер-  
хушка листа,  $\times 100$ ; плиоцен, Н. Кама (колл. А. и И. Абрамовых)
- Фиг. 6, 7. *Homalia lusitanica* Schimper: 6 — обрывок стебля с листьями,  
 $\times 5$ ; 7 — верхушка листа,  $\times 50$ ; плиоцен, Абхазия (колл. А. и И. Аб-  
рамовых)



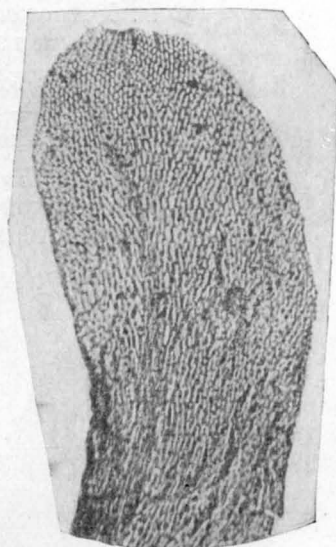
1



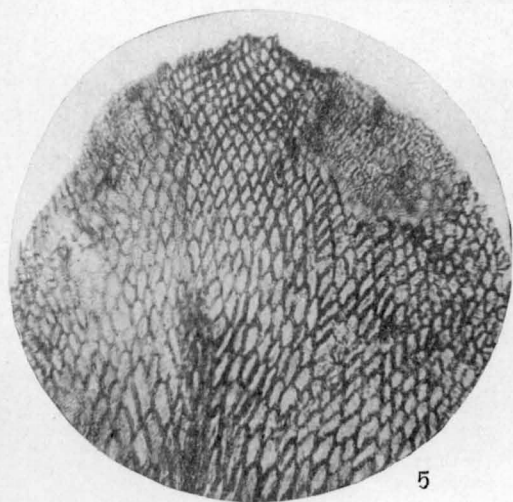
2



3



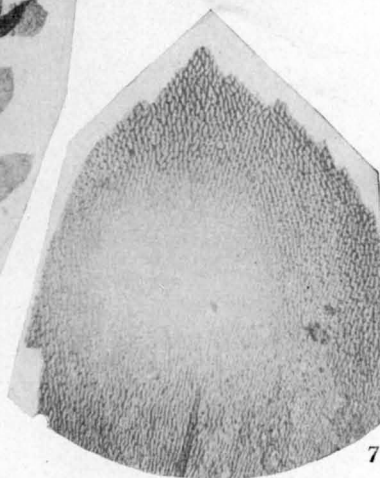
4



5



6



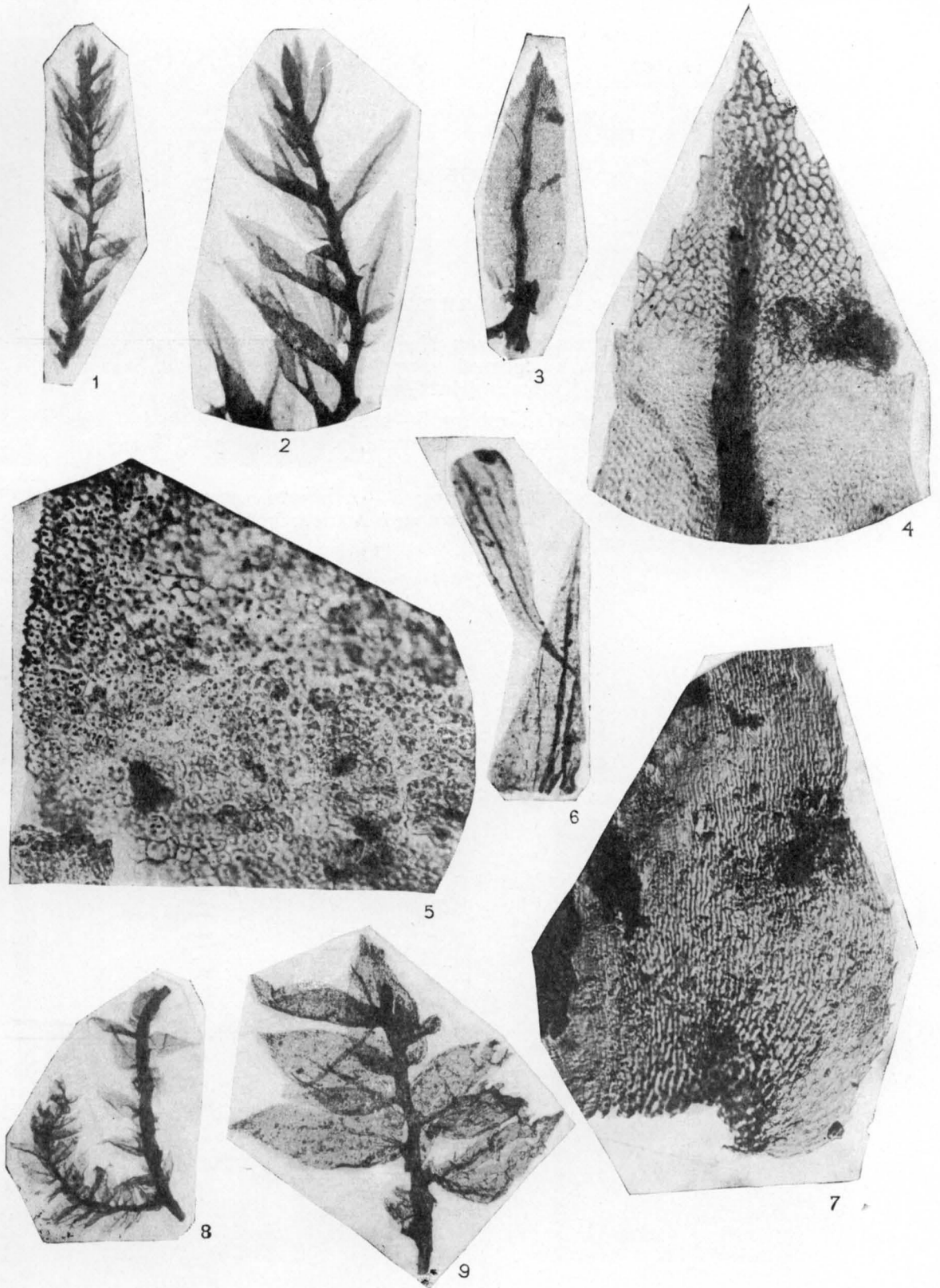
7

## МОХООБРАЗНЫЕ

### ТАБЛИЦА X

- Фиг. 1—4. *Thamnum alopecurum* (Hedwig) Bruch, Schimper, Gumbel: 1— веточка третьего порядка,  $\times 5$ ; 2 — она же,  $\times 10$ ; 3 — средний лист веточки второго порядка — вид с нижней стороны,  $\times 20$ ; 4 — верхушка листа,  $\times 70$ ; плиоцен, Абхазия (колл. А. и И. Абрамовых)
- Фиг. 5. *Anomodon viticulosus* (Hedwig) Hooker et Taylor: 5 — клеточная сеть края листа,  $\times 100$ ; плиоцен, Абхазия (колл. А. и И. Абрамовых)
- Фиг. 6, 7. *Pleuropus euchloron* (Bruch) Brotherus: 6 — веточные листочки,  $\times 20$ ; 7 — угловая часть листа,  $\times 100$ ; плиоцен, Абхазия (колл. А. и И. Абрамовых)
- Фиг. 8, 9. *Eurhynchium pulchellum* (Hedwig) Dixon: 8 — часть стебля с веточкой,  $\times 5$ ; 9 — часть веточки,  $\times 15$ ; плиоцен, Н. Кама (колл. А. и И. Абрамовых)



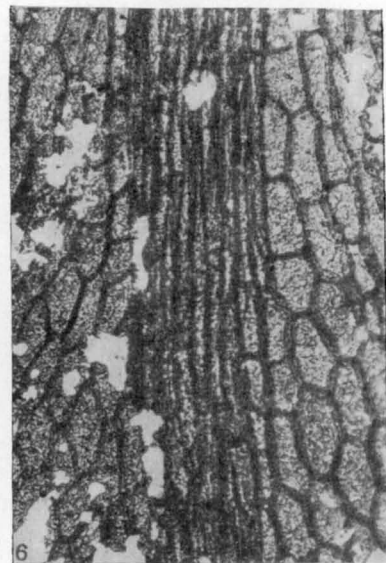
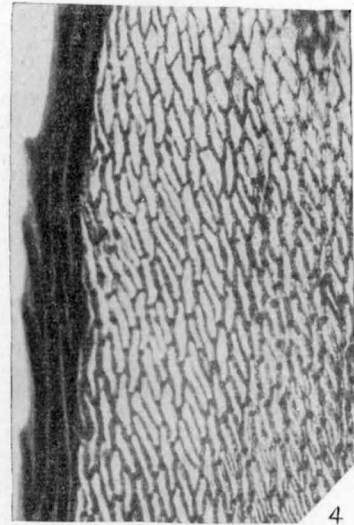
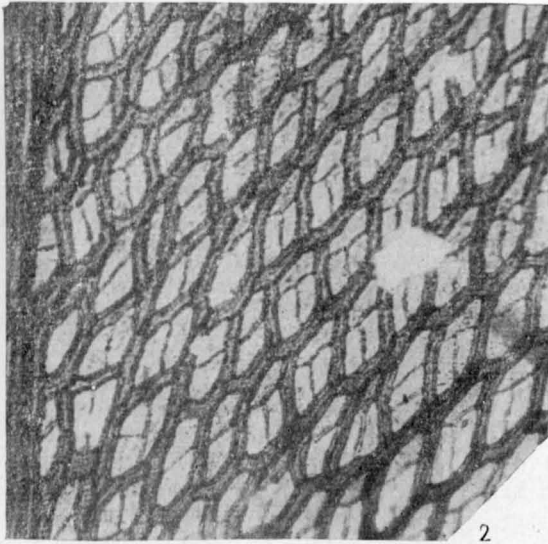




## МОХООБРАЗНЫЕ

### ТАБЛИЦА XI

- Фиг. 1, 2. *Protosphagnum nervatum* Neuburg: 1— отпечаток листа,  $\times 6$ ; 2 — клеточная сеть в средней части листа, слева видна жилка  $\times 150$ ; в. пермь, Кузбасс (Нейбург, 1960)
- Фиг. 3, 4. *Intia vermicularis* Neuburg: 3— отпечаток листа,  $\times 10$ ; 4 — клеточная сеть, справа видна жилка листа,  $\times 150$ ; н. пермь, Печорский бассейн (Нейбург, 1960)
- Фиг. 5, 6. *Salairia longifolia* Neuburg: 5 — отпечаток листа,  $\times 10$ ; 6 — участок фитолеймы со средней жилкой и клеточной сетью; н. пермь Кузбасс (Нейбург, 1960)



## МОХООБРАЗНЫЕ

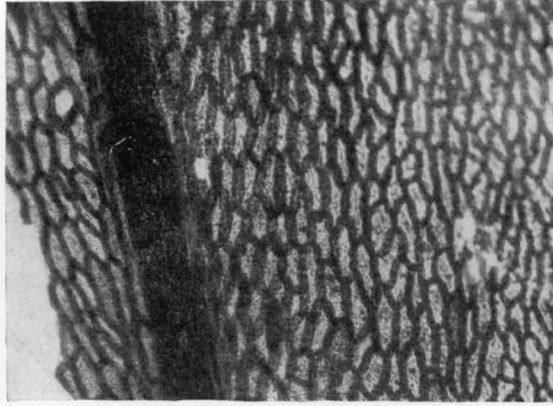
### ТАБЛИЦА XII

- Фиг. 1, 2. *Uskattia conferta* Neuburg: 1 — отпечаток части побега,  $\times 6$ ; 2 — клеточная сеть со средней жилкой,  $\times 150$ ; в. пермь, Кузбасс (Нейбург, 1960)
- Фиг. 3, 4. *Polyssaievia spinulosa* (Zalessky) Neuburg: 3 — отпечаток побега,  $\times 6$ ; 4 — клеточная сеть листа из его мешковидно-вогнутого основания,  $\times 150$ ; в. пермь, Кузбасс (Нейбург, 1960)
- Фиг. 5, 6. *Bajdaievia linearis* Neuburg: 5 — отпечаток побега,  $\times 6$ ; 6 — клеточная сеть из средней части листа,  $\times 150$ ; в. пермь, Кузбасс (Нейбург, 1960)
- Фиг. 7, 8. *Bachtia ovata* Neuburg: 7 — отпечаток листа,  $\times 10$ ; 8 — клеточная сеть у верхушки листа,  $\times 150$ ; в. пермь, Кузбасс (Нейбург, 1960)





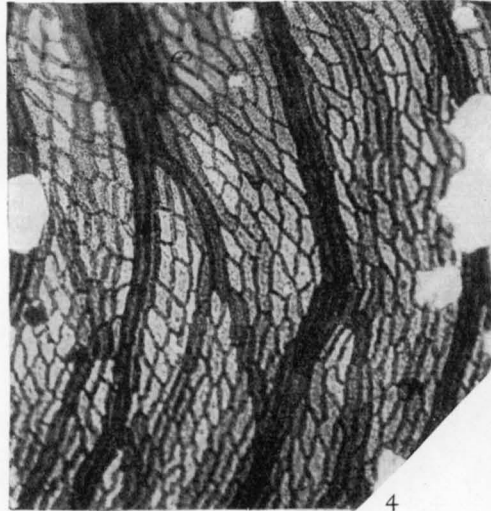
3



2



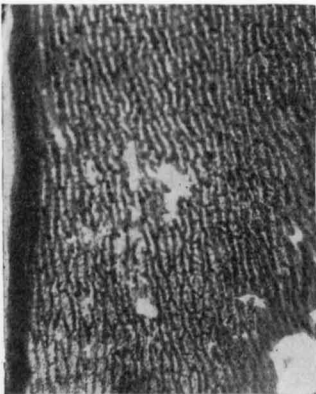
1



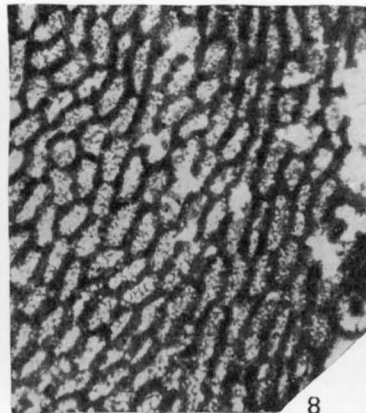
4



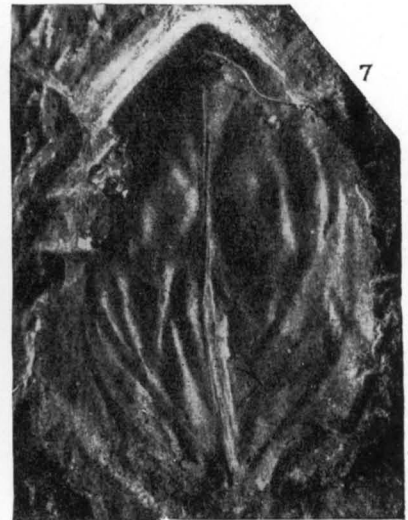
5



6



8



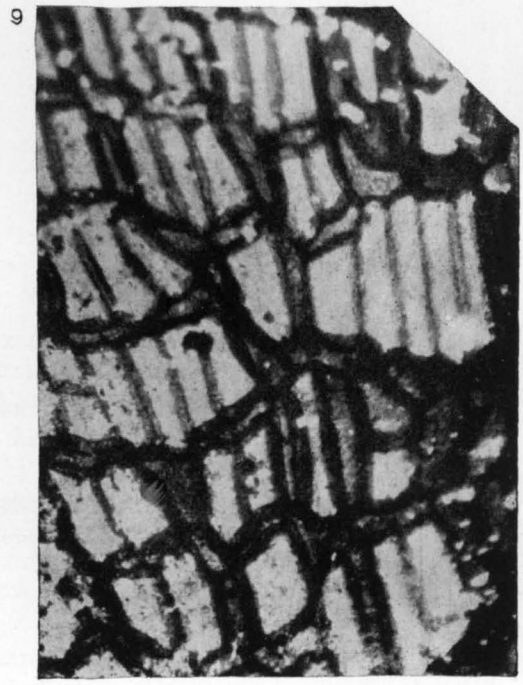
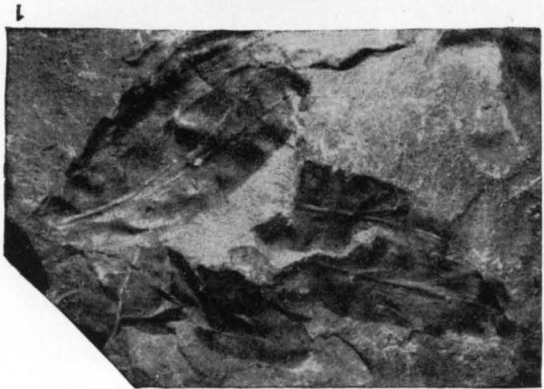
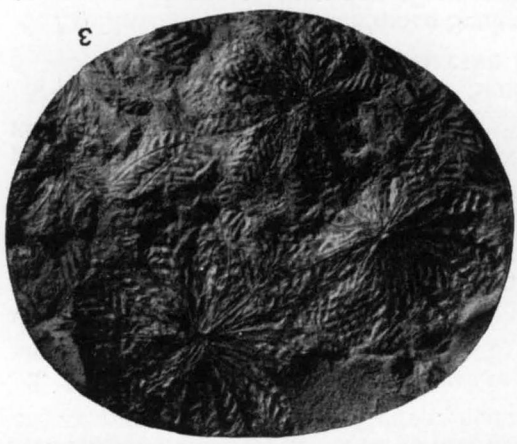
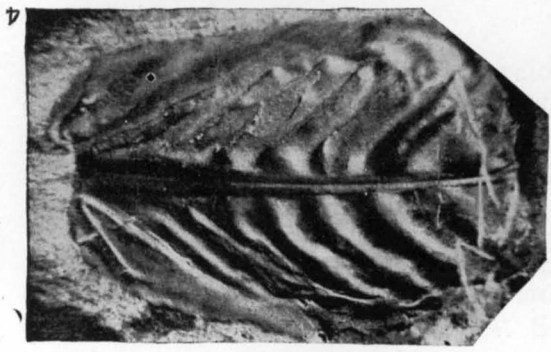
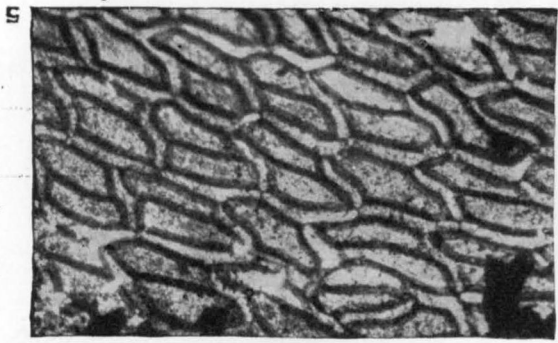
7



## МОХООБРАЗНЫЕ

### ТАБЛИЦА XIII

- Фиг. 1, 2. *Junjagia glottophylla* Neuburg: 1 — отпечатки листьев,  $\times 3$ ; 2 — клеточная сеть листа,  $\times 150$ ; н. пермь, Печорский бассейн (Нейбург, 1960)
- Фиг. 3—6. *Vorcutannularia plicata* Neuburg: 3 — верхушечные розетки листьев,  $\times 1$ ; 4 — отпечаток листа,  $\times 5$ ; 5 — клеточная сеть из средней части листа,  $\times 150$ ; 6 — клеточная сеть из крупных клеток близ жилки листа,  $\times 150$ ; н. пермь, Печорский бассейн (Нейбург, 1960)



## ПЛАУНОВИДНЫЕ

### ТАБЛИЦА XIV

- Фиг. 1. *Protolepidodendron scharyanum* Крејџі. отпечаток участка побега с филлоидами; ср. девон. Центр. Казахстан (Сенкевич, 1957)
- Фиг. 2. *Protolepidodendron scharyanum* Крејџі: участок побега с отчетливо видными листовыми подушками,  $\times 5$ ; ср. девон, Центр. Казахстан (Сенкевич, 1957)
- Фиг. 3. *Lepidodendropsis concinna* Radczenko: участок дихотомирующего побега; н. карбон, Минусинская котловина (колл. Г. П. Радченко)
- Фиг. 4. *Lepidodendropsis concinna* Radczenko: облиственный участок побега несущий филлоиды и спорофиллоиды, в пазухах которых видны округлые спорангии,  $\times 3$ ; н. виле (самохвальская свита), Минусинская котловина (Радченко, 1960)
- Фиг. 5. *Lepidodendropsis kazachstanica* Senkevich: участок коры: а— $\times 1$ , б— $\times 5$ ; ср. девон, Центр. Казахстан (Сенкевич, 1961)
- Фиг. 6. *Lepidodendropsis kazachstanica* Senkevich: участок молодого побега, ср. девон, Центр. Казахстан (Сенкевич, 1961)
- Фиг. 7. *Lepidodendropsis martjanovii* Radczenko: облиственный участок побега с хорошо заметными листовыми подушками, на которых видны контуры дополнительных подушек с точковидным рубчиком в центре их верхней части,  $\times 3$ ; н. карбон (быстрянская свита), Минусинская котловина (колл. Г. П. Радченко)
- Фиг. 8. *Lepidodendropsis concinna* Radczenko: участок облиственного побега. Н. карбон, Минусинская котловина (колл. Г. П. Радченко)
- Фиг. 9. *Helenia undata* Zalessky: форма сохранения плауновидных типа *Lycopodiales* с расположением листовых подушек по ортостихам,  $\times 3$  (Залесский, 1931)

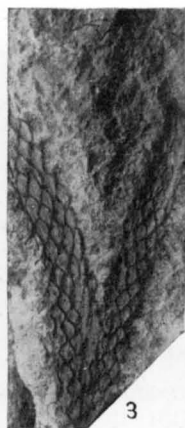




1



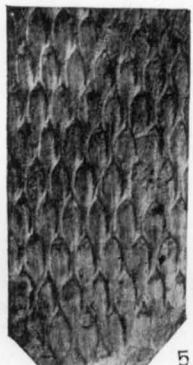
2



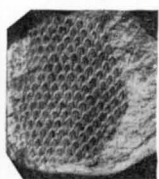
3



4



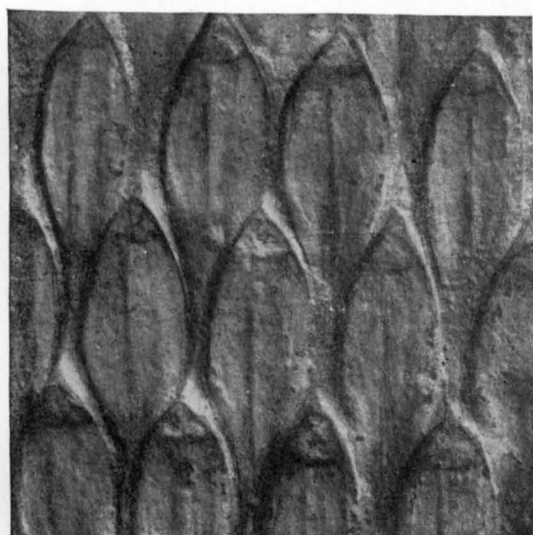
5a



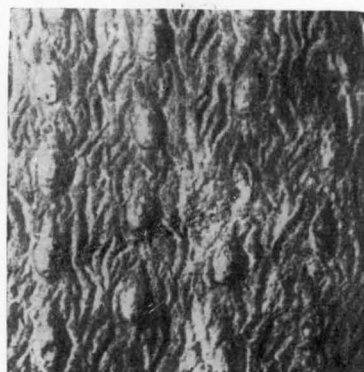
6



7



5b



9



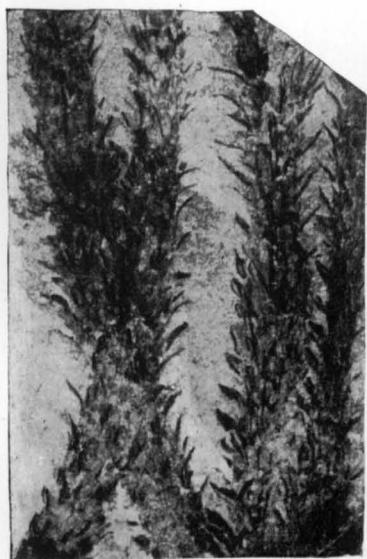
8



## ПЛАУНОВИДНЫЕ

ТАБЛИЦА XV

- Фиг. 1. *Angarodendron obrutchevii* Zalessky: облиственные побеги; н. карбон, Минусинская котловина (Радченко, 1957)
- Фиг. 2. *Demetria amadoca* Zalessky: отпечаток коры; н. карбон, Донбасс (Залесский, 1930)
- Фиг. 3. *Ptychodendron* sp. Chachlov: глубоко декортицированный участок коры; н. карбон, Минусинская котловина (колл. Г. П. Радченко)
- Фиг. 4. *Caenodendron primaevum* Zalessky: участок коры; ср. карбон Карагандинский басс. (колл. М. О. Борсук)
- Фиг. 5. *Micheevia uralica* Zalessky: участок коры; н. карбон, восточный склон Урала (Залесский, 1930)
- Фиг. 6. *Lepidodendron volkmannianum* Sternberg: участок коры с характерными листовыми подушками; н. карбон, Донбасс (колл. Е. О. Новик)
- Фиг. 7. *Lepidophyllum majus* Brongniart: ср. карбон (свита  $C_2^5$ ), Донбасс (Залесский, 1904)
- Фиг. 8. *Lepidodendron obovatum* Sternberg: участок коры; ср. карбон (свита  $C_2^3$ ), Донбасс (колл. М. Д. Залесского)



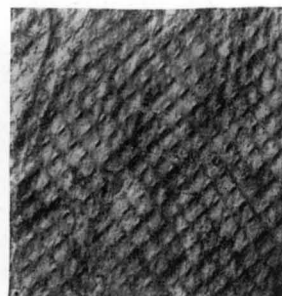
1



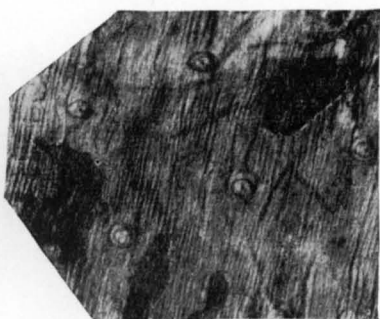
2



3



5



4



7



6

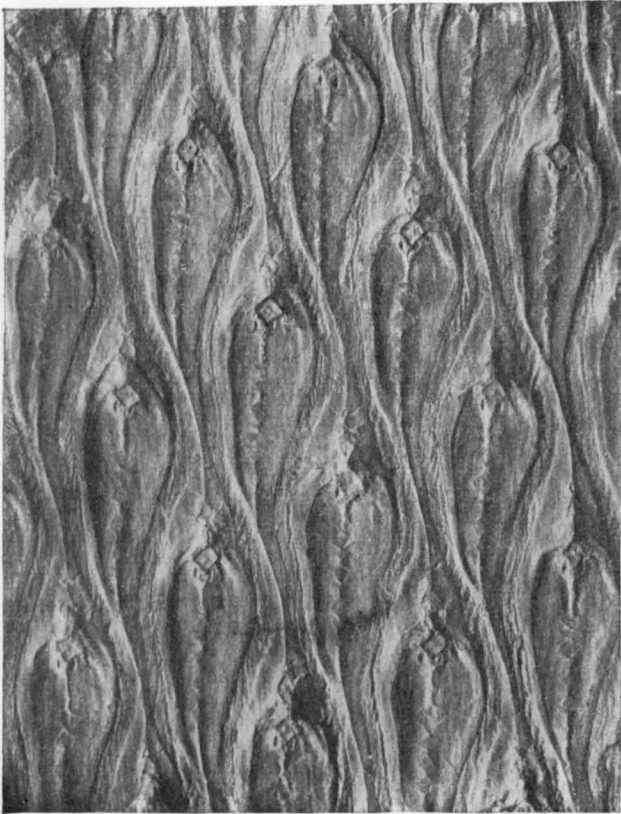


8

## ПЛАУНОВИДНЫЕ

### ТАБЛИЦА XVI

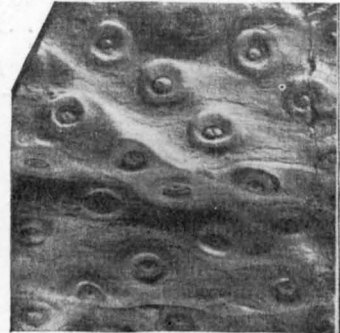
- Фиг. 1. *Lepidodendron aculeatum* Sternberg: кора взрослого экземпляра растения; ср. карбон (свита  $C_2^6$ ), Донбасс (Новик, 1952)
- Фиг. 2. *Lepidostrobus variabilis* Lindley et Hutton: спороносная шишка *Lepidodendron aculeatum* Sternberg; ср. карбон (свита  $C_2^6$ ), Донбасс (Залесский, 1904)
- Фиг. 3. *Stigmara ficoides* (Sternberg) Brongniart; ср. карбон, Карагандинский басс. (колл. М. О. Борсук)
- Фиг. 4. *Knorria* sp.: форма сохранения коры *Lepidodendron*, потерявшей наружный слой до фоссилизации; ср. карбон, Карагандинский басс. (колл. М. О. Борсук)
- Фиг. 5. *Bergeria*: форма сохранения коры *Lepidodendron*, потерявшей до фоссилизации менее глубокий наружный слой, чем *Knorria*; н. карбон (ашлярикская свита), Карагандинский басс. (колл. М. О. Борсук)



1



2



3



4



5



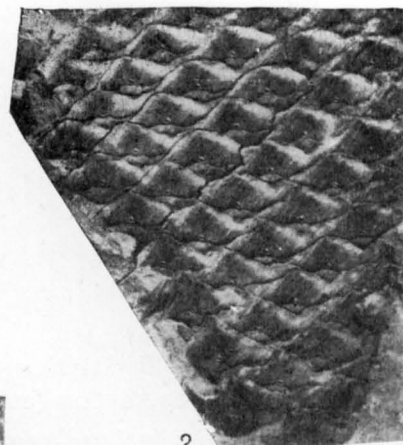
## ПЛАУНОВИДНЫЕ

### ТАБЛИЦА XVII

- Фиг. 1. *Lepidophloios laricinus* Sternberg: участок облиственного побега; ср. карбон (свита  $C_2^3$ ), Донбасс (Залесский, 1904)
- Фиг. 2. *Lepidophloios laricinus* Sternberg: участок стебля или ветви; ср. карбон (свита  $C_2^3$ ), Донбасс (Залесский, 1904)
- Фиг. 3. *Bothrostrobilus olryi* (Zeiller) Zalessky: спороносная шишка *Bothrodendron minutifolium* Bouley (Залесский, 1904)
- Фиг. 4. Участок молодых облиственных побегов *Bothrodendron*. Донбасс (колл. М. Д. Залесского)
- Фиг. 5. *Bothrodendron punctatum* Lindley et Hutton: отпечаток участка коры; ср. карбон (свита  $C_2^3$ ), Донбасс (Залесский, 1904)
- Фиг. 6. *Bothrodendron minutifolium* Bouley: отпечаток участка коры; ср. карбон (свита  $C_2^3$ ), Донбасс (Залесский, 1904)
- Фиг. 7. *Sigillaria (Eusigillaria) mamillaris* Brongniart: отпечаток участка коры; ср. карбон, Донбасс (Залесский, 1904)



1



2



3



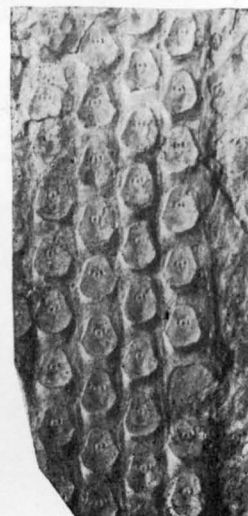
4



5



6



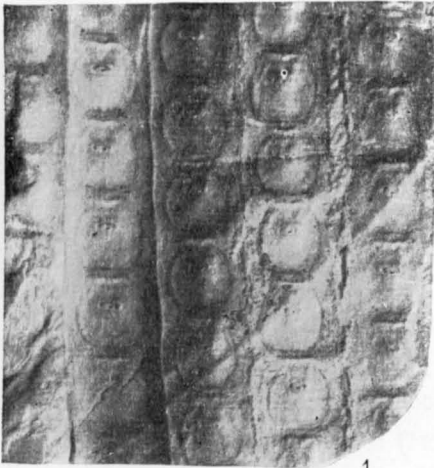
7

## ПЛАУНОВИДНЫЕ

### ТАБЛИЦА XVIII

- Фиг. 1. *Sigillaria (Eusigillaria) tessellata* Brongniart: отпечаток участка коры; ср. карбон (свита  $C_2^5$ ), Донбасс (Залесский, 1904)
- Фиг. 2. *Sigillaria (Eusigillaria) reniformis* Brongniart: отпечаток участка коры; ср. карбон (свита  $C_2^5$ ), Донбасс (Новик, 1952)
- Фиг. 3. *Sigillaria (Eusigillaria) scutellata* Brongniart: отпечаток коры; ср. карбон (свита  $C_2^3$ ), Донбасс (колл. М. Д. Залесского)
- Фиг. 4. *Syringodendron lebedewii* Novik: ср. карбон (свита  $C_2^5$ ), Донбасс (Новик, 1952)
- Фиг. 5. *Sigillariostrobus tiegheimii* Zeiller: ср. карбон (свита  $C_2^5$ ), Донбасс (Новик, 1954)
- Фиг. 6. *Sigillaria (Eusigillaria) elegans* Brongniart: участок ветки,  $1/2$  нат. вел.; ср. карбон (свита  $C_2^1$ ), Донбасс (Новик, 1952)
- Фиг. 7. *Sigillaria (Subsigillaria) ichtyolepis* (Sternberg) Corda: отпечаток участка коры; в. карбон — пермь, Донбасс (Новик, 1952)

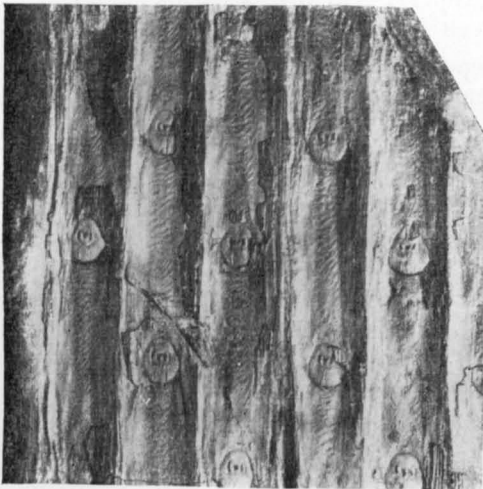




1



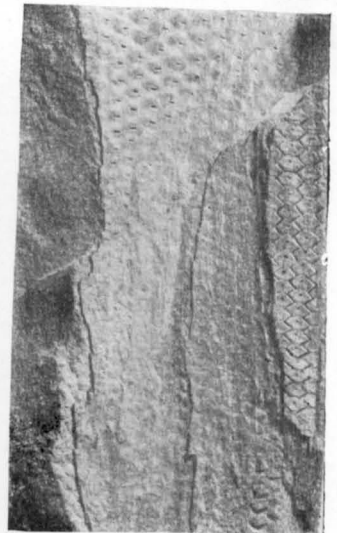
2



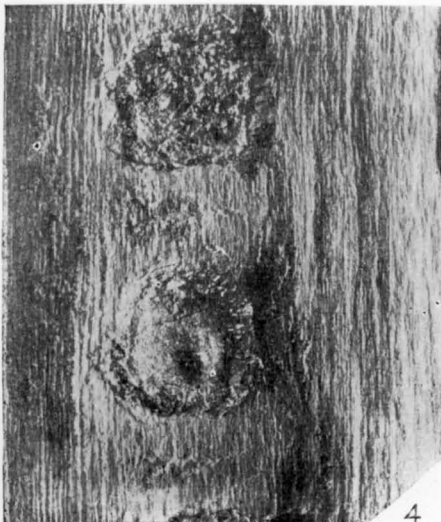
3



5



6



4



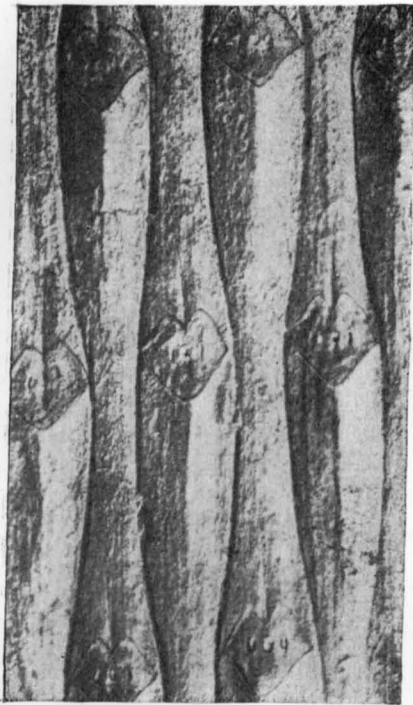
7



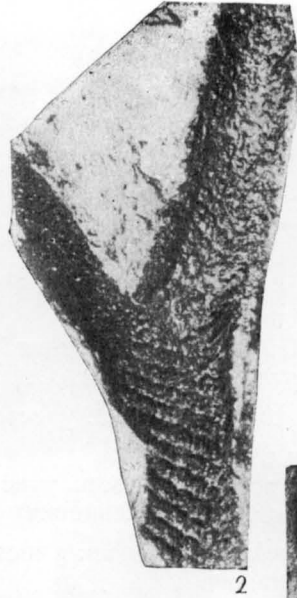
## ПЛАУНОВИДНЫЕ

### ТАБЛИЦА XIX

- Фиг. 1. *Heleniella tchirkovaeana* Zalessky: 1a — отпечаток участка коры,  $\times 1$ ; 1б — то же,  $\times 4$ ; н. карбон, Донбасс (Залесский, 1930)
- Фиг. 2. *Archaeosigillaria* cf. *vanuxemi* (Goerpert) Kidston: участок дихотомизирующего побега; н. девон, Шпицберген (Натгорст, 1914)
- Фиг. 3. *Archaeosigillaria* cf. *vanuxemi* (Goerpert) Kidston: участок облиственного побега; н. девон, Шпицберген (Натгорст, 1914)
- Фиг. 4. *Archaeosigillaria* cf. *vanuxemi* (Goerpert) Kidston: отпечаток участка коры; в. девон, Центр. Казахстан (с.-в. Прибалхашье) (колл. М. А. Сенкевич)
- Фиг. 5. *Archaeosigillaria* cf. *vanuxemi* (Goerpert) Kidston,  $\times 3$ ; детали морфологии листовых подушек; в. девон, Шпицберген (Nathorst, 1914)
- Фиг. 6. *Barrandeina* sp.: часть крупного побега, ср. девон Центр. Казахстана (колл. М. А. Сенкевич)
- Фиг. 7. *Gilboaphyton goldringiae* Arnold.: а — отпечатки слабо облиственных побегов; б — то же, часть побега,  $\times 5$ ; ср. девон, С. Казахстан (колл. М. А. Сенкевич)



15



2



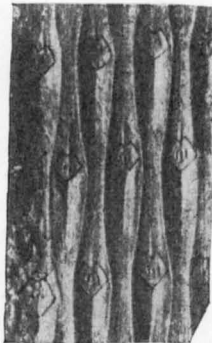
3



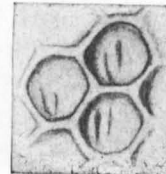
6



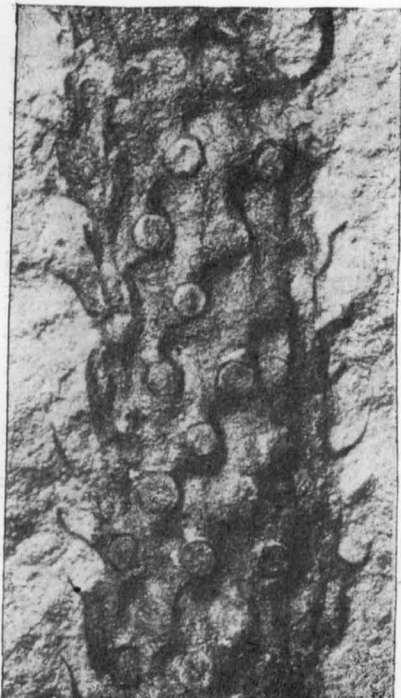
4



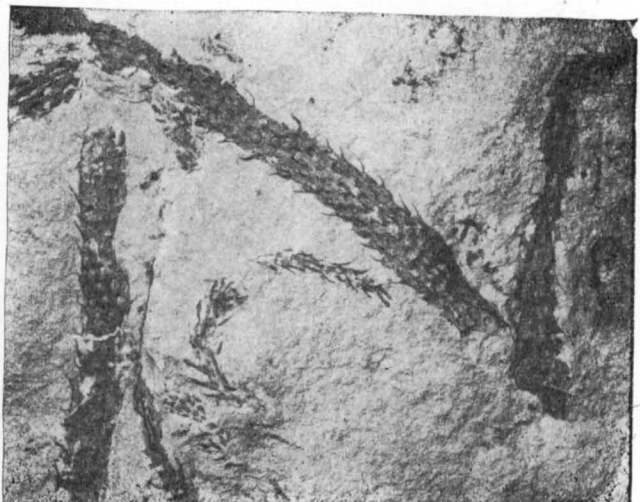
1a



5



76



7a

## ПЛАУНОВИДНЫЕ

### ТАБЛИЦА XX

- Фиг. 1. *Gilboaphyton goldringiae* Arnold: отпечатки облиственных побегов, ср. девон, С. Казахстан (колл. М. А. Сенкевич)
- Фиг. 2. *Leptophloeum rhombicum* Dawson: участок побега, в. девон, Центр. Казахстан (колл. М. А. Сенкевич)
- Фиг. 3. *Leptophloeum rhombicum* Dawson: участок коры.  $\times 3,5$ ; в. девон, Центр. Казахстан (колл. М. А. Сенкевич)
- Фиг. 4. *Leptophloeum rhombicum* Dawson: участок коры; в. девон, Центр. Казахстан (М. А. Сенкевич, 1961)
- Фиг. 5, 6. *Blasaria sibirica* Kryshstofovich: участки побега. Ср. девон, Ц. Казахстан (М. А. Сенкевич, 1961)
- Фиг. 7. *Lepeocladus crassus* Zalessky: участок коры; в. девон, Центр. Казахстан (колл. М. А. Сенкевич)
- Фиг. 8. *Protasolanus distans* (Chachlov) Radczenko: участок стебля. Н. карбон, Минусинская котловина (колл. Г. П. Радченко)
- Фиг. 9. *Cyclostigma asiatica* Radczenko: а — участок коры; б — то же,  $\times 2$ . Н. карбон, Минусинская котловина (колл. Г. П. Радченко)
- Фиг. 10. *Cyclostigma asiatica* Radczenko: участок коры. Н. карбон, Минусинская котловина (колл. Г. П. Радченко)
- Фиг. 11. *Cyclostigma magnum* Radczenko: участок облиственного побега; Н. карбон, Минусинская котловина (колл. Г. П. Радченко)
- Фиг. 12. *Protasolanus elongatum* Radczenko: участок побега,  $\times 2$ . Н. карбон, Минусинская котловина (колл. Г. П. Радченко)







## ПЛАУНОВИДНЫЕ

### ТАБЛИЦА XXI

- Фиг. 1. *Protasolanus distans* (Chachloy) Radczenko: отпечаток облиственного побега,  $\times 2$ ; н. карбон, Минусинская котловина (колл. Г. П. Радченко)
- Фиг. 2. *Ulodendron majus* Lindley et Hutton: участок коры с крупным рубцом от опавшего спороношения,  $\times 1/2$ ; ср. карбон (свита  $C_2^5$ ), Донбасс (Новик, 1952)
- Фиг. 3. *Ulodendron* sp.: участок коры взрослого растения; ср. карбон (свита  $C_2^5$ ), Донбасс (Залесский, 1904)
- Фиг. 4. *Asolanus camptotaenia* Wood: участок коры; в. карбон, Донбасс (Залесский, 1904)



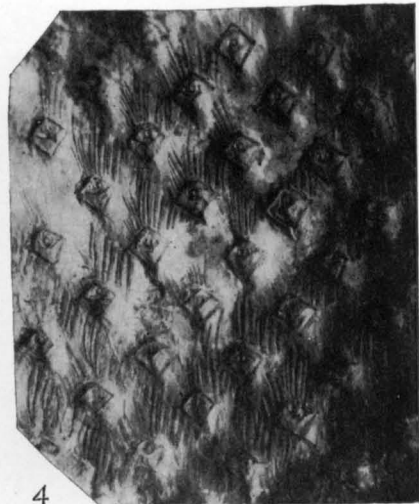
1



2



3

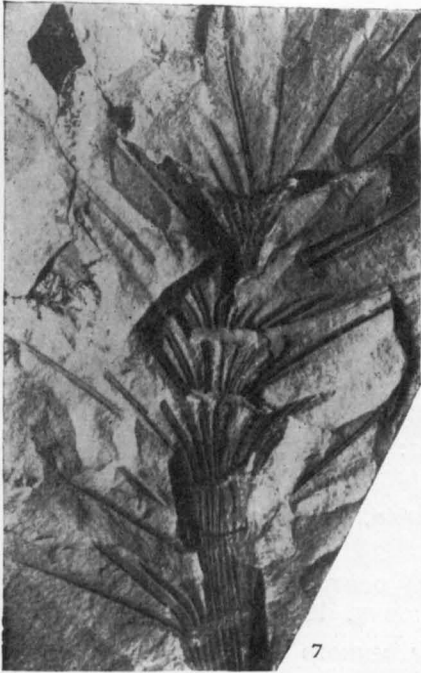


4

## ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ

### ТАБЛИЦА XXII

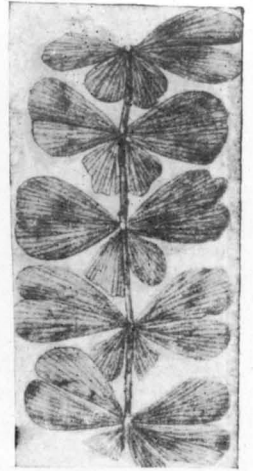
- Фиг. 1. *Sphenophyllum majus* Вропп: облиственная боковая ветвь; ср. карбон, Донбасс (коллекция Е. О. Новик)
- Фиг. 2—3. *Trizygia speciosa* Royle: облиственные ветви; н. пермь (свита Баракар), Индия (Feistmantel, 1881)
- Фиг. 4—5. *Trizygia sino-koreanum* (Yabe) Radczenko: облиственные ветви. Пермь (свита В. Шихэцзы), Китай (Halle, 1927)
- Фиг. 6. *Asterocalamites chaetophylloides* Radczenko: стебли с сохранившимися местами тонкими дихотомировавшими листьями; намюр (низы хакасской свиты), Минусинский бассейн (колл. Красноярского геол. упр.)
- Фиг. 7. *Koretrophyllites typicus* Radczenko: облиственный стебель; в. пермь (чапкоктинская подсвита), Тунгусский бассейн (Радченко и Шведов, 1940)
- Фиг. 8, 9. *Neocalamites carrerei* (Zeiller) Halle: участки облиственных стеблей; в. триас, Д. Восток (Криштофович, 1923)



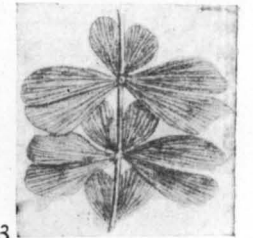
7



1



2



3



4



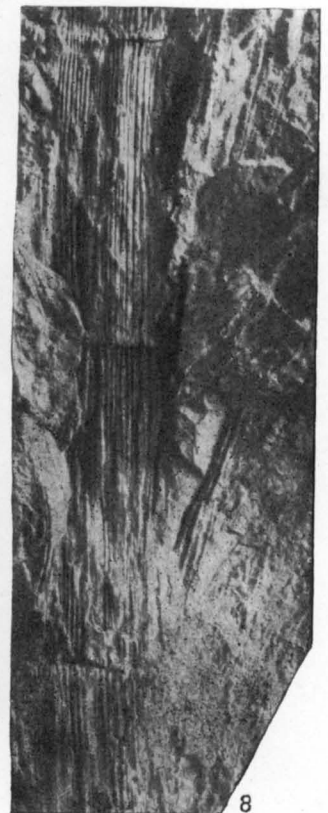
5



9



6



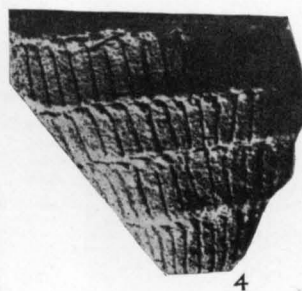
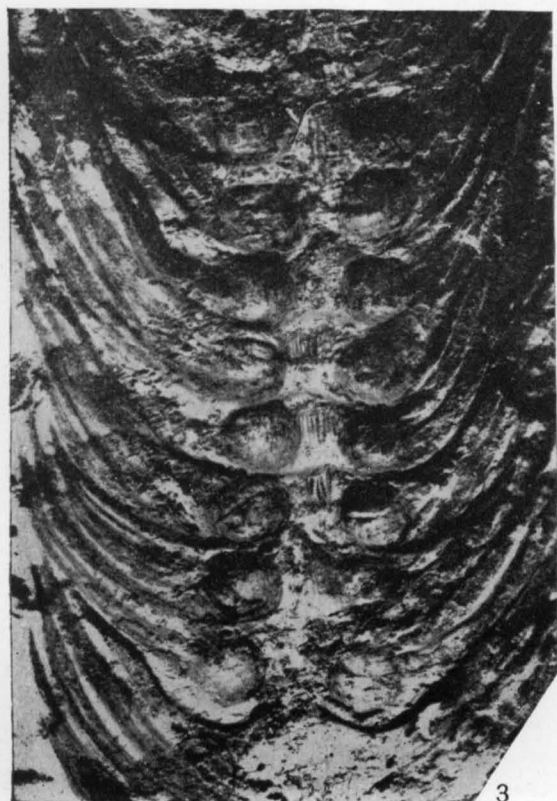
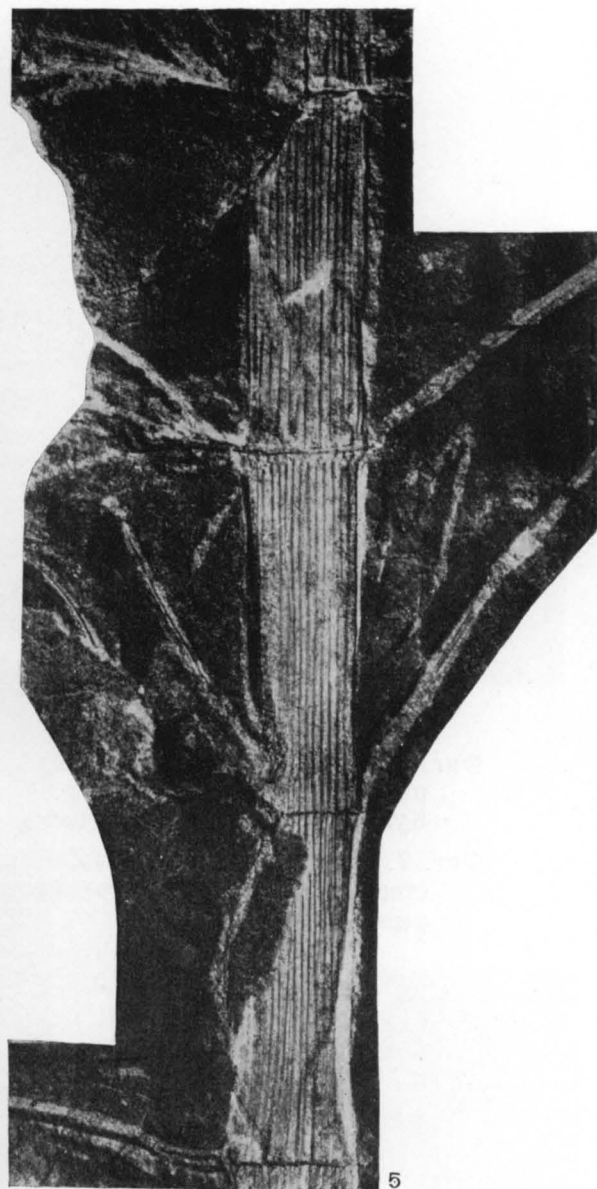
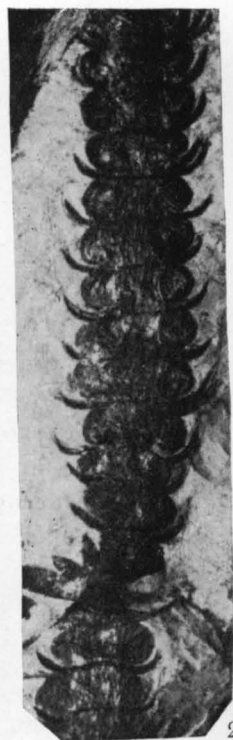
8



## ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ

### ТАБЛИЦА XXIII

- Фиг. 1. *Calamostachys germanica* Weiss и *Asterophyllites equisetiformis* (Schlotheim) Brongniart: ср. карбон, Донбасс (колл. Е. О. Новик)
- Фиг. 2. *Calamostachys tuberculata* (Sternberg) Zeiller: стробил; ср. карбон, Донбасс (колл. Е. О. Новик)
- Фиг. 3. *Calamostachys germanica* Weiss: часть стробила, изображенного на фиг. 1, при  $\times 4$
- Фиг. 4. *Calamites suckowi* Brongniart: ядро (слепок) центральной полости подземной части стебля; в. карбон, Донбасс (Новик, 1952)
- Фиг. 5. *Neocalamites carrerei* Zeiller: участок облиственного стебля; лейас (рэт?), Корея (Kawasaki, 1925)

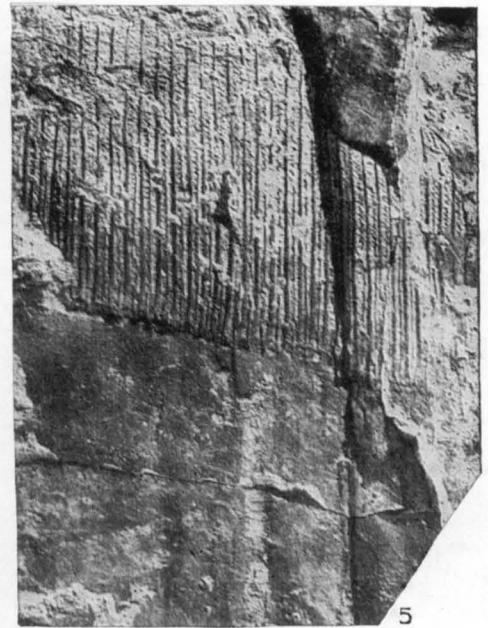
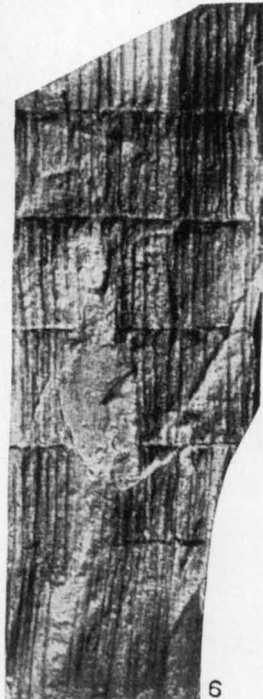
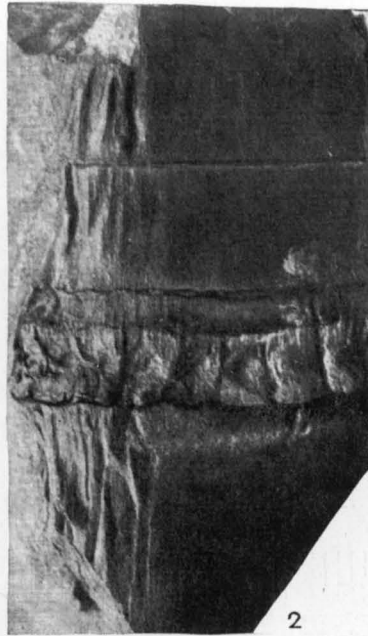


## ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ

### ТАБЛИЦА XXIV

- Фиг. 1. *Calamites carinatus* Sternberg: отпечаток внутренней стенки центральной полости ствола; ср. карбон, Донбасс (Новик, 1952)
- Фиг. 2. *Calamites sachsei* Stur: отпечаток наружной поверхности ствола; ср. карбон, Донбасс (Новик, 1952)
- Фиг. 3. *Equisetites ferganensis* Seward: участок стебля в области узла с частично сохранившимся влагалищем и узловой перегородкой; ср. юра, Эмба (Принада, 1939)
- Фиг. 4. *Equisetites ferganensis* Seward: отпечатки изолированных узловых перегородок. Ср. юра, Эмба (Принада, 1939)
- Фиг. 5. *Equisetina eliashevitschi* Radczenko: отпечаток гладкой наружной поверхности стебля и части мутовки листьев с волнистыми краями. в. пермь (ерунаковская свита), Кузбасс (Радченко, 1934)
- Фиг. 6. *Paracalamites vicinalis* Radczenko: противоотпечаток слепка центральной полости ствола; ср. + в. карбон (нижнебалахонская свита), Кузбасс (колл. Г. П. Радченко)
- Фиг. 7. *Paracalamites robustus* Zalessky: слепок (ядро) центральной полости ствола; в. пермь (верхи ерунаковской свиты), Кузбасс (колл. Г. П. Радченко)



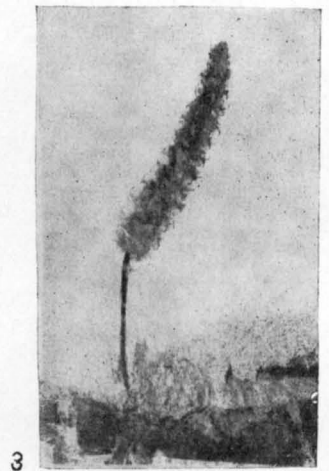
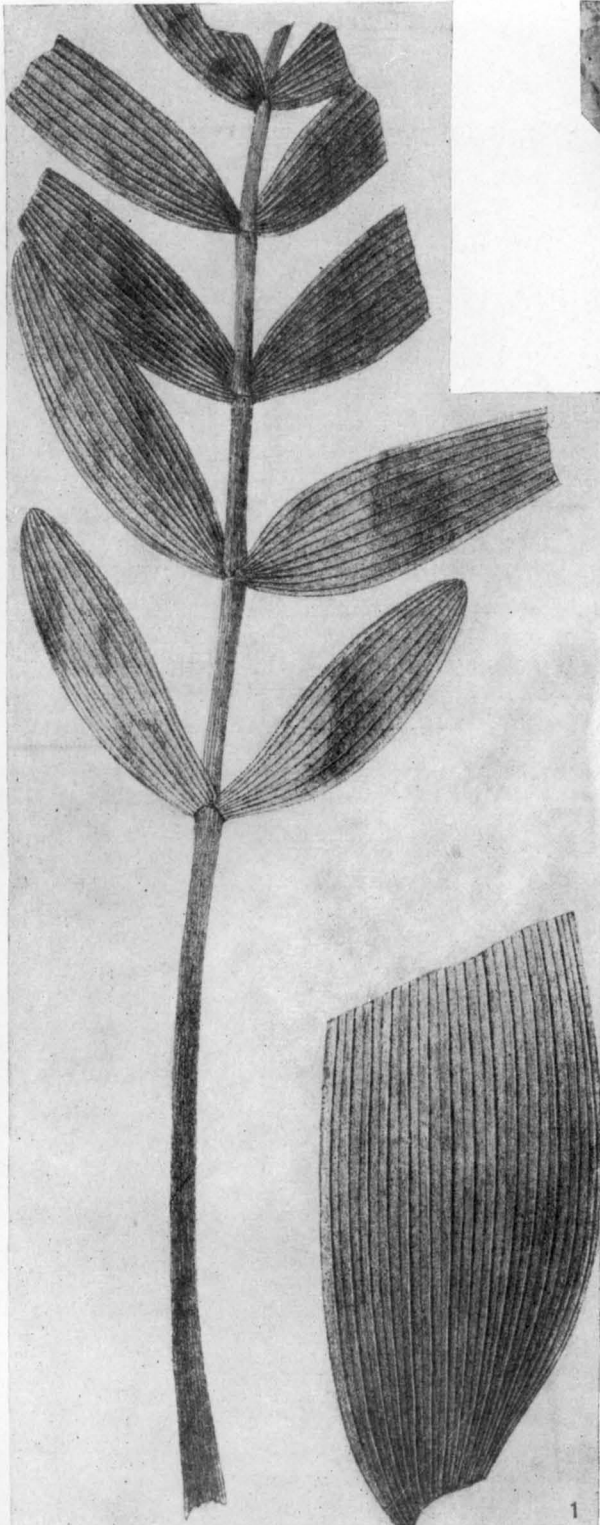




## ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ

### ТАБЛИЦА XXV

- Фиг. 1. *Schizoneura gondwanensis* Feistmantel: облиственная ветвь (справа внизу солистие  $\times 2$ ); н. пермь, Индия (Feistmantel, 1881)
- Фиг. 2. *Schizoneura gondwanensis* Feistmantel: участок облиственной ветви; н. пермь, Индия (колл. Лукновского ун-та, Индия)
- Фиг. 3. *Eviostachya hoegi* Stockmans: стробил; в. девон, Казахстан (колл. М. А. Сенкевич)

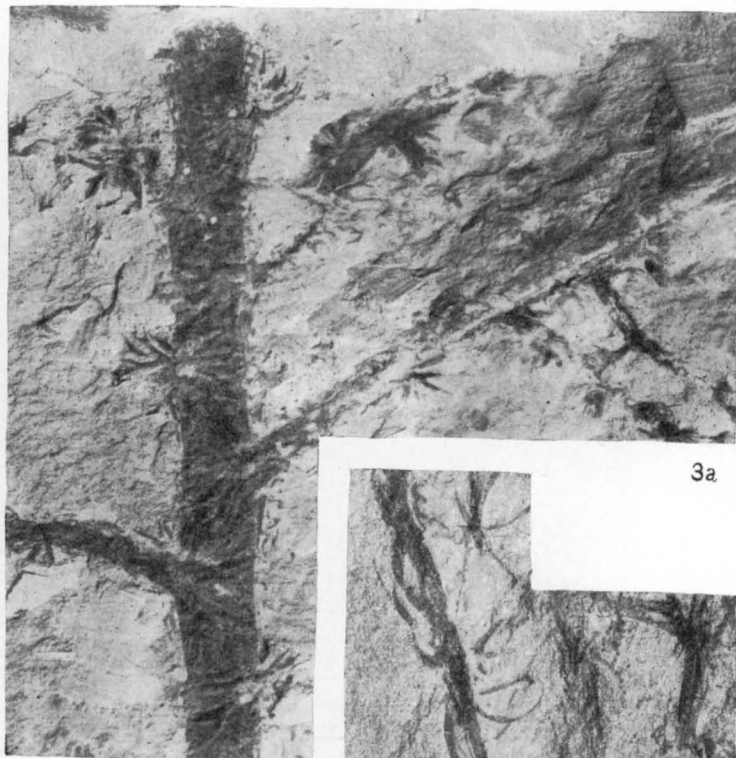


## ПАПОРОТНИКИ

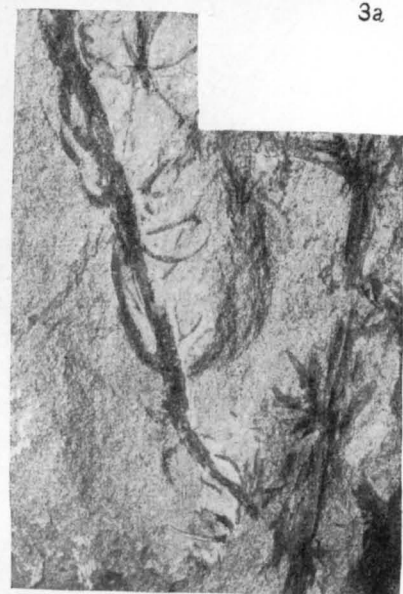
### ТАБЛИЦА XXVI

- Фиг. 1,2. *Rhacophyton incertum* (Dawson) Kräusel et Weyland: спорофиллы и отдельные спорангии: 1 —  $\times 3$ ; 2 —  $\times 10$ ; в. девон, США, 3. Вирджиния (Kräusel et Weyland, 1941)
- Фиг. 3,4. *Chacassopteris concinna* Radczenko: 3а — голотип, намюр, правый берег р. Томи у г. Томска; 3б — побег,  $\times 2$ ; намюр (острогская свита), Кузбасс, р. Чесноковка у с. Верхотомского (колл. Г. П. Радченко). 4 — микроспора, извлеченная из спорангия,  $\times 550$ ; намюр (сохкельская свита), Минусинский бассейн (колл. Г. П. Радченко)
- Фиг. 5,6. *Pietzschia schulleri* Gothan: 5 — наружный вид минерализованного стволика. 6 — поперечный разрез через ствол; крестиками отмечены внутренние проводящие пучки в древесине,  $\times 4$ ; в. девон, Германия, Саксония (Gothan, 1927)
- Фиг. 7,8. *Protopteridium minutum* Halle: спороносные органы,  $\times 4$ . Н. девон по А. Р. Ананьеву; низы ср. девона по Г. П. Радченко, ю.-в. часть 3. Сибири, Торгашино (колл. А. Р. Ананьева)





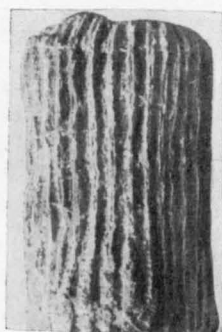
3a



3b



2



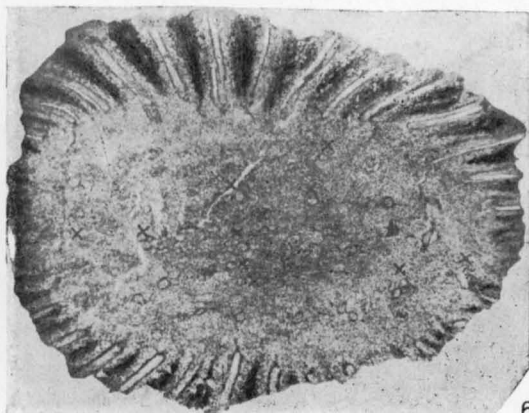
5



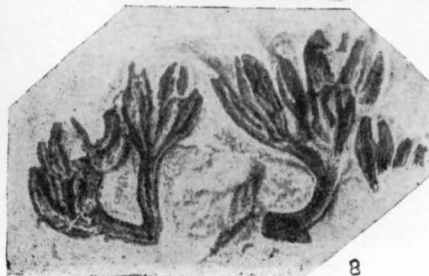
4



7



6



8



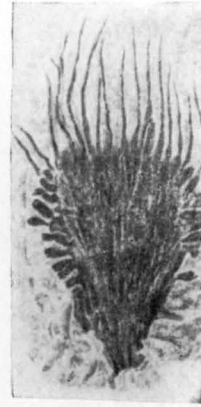
## ПАПОРОТНИКИ

### ТАБЛИЦА XXVII

- Фиг. 1—4. *Archaeopteris latifolia* Arnold: 1 — отпечатки стерильных (а) и спороносных (б) перышек и перьев *Archaeopteris* (в — перышки *Moresnetia zaleskyi* Stock),  $\times 1$ ; 2 — спороносное перышко (см. фиг. 1а),  $\times 4$ ; 3 — аномальное спороносное перышко (см. фиг. 1б),  $\times 2$ ; 4 — край предыдущего перышка со спорангиями,  $\times 5$ ; в. девон, Ленный лог, ю.-в. часть З. Сибири (колл. А. Р. Ананьева)
- Фиг. 5,6. *Chacassopteris concinna* Radczenko: участки главного стержня побега с основаниями боковых перьев, на которых расположены перья последнего порядка; намюр, окрестности Томска (колл. Г. П. Радченко)
- Фиг. 7. *Chacassopteris concinna* Radczenko: участок бокового пера; намюр (сохкельская подсвита хакасской свиты), Минусинская котловина (колл. Г. П. Радченко)
- Фиг. 8. *Chacassopteris concinna* Radczenko: верхушечная часть спороносного пера с синангиями на конце перьев последнего порядка,  $\times 3$ ; намюр, Минусинская котловина (колл. Г. П. Радченко)
- Фиг. 9. *Corynepteris sternbergii* (Ettingshausen) Kidston: участок стерильного пера, ср. карбон (свита  $C_2^4$ ), Шахтинский район, Донбасс (Новик, 1954)



1



2



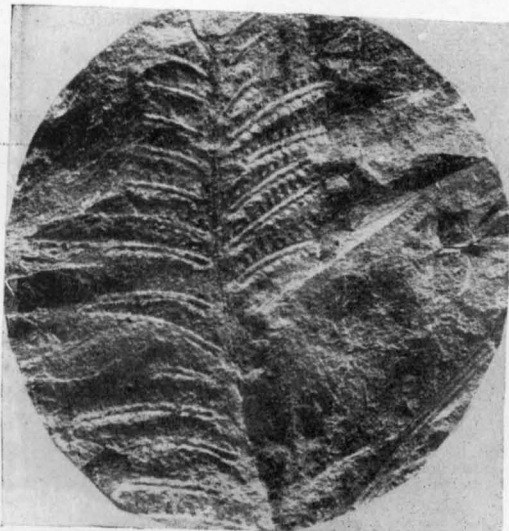
3



4



6



9



4



7



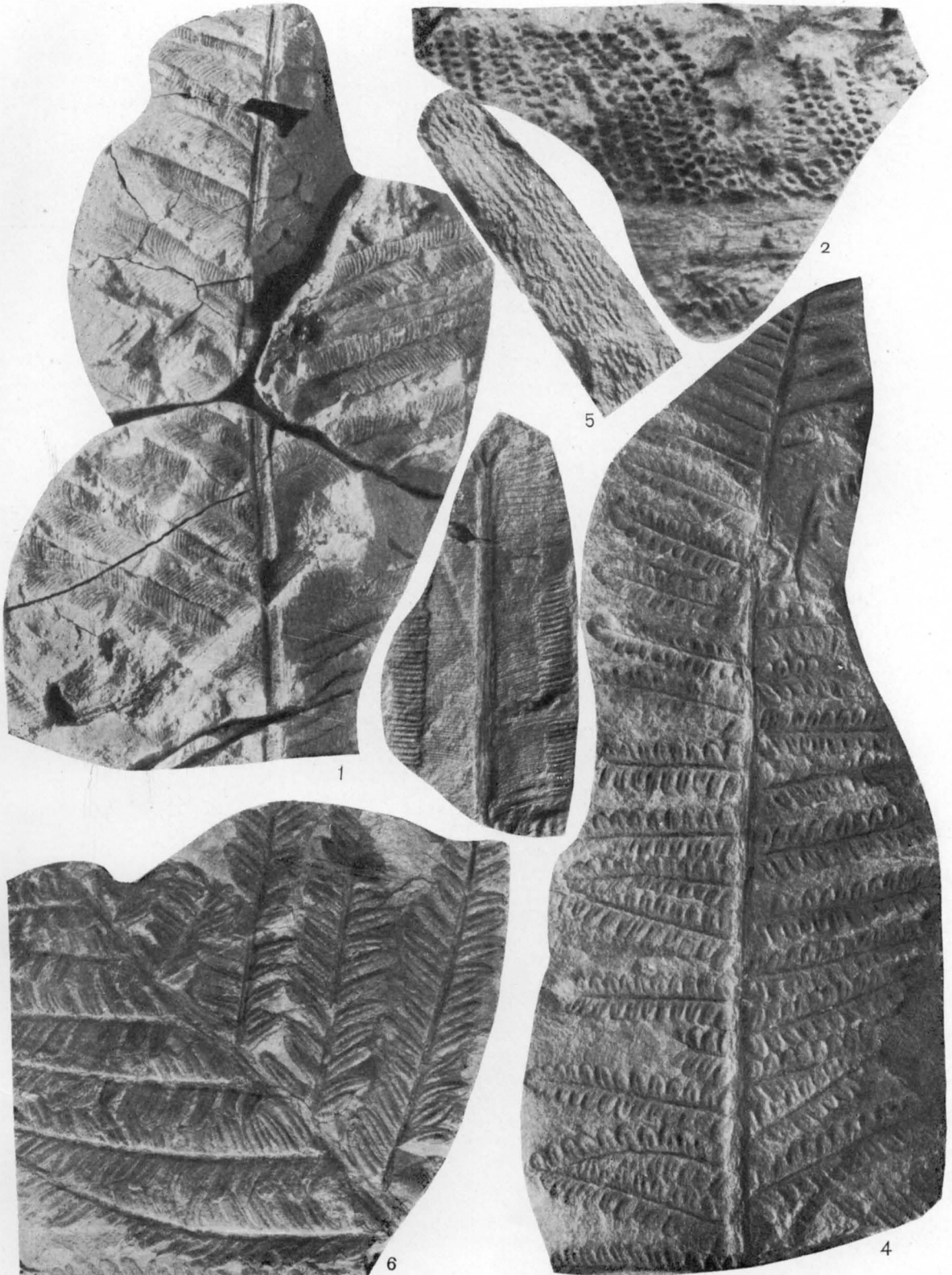
8

## ПАПОРОТНИКИ

### ТАБЛИЦА XXVIII

- Фиг. 1,2. *Danaeopsis angustipinnata* Brick 1 — отпечаток верхней поверхности листа,  $\times 3$ ; 2 — отпечаток нижней поверхности спорофилла,  $\times 3,5$ ; в. триас (курашасайская свита), басс. р. Илек (Брик, 1952)
- Фиг. 3. *Marattiopsis hoerensis* (Schimper) Thomas; н. юра, Ю. Фергана (колл. М. И. Брик)
- Фиг. 4. *Asterotheca cyathea* (Schlotheim) Zeiller; в. карбон ( $C_3^1$ ), Белокалитвенский р-н, Донбасс (Новик, 1954)
- Фиг. 5. *Asterotheca arborescens* (Schlotheim) Zeiller: спороносное перо,  $\times 2$ ; в. карбон ( $C_3^2$ ), центральный район, Донбасс (Новик, 1952)
- Фиг. 6. *Acithea polymorpha* (Brongniart) Schimper.; в. карбон, Теберда, С. Кавказ (колл. Е. О. Новик)



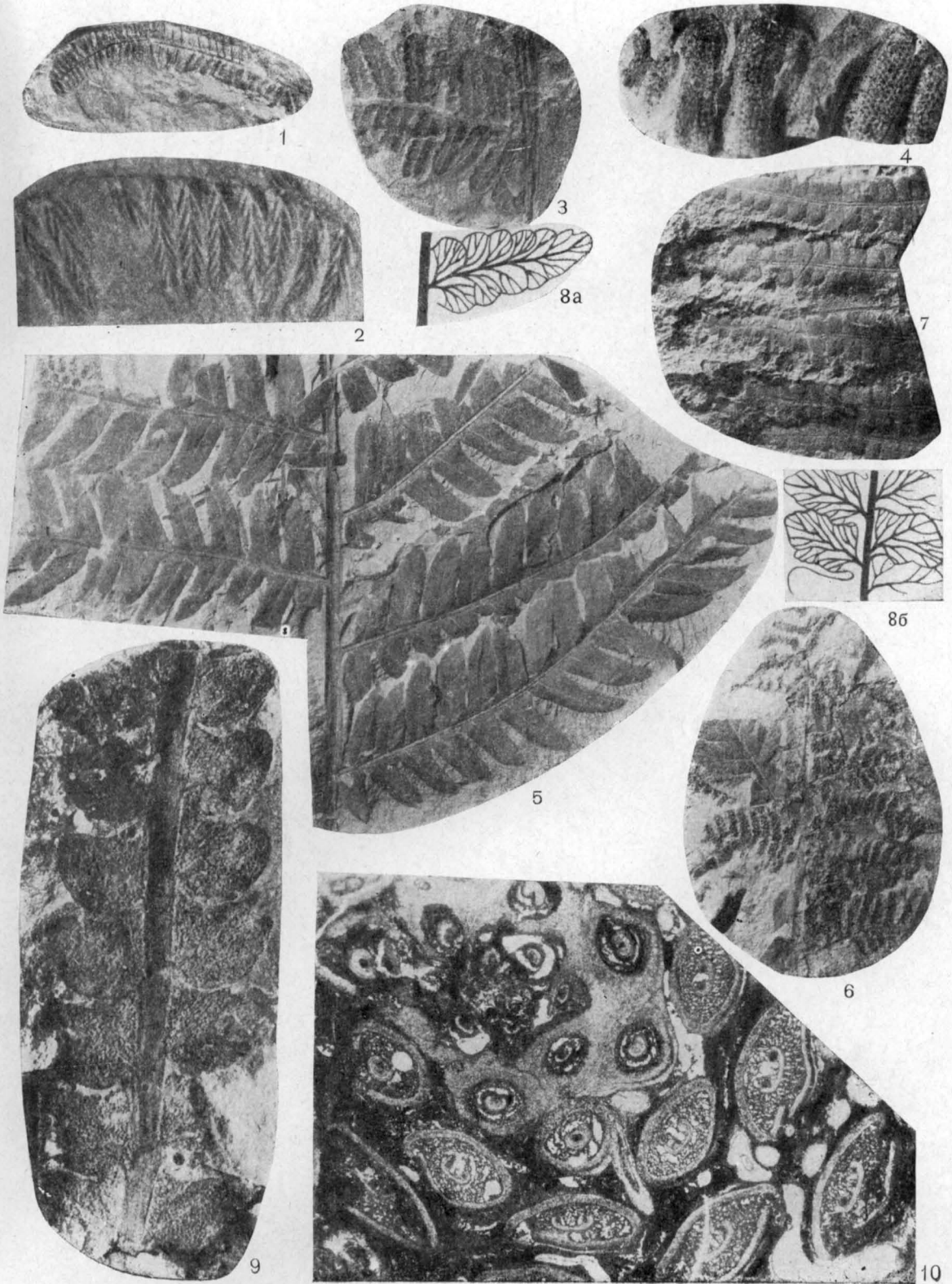




## ПАПОРОТНИКИ

### ТАБЛИЦА ХХІХ

- Фиг. 1,2. *Ptychocarpus feminaeformis* (Schlotheim) Zeiller: 1 — перо, в. карбон, Теберда, С. Кавказ (колл. Е. О. Новик), 2 — перо,  $\times 2$ ; в. карбон, С. Кавказ, басс. р. Белой (Залесский, 1934)
- Фиг. 3. *Eupecopteris bucklandii* (Brongniart) Kidst.; в. карбон (C<sub>3</sub>), Белокалитвенский район, Донбасс (Новик, 1954)
- Фиг. 4. *Bernoullia aktjubensis* Brick: отпечаток нижней поверхности участка спороносного пера (углубления соответствуют спорангиям); в. триас (курашасайская свита), басс. р. Илек, Актюбинское Приуралье (Брик, 1952)
- Фиг. 5, 6. *Osmundopsis plectophora* Harris: 5 — средняя часть стерильного листа, 6 — верхушка спороносного листа, н. юра, Харьковская обл. (колл. В. Д. Принады)
- Фиг. 7, 8. *Todites princeps* (Presl) Gothan: 7 — часть стерильного листа. 8а, 8б — перышки, различные по величине, форме и жилкованию,  $\times 3$ ; н. юра, Шураб, Ю. Фергана (Брик, 1937)
- Фиг. 9. *Todites roessertii* (Zeiller): спороносное перо, нижняя поверхность,  $\times 3$ ; в. триас, Актюбинское Приуралье (колл. М. И. Брик)
- Фиг. 10. *Osmundites tuhajkuensis* Рупада: поперечный разрез,  $\times 3$ ; в. триас, г. Копейск, В. Урал (колл. В. Д. Принады)



## ПАПОРОТНИКИ

### ТАБЛИЦА XXX

- Фиг. 1. *Dactylothea plumosa* (Artis) Zeiller: перо; ср. карбон (C<sub>2</sub><sup>6</sup>), Макеевский район, Донбасс (Новик, 1952)
- Фиг. 2. *Senftenbergia pennaeformis* (Brongniart) Stur: часть листа; ср. карбон (вестфал), Англия (Kidston, 1923)
- Фиг. 3, 4. *Klukia exilis* (Phillips) Raciborski: 3 — стерильные перья. 4 — спороносный лист, × 2; н. юра, В. Фергана (колл. Н. Д. Василевской)
- Фиг. 5, 6. *Ruffordia bochaica* Рупада: 5 — верхняя часть стерильного листа. 6 — основание стерильного листа.
- Фиг. 7. *Ruffordia goeppertii* (Dunker) Seward. Спороносный лист; н. мел, Приморье, д. Константиновка (Halle, 1922)
- Фиг. 8. *Gleichenia zippei* (Corda) Heer. Спороносное перо. × 2; ср. альб, Западный Казахстан, Чушкакульский кряж (Вахрамеев, 1952)



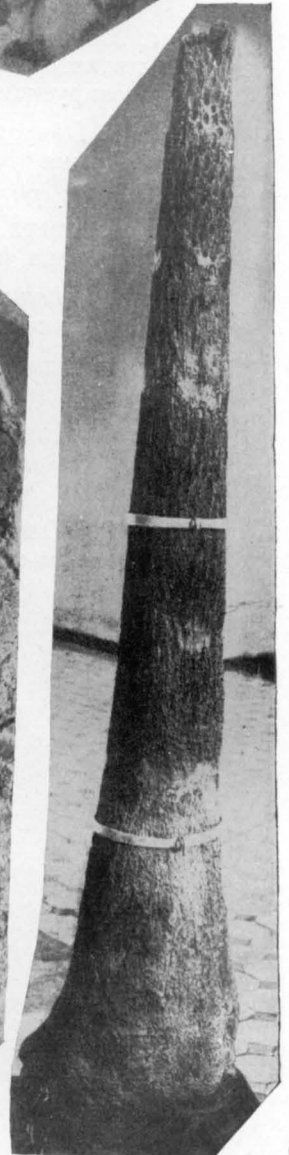
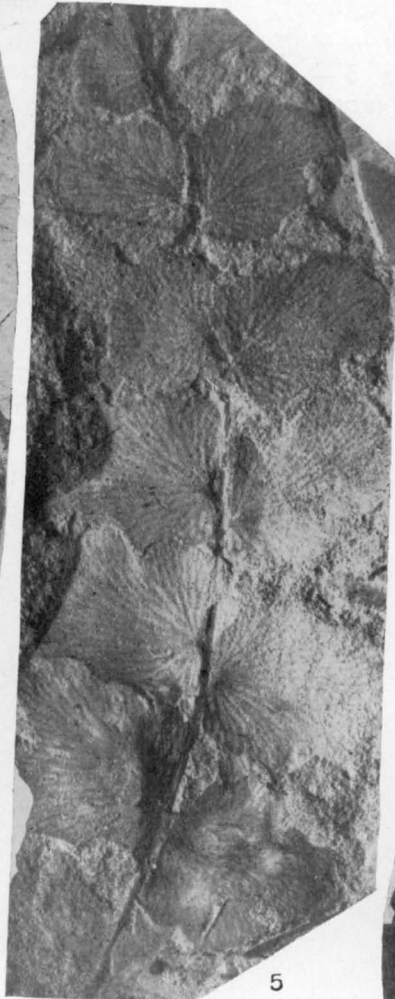
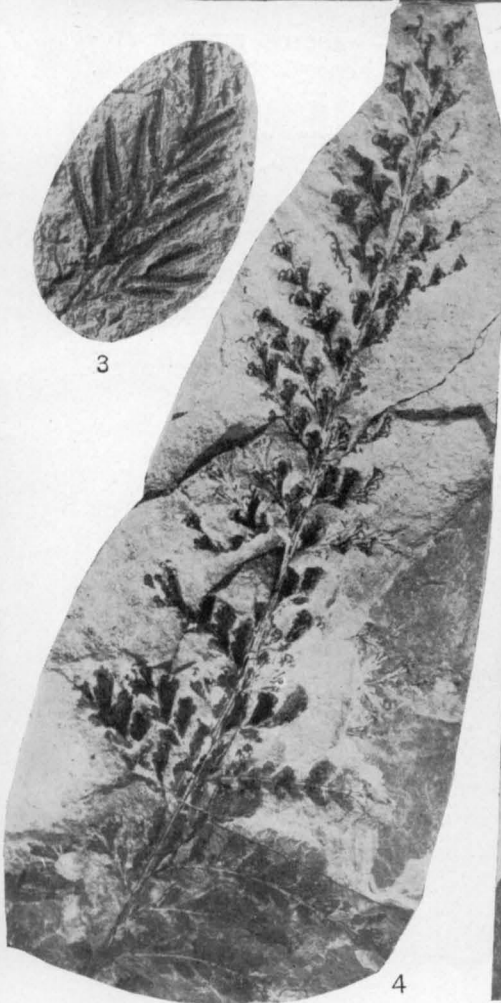
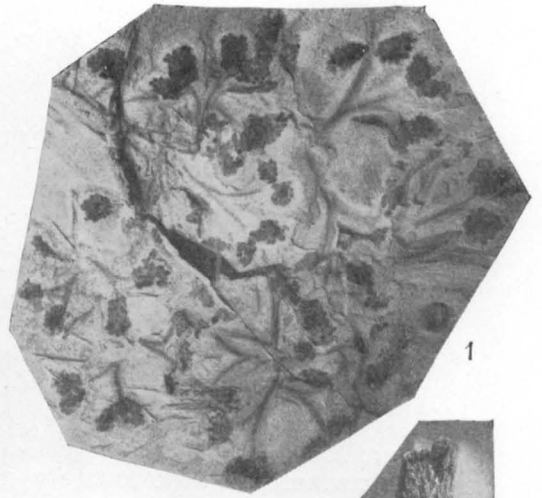




## ПАПОРОТНИКИ

### ТАБЛИЦА XXXI

- Фиг. 1. *Hymenophyllites macrosporangiatas* Vachrameev: голотип; сорусы расположены на окончаниях дихотомически рассеченных листьев; заметны покрывальца, окружающие сорусы; ср. альб, Чушкакульская антиклиналь, З. Казахстан (Вахрамеев, 1952)
- Фиг. 2—3. *Stachypteris elongata* Turutanova: 2 — фрагмент листа. 3 — спороносное перо; в. юра, пос. Галкино, Каратау (Турутанова, 1929, 1930)
- Фиг. 4. *Coniopteris nympharum* Heer: спороносное перо,  $\times \frac{2}{3}$ ; н. мел, нижнее течение р. Алдан (колл. В. А. Вахрамеева)
- Фиг. 5. *Protopteris sewardii* Zalessky: окаменелый ствол,  $\times \frac{1}{10}$ ; в. юра, Ундоры, Поволжье (Залесский, 1930)
- Фиг. 6. *Adiantopteris prigorovskii* Vachrameev: стерильное перо,  $\times 3$ ; ср. альб, Чушкакульская антиклиналь, З. Казахстан (Вахрамеев, 1952)



## ПАПОРОТНИКИ

### ТАБЛИЦА XXXII

- Фиг. 1. *Asplenium dicksonianum* Heer: окончания трех перьев, принадлежащих одному листу; в. альб, р. Кульденен-Темир, З. Казахстан (Вахрамеев, 1952)
- Фиг. 2. *Clathropteris meniscioides* Brongniart: участок верхней стороны пера на которой ясно видны прямоугольные ячейки, образованные анастомозирующими жилками, в. триас, Памир (колл. В. Д. Принады)
- Фиг. 3. *Dictyophyllum nilssonii* Nathorst: общий вид листа,  $\times 1/4$ ; рэт, Швеция (Nathorst, 1906)
- Фиг. 4—5. *Dictyophyllum acutilobum* F. Braun: 4 — участок нижней стороны пера. 5 — сорусы на нижней поверхности пера,  $\times 8,5$ ; н. лейас, Украина (колл. В. Д. Принады)
- Фиг. 6. *Thaumatopteris remauryi* (Zeiller) Oischi: участок пера с двумя перышками; н. юра, Ягман, Туркмения (Сикстель, 1953)
- Фиг. 7. *Hausmannia ussuriensis* Kryshstofovich: целый лист; в. триас, Приморье (колл. В. Д. Принады)
- Фиг. 8. *Hausmannia incisa* Rynada: спорангии с вертикальным кольцом,  $\times 20$ . мел. Верхне-Суйфунский район, Приморье (колл. В. Д. Принады)
- Фиг. 9. *Ussuriopteris rossica* Rynada: отпечаток обрывка листа с окрыленным стержнем; н. мел, Приморье (колл. В. Д. Принады)



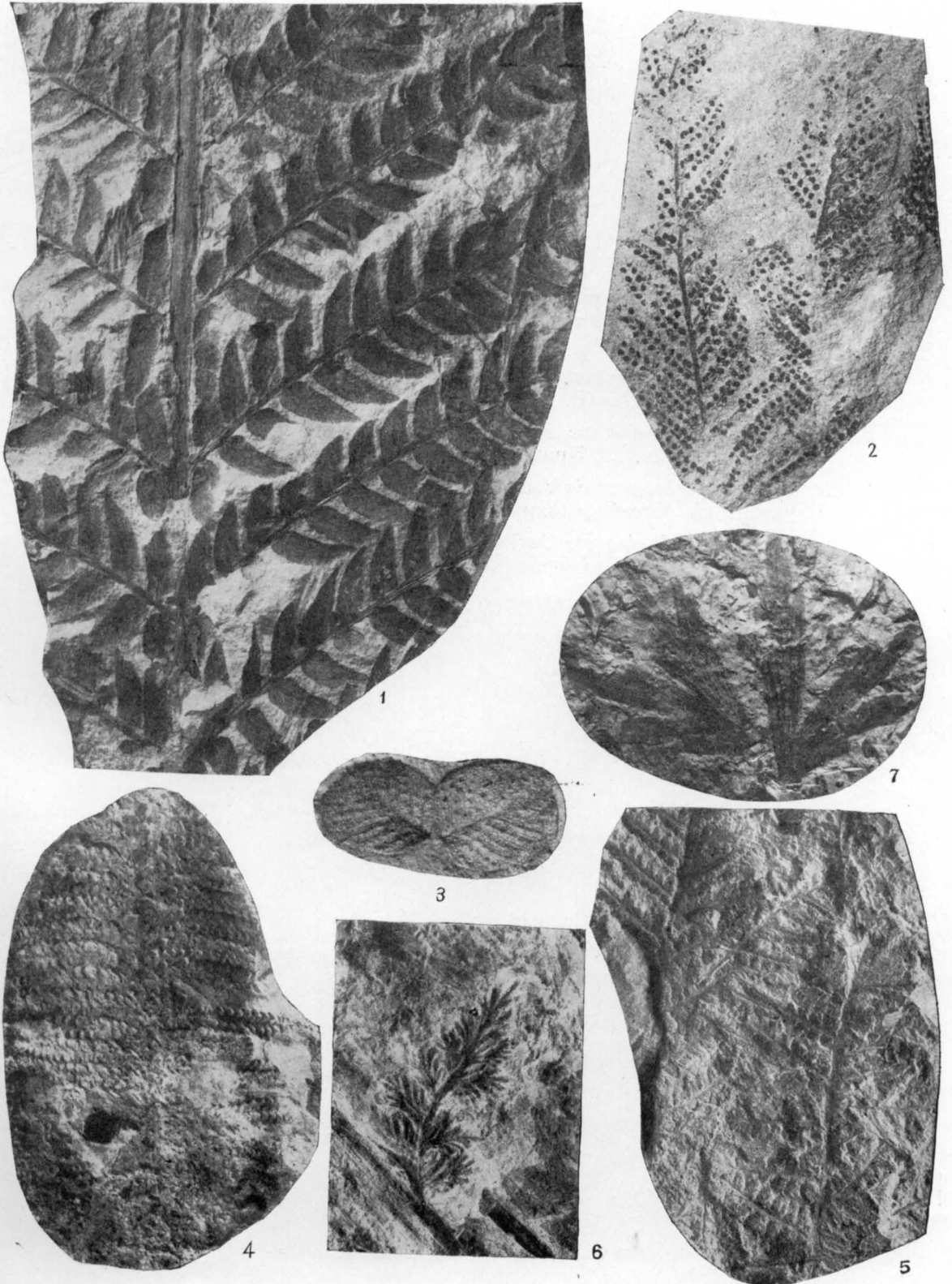




## ПАПОРОТНИКИ

### ТАБЛИЦА XXXIII

- Фиг. 1. *Raphaelia diamensis* Sew.: стерильный лист; в. юра, басс. р. Бурен (колл. В. Д. Принады)
- Фиг. 2. *Polypodites polysorus* Prunada: н. мел, Верхне-Суйфунский район, Приморье (колл. В. Д. Принады)
- Фиг. 3. *Salvinia natanella* Shar.: отпечатки листьев,  $\times 3$ ; олигоцен — миоцен близ г. Тары на р. Иртыше (колл. П. И. Дорофеева)
- Фиг. 4. *Azolla vera* Kryshstofovich:  $\times 3$ ; отпечатки побегов, олигоцен, р. Оби ниже с. Кондинского (колл. А. Н. Криштофовича)
- Фиг. 5. *Renaultia chaerophylloides* (Brongniart) Zeiller: обрывки перьев. ср. карбон ( $C_2^3$ ), Центральный район, Донбасс (Новик, 1952)
- Фиг. 6. *Zeilleria avoldensis* (Stur) Kidst.,  $\times 2$ : перо, ср. карбон ( $C_2^6$ ), Донбасс (Новик, 1952)
- Фиг. 7. *Chiropteris* sp.: лист, н. лейас, с. Райское, Украина (колл. Ф. А. Станиславского)



## ПАПОРОТНИКИ

### ТАБЛИЦА XXXIV

- Фиг. 1. *Cladotheca kazachstanica* Markovitch et Faddeewa: спороносное перо,  $\times 2$ ; ср. юра, Орский грабен, Ю. Урал (Е. М. Маркович и И. З. Фаддеева, 1960)
- Фиг. 2. *Disorus nimakanensis* Vachrameev: спороносные перья,  $\times 1$ ; н. мел, Буреинский бассейн (В. А. Вахрамеев и М. П. Долуденко, 1961)
- Фиг. 3. *Phlebopteris dunkeri* Schenk: спороносное перо,  $\times 1$ ; н. мел (Суйфунский бассейн, Ю. Приморье (колл. В. А. Вахрамеева)
- Фиг. 4. *Eboracia kataevensis* Vachrameev: спороносные перья,  $\times 2$ ; в. юра, Буреинский бассейн (Вахрамеев и Долуденко, 1961)
- Фиг. 5. *Onychiopsis elongata* Geuyer: стерильное перо,  $\times 2$ ; н. мел, Суйфунский бассейн, Ю. Приморье (колл. В. А. Вахрамеева)

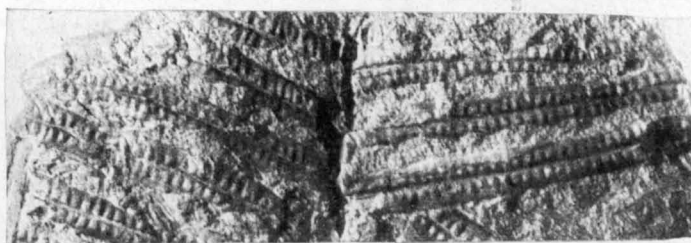




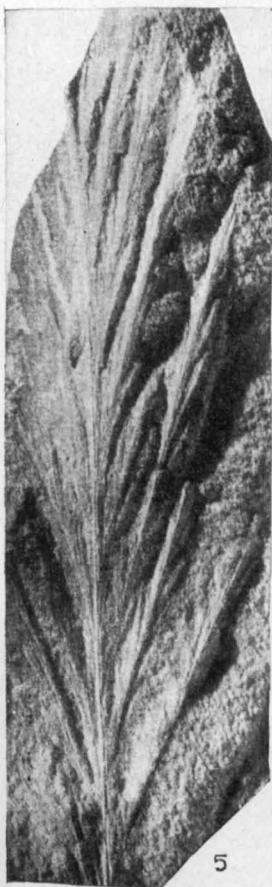
1



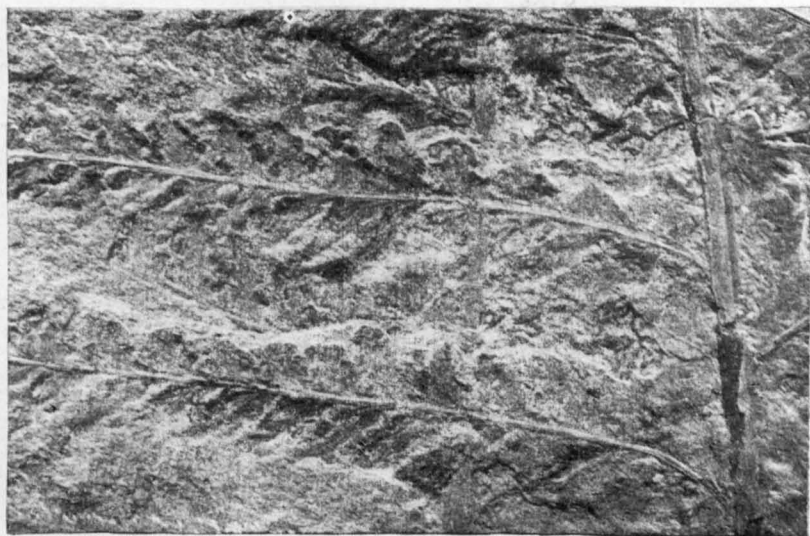
2



3



5



4





АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ  
СИСТЕМАТИЧЕСКИХ НАЗВАНИЙ  
ВОДОРΟΣЛЕЙ  
И ВЫСШИХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ

Названия типов, классов, подклассов, порядков и подпорядков выделены полужирным шрифтом; названия семейств и подсемейств — прямым; названия родов и подродов — курсивом; номера страниц, где даны описания систематических групп или родов, — курсивом; синонимы и прочие недействительные названия, упоминаемые в книге, особо не выделены.

- Abacella* 205  
*Abacodendron* 417, 427, **439**  
*Abakaniella* 27  
*Acanthodiscus* **117**, 121  
*Acanthoica* 154  
*Acetabularia* 208  
*Acetabularieae* 201, **215**  
*Achnanthaceae* 73, **131**  
*Achnanthes* **132**  
*Achnanthidium* 132  
*Acicularia* 202, **215**  
*Aciculella* 221  
*Acithea* 538, 563, **565**, 567, 569, 610  
*Aclostochara* 225  
*Aclistochareae* 229, 235  
*Aclistocharioideae* 231  
*Acotyledones* 416  
*Acrocladium* 403  
*Acrostichum* 541, 570, **585**, 586  
*Actinella* 84, 86, **129**  
*Actiniscaea* 161  
*Actiniscus* 160  
*Actinocyclus* 56, 81, 86, **102**  
*Actinodiscaceae* 73, **99**  
*Actinodiscus* 102  
*Actinophycus* 44, 45, **49**  
*Actinoporella* 201, **213**  
*Actinoptychus* 65, 79, 81, 86, **99**  
*Adiantites* 586, 588  
*Adiantopteris* 585, **586**, 588  
*Adiantum* 588  
*Agathidia* 31, 34  
*Ahnfeltia* 259  
*Akrogynineae* **366**  
*Aldanophyton* 319, 334, **339**, 426  
*Alethopteris* 527  
*Algacites* 27  
*Algae* 23, 164  
*Algites* 27  
*Algomycetes* 23, 24  
*Alloiopteris* 555, 556; **557**  
*Alsophila* 529, 588  
*Alsophilina* 588  
*Amblystegiaceae* **401**  
*Amblystegium* **401**  
*Amgaella* 219  
*Amgaelleae* 201, **219**  
*Amicus* 201, **221**  
*Amphicampa* 84, 129  
*Amphidinium* **182**  
*Amphipleura* **133**  
*Amphiprora* 137, **139**  
*Amphiroa* 243, 246, 248, 249, 250, 251, **256**
- Amphora* 86, 87, **140**  
*Anabaenaceae* 30  
*Anachopteris* 538  
*Anachoropteridaceae* 528, 538, 553  
*Anachoropteroideae* 528  
*Anacrogynineae* **364**  
*Anaraphideae* 72  
*Anarthrocanna* 476  
*Anatolipora* 221  
*Anaulaceae* 73, **113**  
*Anaulus* **113**  
*Anchicodium* 206  
*Andreaea* 381  
*Andreaobrya* 374, 379, **380**  
*Anemia* **574**  
*Aneurophytaceae* 544, **545**  
*Aneurophytales* 322, 544  
*Aneurophyton* 321, 322, 330, 538, 542, 543, 544, **545**  
*Angarodendron* 417, **436**  
*Angarolaminariopsis* **191**, 320, 323  
*Angiopteridae* 563  
*Angiopteridium* 564  
*Angiopteris* 535, 563, **564**  
*Angiospermae* 526  
*Anisopteris* 559  
*Annellus* 99  
*Annularia* 331, 474, 477, 478, 485, 493, 513, 514, **517**, 518, 521  
*Annulariopsis* 477, 478, 485, 486, **521**  
*Annularites* 478, 518  
*Anomalochara* 234, **237**  
*Anomodon* 350, **400**  
*Anomooneis* 83, 84, 87, **135**  
*Anomopteris* 527, 572  
*Anomorrhoea* **572**  
*Anorthoneis* **131**  
*Anthoceros* 357, 359, **360**  
*Anthocerotaceae* **360**  
*Anthocerotae* 347, 360  
*Anthocerotales* 352, **360**  
*Anthophyta* 27  
*Antracoporella* 201, 208, **211**  
*Aphanocapsites* 31, 45, **46**  
*Aphlebia* 563  
*Aphlebiopteris* 542  
*Aphylopteris* 320, 321, 334, **336**, 337  
*Apidium* 208, 221  
*Aplozia* 368  
*Arabicodium* 206  
*Arachnoidiscus* **99**  
*Arachnoxylon* 322  
*Araphinales* 60, 66, 73, 74, 76, **122**
- Archaeocalamites* 475, 505  
*Archaeocladus* 221  
*Archaeomnium* 411  
*Archaeolithothamninae* 250  
*Archaeolithophyllum* 249  
*Archaeolithothamnium* 244, 246, 248, 249, 250, 251, **253**, 256  
*Archaeopteridales* 538, **558**  
*Archaeopteris* 316, 336, 538, 542, 544, **558**  
*Archaeosigillaria* 417, 425, 463, **465**  
*Archaeosigillariopsis* 469  
*Archaeothris* 34  
*Archamphiroa* 250  
*Arkhangelskiella* 154, **156**  
*Arpexylon* 555  
*Arthrocardia* 249, 250, 256  
*Arthrodendron* 518  
*Arthropitys* 518  
*Arthropsidea* **473**, 479, 480, 482, 484, 485, 486, 487, 488, 489, 491, 493, 494  
*Arthrostigma* 316, 430  
*Articulata* 477, 478, 479  
*Articulatae* 479  
*Articulatinaeae* 479  
*Askisiella*, 334, **336**  
*Asolanus* 416, 463, **469**  
*Aspidiaceae* 540, **590**  
*Aspidiaria* 447, **448**  
*Aspidium* 590  
*Asplenites* 558  
*Asplenium* **590**  
*Asterionella* 128  
*Asterocalamitales* 480, 483, 487, 490, 491, 492, 493, **505**, 511  
*Asterocalamitaceae* 478, 479, 490, 491, **505**, 511  
*Asterocalamites* 475, 476, 478, 483, 485, 487, 488, 490, **505**, 507, 512, 514  
*Asterocalamitopsis* 486, 489, **497**  
*Asterolampra* 81, **101**  
*Asteromphalus* 81, 86, **101**  
*Asterophyllaceae* 474  
*Asterophyllites* 473, 474, 485, 493, 513, 514, **517**  
*Asteropteridae* 553  
*Asterotheca* 538, 563, **565**, 567, 569, 610  
*Asteroxylaceae* 318, 319, **330**  
*Asteroxylon* 316, 317, 318, 321, 322, 323, **331**, 336, 418, 420, 422, 426



- Atopochara* 234, **237**  
*Atractyllopsis* 221  
*Atrichum* **381**  
*Aulacodiscus* 65, 79, **102**  
*Aulis* 56, 79, **102**, 105  
*Aulonorphineae* 72, 73, 77, **142**,  
 146  
 Autophyllaceae 491, 513, **518**  
*Autophyllites* 476, 487, 491, **519**  
*Aurainvilleopsis* 206  
*Azolla* 536, 537, **600**  
 Azollaceae 541, **600**  
*Azonotrilites* 488, 505, 508, 511
- Bacculinus* 155  
*Bactia* **410**  
*Bacillaria* 67, 128, 136, **145**  
*Bacillariales* 178  
*Bacillariophyceae* 73  
*Bacillariophyta* 23, 27, **55**, 73  
*Bacteriastrum* 81, 86  
*Bacterosira* 61, 81, **106**  
*Baiera* 574  
*Bajdaievia* **410**  
*Bangiales* 245  
*Bangioidae* 249, **252**  
*Baragwanathia* 320, 322, 339, 417,  
 420, 422, 423, **430**  
*Baragwanathiales* 322, 334, 420, 421,  
 422, 425, 426, 427, **430**  
*Barakaria* **610**  
*Barbula* **387**  
*Barinophyton* 322, 327, **336**  
*Barrandeina* 321, 334, 337, 339,  
 340, 416, 463, **465**  
*Barrandeinaceae* 334  
*Barrandeinopsis* 337  
*Barsassia* 325, 334, **336**  
*Bartramiaceae* **391**, 393  
*Batrachospermum* 244  
*Baxteria* 115  
*Baxteriopsis* 115  
*Bechera* 474  
*Belonophyllum* 417, 443, 447, **448**  
*Belzungia* 221  
*Benetorus* 102  
*Beresella* 199, **217**  
*Bereselleae* 201, **217**  
*Bergeria* 436, 443, **447**, 454  
*Bernoullia* 538, 563, **567**  
*Bevocastria* 30, 44, 45, **49**  
*Bicorium* 250, **254**  
*Biddulphia* 60, 81, 86, **109**, 113  
*Biddulphiaceae* 73, **107**  
*Biddulphiales* 73, **106**  
*Blasaria* 321, 417, 463, **465**  
*Blasia* 366  
*Blastodinales* 174  
*Blechnum* **590**  
*Blepharocysta* 185  
*Blyttia* 366  
*Boegendorfia* 489, 490, 496, **503**  
*Bogutschanophycus* 262  
*Bornetella* 208, 221  
*Bornia* 474  
*Bothrodendraceae* 424, 425, 427,  
 443, **454**  
*Bothrodendron* 415, 421, 423, 425, 439,  
**454**, 467  
*Bothrostrobos* 454  
*Botomella* 50
- Botrychium* 539, 560, **561**  
 Botryococcaceae 193, 194, **195**  
*Botryococcus* 30, 35, 193, 194  
 Botryopteridaceae 528, 538, 553  
 Botryopteroideae 528  
*Boueina* 204, 206  
*Boweria* **601**  
*Bowmanites* 476, 497, **499**  
*Braarudosphaera* 155, **160**  
*Braarudosphaeridaceae* 155, **160**  
*Brachiolithus* 155  
 Brachiosphaeraceae 155  
*Brachychara* 229  
*Brachydactylus* 30, 34  
 Brachytheciaceae **404**  
*Brachythecium* 350, **404**  
*Brevichara* 232, 235, 240  
 Brevichareae 235  
*Briardina* 221  
*Brightwellia* **98**  
*Bröckella* 221  
*Bröggeria* 320, 321, **339**  
*Bruckmannia* 474  
*Brunia* 102  
 Bryaceae **389**  
*Bryales* 344, 346  
*Bryophyta* 27  
*Bryopsida* 324, **344**, 347, 351, 352  
*Bryotrichum* 382  
*Bryum* **389**  
*Bucculinus* 155  
*Bucheria* 320, 323, **328**, 333  
*Buthograptus* 222
- Caenodendraceae 423, 424, 427, 433  
**438**, 439  
*Caenodendron* 417, 419, 427, **438**  
*Caespitella* 23  
 Calamariaceae 477, 479  
*Calamariales* 474, 476, 477  
*Calamariophyllum* 478  
 Calamitaceae 478, 487, 491, **513**, 518  
*Calamites* 473, 474, 475, 478, 481,  
 485, 487, 488, 491, 496, 505, 513,  
**514**, 517  
*Calamitina* 475, 514  
*Calamocladus* 476  
*Calamodendron* 474, 518  
 Calamophytaceae 477, 478  
*Calamophyton* 321, 477, 480, 482,  
 484, 486, 489, 491, 493, **494**  
*Calamopora* 213  
*Calamostachys* 475, 476, 487, 488,  
 493, 513, 514, 517, **518**  
*Calcidiscus* 154  
 Calciodinellidae 172, 182  
*Calciodinellum* 177  
*Calcifolium* 199, 202, **204**  
*Calcigonellum* 177  
 Calciodiniaceae 177  
*Calcisphaera* 236  
*Caliptrosphaera* 154  
*Caliptrosphaerites* 155, **157**  
*Calliargon* 346, 350, **403**  
*Calliargonella* 350, **403**  
*Callisphenus* 221  
*Callithamnopsis* 222  
*Callixylon* 334, 336  
*Caloneis* 86, **137**  
*Calpodexylon* 422  
*Calyptrolithus* 154
- Cambroporella* **219**  
 Cambroporelleae 201, **219**  
 Camptopterideae **594**, 606  
*Camptopteris* **594**  
*Campyllum* **401**  
*Campylodiscus* 86, **146**  
*Campyloneis* **131**  
*Campylosira* **116**  
*Cannopilus* 165, **169**  
*Carinatus* 514  
*Carpolithes* 416, 463  
*Catena* **221**  
*Catellaria* **217**  
*Cateniphycus* 201, **221**  
*Catharinaea* 381  
 Caulopteridaceae 563  
*Caulopteris* 538, 563, **568**, 569  
*Cayeuxia* 51  
*Celluloxylon* 190  
*Centrales* 73, 74, 75, 113  
*Centricae* 60, 61, 62, 64, 66, 72, 73,  
 74, 78, 79, 81, 91, 117, 120  
*Centroporus* 102  
*Cephalopteris* 544, 547, 558  
*Cephalotheca* 544, 547  
 Ceramiaeae 245  
*Ceramiales* 249, 252, 259  
*Cerataulus* **109**  
 Ceratidae 185  
*Ceratiopsis* **181**  
*Ceratium* 178, 185  
 Ceratocorydae 185  
*Ceratocorys* 185  
*Ceratolithus* 155  
*Ceratoneis* 86, **127**, 128  
*Ceratopteris* **586**  
*Cerodinium* **181**  
*Chabakovia* **261**  
*Chacassopteris* 542, **557**  
 Chaetoceraceae 73, **106**  
*Chaetoceros* 81, 86, **106**, 107, 116  
*Chaetocladus* 222  
*Chaetolithon* 249  
*Chaetomorpha* 26  
*Chaetophorales* 22  
*Chalmasia* 221  
*Chamaesiphoneae* 35  
*Chara* 224, 225, 226, 227, 229, 231,  
 232, 234, 235, 236, **239**  
 Characeae 225, 226, 231, 232, 234,  
**239**  
*Characeites* 225, 240  
*Characias* 237  
*Charales* 231, 234, 235, **237**  
*Charaxis* 240  
 Chareae 23, 225, 234, **239**  
*Charites* 232, 235, **240**  
*Charophyceae* 225  
*Charophyta* 23, 27, **224**, 225  
*Charopsis* 237  
*Chasea* 121  
*Chasmatopteris* 528, 569, **572**  
*Cheilanthus* 586  
*Cheiropleuria* **597**  
 Cheirostrobaceae 476, 478, 479, 488,  
 490, 491, 496, **503**  
*Cheirostrobales* 479  
*Cheirostrobineae* 478  
*Cheirostrobos* 476, 478, 486, 488,  
 490, **503**  
*Chelepteris* 572  
*Chiropteris* 560, **604**

*Chlorellopsis* 30, 260  
 Chlorococcaceae 199  
**Chloromonadinae** 27  
**Chlorophyceae** 22, 23  
**Chlorophyta** 23, 27, 29, 35, 193, 198, 199, 224  
*Chondrus* 26  
*Chorda* 22  
**Chordatiales** 188  
*Chordites* 188  
*Choreonema* 249  
*Chovanella* 229, 231, 235, **240**  
*Christensenia* 563  
**Chroococcaceae** 34, 35, 45  
**Chroococcales** 45  
**Chrysocapsineae** 152  
*Chrysohypnum* 401  
**Chrysomonadales** 152  
**Chrysomonadeae** 27  
**Chrysomonadineae** 27, **152**  
**Chrysomonadines** 164  
**Chrysophaerineae** 152  
**Chrysophyceae** 164  
**Chrysophyta** 23, 27, 73, **152**, 164  
*Chrysotheca* 374  
**Chrysothrichineae** 152  
*Cingularia* 475, 485, 513, 518  
*Cirriphyllum* 350, **405**  
*Cladiscothallus* 34, 193, 194, **196**  
**Cladocera** 178  
*Cladogramma* 116, **120**  
*Cladophlebidium* 604, **605**, 606  
*Cladophlebis* 531, 537, 539, 569, 570, 584, 585, 590, **604**, 606  
*Cladophora* 26  
**Cladophorales** 23  
*Cladophorites* 30  
*Cladoporella* 23  
*Cladotheca* **570**  
 Cladoxylaceae **551**  
**Cladoxylales** 538, **551**  
*Cladoxylon* 321, 322, 538, **551**  
*Clapodium* 349, **400**  
*Clasmatodon* **398**  
*Clathraria* 457, **459**  
*Clathrariae* 415  
*Clathrium* **169**  
*Clathropteris* 527, **594**  
*Clathropyxidella* **169**  
*Clavaphysoporella* 221  
*Clavaporella* 221  
*Clavator* 225, 226, 234, 235, **237**  
 Clavatoraceae 225, 231, 234, **237**  
*Clavatorites* 232, 234, **237**  
*Clavicula* 79, **116**  
*Clavularia* 116  
*Clepsydropsis* 551  
 Clepsydraceae 528, 544  
*Climacium* 350  
*Climacosphenia* **123**  
*Clypeina* 221  
*Coactilum* 44, 45, **49**  
 Coccobactreaceae **45**  
 Cocolithaceae 154, **157**; 159  
*Coccolithophora* 157  
**Coccolithophorales** **152**, 153  
**Coccolithophoridae** 27  
*Coccolithus* 153, 154, **157**  
*Cocconeis* 76, 86, 131, **132**, 146  
*Coccosphaera* 157  
 Codiaceae 199, 201, **202**  
*Codonophytum* 481

*Coeloceratioides* 213  
*Coelosphaeridium* 201, 202, 208, **212**  
*Coelosporella* 221  
**Coenopteridiales** 538, 552  
 Coenopteridineae 528  
*Collenia* 40, 41  
*Colpedoxylon* 431  
*Comia* 259  
*Compositus* 78, **101**  
*Conferva* 109, **123**, 133  
*Confervites* 29  
**Conjugatae** 23, 199  
*Conipora* 221  
*Coniopteris* 531, 533, 535, 540, **584**, 595, 606  
*Conophyton* 37, 40, 41, 42  
*Consinocodium* 206  
*Convallaria* 474  
*Convallarites* 474  
*Cooksonia* 320, 325, **327**  
*Corallina* 242, 243, 248, 249, 250, **254**, 256  
 Corallinaceae 243, 245, 248, 249, 250, 251, **252**  
 Corallinae 246, 248, 249, 250  
*Corallinites* 244  
 Corallinoideae 247, 249, **254**  
*Corbisema* 164, 165, **167**  
*Corethron* 81, 86  
*Corinna* 111  
*Corisphaera* 154  
*Cornua* 164, 165, **167**  
*Corona* **102**  
*Corsinia* 363  
*Corynepteris* 538, **555**, 556  
*Coryncphyllites* **512**  
 Coscinodiscaceae 73, **91**  
*Coscinodiscus* 56, 61, 74, 79, 81, 82, 86, 94, **98**, 106  
*Coscosira* 81  
*Cosmidiscus* 81, **94**  
**Cotyledones** 416  
*Craspedodiscus* 79, 86, **98**  
*Craspedoporus* 105  
 Cratoneuraceae **401**  
*Cratoneuron* 350, **401**  
*Cribosphaera* 156  
*Cribrosphaerella* 155, **156**  
*Crinalium* 51  
*Cristatella* 225  
*Croftiella* 232, 235, 240  
*Cruciatus* 514  
 Cruoriaceae 256  
*Crustella* 40  
*Cryptarchaedinium* 185  
**Cryptogames** 416  
**Cryptonemiales** 22, 249, **252**  
**Cryptomonodinae** 27  
**Cryptophyceae** 171  
*Cryptoxylon* 190  
*Cryptozoon* 40, 41  
*Ctenidium* 350, **407**  
*Ctenidodinium* 177, 185  
*Culcita* 540  
**Cyanophyceae** 44, 178  
**Cyanophyta** 23, 27, **29**, 30, 35, 250  
*Cyathaea* **588**  
 Cyatheaceae 527, 528, 533, 538, 540, 585, **588**  
*Cyatholithus* 153  
*Cyathosphaera* 157  
**Cycadofilices** 527

**Cyclocrineae** 211  
*Cyclocrinites* 212  
*Cyclocrinus* 201, 202, 208, **212**  
*Cyclolithus* 154  
*Cyclopteris* 340, 527, 547, 558  
**Cyclosporeae** 188  
*Cyclosporites* 460  
*Cyclostigma* 416, 419, 463, **467**  
*Cyclotella* 79, 81, 84, 86, 88, **96**  
*Cylindrosphaera* 159  
*Cylindroporella* 222  
*Cylindrosphaerites* 155, **159**  
*Cymatopleura* **146**  
*Cymatosira* 86, **116**  
*Cymbella* 55, 77, 84, 86, 87, 88, **140**  
*Cymopolia* 198, 208, 222  
*Cystopteris* 535  
*Cystoseira* 188, 190  
*Cystoseirites* 188, **190**  
*Cystosporites* 460  
  
*Dactyliosolen* 63, 81, 106  
*Dactylopora* 198, 222  
*Dactylotheca* 539, 563, 574, **577**, 588, 610  
*Danaea* 563, **564**  
*Danaeites* 563  
*Danaeopsis* 537, 538, 563, **564**  
 Dasycladaceae 199, 201, **206**, 209, 221  
*Dasycladus* 207  
*Dasyporella* 201, 208, **209**, 219  
 Dasyporellaeae **209**  
*Dawsonites* 316, 320, 321, 325, 329, **330**  
*Deflandrea* 173, 175, 177, **179**, 182  
 Deflandreaceae 175, **179**, 182  
**Deflandreales** 175, 177, **179**  
 Delesseriaceae 259  
*Delesserites* 259  
*Delgadopsis* 463  
*Demetria* 417, 437, **438**  
*Dendractis* 30, 44, **261**  
*Dennstaedtia* 540, 585  
*Denticula* 61, 81, 125, 127, **143**  
*Dermatholithon* **253**, 254  
*Descainsella* 222  
*Desmarestia* 188  
**Desmarestiales** 188  
*Desmatodon* 347  
 Desmidiaceae 178, 199  
**Desmocontae** 174  
**Desmocontaeae** 27, 174  
*Desmogonium* 84  
*Detonula* 81  
 Deutschlandiaceae 154  
*Diatoma* 76, 112, 122, **125**  
*Diatomella* **133**  
*Dichelyma* 350, **394**  
*Dichodontium* **384**  
*Dichophyllites* 491, 493, **519**  
*Dicksonia* **584**  
 Dicksoniaceae 528, 540, **583**, 584  
*Di cladia* 121  
 Dicranaceae **383**, 393  
**Dicranales** **383**  
*Dicranella* **384**  
*Dicranites* 348, **393**  
*Dicranophyton* 334, **337**  
*Dicranopteris* 579  
*Dicranum* 350, 384, **385**  
*Dictyocha* 163, 164, 165, 166, **167**, 169  
 Dictyochaceae 161, 164, 165, **167**

- Dictyolithus* 154  
*Dictyophycus* 45, **49**  
*Dictyophyllum* **594**  
*Dictyopyxis* 117  
*Dictyosiphon* 22  
**Dictyotales** 22  
*Dictyoxyton* 542  
*Didymosorus* 579  
*Didymodon* 383  
*Didymosphenia* **140**  
*Difurcospheonophyllum* 477  
*Digitella* 222  
Dilaenaceae **366**  
*Dimastigobolus* 187  
*Dimeripteris* 542, 544, **547**, 549  
*Dimerogramma* **86**, **127**  
*Dimorphosiphon* 206  
*Dimorphostroma* 30, 34, 44, 51  
**Diniferides** 175  
Dinocapsinae 174  
Dinocapsineae 174  
Dinococcaceae **185**  
Dinococcales 185  
Dinococcinae 174  
Dinococcineae 174, **185**  
Dinoflagellateae 27, 166, 171, 174, **179**  
Dinoflagellateae 27  
Dinophyceae 171, 174, 175  
*Dinopteridium* 185  
Dinotrichinae 174  
*Diplazites* **597**, 598  
*Diplazium* 598  
*Diplolabis* **555**  
*Diploneis* 86, **135**  
Diplonematales 35  
*Diplopora* 208, 222  
Diploporeae **213**  
Dipteridaceae 527, 528, 532, 537, 540, 541, **592**, 593, 594, 595, 604, 606  
Dipteridae 594, **595**  
*Dipteris* 540, **593**  
**Diraphineae** 68, 72, 73, 77, **132**  
**Discinales** 73  
*Discinites* 562  
*Discites* 374  
*Discoaster* 155, **160**  
Discoasteraceae 155, **160**  
Discoasteridae 27  
*Discocladella* 222  
**Discoidales** 91  
*Discolithus* 153, 154, 155, **156**  
*Discoplea* 99  
*Discopteris* 539, 569, **570**, 572  
*Discosphaera* 154  
*Disiphonia* 133  
*Disorus* **585**  
*Disphenophyllum* 477  
*Distephanus* 161, 165, 166, **169**  
*Distichophytum* 328  
**Distomatinae** 27  
Ditrichaceae **383**  
*Ditrichum* **383**  
*Ditylum* 81, **107**  
*Donezella* 252, **259**  
*Dracodinium* 175  
*Drepanocladus* 348, 350, **402**  
Drepanophycaceae **430**  
Drepanophyceae 422  
*Drepanophycus* 319, 320, 321, 323, 339, 415, 420, 422, 426, **430**, 431  
*Drepanaldiopsis* 23  
*Drydenia* 192  
*Dryopteris* **590**  
*Duisbergia* 321, 334, **339**, 340  
*Dumertiera* 363  
*Dvinella* 217  
  
*Eboracia* 531, 583, **584**  
Ebriaceae 161  
**Ebriidae** 27, 162  
*Echinella* 123, 125, 132, 141  
*Echinodium* **397**  
Echnodiaceae **397**  
Ectocarpaceae 22  
*Ectropothecium* 349, **407**  
*Edelsteinia* 201, 211  
Eiellaceae 361  
Eleutherophyllaceae 424, 433  
*Eleutherophyllum* 424  
*Endictya* 61, **96**, 117  
*Endosiphonia* 249  
*Enfieldia* 192  
**Enigmophytales** 336  
*Enigmophyton* 321, 323, 334, **340**  
*Entheromorpha* 26  
*Enthogonia* 81, **107**, 109  
*Entophysalites* 30, 47  
Entopylaceae 122  
*Eochara* 226, 230, 234, 239  
*Eogoniolina* 222  
*Eohepatica* 374  
*Eomizzia* 222  
*Eospermatopteris* 544, 545  
*Eotrochiliscus* 234, 236  
*Ephemeropsis* 349, **398**  
*Ephippium* 154, **156**  
*Epilithon* 248, 249  
*Epimastopora* 201, **213**  
*Epiphyton* 34, **261**  
*Epithelion* 117  
*Epithemia* 61, 72, 77, 86, 87, 88, 122, **143**  
Epithemiaceae 67, 73, **142**  
Equisetaceae 473, **478**, 479, 480, 487, 491, 493, 513, **519**  
**Equisetales** 476, 477, 479, 480, 481, 483, 487, 491, 492, 493, 512, **513**, 551  
*Equisetina* 479, 486, **519**  
Equisetinae 489, 491, **494**  
Equisetineae 478  
*Equisetites* 474, 477, 478, 481, 484, 485, 487, 492, **521**  
*Equisetostachys* 477, 521  
*Equisetum* 473, 474, 477, 478, 479, 481, 484, 485, 486, 487, 491, 492, 493, 508, 513, **521**  
*Eriodon* 349, **405**  
Etapteridaceae 528, 544, 553, 554  
*Etapteris* 538  
*Ethmodiscus* 65, 86, **96**  
*Eubrya* 344, 349, 379, **381**  
**Eubryales** **389**  
*Eucalamites* 475, 514  
**Euchlorophyceae** **199**  
*Eucocconeis* 132  
*Eu-Eupodiscus* **105**  
*Eugleichenia* 579  
**Eugleninae** 27  
**Euglenophyta** 23, 27, **187**  
*Eunotia* 67, 76, 79, 83, 86, 87, **129**, 143; 145  
Eunotiaceae 73, **129**  
  
*Eunotogramma* 74, 76, **113**  
*Euodia* 98  
*Eupecopteris* 538, 563, **567**  
Eupodiscaceae 73, **102**  
*Eupodiscus* 65, **105**  
*Eurhacopteris* 559  
*Eurhynchium* 350, **405**  
*Euryzonotriletes* 536  
*Eusigillaria* 416, 427, 454, **457**, 459  
*Euspermatopteris* 322  
**Eusporangiateae** 528, 536  
**Euthallophyta** 22  
Eutophysalidaceae 30  
Euverticillatae 208  
*Eu-zosterophyllum* 327  
*Eviostachya* 489, 490, 493, 496, **503**  
  
*Fabronia* **398**  
Fabroniaceae **398**  
*Favularia* **457**  
*Fenestrella* 105  
*Ferganella* **217**  
Ferganelleae 201, **217**  
*Fibrillinus* 155  
**Filicales** 537, 551, **569**  
**Filices** 473, **526**  
**Filicinae** **526**, 536  
**Filicineae** 543  
*Filicites* 577  
*Fissidens* **383**  
Fissidentaceae **383**  
**Fissidentales** **383**  
*Flabellochara* 234, 237  
**Flagellata** 27  
**Flagellateae** 161  
**Flagelles** 164  
**Florideae** 244, 245, 249, **252**  
Fontinalaceae **393**  
*Fontinalis* 350, **394**  
*Fossilbronnia* 359, 373  
*Fragilaria* 72, 74, 76, 81, 84, 88, 91, 125, **127**, 128  
Fragilariaceae 73, **125**  
*Fragilariopsis* 81  
*Fritschella* 23  
*Frullania* 345, 349, **371**  
Frullaniaceae **370**  
*Frustulia* 84, 86, 87, 96, **133**, 135  
Fucaceae **189**  
**Fucales** 22, 188, **189**  
*Fucoides* 373  
*Fucus* 26, **189**  
Furcellariaceae 256  
*Furcoporella* 222  
*Fusellinus* 155  
  
*Garwoodia* 44, 45, **50**  
**Gelidiales** 249, 252  
Germanophyton 190  
Gigartinaceae 256  
**Gigartinales** 249, 252, **256**, 259  
*Gilboaphyton* 417, 463, **465**  
Ginkgophyton 340  
*Girvanella* 29, 30, 31, 34, 35, 44, 45, 48  
*Gladus* 63, 74, 79, 81, **112**  
*Gleichenia* 532, **579**  
Gleicheniaceae 527, 528, 533, 539, 540, 541, 569, **579**  
*Gleichenites* 579  
Glenodiniidae 185  
Glenodiniopsidae 183

- Glebulella* 40  
*Globuloella* 45, **50**  
*Gloeocapsa* 30, 31, 35, 44  
*Gloeocapsaceae* 30, **46**, 47  
*Gloeocapsites* 30, 47  
*Gloeocapsomorpha* 24, 30, 32, 34, 35, 45, **47**  
*Gloecystis* 199  
*Gloeotheca* 31  
*Gloioconia* 34  
*Glossopteris* 527  
*Glyphodiscus* 79, **105**  
*Glyptophyton* 334, **337**  
*Gnetopsis* 476  
*Goldsonia* 256  
*Gollania* **408**  
*Gomphocymbella* 77, 81, **140**  
*Gomphonema* 55, 64, 77, 84, 86, 88, 131, 132, **141**  
*Gonatosorus* 584, **585**  
*Goniolina* 208, 222  
*Goniolithon* 251  
*Goniothecium* 74, **120**  
*Gonyaulax* 175, 177, 185  
*Gonyaulacidae* 185  
*Gosslingia* 320  
*Grambastichara* 232, 235, 240  
*Grammatophora* 61, 86, **125**  
*Grimmia* 350, **388**  
*Grimmiaceae* **388**  
*Grimmiales* **388**  
*Griphoporella* 222  
*Grovea* 105  
*Grovesichara* 232, 235  
*Grunowiella* 64, 74, 76, 79, **116**  
*Gymnocodiaceae* 259  
*Gymnocodium* 206, 259  
*Gymnodiniaceae* **182**  
*Gymnodiniales* 174, 177, **182**  
*Gymnodiniida* 175  
*Gymnodinium* 175, 177, **182**  
*Gymnosolen* 40  
*Gymnospermae* 526  
*Gymnostomum* 387  
*Gyrodiscus* **120**  
*Gyrogonites* 224, 225, 237  
*Gyroporella* 222  
*Gyrosigma* **139**
- Hagiophytinaceae* 563  
*Hagiophyton* 578  
*Halapappaceae* 154  
*Halimeda* 25, 198, 201, **202**, 204, 206, 243  
*Halonia* 451  
*Hammatoideaceae* 32  
*Hantzschia* 83, **145**  
*Hapalopteris* 604  
*Hapalosiphon* 45, **49**  
*Haplozia* 368  
*Harrisichara* 232, 235, 240  
*Haspia* 334, **337**  
*Hausmannia* 593, 594, **595**  
*Haxalithus* **160**  
*Haynaldia* **119**  
*Haynaldiella* 119  
*Hedstromia* 34, 51, 206  
*Hedeia* 320  
*Helenia* 417, 431, 436  
*Heleniella* 417, **459**  
*Heliolitheae* 154; 155, **156**  
*Heliorthus* 155  
*Helminthostachys* 560, 561  
*Hemalion* 245  
*Hemiaulus* 62, 68, 69, 74, 79, 81, 86, **111**, 116, 120  
*Hemidinium* 177  
*Hemidiscoaster* 160  
*Hemidiscus* 86, **98**  
*Hemitelia* **590**  
*Hepaticae* 344, 347, **352**, 360, 381  
*Hepaticites* 346, 348, 364, 366, **373**  
*Hercotheca* 121  
*Hermesinum* 161  
*Heterocapsales* 193, 194  
*Heterochloridales* 194  
*Heterochloridinae* 27  
*Heterocladium* **399**  
*Heterococcaceae* 194  
*Heterococcales* 194  
*Heterocontae* 73, 178, 193  
*Heterosiphonales* 194  
*Heterotrichales* 194, **195**  
*Hexalithus* 155  
*Hicklingia* 331  
*Hikorocodium* 206  
*Hildebrandia* 249  
*Himantalia* 188  
*Holosporella* 222  
*Homalothecium* 350, **404**  
*Homoeothrichaceae* 32  
*Homalia* **395**  
*Hookeriales* **397**  
*Hormogoneae* 35, **47**  
*Hornea* 23, 325, 326  
*Horneaceae* 318  
*Horneophyton* 316, 321, 323, **325**, 326, 327  
*Horodiscus* 99  
*Hostimella* 316, 320, 321, 331, 334, **336**, 543, 544  
*Hungerfordia* 192  
*Huttonia* 112, 474, 475, 518  
*Hyalodiscus* 86, **93**  
*Hydosira* 84  
*Hydrodiction* 199  
*Hydrodictyaceae* 199, **200**  
*Hydrodictyolites* **200**  
*Hyenia* 321, 322, 334, 477, 480, 482, 484, 486, 489, 491, 493, **494**  
*Hyeniaceae* 477, 478, 489, 491, **494**  
*Hyeniales* 322, 480, 482, 484, 489; 491, **494**  
*Hygroamblystegium* **402**  
*Hygrohypnidium* **403**  
*Hygrohypnum* 350, **402**  
*Hylocomiaceae* **408**  
*Hylocomiastrum* **409**  
*Hylocomium* 350, **409**  
*Hymenophyllaceae* 527, 528, 533, **581**, 583  
*Hymenophyllites* 537, 541, 557, 581, **583**, 608  
*Hymenophyllum* 529, 535, 540, **581**, 583  
*Hymenopteris* 588  
*Hymenotheca* 601, **603**  
*Hypnaceae* **407**  
*Hypnites* 348, **411**  
*Hypnobryales* **398**  
*Hypnodendraceae* **391**  
*Hypnodendron* 349, **391**
- Hypnum* 348, 391, 394, 395, 396, 397, 400, 401, 402, 403, 404, 405, 407, 408, 409, 411  
*Hystriochodinium* 177  
*Hystriochosphaerideae* 27  
*Hystriochosphaeraceae* 199
- Idumentalithus* 156  
*Iegosigopteris* 569, **572**  
*Immobiles* 70  
*Indopolia* 222  
*Intia* 348, 350, **390**  
*Inversicatenales* 553  
*Iridopteris* 322  
*Isocontae* 199  
*Isobryales* **393**  
*Isodiscus* **105**  
*Isoetaceae* 422, 425, 426, **461**  
*Isoetales* 418, 426, 428, **461**  
*Isoeteae* 416  
*Isoetes* 419, 426, 428, 429, 461, 463, 473  
*Isoetites* 416, 418, 426, 428, 461, **463**  
*Isoetopsis* 416, 426, **463**  
*Isothecium* **397**  
*Issinella* 209  
*Isthmia* 55, 86, 99, **112**  
*Isthmolithus* **159**  
*Ivanovia* **261**  
*Izhella* 45, **47**
- Jacutopteris* 604, **606**  
*Jania* 243, 248, 250, **256**  
*Jenisseiphyton* **191**, 320, 323  
*Jodotella* 222  
*Jungermania* 345, 366, 368, 369, 370, 371  
*Jungermaniaceae* **368**  
*Jungermaniales* 352, 360, **364**, 366, 373  
*Jungermanites* 345, 347, 348, **373**  
*Junjagia* **410**  
*Jusella* **183**
- Kabyrsina* 40  
*Karpinskya* 234, 236  
*Karrerria* 222  
*Kazakhiodendron* 419, 443, 444, **452**  
*Kenderlykia* 604, **606**  
*Kentrodiscus* 107, **120**  
*Keratophora* 107, **120**  
*Kiaeria* 350, **384**  
*Kidstonia* 539, 574  
*Kirchnera* 604, **606**  
*Kisselovia* 175, **183**  
*Kitakamianta* 206, 222  
*Kittonia* 65, 68, 79, 81, **109**  
*Klukia* 574, **578**  
*Knorria* 415, 443, 447, **448**, 453  
*Knorriopsis* 453  
*Komia* 243, **259**  
*Koninckopora* 199, 201, 202, **213**  
*Kopetdagaria* 201, **212**  
*Koretrophyllites* 479, 481, 483, 484, 485, 486, 490, 492, **507**, 508, 512  
*Kormophyta* 22  
*Kosmogyr* 224, 225, 226, 229, 234  
*Kosmogyraceae* 226  
*Kosmogyrrella* 225, 226  
*Kugarientia* 604, **606**  
*Lagena* 264  
*Lagenicula* 449



- Lagynophora* 225, 232, 234, 236, 237  
 Lagynophoreae 225  
**Laminariales** 188, **190**  
*Lamprothamnus* 235  
*Lancicula* **206**  
*Larvaria* 222  
*Latochara* 235, 240  
 Latochareae 235  
*Lauderia* 61, 81, 106  
*Leckenby* 373  
*Leiodermaria* 457, **459**  
*Leiodermae* 415  
*Lejeunea* 345, 349, **371**  
 Lejeuneaceae **371**  
 Lembophyllaceae **397**  
*Lemoineella* 222  
*Lepeocladus* 417, 463, **467**  
 Lepidocarpaceae 424, 425, 427, 443, **460**  
*Lepidocarpon* 417, 422, 424, 425, 441, **460**  
 Lepidodendraceae 421, 424, 427, 443, **444**, 460  
**Lepidodendrales** 418, 421, 424; 427, 429, **443**  
 Lepidodendreae 416  
*Lepidodendron* 415, 419, 420, 421, 424, 425, 426, 427, 436, 437, 443, **444**, 445, 446, 447, 449, 451, 454, 460, 467  
 Lepidodendropsidaceae 423, 424, 426, 427, 433, **435**, 469  
 Lepidodendropsidae 423, 427, 433, **435**, 436  
*Lepidodendropsis* 337, **435**, 439, 443, 469  
*Lepidodiscus* 79, **101**  
*Lepidophlois* 415, 419, 421, 444, 448, **449**; 451  
*Lepidophyllum* 415, 447, 449  
*Lepidosigillaria* 469  
*Lepidostrobophyllum* 443, 447, **449**  
*Lepidostrobos* 336, 415, 425, 447, **449**  
 Leptobasaceae 32  
*Leptocylindrus* 63  
*Leptodon* **395**  
**Leptofilices** 536, 537, **569**  
*Leptophloeum* 416, 463, **465**  
**Leptosporangiateae** 528, 569  
*Leskea* **395**, **399**  
 Leskeaceae **399**  
*Lessonia* 188, 323  
*Lethmolithus* 155  
*Liasophycus* 188  
*Licmophora* 64, 86, **123**  
*Limnobium* 402  
*Limnocodium* 31, 262  
*Lindsaia* 535  
*Linoporella* **219**  
 Linoporelleae 201, **219**  
 Liradiscoideae 72  
*Liradiscus* **117**  
*Litanaia* **205**  
*Lithocaulon* 255  
*Lithocodium* **206**  
*Lithodinia* 177  
 Lithoperidiniaceae 177, 182, **183**  
 Lithoperidiniidae 172  
*Lithoperidinium* 175, **183**  
 Lithophyllaceae 250  
 Lithophylleae 250  
*Lithophyllum* 244, 246, 247, 248, 249, 250, 251, 252, **253**, 256  
*Lithoporella* 250, 254  
 Lithothamniaceae 250  
*Lithothamnium* 26, 243, 244, 246, 248, 249, 250, 251, **253**, 254, 256  
*Lobatannularia* 478, 485, 486, 508, 513, **518**, 521  
*Logania* 339  
*Loganiella* 320, 339  
*Lonchopteris* 527, 531, 597  
*Lophodendron* 417, **436**  
*Lophocolea* **368**  
 Lophocoleaceae **368**  
*Lophoderma* 417, 427, **439**  
 Loxsomaceae 528, **583**  
*Luicianorhabdulus* 155  
*Lychnothamnus* 232, 235  
 Lycopodiaceae 225, 420, 423, 427, 428, **433**  
**Lycopodiales** 334, 418, 420, 421, 423, 424, 426, 427, **431**, 436, 439, 551  
 Lycopodiaceae 416  
*Lycopodiopsis* 417, 440  
*Lycopodites* 331, 361, 423, 427, 431, **433**, 442, 454  
*Lycopodium* 419, 423, 427, 428, 433  
**Lycopsideae** 324, **415**, 418, 423, 476, 526  
*Lycopora* 449  
*Lycostrobus* 470  
*Lyginodendron* 544  
*Lygodium* 531, 537, 574, **577**  
*Lyngbya* 31  
*Lyrumula* 164, 165, **167**  
*Lytoceras* 155  
  
*Macrocytis* 22, 188  
*Macroporella* 208, 222  
*Macrostachya* 475, 513, 514, 518  
*Macrothamnium* **409**  
*Madotheca* 349, **370**  
 Madothecaceae **370**  
*Maedleriella* 232, 235, 240  
*Maedlerisphaera* 232, 235, 240  
*Manchuriophycus* 261, **262**  
*Marattia* 564, 565  
 Marattiaceae 527, 528, 538, **563**, 564, 565  
**Marattiales** **563**  
**Marattidae** 536, **563**  
 Marattineae 528  
*Marattiopsis* 538, 563, **564**, 565  
*Marchantia* 348  
 Marchantiaceae 348  
**Marchantiales** 352, 360, **361**  
**Marchantiineae** 348, **361**  
*Marchantiolites* 348, **363**, 373  
*Marchantites* 348, **363**, 373  
*Marchesinia* 349, **371**  
*Marinella* 206  
*Maroesia* 470  
*Marpolia* 34  
*Marsilea* **598**  
 Marsileaceae 528, 541, **598**  
**Marsileales** 537, 540, **598**  
*Marthasterites* 155  
*Martjanovskia* 261, **265**  
*Masostrobus* 470  
*Mastogloia* 61, **135**  
  
*Mastogonia* 121  
**Mastogophora** 177  
*Mastopora* 201, 202, **212**  
*Matonia* 592  
 Matoniaceae 527, 528, 540, 541, **591**, 606  
*Matonidium* 591, **592**  
*Matoniella* 593  
*Mazocarpon* 416, 470  
**Mediales** 72, 73, 74, 76, **112**, 116  
*Medulloa* 551  
 Megaphytinaceae 563  
*Megaphyton* 539, 574, 577, **578**, 579  
*Mejerella* **219**  
*Melobesia* 243, 245, 246, 247, 248, 249, 250, 251, 253, **254**  
 Melobesiae 250  
 Melobesioideae 247, 249, **253**  
*Melosira* 55, 60, 61, 62, 69, 74, 79, 81, 83, 84, 86, 88, **91**  
*Meminella* 222  
*Meretrosulus* 105  
*Meridion* 76, 86, **125**, 127  
*Meristopteris* 542, **549**  
*Mertensia* 579  
 Mesocalamites 478, 491, 493, **513**  
*Mesocena* 165, **169**  
*Mesolithon* 250, 252, **254**  
*Mesophyllum* 244, 246, 248, 249, 250, **253**  
*Metacalamostachys* 518  
*Metaclepsydropsis* **555**  
*Metaschizoneura* 478  
*Metasolenopora* 256  
 Metaverticillatae 208  
 Meteoriaceae **394**  
*Metzgeria* 373  
 Metzgeriaceae 366  
*Metzgeriites* 348, **366**, 373  
*Miadesmia* 416, 421, 422, 424, 425, 427, **441**  
 Miadesmiaceae 424, 427, **441**  
*Micheevia* 417, 427, **439**  
**Micophyta** 23  
*Micrapula* 121  
*Micrantholithus* 155  
*Microchara* 235, 240  
*Microchorton* 30  
 Microcodiaceae 261, **262**  
*Microcodium* 31, 261, **262**  
 Microcystidaceae **46**  
*Microrhabdulus* 155  
*Micula* 154, **157**  
*Miliola* 225  
*Milleria* 543, 544  
*Mitcheleania* 29, 34, 50  
**Mixophyceae** 22  
*Mizzia* 198, 201, 202, 208, **212**  
*Mizziella* **206**  
 Mniaceae **390**, 391  
*Mnium* **390**, 391  
**Mobiles** **70**  
*Moellerina* 236  
*Moerckia* 373  
*Mohria* 574, 579  
*Monocarpia* 539  
*Monoceros* 106  
*Monopsis* 79, **102**  
**Monoraphineae** 73, **131**  
*Monosphenophyllum* 477  
*Montiella* 222

- Morania* 30, 51  
*Morelletopora* 222  
*Moresnetia* 334, 336, 337, **340**  
*Munieria* 201, **213**  
**Musci** 347, 352, **374**  
*Muscites* 345, 347, 348, 349, **411**  
**Mykophyta** 27  
*Myrmekeioporella* 222  
**Myxophyta** 27
- Najades* 361  
*Najadita* 344, 345, **361**  
*Najadites* 361  
*Nannoceratopsis* 177, 182  
*Nannoconus* 261, **264**  
*Nannotetraster* 155  
*Nannoturbella* 155  
*Nathorstiana* 417, 419, 425, 426, 428, 429, 461, **463**  
*Navicula* 65, 67, 77, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 127, 133, 135, **136**, 137, 139, 140, 143  
 Naviculaceae 73, **133**  
*Naviculopsis* 165, **167**  
*Neckera* 350, **395**, 396, 399, 404  
 Neckeraceae **395**  
*Neidium* 86, **137**  
**Nemalionales** 22, 249, 252, 259  
 Nemataceae **397**  
*Nematophycus* 190, 265  
*Nematophyton* 190  
*Nematothallus* 192, 320  
*Nematoxylon* 190  
*Neoanchicodium* 206  
*Neocalamites* 477, 478, 492, 508, **512**  
*Neococolithes* 155  
*Neococolithus* 156  
*Neogyroporella* 222  
*Neokoretrophyllites* 479, 485, **508**  
 Neomereae **215**  
*Neomeris* 198, 208, **215**, 243  
*Neosphaera* 154  
*Nephrolithus* 154  
*Nereocystis* 22, 188  
*Neuropteris* 527, 585  
*Newlandia* 41, 42  
*Nikania* 604  
*Nipponophysoporella* 222  
*Nitella* 225, 226, 229, 232, 234  
 Nitelleae 225, 234  
*Nitzschia* 72, 81, 83, 84, 85, 87, 88, **145**  
 Nitzschiaaceae 67, 73, 142, **143**  
*Nodosochara* 232, 235, 240  
*Nodosoclavator* 234  
*Nodularites* 45, **48**  
*Nodulites* 212  
*Noeggerathia* 562, 563  
**Noeggerathiales** **562**  
**Noeggerathiidae** 536, **562**  
*Noerckia* 366  
*Norimbergia* 579  
**Normodinines** 175  
*Noskya* 105  
*Nostoc* 36, 360  
 Nostocaceae 30, 51  
**Nostocales** 35, 47  
*Nostocites* 30, 45, **48**  
*Nothyocha* 165, **169**  
*Notothydas* 359  
*Nuia* 261, **262**
- Nullipora* 244, 252  
 Nulliporae 253
- Obovatum* **447**  
*Obtusochara* 232, 235, 240  
*Odontella* 109  
*Odontopteris* 527  
*Odontosoria* 535  
*Odontotropis* **120**  
*Oligocarpia* 539, 540, 579, **581**, 603  
*Oligoporella* 222  
*Ollaria* 217  
*Omphalophloios* 469  
*Oncobyrsella* 46, 51  
*Oncolithi* 34  
*Onoclea* 533, 536, **591**  
*Onychiopsis* 586, **588**  
*Onychium* **586**  
*Opephora* 74, 76, **127**  
*Ophiobolus* 187  
 Ophioglossaceae 528, **560**, 604  
**Ophioglossales** 539, **560**  
**Ophioglossidae** 536, **560**  
 Ophioglossineae 528  
*Ophioglossum* 529, 560, **561**  
*Opuntia* 203  
*Orestovia* 323, **330**  
*Orioporella* 222  
*Orthodicranum* **384**  
**Ortholithae** 154, **159**  
**Ortholithaeae** 155  
 Orthotrichaceae **393**  
*Orthriosiphon* 206  
*Ortonella* 30, 34, 44, 45, **50**  
*Oscillatoria* 30  
**Oscillatoriales** 30, 34, **48**  
*Oscillatorites* 45, **48**  
 Oscillatoriaceae 31, 32, 34, **48**, 51  
*Osmunda* 533, 535, **569**, 570  
 Osmundaceae 527, 528, 538, **569**, 572  
*Osmundites* 539, 569, **574**  
*Osmundopsis* 539, 569, **570**  
*Ovulites* 198, 201, **213**  
 Oxymitriaceae 364
- Pachythea* 320  
*Padina* 25  
*Paichoia* 417, 463, **469**  
*Palaeachlya* 31, 34  
*Palaeachylidrys* 188  
*Palaeochara* 225, 230, 234, 239  
 Palaeocharaceae 225, 231, 234, **237**  
*Palaeocodium* 206  
*Palaeocystodinium* **185**  
*Palaeodasycladus* 222  
*Palaeogirvanella* 261, **264**  
*Palaeoglenodinium* 185  
*Palaeogymnodinium* **182**  
*Palaeohyppnum* 348, **411**  
*Palaeoleptophycus* **50**, 51  
*Palaeomicrocystis* 44, 45, **50**  
*Palaeonitella* 225  
 Palaeoperidiniaceae 175, **183**  
**Palaeoperidinales** 175, 177, **182**  
*Palaeoperidinium* **183**  
**Palaeophyllales** 336  
*Palaeophyllum* 250, 252, **254**  
*Palaeoporella* 206  
*Palaeorivularia* 51  
*Palaeostachya* 475, 487, 493, 513, 514, 517, **518**  
*Palaeotetradinium* 185
- Palaeothecium* 345, 347, **411**  
*Paleachlya* 45  
*Paleoleptophycus* 44, 45  
*Palibiniopteris* 604, **606**  
*Pallavicinia* **366**  
*Palmatophycus* 222  
*Pantošekia* 121  
**Pantostomatinae** 27  
*Papillaria* 349, **394**  
*Paracalamites* **511**, 512, 514  
*Paracalamostachys* 475  
*Parachaetetes* 250, 252, **256**  
*Paradella* 201, 221  
*Paradictyocha* 165, **169**  
*Paradoxopteris* 574  
*Paralia* 91  
*Paraschizoneura* 479, 484, 486, **508**  
 Pareodinidae 182  
*Parhabdololithus* 155  
*Parka* 261, **265**, 320  
*Parkerella* 222  
 Parkeriaceae 528  
*Pastillus* **197**  
*Peckichara* 232, 235, 240  
*Pecopteris* 527, 563, 567, 570, 583, 592, 604, **610**  
 Pectinophytaceae 318, 319, **333**  
*Pectinophyton* 321, 323, **333**  
*Pediastrites* **200**  
*Pediastrum* 201  
*Pelletieria* **579**  
*Pellia* 373  
*Pemma* 155  
**Pennales** 73, 74, 113  
**Pennatae** 60, 62, 63, 64, 65, 66, 72, 73, 81, **122**  
*Pentagonum* 175, **183**  
**Peridineae** **171**, 174  
 Peridiniaceae 183  
**Peridinales** 174, 177, **183**  
 Peridinida 175, 185  
*Peridinites* 177  
*Peridinium* 174, 175, 178, 183  
*Perimneste* 225, 234, **237**  
*Pariptera* 107, 121  
*Perispinctes* 155  
*Permipora* 222  
*Permocalculus* 206, 259  
*Peronia* 84, **131**  
 Peroniaceae 73, **131**  
*Petcheropteris* 528, 539, 569, **572**  
*Petrascula* 222  
*Petrophyton* 256  
*Petschoria* 243, **259**  
*Petzia* 330  
*Phacus* 187  
**Phaeophyceae** 22  
**Phaeophyta** 23, 27, **188**  
**Phaeosporaeae** 188  
*Phanerodinium* 177, 185  
**Phanerogames** 416  
*Phanerosorus* 592  
*Phascum* **388**  
*Phialophloios* 470  
*Philonotis* 350, **391**  
*Phlebopteris* 527, 535, 591, **592**  
*Pholidophloios* 417, 444, **451**  
*Phormidium* 37  
*Phragmicoma* 371  
*Phragmoporella* 222  
**Phykomykohyta** 27  
*Phylloceras* 155

- Phyllocladus* 162, 165, **169**  
*Phylloglossum* 423, 428, 433  
 Phyllophoraceae 249, **256**  
**Phylloporales** 553  
*Phyllothea* 473, 474, 476, 477, 478, 479, 483, 484, 485, 486, 488, 490, 492, **510**, 512, 521  
 Phyllotheaceae 479  
*Phymatholithon* 248  
*Physoporella* 222  
*Picnoporidium* 30  
*Pietzschia* **551**  
*Pila* 193, **194**, **195**  
*Pilularia* 598, 599  
*Pinakodendron* 416, 427, **439**  
*Pinnatella* 349, **396**  
*Pinnularia* 77, 83, 84, 86, 135, **136**  
*Pinnularia* (корни каламитовых) 481, 518  
*Pityophyllum* 478  
*Plagiochila* 349, **369**  
 Plagiochilaceae **368**  
*Plagiogramma* **125**  
 Plagiogyriaceae 528  
*Plagiopodopsis* **393**  
*Plagiopus* 393  
*Planktoniella* 86  
*Platiphyllum* 320, 321, 323, 334, **340**  
*Platyhypnidium* **403**  
*Platylothophycus* 206  
*Platy-zosterophyllum* 327  
*Pleuromeia* 415, 417, 418, 419, 421, 422, 425, 426, 427, 428, 429, 443, **461**  
 Pleuromeiaceae 424, 425, 427, 443, **460**  
*Pleuropus* 349, **404**  
*Pleurosigma* **139**  
*Pleurozium* 350  
*Poecilophycus* 45, **11**  
*Podolampas* **185**  
 Podolampidae 185  
*Podosira* 61, 86, **93**  
*Pogonatum* **382**  
*Pohlia* **389**  
**Polygastrica** 161  
 Polypodiaceae 527, 528, 532, 533, 535, 540, 593, **595**, 597  
*Polypodites* **597**  
*Polypodium* **597**  
*Polysiphonia* 26  
*Polyssaevia* **410**  
 Polytrichaceae **381**  
**Polytrichales** 348, **381**, 382  
*Polytrichites* 348, **382**  
*Polytrichum* 381, **382**  
*Pontosphaera* 154  
*Poretzka* 74, 81, **117**, 120  
*Porochara* 232, 235, 240  
*Porodendron* 425, 463, **467**  
*Porodiscus* **99**  
*Porolithon* 251  
*Porosira* 81, 82, **96**  
**Porostromata** 34, 49  
*Porotrichum* 396  
*Pothocites* 475, 505, 507  
*Pothocitopsis* 507  
 Pottiaceae **388**  
**Pottiales** **385**  
*Praechara* 232, 235, 240  
*Praeepithemia* 77, **122**  
*Praerhynia* 320  
*Prediscosphaera* 154, **159**  
 Prelepidodendraceae 424, 427, **443**  
*Prelepidodendron* 417, 424, **443**  
*Primocorallina* 207, 222  
**Primofilices** 527, 533, 536, **542**, 543, 544, 551, 553  
*Protasolanus* 417, 429, 463, **467**  
**Protoarticulatae** 479  
**Protoarticulinea** 477, 478  
*Protobarinophyton* 321, 323, **327**, 333, 336  
 Protocalamariaceae 476, 479  
*Protocalamites* 477, 483, 491, 518  
*Protocephalopteris* 321, 322, **558**  
*Protochara* 235  
*Protochrysis* 177  
**Protococcales** 178, 198, **199**  
*Protocyathea* 588  
 Protocyatheaceae 528  
*Protohyenia* 321, 323, **334**, 489  
 Protolpidodendraceae 420, 422, 423, **431**  
**Protolpidodendrales** 322, 420, 421, 422, 423; 424, 426, **431**  
*Protolpidodendron* 320, 321, 322, 323, 416, 420, 422, 427, **431**, 465  
*Protolpidodendropsis* 417, **435**  
**Protoliptosporangiatæ** 528  
**Protomastiginae** 27  
*Protonemaphycus* 261, **265**  
 Protophyceae 34  
**Protophyta** 23, 24  
 Protopteridiaceae 543, **544**  
**Protopteridiales** 322, 538, **543**, 544  
*Protopteridium* 321, 322, 330, 336, 339, 538, 542, 543, **544**  
*Protopteris* 584, **585**  
*Protosphagnum* **411**  
 Protosphenophyllaceae 489, 491  
 Prototaxitaceae 188, **190**  
*Prototaxites* **190**, 265, 320, 323  
**Protozoa** 178  
 Proverticillatae 208  
*Prynadaeopteris* 601, **603**  
*Prynadaia* **523**  
**Psaroniales** 563  
*Psaronius* 538, 563, **567**, 568  
*Pseudoaulacodiscus* **117**  
*Pseudo-Auliscus* 105  
*Pseudobornia* 477, 481, 482, 485, 486, 490, **504**  
 Pseudoborniaceae 491, **504**  
**Pseudoborniales** 477, 479, 480, 490, 491, 493, **504**  
**Pseudoborniinea** 477, 478  
*Pseudoepimastopora* 222  
*Pseudoeunotia* **145**  
*Pseudogyroporella* 222  
*Pseudolithothamnium* 256  
*Pseudopodosira* 86, **93**  
*Pseudopyxilla* 74, 116, **119**  
 Pseudoraphideae 72  
*Pseudorutilaria* 115  
*Pseudospechnus* 542  
 Pseudosporochneaceae 318, 319, **333**  
*Pseudosporochneus* 316, 317, 321, 322, 323, **333**, 494, 544, 551  
*Pseudostictodiscus* 99  
*Pseudovermiporella* 222  
*Psilochara* 232, 235, 240  
*Psilodendron* 321, 329  
 Psilophytaceae 318, 319, 322, **329**  
**Psilophytales** 316, 318, 319, **325**  
*Psilophytites* 320, 321, 323, 330  
*Psilophyton* 315, 316, 318, 319, 320, 321, 322, 323, **329**, 331, 336, 339, 489, 494  
**Psilopsida** **315**, 317  
**Psygmyphyllinea** 551  
*Psygmyphyllum* 340  
 Pteridaceae 533, 540, 541, **585**, 588, 604  
*Pteridium* 585, **586**  
**Pteridophyta** 22, 27, 318, 563  
**Pteridospermatophyta** 527  
*Pteris* **586**  
*Pterogonium* 399  
**Pteropsida** 324, **526**  
*Pterotheca* 74, 116, **119**, 120  
*Ptichodendron* 439  
*Ptilium* 350  
*Ptilophyton* 544  
*Ptychocarpus* 469, 538, 563, **567**, 610  
*Ptychopteris* 568, 569  
*Pycnoporydium* 44, 45, **51**  
*Pyrgodiscus* 74, 78, 101, **121**  
**Pyrrhophyta** 23, 27, **171**, 177  
*Pyxidicula* 78, 94, 116, **117**, 119  
*Pyxilla* 63, 79, 81, **112**, 119  
  
*Radicites* 481, 493, **518**  
*Radula* 345, 349, 355, **370**  
 Radulaceae **369**  
*Raphaelia* 604, **608**  
 Raphideae 72  
**Raphidioinea** 73, **129**  
**Raphinales** 73, **128**  
 Raphoneiaceae 73, **115**  
*Raphoneis* 75, 76, **115**  
*Raskyaechara* 232, 235, 240  
*Raskyella* 232, 235, 240  
*Raskyelleae* 231, 235  
*Ratrayella* **105**  
*Razumovskia* 261, **265**  
*Regnelidium* 598, 599  
*Reimannia* 322  
*Reinschia* 24, 193, **195**  
*Renalcis* 30, 44, 45, **51**  
*Renaultia* 601, **604**  
*Rhabdochara* 232, 235, 240  
*Rhabdolithus* 153, 155, **159**  
*Rhabdonema* 61, 86, **122**  
*Rhabdoporella* 201, 208, **211**, 219  
*Rhabdosphaera* 154  
*Rhabdosphaerites* 155, **159**  
 Rhacophytaceae 544, **547**  
*Rhacophyton* 542, 543, 544, **547**, 549  
*Rhacophytum* 547  
*Rhacopteris* **558**, 559  
**Rhisochrysidinea** 152  
*Rhitidolepis* 415  
*Rhizodendron* 443, **453**  
**Rhizodinae** 174  
**Rhizoflagelles** 164  
 Rhizogoniaceae 391  
*Rhizomopteris* 594, 595, 604, **608**  
*Rhizosolenia* 61, 63, 81, 86, **106**, 116, 119  
 Rhodomelaceae 259  
**Rhodophyceae** 22  
 Rhodophyllidaceae 256  
**Rhodophyta** 23, 27, 29, **243**, 248, 250

- Rhodymeniales** 249, 252  
*Rhoicosphenia* 132  
*Rhombodium* 173, 175, 181  
*Rhopalodia* 86, 87, 88, 143  
*Rhynchodiniopsis* 185  
**Rhynceales** 319  
*Rhynia* 23, 316, 321, 323, 325, 339  
*Rhyniaceae* 318, 319, 325, 326, 327, 329  
**Rhytidiaceae** 408  
*Rhytidadelphus* 350, 408  
*Rhytidolepis* 457  
*Riccardia* 173  
*Riccia* 364  
*Ricciaceae* 364  
**Ricciineae** 348, 363  
*Ricciosporites* 344, 364  
*Riccocarpus* 364  
*Riccioopsis* 346, 348, 364, 373  
*Riella* 353, 360, 361  
*Rivularia* 36, 37  
*Rivulariaceae* 32, 34, 51  
*Rivularialithus* 31, 45, 47  
*Roperia* 105  
*Rothpletzella* 44, 45, 51  
*Rotularia* 497  
*Rouxia* 133  
*Ruffordia* 574, 579  
*Rutilaria* 74, 113  
*Rutilariaceae* 73, 113  
  
*Saarodiscites* 562  
*Sachyogyrus* 523  
*Salairia* 409  
*Salpingoporella* 222  
*Salvinia* 536, 537, 599  
*Salviniaceae* 528, 541, 599  
**Salviniales** 537, 540, 599  
*Samarella* 219  
*Samaropsis* 336, 341  
*Sapindaceae* 326  
*Saralinskia* 40  
*Sargassaceae* 189  
*Sargassum* 188, 190  
*Saropteris* 560  
*Scapania* 345, 355, 369  
*Scapaniaceae* 369  
*Sceletonema* 93  
*Scenedesmeaceae* 199  
*Sceptroneis* 64, 74, 76, 115, 116  
*Schizaea* 574, 577  
*Schizaeaceae* 527, 528, 564, 569, 574, 577, 578, 586, 604  
*Schizaeopsis* 577, 579  
*Schizolepidella* 374  
*Schizolepis* 374  
*Schizonema* 140  
*Schizoneura* 474, 476, 477, 478, 485, 486, 508, 512, 513  
*Schizoneuroopsis* 518  
**Schizophyceae** 29  
*Schizophyta* 22, 23, 24  
*Schizopodium* 322, 331  
*Schizopteris* 527  
*Schizotrix* 35, 37  
*Schlotheimia* 474  
*Schodackia* 222  
*Sciadophytaceae* 318, 319, 331  
*Sciadophyton* 317, 320, 323, 331  
*Scleropteris* 537, 604, 608  
*Scolioptera* 137  
*Scoliotropis* 137  
  
**Scoresbya** 610  
*Scyphosphaera* 154  
*Scytonema* 35, 37  
*Scytonemataceae* 32, 37, 50, 51  
*Selaginella* 419, 421, 423, 424, 425, 428, 441, 442  
*Selaginellaceae* 420, 424, 427, 428, 441  
**Selaginellales** 418, 421, 424, 427, 441  
*Selaginellites* 424, 441, 442  
*Selenocarpus* 592  
*Seletonella* 219  
*Seletonelleae* 201, 219  
*Senftenbergia* 539, 563, 564, 574, 578  
*Sestrosphaera* 222  
*Setosisporites* 454  
*Shansitheca* 539  
*Shecodium* 206  
*Shigaporella* 206  
*Siberiella Radczenko* 601, 603  
*Siberiella Korde* 219  
*Siberiodendron* 417, 443  
*Sigillaria* 415, 416, 417, 419, 425, 426, 427, 429, 443, 454, 457, 459, 461, 465, 468  
*Sigillariaceae* 420, 421, 424, 425, 427, 443, 454, 459  
*Sigillarieae* 416  
*Sigillariophyllum* 457  
*Sigillariostrobos* 416, 457, 459  
*Signacularia* 463, 469  
**Silicoflagellatae** 27, 152, 162, 164  
**Silicoflagellaphyceae** 167  
**Silicoflagellatae** 161  
**Siphonales** 198, 199, 201, 202, 235  
*Siphoneae verticillatae* 206  
**Siphoniaceae** 23  
**Siphononematales** 35  
**Siphonotestales** 161, 167  
**Soleniaceae** 73, 106  
**Soleniales** 73, 105  
*Solenophyllum* 256  
*Solenomeris* 256  
*Solenopora* 244, 246, 250, 252, 256  
*Solenoporaceae* 256  
*Solenoporella* 256  
*Solenoporoideae* 249, 256  
*Solenostoma* 368  
*Solieriaceae* 256  
*Sorocaulaceae* 479, 488, 490, 491, 505, 507, 512  
*Sorocaulus* 479, 486, 490, 508  
*Speirocarpus* 574  
*Spencerites* 470  
**Sphacelariales** 22  
**Sphaenolithaceae** 157  
**Sphaerocarpales** 361  
**Sphaerocarpaceae** 348, 361  
*Sphaerocarpus* 353, 359  
*Sphaerochara* 229, 232, 235, 240  
*Sphaerochareae* 234  
*Sphaerococcaceae* 259  
*Sphaerococcites* 259  
*Sphaerocodium* 29, 34, 49  
**Sphagnaceae** 380  
**Sphagnales** 344, 346  
**Sphagnidae** 347  
**Sphagnobrya** 344, 349, 374, 379  
*Sphagnum* 325, 347, 349, 380  
*Sphenasterophyllites* 491, 519  
*Sphenella* 140  
**Sphenolithaceae** 154  
  
*Sphenolithus* 154  
**Sphenophyllaceae** 478, 488, 490, 491, 496, 503  
**Sphenophyllales** 474, 476, 477, 479, 480, 485, 486, 487, 489, 490, 491, 496  
**Sphenophyllineae** 478  
*Sphenophyllum* 473, 474, 475, 476, 477, 485, 486, 487, 490, 492, 496, 497, 499, 503  
*Sphenophyllostachys* 476, 488, 497, 499, 503  
**Sphenopsida** 324, 473, 477, 479, 491  
*Sphenopteris* 527, 537, 574, 578, 583, 584, 590, 603, 610, 611  
*Sphenostrobus* 496  
*Sphynctoletus* 112  
*Spirillum* 61  
*Spiropteris* 544  
*Spirulina* 34  
**Spongia** 178  
*Spongiosstromata* 31, 34  
*Spongophycus* 45, 51  
*Sporogonites* 316, 320, 325, 326, 344, 380  
*Sporolithon* 248, 252  
*Stachypteris* 583  
*Staurofucus* 261, 265  
*Stauroneis* 86, 136  
**Stauropteridaceae** 528, 538, 553  
*Stauropteris* 529, 538, 553  
*Stellatochara* 232, 234  
*Stenogramma* 258  
**Stenogrammites** 258  
*Stenopterobia* 84, 86  
*Stephanochara* 235, 240  
*Stephanodiscus* 79, 81, 84, 86, 88, 94  
*Stephanogonia* 119  
*Stephanolithion* 154, 155  
*Stephanopyxis* 74, 78, 79, 81, 86, 94  
*Stereophycus* 45, 51  
**Stereotestales** 161, 162  
*Stichoporella* 222  
*Stictodiscus* 99  
*Stigeoclonium* 22, 23  
*Stigmara* 419, 443, 457  
**Stigonemataceae** 49  
**Stigonematales** 49  
*Stipulella* 31, 45  
*Stoschia* 99  
*Stromatolithi* 34  
*Sturiella* 574  
*Stylocalamites* 475, 514  
**Sublepidodendraceae** 427  
**Sublepidodendroideae** 423, 427, 433, 435, 436  
**Sublepidodendron** 417, 436, 469  
**Subsigillaria** 416, 425, 427, 454, 457, 459  
*Subtetrapedia* 34  
*Sugambrophyton* 417, 422, 430, 431  
*Surirella* 64, 72, 86, 87, 146  
**Surirellaceae** 67, 73, 142, 146  
*Suwindukia* 489, 503  
*Svalbardia* 322, 542, 543, 544, 549  
**Svalbardiaceae** 544, 549  
*Sycidium* 224, 225, 231, 235, 240  
*Symphyogyna* 366  
*Symploca* 35, 37, 45  
*Syndendrium* 121  
*Syndentoneis* 121



- Synedra* 74, 76, 84, 86, 88, 116, **128**,  
 129, 145  
*Syracosphaera* 154  
 Syracosphaeraceae 154, **156**, 157  
*Syringidium* 121  
*Syringodendron* 415, 457, **459**
- Tabellaria* 61, 76, 84, 86, 87, **123**  
 Tabellariaceae 73, **122**  
*Tabularia* 116  
*Taeniocrada* 317, 320, 321, 323, 330,  
 331, **333**  
*Taeniopteris* 527, 564  
*Tasella* 585  
*Taxus* 190  
*Tectochara* 225, 228, 229, 232, 235,  
**240**  
 Tectochareae 235  
*Teilhardia* 579  
*Temperiana* 119  
*Tempskya* 528, 604, **608**  
*Tenarea* 251  
*Tergestiella* 154  
*Ternithrix* 30, 34, 45, **47**  
*Terpsinoe* 113  
*Terquemella* **217**  
 Terquemelleae **215**  
*Tersella* 222  
*Tetracyclus* 61, 76, 79, 81, 83, 84,  
 86, **122**  
*Tetralithus* 155, **160**  
*Tetraporella* 219  
*Tetrasphenophyllum* 477  
*Teutloporella* 222  
*Thalassionema* 81, **128**  
*Thalassiosira* 61, 81, 82, **96**, 116,  
 119  
*Thalassiothrix* 81, **128**  
*Thallites* 27, 346, 348, 349, **373**  
*Thallogmia* **374**  
**Thallophyta** 22  
*Thalssopappus* 155  
 Thamniaceae **396**  
**Thamnidia** 31, 34  
*Thamnium* 350, **396**  
*Thamnocladus* 27, 258, 261, **265**  
*Thamnopteris* 528, 539, 569, **572**  
*Thaumatophycus* 45, **51**  
*Thaumatoporella* 222  
*Thaumatopteris* **595**  
*Thaumosiodendron* 470  
*Thinnfeldia* 606  
*Thinnfeldiella* 593, **595**  
*Thoracosphaera* 155  
 Thoracosphaeraceae 154, 155  
 Thuidiaceae **399**  
*Thuidium* 350, **400**  
*Thursophyton* 320, 321, 330, **331**, 431  
*Thylax* 193, **195**  
*Thyrsoportella* 222  
*Thyrsopteris* 584  
*Timmia* 382  
*Tingia* 562, 563  
*Todea* 535, **570**
- Todeopsis* 574  
*Todites* 539, 569, **570**; 604  
*Tolypella* 225, 227, 229, 232, 234,  
 240  
*Tolypellopsis* 225  
 Tomiodendraceae 427  
 Tomiodendroideae 423, 433, 435,  
**437**  
*Tomiodendron* 417, 427, 429, **437**  
*Tomiphyton* 334, **337**  
*Trachelomonas* 187  
*Trachycystis* **390**  
*Trachyneis* **136**, 137  
*Trachysphaenia* 74, **115**  
*Tremalithus* 154, 155  
*Trentepohlia* 22, 23, 198  
*Treubia* 373  
*Triceratium* 62, 68, 74, 79, 81, 86,  
**107**, 109, 111, 113  
*Trichodesmium* 250  
*Trichomanes* 529, 540, **583**  
 Trichostomaceae **385**  
*Trichostomum* **387**  
*Triletes* 457  
*Trimerophyton* 320, 333, 337  
*Trinacria* 62, 69, 74, 79, 81, 86, **111**  
*Trinocladus* 222  
*Trinodella* **217**  
*Triploporella* 201, **213**, 219  
 Triploporellae **213**  
*Tristachya* 478, 487, 490, 496, **503**  
**Tristachyaceae** 479  
 Trystachyaceae 490, 491, 496, **503**  
**Tristachyineae** 478, 479, 496  
*Trizygia* 475, **499**  
 Trochiliscaceae 234  
**Trochiliscals** 231, 234, 235, **236**  
*Trochiliscus* 225, 234, **236**  
*Trochoaster* 155  
*Trochosira* 93  
*Tropidoneis* **139**  
*Truania* 102  
 Tubicaulidaceae 528  
**Tubiellales** 35  
 Tubiphytes 44  
*Tundrodendron* 417, 427, 431, **440**,  
 441  
*Turkmeniaria* 201, **215**  
*Tylodendron* 453
- Ulodendraceae 469  
*Ulodendron* 415, 421, 463, **469**  
**Ulotrichales** 199  
 Ulvaceae 23  
*Ungdarella* 251, **258**  
 Ungdarellaceae 249, 256, **258**  
*Unjaella* 201, **213**  
*Uragiella* 222  
*Uralella* 211  
*Uraloporella* 201, **211**  
*Uranovia* 50  
*Ursodendron* 417, 429, 463, **467**  
*Uskatia* **409**  
*Ussuriopteris* 604, **608**
- Uteria* 222  
*Uva* **206**
- Vallacerta* 164, 165, **167**  
 Vallacertaceae 162, 164, 165, **167**  
*Vargolopteris* 604, **608**  
*Vermiporella* 201, 208, **211**  
*Verticillipora* 222  
*Viatcheslavovia* 417, 443, 444, **452**,  
 453, 454, 469  
*Viatcheslavioophyllum* 453  
*Visheraia* 47  
*Voelkelia* 551  
*Volkmannia* 474, 475, 518  
*Volkmannianum* **447**  
*Volnovakhia* 417, 431, 436  
*Vologdinella* **221**  
 Vologdinelleae 201, **221**  
**Volvocales** 199  
**Volvocinae** 27  
*Vorcutannularia* **410**  
*Vorticella* 140
- Walchia* 409  
*Webera* 389  
*Weichselia* 531, 537, 604, **610**  
*Weisia* **385**  
*Wetzeliella* 173, 175, 177, **181**, 182  
 Wetzeliellaceae 175, 179, **181**  
*Wetzelodinium* 177  
*Williamsonia* 416  
*Woodwardia* **591**  
*Woodwardites* 591
- Xanthiopyxis* 116, **117**  
**Xantophyta** 23, 27, 30, 35, 73, 152,  
**193**, 198  
*Xystotheca* **109**
- Yarravia* 320, 325, **327**
- Zalesskya* 539, 569, **572**  
*Zeapora* 222  
*Zeilleria* 601, **604**  
*Zittelina* 222  
*Zonotrichia* 36  
*Zonotrichites* 29, 31, 34, 44, 45, **47**  
*Zonotrilites* 449  
*Zoophycos* 188  
 Zosterophyllaceae 318, 319, 322,  
**327**, 329, 337  
**Zosterophyllales** 319  
*Zosterophyllum* 316; 317, 320, 321,  
 323, **327**, 331, 333  
*Zygoceros* 109  
*Zygodolithus* 154, **156**  
 Zygopteridaceae 538, 553, **554**, 557  
**Zygopteridae** 543, 553  
**Zygopteridiales** 538, **552**  
*Zygopteris* 555  
 Zygopteroideae 528, 544  
*Zygrhablithus* 156

**ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ**  
**Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные,**  
**папоротники**

**Справочник для палеонтологов и геологов СССР**

*Утверждено к печати*  
*Геологическим институтом*  
*Академии наук СССР*

Редактор Издательства *П. С. Котляревская*  
Технический редактор *В. Г. Лаут*

Сдано в набор 29/XII 1962 г. Подписано к печати 4/VII 1963 г.  
Формат 84×108<sup>3</sup>/<sub>16</sub>. Печ. л. 36,5+57 вкл. (7,63 печ. л.); усл. л. 72,37.  
Уч.-изд. л. 66,8 (60,5+6,3 вкл.) Тираж 3000 экз. Т-8923. Изд. № 559. Тип. зак. 1551

*Цена 5 руб.*

Издательство Академии наук СССР  
Москва, Б-62, Подсосенский пер., 21

---

2-я типография Издательства АН СССР  
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10.



596