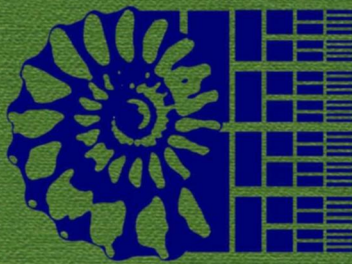


ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ



<http://jurassic.ru/>

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ КОМИТЕТ СССР
МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО
СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ СССР

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

СПРАВОЧНИК
ДЛЯ ПАЛЕОНТОЛОГОВ И ГЕОЛОГОВ СССР

—
В ПЯТНАДЦАТИ ТОМАХ

Главный редактор Ю. А. ОРЛОВ

Зам. Главного редактора: *В. 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. Н. 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. Тахтаджян, К. К. Флеров, А. В. Фурсенко,

А. В. Хабаков, Н. Е. Чернышева, А. Г. Эберзин

ГОСУДАРСТВЕННОЕ НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛИТЕРАТУРЫ ПО ГЕОЛОГИИ И ОХРАНЕ НЕДР

Москва

1963

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

СПРАВОЧНИК
ДЛЯ ПАЛЕОНТОЛОГОВ И ГЕОЛОГОВ СССР

ГОЛОСЕМЕННЫЕ И ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ

Редакторы тома

А. Л. Тахтаджян (ответственный редактор),

В. А. Вахрамеев, Г. П. Радченко

ГОСУДАРСТВЕННОЕ НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛИТЕРАТУРЫ ПО ГЕОЛОГИИ И ОХРАНЕ НЕДР

Москва

1963

УЧРЕЖДЕНИЯ, ПРИНИМАВШИЕ УЧАСТИЕ
В СОСТАВЛЕНИИ ТОМА ,

БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА АН СССР
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АН СССР
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ ГЕОЛОГИИ АРКТИКИ
ВСЕСОЮЗНЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
ЛЕНИНГРАДСКАЯ ЛЕСОТЕХНИЧЕСКАЯ АКАДЕМИЯ им. С. М. КИРОВА
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АН ГРУЗ. ССР
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. М. В. ЛОМОНОСОВА
СУХУМСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

СОДЕРЖАНИЕ ТОМОВ

- Общая часть. Простейшие. Под редакцией *Д. М. Раузер-Черноусовой* и *А. В. Фурсенко*.
- Губки, археоциаты, кишечнополостные. Под редакцией *Б. С. Соколова*.
- Моллюски — панцирные, двустворчатые, лопатоногие. Приложение — черви. 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. Луппова* и *В. В. Друщица*.
- Мшанки, брахиоподы. 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, мхи, псилофиты, плауновые, членистостебельные, папоротники. Под редакцией *В. А. Вахрамеева*, *Г. П. Радченко*, *А. Л. Тахтаджяна*.
- Голосеменные, покрытосеменные. Под редакцией *В. А. Вахрамеева*, *Г. П. Радченко*, *А. Л. Тахтаджяна*.

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Главнейшие стратиграфические подразделения, принятые в издании «Основы палеонтологии»	15
Предисловие	17
Класс Gymnospermae. Голосеменные	21
Общая часть (А. Л. Тахтаджян)	21
История изучения	21
Общая характеристика и морфология	22
Принципы систематики	25
Литература	27
Подкласс Pteridospermidae (<i>Pteridospermae</i>)	29
Общая часть (Н. А. Шведов, А. А. Любер)	29
История изучения	29
Общая характеристика	30
Стебли и проводящая система	30
Листья	33
Микроспорофиллы	35
Микроспоры	36
Мегаспорофиллы и семезачатки	37
Принципы систематики	39
Экология, биологическое и геологическое значение	41
Историческое развитие, время существования	41
Специальная часть (В. П. Владимирович, Э. Н. Кара-Мурза, А. А. Любер, Е. О. Новик, Г. П. Радченко, Н. А. Шведов)	43
Порядок 1. Cycadofilicales (Н. А. Шведов)	43
Семейство Lyginopteridaceae	43
Семейство Medullosaceae (А. А. Любер, Н. А. Шведов)	50
Семейство Peltaspermae (А. А. Любер, Н. А. Шведов)	58
Порядок 2. Caytoniales (Э. Н. Кара-Мурза, Н. А. Шведов)	59
Семейство Corystospermaceae	59
Семейство Caytoniaceae	59
Порядок 3. Glossopteridales (А. А. Любер, Н. А. Шведов)	61
Семейство Glossopteridaceae	62
Роды, относимые к искусственным группам (Н. А. Шведов)	64
Роды неопределенного систематического положения (Н. А. Шведов)	74
Семена птеридоспермов (Н. А. Шведов)	80
Литература	82
Таблицы изображений и объяснения к ним	87
Подкласс Phyllosperrmidae (Cycadophyta)	97
Порядок 1. Bennettitales (Cycadeoideales)	97
Общая часть (В. А. Вахрамеев, Н. А. Болховитина, А. А. Яценко-Хмельевский)	97

	Стр.
История изучения	97
Общая характеристика и морфология	98
Принципы систематики	102
Биологическое и геологическое значение	103
Историческое развитие	103
Специальная часть	105
Семейство Williamsoniaceae (В. А. Вахрамеев, А. И. Турутанова-Кетова)	105
Семейство Cusaceae (В. А. Вахрамеев)	107
Роды, установленные по остаткам древесины, сближаемые с порядком Bennettiales (А. А. Яценко-Хмелевский)	109
Роды, установленные по остаткам листьев, связываемые с порядком Bennettiales (Н. Д. Василевская, В. А. Самылина, И. Н. Сребродольская, А. И. Турутанова-Кетова)	109
Порядок 2. Cusadales	114
Общая часть (В. А. Вахрамеев)	114
История изучения	114
Общая характеристика	115
Принципы систематики	116
Историческое развитие, время существования	116
Специальная часть	117
Роды, установленные по остаткам листьев, связываемые с порядком Cusadales (Н. Д. Василевская, В. А. Самылина, В. П. Владимирович)	117
Роды, установленные по остаткам репродуктивных органов, связываемые с порядком Cusadales (В. А. Вахрамеев)	121
Порядок 3. Pentoxylales (А. Л. Тахтаджян)	121
Phyllospemidae неопределенного систематического положения (Н. Д. Василевская, И. В. Васильев, И. Н. Сребродольская)	124
Литература	128
Таблицы изображений и объяснения к ним	131
Подкласс Stachyospermidae (Coniferophyta)	147
Порядок 1. Cordaitales. Кордаитовые	147
Общая часть (Г. П. Радченко, Е. М. Андреева, А. А. Яценко-Хмелевский)	147
История изучения	147
Общая характеристика и морфология	149
Экология, геологическое значение	157
Географическое распространение и время существования	157
Специальная часть	158
Семейство Pityaceae (Г. П. Радченко)	158
Семейство Cordaitaceae (Е. М. Андреева, С. Г. Горелова, Е. О. Новик)	158
Роды, связываемые с сем. Cordaitaceae	160
Роды, сближаемые с сем. Cordaitaceae (В. П. Владимирович, В. Г. Лепехина, Г. П. Радченко, И. А. Шилкина, А. А. Яценко-Хмелевский)	164
Литература	165
Порядок 2. Ginkgoales	168
Общая часть (Н. Д. Василевская)	168
История изучения	168
Общая характеристика и морфология	170
Принципы систематики	176
Историческое развитие, время существования	177
Экология, биологическое и геологическое значение	180
Специальная часть	182
Семейство Ginkgoaceae (Н. Д. Василевская, Э. Н. Кара-Мурза)	182
Роды, сближаемые с сем. Ginkgoaceae (Н. Д. Василевская)	184
Ginkgoales ближе не установленного систематического положения (Н. Д. Василевская)	189
Органороды, сближаемые с порядком Ginkgoales (Н. Д. Василевская, Н. А. Шведов)	192
Литература	194

	Стр.
Порядок 3. Coniferales	196
Общая часть (А. И. Турутанова-Кетова, В. В. Зауер, И. Н. Свешникова, И. А. Шилкина, А. А. Яценко-Хмелевский)	196
История изучения	196
Общая характеристика и морфология	197
Принципы систематики	220
Историческое развитие	222
Экология и тафономия	226
Геологическое значение	228
Специальная часть	229
Семейство Lebachiaceae (Walchiaceae) (А. И. Турутанова-Кетова, Н. А. Болховитина)	229
Семейство Voltziaceae (А. И. Турутанова-Кетова)	233
Роды, сближаемые с сем. Voltziaceae (В. П. Владимирович, А. И. Турутанова-Кетова, Н. А. Шведов)	235
Семейство Podozamitaceae (Э. Н. Кара-Мурза, А. И. Турутанова-Кетова)	238
Роды, сближаемые с сем. Podozamitaceae (Е. Е. Мигачева, А. И. Турутанова-Кетова)	240
Семейство Aгаусариасеae (Н. А. Болховитина, И. В. Васильев, В. А. Вахрамеев, В. В. Зауер, Э. Н. Кара-Мурза, И. А. Шилкина, А. А. Яценко-Хмелевский)	240
Роды, сближаемые с сем. Агаусариасеae (А. И. Турутанова-Кетова, И. А. Шилкина, А. А. Яценко-Хмелевский)	245
Семейство Cheirolepidiaceae (А. И. Турутанова-Кетова)	249
Семейство Palissyaceae (А. И. Турутанова-Кетова)	250
Семейство Podocarpaceae (Н. А. Болховитина, В. А. Вахрамеев, Э. Н. Кара-Мурза, А. А. Яценко-Хмелевский)	252
Роды, сближаемые с сем. Podocarpaceae (Н. А. Болховитина, В. П. Владимирович и А. И. Турутанова-Кетова)	255
Семейство Сералотаксееae (И. В. Васильев, А. И. Турутанова-Кетова)	260
Семейство Тахасеae (И. В. Васильев, Э. Н. Кара-Мурза и А. И. Турутанова-Кетова)	261
Роды, сближаемые с сем. Тахасеae (А. И. Турутанова-Кетова)	263
Семейство Рипасеae (П. И. Дорофеев, В. В. Зауер, И. Н. Свешникова, И. А. Шилкина, А. А. Яценко-Хмелевский)	265
Органороды, сближаемые с сем. Рипасеae (М. А. Седова, А. И. Турутанова-Кетова)	275
Семейство Sciadopityaceae (В. В. Зауер, И. Н. Свешникова, И. А. Шилкина, А. А. Яценко-Хмелевский)	279
Семейство Таходиаееae (В. В. Зауер, И. Н. Свешникова, И. А. Шилкина, А. А. Яценко-Хмелевский)	280
Семейство Сипрессееae (Н. А. Болховитина, И. Н. Свешникова, И. А. Шилкина, А. А. Яценко-Хмелевский)	290
Формальные роды хвойных	298
Семейства голосеменных неясного систематического положения	301
Семейство Vojnovskyaceae (М. Ф. Нейбург)	301
Формальные роды голосеменных (Н. Д. Василевская, Г. В. Делле, А. И. Турутанова-Кетова, Н. А. Шведов)	301
Литература	310
Таблицы изображений и объяснения к ним	321
Класс Angiospermae. Покрытосеменные или цветковые растения	383
Общая часть (А. Л. Тахтаджян с участием Н. Н. Кадена, Л. А. Куприяновой и А. А. Яценко-Хмелевского)	383
История изучения	383
Общая характеристика и морфология	386
Осевые органы	386
Проводящая, опорная и запасаящая системы (А. Л. Тахтаджян и А. А. Яценко-Хмелевский)	386
Лист	395

	Стр.
Цветок и соцветие	399
Микроспорангий и микроспоры	403
Морфология оболочки пыльцевых зерен (<i>Л. А. Куприянова</i>)	404
Эволюция оболочки пыльцевых зерен	410
Семезачаток, мегаспорангий и мегаспора	411
Мужской и женский гаметофит. Оплодотворение	412
Семя	413
Плод (<i>Н. Н. Каден</i>)	414
Принципы систематики	418
Историческое развитие	421
Экология и тафономия	424
Геологическое значение	427
Специальная часть	429
Подкласс Dicotyledones	429
Порядок 1. Magnoliales	429
Семейство Magnoliaceae (<i>А. Л. Тахтаджян</i> с участием <i>С. Р. Самойлович</i>)	429
Семейство Winteraceae (<i>А. Л. Тахтаджян</i>)	432
Семейство Annonaceae (<i>А. Л. Тахтаджян</i>)	432
Порядок 2. Laurales	433
Семейство Lauraceae (<i>Т. Н. Байковская</i> с участием <i>С. Р. Самойлович</i> , <i>А. Л. Тахтаджяна</i> и <i>И. А. Шилкиной</i>)	433
Порядок 3. Aristolochiales	439
Семейство Aristolochiaceae (<i>А. А. Колаковский</i>)	439
Порядок 4. Nymphaeales	439
Семейство Cabombaceae (<i>П. И. Дорофеев</i>)	439
Семейство Nymphaeaceae (<i>П. И. Дорофеев</i>) с участием <i>Е. Д. Заклин-</i> <i>ской</i>)	440
Семейство Ceratophyllaceae (<i>П. И. Дорофеев</i>)	442
Порядок 5. Nelumbonales	442
Семейство Nelumbonaceae (<i>Н. С. Смигиревская</i> с участием <i>Е. Д. За-</i> <i>клинской</i>)	442
Порядок 6. Illiciales	443
Семейство Illiciaceae (<i>А. Л. Тахтаджян</i>)	443
Семейство Schisandraceae (<i>А. А. Колаковский</i>)	444
Порядок 7. Ranales	444
Семейство Menispermaceae (<i>А. Л. Тахтаджян</i> с участием <i>П. И. Доро-</i> <i>феева</i> , <i>Т. Д. Колесниковой</i> и <i>С. Р. Самойлович</i>)	444
Семейство Ranunculaceae (<i>П. И. Дорофеев</i> с участием <i>Е. Д. Заклин-</i> <i>ской</i> , <i>В. А. Самылиной</i>)	446
Семейство Berberidaceae (<i>Т. Д. Колесникова</i>)	448
Порядок 8. Trochodendrales	449
Семейство Trochodendraceae (<i>Н. С. Громова</i>)	449
Порядок 9. Hamamelidales	449
Семейство Cercidiphyllaceae (<i>Т. Н. Байковская</i>)	449
Семейство Eupteleaceae (<i>Н. С. Громова</i>)	451
Семейство Hamamelidaceae (<i>Е. Ф. Кутузкина</i> с участием <i>Т. Д. Колес-</i> <i>никовой</i> , <i>С. Р. Самойлович</i>)	451
Семейство Altingiaceae (<i>Е. Ф. Кутузкина</i> с участием <i>С. Р. Самойлович</i>)	453
Семейство Platanaceae (<i>Т. Н. Байковская</i> с участием <i>С. Р. Самойлович</i> <i>И. А. Шилкиной</i>)	454
Порядок 10. Urticales	459
Семейство Eucommiaceae (<i>Т. Н. Байковская</i>)	459
Семейство Ulmaceae (<i>И. А. Ильинская</i> с участием <i>П. И. Дорофеева</i> , <i>С. Р. Самойлович</i> , <i>С. К. Черепанова</i> , <i>И. А. Шилкиной</i>)	459
Семейство Moraceae (<i>И. А. Ильинская</i> с участием <i>П. И. Дорофеева</i> , <i>С. Р. Самойлович</i>)	463
Семейство Cannabaceae (<i>С. Р. Самойлович</i>)	465

	Стр.
Семейство Urticaceae (П. И. Дорофеев)	466
Порядок 11. Fagales	467
Семейство Fagaceae (А. А. Колаковский с участием С. Р. Самойлович, И. А. Шилкиной)	467
Порядок 12. Betulales	477
Семейство Betulaceae (И. В. Васильев с участием Н. Д. Мчедлишвили, И. А. Шилкиной)	477
Семейство Corylaceae (А. И. Пояркова с участием Н. Д. Мчедлишвили)	481
Порядок 13. Myricales	486
Семейство Myricaceae (Л. Ю. Буданцев с участием А. Н. Гладковой)	486
Порядок 14. Juglandales	488
Семейство Juglandaceae (И. А. Ильинская с участием Н. Д. Мчедлишвили, И. А. Шилкиной)	488
Порядок 15. Leitneriales	493
Семейство Leitneriaceae (А. А. Колаковский)	493
Порядок 16. Caryophyllales	494
Семейство Caryophyllaceae (П. И. Дорофеев с участием Е. Д. Заклинской)	494
Семейство Chenopodiaceae (П. И. Дорофеев с участием Е. Д. Заклинской)	494
Порядок 17. Polygonales	497
Семейство Polygonaceae (П. И. Дорофеев)	497
Порядок 18. Plumbaginales	498
Семейство Plumbaginaceae (Е. Д. Заклинская)	498
Порядок 19. Dilleniales	499
Семейство Dilleniaceae (Т. Н. Байковская)	499
Порядок 20. Theales	499
Семейство Theaceae (А. А. Колаковский с участием И. А. Шилкиной)	499
Семейство Pentaphragaceae (А. Л. Тахтаджян)	502
Семейство Hypericaceae (П. И. Дорофеев)	502
Семейство Elatinaceae (П. И. Дорофеев)	503
Порядок 21. Cistales (Bixales)	503
Семейство Flacourtiaceae (А. Л. Тахтаджян)	503
Семейство Violaceae (П. И. Дорофеев)	504
Семейство Cistaceae (А. Л. Тахтаджян)	504
Порядок 22. Passiflorales (Cucurbitales)	504
Семейство Cucurbitaceae (П. И. Дорофеев)	504
Порядок 23. Sapparidales	505
Семейство Sapparaceae (П. И. Дорофеев)	505
Семейство Brassicaceae (П. И. Дорофеев)	506
Порядок 24. Salicales	506
Семейство Salicaceae (И. А. Ильинская с участием Н. Д. Мчедлишвили)	506
Порядок 25. Ericales	508
Семейство Actinidiaceae (Т. Н. Байковская)	508
Семейство Clethraceae (М. Г. Горбунов)	509
Семейство Ericaceae (М. Д. Узнадзе с участием Е. Д. Заклинской, П. И. Дорофеева)	509
Порядок 26. Ebenales	513
Семейство Styracaceae (Т. Н. Байковская с участием И. А. Шилкиной)	513
Семейство Symplocaceae (А. Л. Тахтаджян)	514
Семейство Ebenaceae (Т. А. Якубовская)	514
Семейство Sapotaceae (Н. Н. Имханицкая)	515
Порядок 27. Primulales	516
Семейство Myrsinaceae (А. Л. Тахтаджян, М. Д. Узнадзе)	516
Семейство Primulaceae (П. И. Дорофеев)	517
Порядок 28. Malvales	518
Семейство Elaeocarpaceae (Н. Н. Имханицкая)	518

	Стр
Семейство Tiliaceae (И. В. Васильев с участием А. Н. Гладковой)	519
Семейство Sterculiaceae (Т. Н. Байковская с участием Н. К. Стельмак)	524
Семейство Malvaceae (П. И. Дорофеев)	525
Порядок 29. Euphorbiales	526
Семейство Вихасеae (Е. Ф. Кутузкина с участием А. Н. Гладковой, Л. А. Куприяновой)	526
Семейство Euphorbiaceae (Т. Н. Байковская, П. И. Дорофеев, Г. М. Романовская)	527
Порядок 30. Thymelaeales	528
Семейство Thymelaeaceae (П. И. Дорофеев)	528
Порядок 31. Rosales	529
Семейство Rosaceae (Т. Н. Байковская, с участием М. Г. Горбунова, П. И. Дорофеева, Е. Д. Заклинской)	529
Порядок 32. Cunoniales	537
Семейство Iteaceae (А. Л. Тахтаджян)	537
Семейство Grossulariaceae (А. Л. Тахтаджян)	537
Семейство Hydrangeaceae (Л. Ю. Буданцев)	537
Семейство Pittosporaceae (А. Л. Тахтаджян)	538
Порядок 33. Saxifragales	539
Семейство Saxifragaceae (П. И. Дорофеев, А. Л. Тахтаджян)	539
Семейство Droseraceae (П. И. Дорофеев)	540
Порядок 34. Fabales (Leguminales)	540
Семейство Mimosaceae (И. А. Ильинская, с участием Л. А. Куприяновой, И. А. Шилкиной)	540
Семейство Caesalpiniaceae (И. А. Ильинская с участием Л. А. Куприяновой)	541
Семейство Fabaceae (И. А. Ильинская с участием Е. Д. Заклинской)	543
Порядок 35. Myrtales	546
Семейство Lythraceae (П. И. Дорофеев)	546
Семейство Punicaceae (М. Д. Узнадзе)	547
Семейство Combretaceae (В. С. Корнилова)	548
Семейство Myrtaceae (В. С. Корнилова с участием Н. К. Стельмак)	548
Семейство Opagraceae (П. И. Дорофеев, Н. Д. Мчедlishvili)	552
Семейство Tparaceae (В. Н. Васильев с участием Н. Д. Мчедlishvili)	553
Семейство Elaeagnaceae (Т. А. Якубовская с участием А. Н. Гладковой)	554
Порядок 36. Haloragales	555
Семейство Haloragaceae (П. И. Дорофеев)	555
Семейство Hippuridaceae (П. И. Дорофеев)	556
Порядок 37. Rutales	557
Семейство Anacardiaceae (Т. Н. Байковская с участием Н. К. Стельмак, И. А. Шилкиной)	557
Семейство Simaroubaceae (И. В. Васильев с участием А. Н. Гладковой)	560
Семейство Rutaceae (И. А. Ильинская с участием Н. С. Громовой)	561
Порядок 38. Sapindales	563
Семейство Staphyleaceae (А. А. Колаковский)	563
Семейство Aceraceae (Т. Н. Байковская с участием Н. К. Стельмак)	563
Семейство Sapindaceae (И. А. Ильинская с участием Н. К. Стельмак)	565
Семейство Hippocastanaceae (И. А. Ильинская)	566
Семейство Sabiaceae (П. И. Дорофеев)	566
Порядок 39. Geraniales	567
Семейство Linaceae (П. И. Дорофеев)	567
Семейство Zygophyllaceae (Г. М. Романовская)	567
Семейство Connaraceae (А. Л. Тахтаджян)	568
Семейство Oxalidaceae (А. Л. Тахтаджян)	568
Семейство Geraniaceae (А. Л. Тахтаджян с участием Н. В. Кручининой)	568
Порядок 40. Polygalales	569
Порядок 41. Cornales	570
Семейство Cornaceae (Т. А. Якубовская с участием Н. К. Стельмак)	570

	Стр.
Семейство Nyssaceae (М. Г. Горбунов с участием Н. К. Стельмак)	571
Семейство Alangiaceae (И. А. Ильинская)	572
Порядок 42. Araliales (Umbellales)	573
Семейство Agaliaceae (Т. Н. Байковская с участием Н. С. Громовой)	573
Семейство Ариaceae (П. И. Дорофеев и Г. М. Романовская)	575
Порядок 43. Celastrales	576
Семейство Aquifoliaceae (Т. Н. Байковская с участием А. Н. Гладковой)	576
Семейство Icacinaceae (И. А. Шилкина)	578
Семейство Celastraceae (Т. А. Якубовская с участием А. Н. Гладковой, А. Л. Тахтаджяна, И. А. Шилкиной)	579
Порядок 44. Rhamnales	582
Семейство Rhamnaceae (Т. А. Якубовская с участием Н. В. Кручининой, И. А. Шилкиной)	582
Семейство Vitaceae (Т. Н. Байковская, П. И. Дорофеев, Н. С. Громова)	586
Порядок 45. Santalales	590
Семейство Olacaceae (А. Л. Тахтаджян)	590
Семейство Santalaceae (А. Л. Тахтаджян с участием П. И. Дорофеева, Н. В. Кручининой)	590
Семейство Loganthaceae (А. Л. Тахтаджян, Е. Ф. Кутузкина)	592
Порядок 46. Proteales	593
Семейство Proteaceae (А. Л. Тахтаджян с участием С. Р. Самойлович)	593
Порядок 47. Gentianales	595
Семейство Аросупaceae (М. Д. Узнадзе)	595
Семейство Periplocaceae (А. Л. Тахтаджян)	596
Семейство Oleaceae (И. А. Ильинская с участием Л. Ю. Буданцева, Н. К. Стельмак, А. Л. Тахтаджян)	597
Семейство Menyanthaceae (П. И. Дорофеев)	598
Порядок 48. Rubiales	599
Семейство Rubiaceae (П. И. Дорофеев)	599
Семейство Saprifoliaceae (Т. Н. Байковская с участием П. И. Дорофеева и Н. С. Громовой)	599
Семейство Sambucaceae (Т. Н. Байковская с участием П. И. Дорофеева и Н. С. Громовой)	602
Семейство Valerianaceae (П. И. Дорофеев)	603
Семейство Dipsacaceae (Л. А. Куприянова, Н. В. Кручинина)	603
Порядок 49. Polemoniales	605
Семейство Convolvulaceae (Е. Д. Заклинская)	605
Порядок 50. Scrophulariales	605
Семейство Solanaceae (П. И. Дорофеев)	605
Семейство Scrophulariaceae (П. И. Дорофеев)	606
Семейство Pedaliaceae (П. И. Дорофеев)	606
Порядок 51. Lamiales	607
Семейство Lamiaceae (П. И. Дорофеев с участием Н. В. Кручининой)	607
Порядок 52. Asterales	609
Семейство Asteraceae (П. И. Дорофеев с участием Г. М. Романовской)	609
Подкласс Мопосcotyledones	613
Порядок 1. Alismatales	613
Семейство Butomaceae (П. И. Дорофеев с участием Л. А. Куприяновой)	613
Семейство Alismataceae (П. И. Дорофеев с участием Л. А. Куприяновой)	613
Порядок 2. Hydrocharitales	615
Семейство Hydrocharitaceae (П. И. Дорофеев с участием Л. А. Куприяновой)	615
Порядок 3. Potamogetonales	616
Семейство Posidoniaceae (Т. Н. Байковская)	616
Семейство Zosteraceae (Т. Н. Байковская)	617
Семейство Potamogetonaceae (П. И. Дорофеев с участием Л. А. Куприяновой)	617

	Стр.
Семейство Zannichelliaceae (П. И. Дорофеев)	618
Семейство Najadaceae (П. И. Дорофеев)	619
Порядок 4. Liliales	619
Семейство Liliaceae (Л. А. Куприянова)	619
Семейство Amaryllidaceae (Л. А. Куприянова)	620
Порядок 5. Dioscoreales	621
Семейство Smilacaceae (Т. Н. Байковская с участием Л. А. Куприяновой)	621
Порядок 6. Zingiberales	622
Семейство Zingiberaceae (П. И. Дорофеев)	622
Семейство Cannaceae (Т. Н. Байковская)	623
Порядок 7. Juncales	623
Семейство Juncaceae (Л. А. Куприянова)	623
Порядок 8. Cyperales	623
Семейство Cyperaceae (П. И. Дорофеев с участием Т. Н. Байковской, Л. А. Куприяновой, В. А. Самылиной)	623
Порядок 9. Poales (Graminales)	627
Семейство Poaceae (Gramineae) (Т. Н. Байковская с участием Л. А. Куприяновой, А. Л. Тахтаджяна)	627
Порядок 10. Arecales (Palmales)	628
Семейство Arecaceae (Т. Н. Байковская с участием А. Н. Гладковой, И. М. Покровской, А. Л. Тахтаджяна)	628
Порядок 11. Agales	632
Семейство Agaceae (П. И. Дорофеев)	632
Порядок 12. Pandanales	634
Семейство Sraganiaceae (П. И. Дорофеев с участием Л. А. Куприяновой)	634
Семейство Turpaseae (П. И. Дорофеев с участием Л. А. Куприяновой)	635
Формальные роды покрытосеменных неустановленного родства (Т. Н. Байковская, Л. Ю. Буданцев, О. М. Мокшина, И. А. Шилкина)	636
Литература	640
Таблицы изображений и объяснения к ним	651
Алфавитный указатель	733

**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	
			Мноцен	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	
		Нижний			Альбский Аптский
	Неоком		Барремский Готеривский Валанжинский		
	Юрская	Верхний, или мальм	Титон	Верхний волжский Нижний волжский	
			Кимериджский Оксфордский Келловейский		
		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	Рэтский Норийский Карнийский	
			Средний	Ладинский Анизийский
			Нижний, или скифский	Кампильский* Сейсский
Палеозойская	Пермская	Верхний	Татарский Казанский	
		Нижний	Кунгурский Артинский Сакмарский { Сакмарский Ассельский	
	Каменноугольная	Верхний	Оренбургский Жигулевский { Гжельский Касимовский	
		Средний	Московский Башкирский, или каляльский	
		Нижний	Намюрский Визейский Турнейский	
	Девонская	Верхний	Фаменский Франский	
		Средний	Живетский Эйфельский	
		Нижний	Кобленцкий Жединский	
	Силурийская	Верхний	Лудловский	
		Нижний	Венлокский Ландоверский	
	Ордовикская	Верхний	Ашгильский Карадокский Ландейльский	
		Средний		
		Нижний	Аренигский Тремадокский	
	Кембрийская	Верхний	Не выделены	
		Средний		
		Нижний	Ленский Алданский	
	Протерозойская	Верхняя подгруппа		
		Нижняя подгруппа		
	Архейская			

* Решением Межведомственного стратиграфического комитета от 10 мая 1956 г. рекомендовано деление нижнего триаса на индский и оленекский ярусы.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящем XV томе «Основы палеонтологии» завершается описание всех родов вымерших животных и растений, обнаруженных на территории Советского Союза. В этот том вошли две важнейшие группы высших растений — голосеменные (Gymnospermae) и покрытосеменные (Angiospermae). Обе группы имеют важнейшее стратиграфическое и палеогеографическое значение. Голосеменные растения чрезвычайно важны для стратиграфии мезозойских отложений и имеют большое значение также для изучения палеозоя (карбон и пермь) и кайнозоя (палеоген и неоген). Покрытосеменные же растения имеют исключительное значение для стратиграфии и палеогеографии верхнего мела и всего кайнозоя. Особенно большое значение они приобретают при изучении континентальных отложений, в которых отсутствует морская фауна.

Колоссальный материал по верхнепалеозойским и мезозойским голосеменным и по верхнемеловым и третичным покрытосеменным потребовал напряженной и согласованной работы большого коллектива авторов. В составлении тома приняло участие очень большое число палеоботаников из многих ботанических и геологических учреждений Советского Союза. В результате проделана поистине колоссальная работа, успех которой был обеспечен дружными усилиями всего авторского коллектива.

Естественно, что при столь большом числе авторов, представленные в редакцию описания отличались крайней разнородностью как по форме изложения, так и по трактовке материала и по употребляемой в них ботанической и геологической терминологии. Работа по редактированию и увязке всех описаний потребовала значительного времени и была завершена лишь в июне 1961 года. В редактировании текста участвовали Н. А. Шведов (специальная часть птеридоспермов), В. А. Вахрамеев (Cusadales и Bennettitales), Н. Д. Василевская (гинкговые), Г. П. Радченко (кордаитовые), А. И. Туруганова-Кетова (некоторые разделы специальной части хвойных). В редактировании общей части хвойных участвовала О. А. Муравьева. Описание пыльцевых зерен голосеменных и покрытосеменных редактировала И. М. Покровская, а описание древесин — А. А. Яценко-Хмелевский. Редактирование покрытосеменных и общая редакция всего тома осуществлена А. Л. Тахтаджяном. Большую помощь в подготовке рукописи и ее оформлении оказали М. А. Баранова, Л. Ю. Буданцев, Г. В. Делле, И. А. Ильинская, Т. Д. Колесникова, Н. В. Кручинина, В. А. Самылина, И. Н. Свешникова, Н. С. Снигиревская, Н. К. Стельмак.

При редактировании тома специальное внимание было уделено вопросам номенклатуры, в частности грамматическому роду родовых

названий. В палеоботанике родовые названия часто образуют путем прибавления к родовым названиям современных растений суффикса «-ites» (например, от *Araucaria* — *Araucarites*, от *Betula* — *Betulites*, от *Equisetum* — *Equisetites* и т. п.). Ученые конца XVIII—начала XIX столетия считали такие слова существительными мужского рода. В дальнейшем, некоторые авторы относили их к женскому роду и таким образом одно и то же название встречается в литературе в сочетании с эпитетами как мужского, так и женского рода. По мнению специалиста по античной филологии Н. Н. Забинковой, одновременно занимающейся ботанической терминологией, названия, оканчивающиеся на «-ites», следует относить к мужскому роду, так как «-ites», несомненно, суффикс греческого происхождения, обозначающий «имеющий отношение к чему-либо», а греческие слова с этим элементом — мужского рода, как *polites* — горожанин (от *polis* — город) и др. Обращалось также внимание на правильное сокращение фамилий авторов таксонов. По этому вопросу мы нередко пользовались консультацией М. Э. Кирпичникова и Я. И. Проханова.

КЛАСС GYMNOSPERMAE
ГОЛОСЕМЕННЫЕ

КЛАСС GYMNOSPERMAE. ГОЛОСЕМЕННЫЕ

ОБЩАЯ ЧАСТЬ¹

Голосеменные представляют низшую группу семенных растений, которая во многих отношениях занимает промежуточное положение между папоротниками и покрытосеменными. От папоротников они отличаются наличием семезачатков (семепочек), а от покрытосеменных — отсутствием плодолистиков. Большинство голосеменных, в том числе все современные голосеменные, характеризуются наличием стробила — укороченного и ограниченного в росте репродуктивного побега, несущего спорофиллы. Стробилов не было только у древнейшего подкласса папоротниковидных голосеменных (Pteridospermidae). Несмотря на огромное разнообразие в строении репродуктивных и вегетативных органов голосеменных, многие общие черты организации, особенно план строения семезачатка, говорит о естественности, монофилитичности всей группы и её происхождении от общего предка. Голосеменные возникли, вероятно, от каких-то девонских разноспоровых папоротников типа Archaeopteridales.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Начало научного изучения вымерших голосеменных растений восходит к трудам отцов палеоботаники К. Штернберга (Sternberg, 1820—1838) и А. Броньяра (Brongniart, 1822—1838), в которых мы находим первые и еще очень несовершенные описания и изображения некоторых вымерших родов. Впоследствии огромный вклад в изучение вы-

мерших голосеменных делают такие палеоботаники как Гепперт (хвойные), Унгер, Фейсмантел, Геер, Сапорта и др. Уже в течение XIX в. был собран огромный материал по ископаемым голосеменным и открыты совершенно новые для науки группы кордаитовых и беннеттитовых. Но наиболее интенсивно и глубоко стали изучаться голосеменные прошлых геологических эпох в XX в., когда значительно подвинулось знание морфологии репродуктивных органов и анатомии древесины основных их групп. В XX столетии начались также интенсивные исследования эпидермальных структур листа, что дало чрезвычайно много для определения родов хвойных и гинкговых и для разграничения цикадовых и беннеттитовых.

Заслуживают упоминания замечательные работы шведского палеоботаника Р. Флорина (см. особенно Florin, 1931). Большое развитие получает также изучение оболочки микроспор различных групп голосеменных, из которых особенно следует отметить работы Флорина, Уодхауса и В. В. Зауер. Открытие на рубеже двух столетий вымершей группы семенных папоротников пролило свет на природу семезачатка и позволило подойти ближе к реконструкции филогенетических связей основных порядков голосеменных. Позднее были открыты также такие интересные вымершие группы, как кэйтониевые (Caytoniales), глоссоптеридовые (Glossopteridales) и пентоксилловые (Pentoxylales). Чрезвычайно важное значение имело детальное морфологическое изучение примитивных пермо-карбоновых хвойных из семейства Lebachiaceae (Walchiaceae), что дало возможность окончательно

¹ Составил А. Л. Тахтаджян.

выяснить происхождение семенной чешуи хвойных (см. особенно Florin, 1951). Наконец, следует отметить большое значение ряда превосходных сводок по голосеменным — особенно Пильгера (Pilger, 1926), Чемберлена (Chamberlain, 1935), Домина (Domín, 1938) и обширный, еще неоконченный труд французского ботаника Госсена (Gaussep, 1944—1960).

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И МОРФОЛОГИЯ

ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ

Все известные до сих пор голосеменные растения, вымершие или современные, представляют собой древесные растения — деревья или кустарники. Нередко они достигают огромных размеров, как некоторые хвойные, а иногда представляют собой, наоборот, небольшие кустарники, как некоторые виды *Ephedra*. Почти все они являются растениями прямостоячими, за исключением некоторых горных и арктических хвойных (принимающих спалерную форму) или рода *Gnetum*, почти все виды которого лианы. Одни хвойные сильно разветвлены и несут большое число сравнительно небольших или мелких, часто чешуевидных листьев, другие же, наоборот, не ветвятся или ветвятся очень слабо и несут относительно крупные, большей частью перистые листья. К первым относятся главным образом кордаитовые, гинкговые и хвойные, в то время как вторая группа представлена семенными папоротниками, беннеттитовыми, цикадовыми и др. Листья сильно варьируют не только по числу и по размерам, но также по морфологии и по анатомическому строению. В огромном большинстве случаев морфология листа голосеменных столь характерна, что дает возможность определить если не род, то семейство или хотя бы порядок. Однако голосеменные, относящиеся к разным семействам, а иногда и к разным порядкам, могут иметь нередко очень сходную внешнюю морфологию листа. Так, например, листья некоторых *Cycadales* и *Bennettitales* морфологически настолько сходны, что по изолированным отпечаткам их трудно отнести к тому или иному порядку. В таких случаях приходится использовать признаки анатомического строения листа, особенно строение устьиц и окружающих их эпидермальных клеток, что, однако, удается лишь при сохранении кутикулы, кото-

рая несет на себе как бы отпечаток этих структур. Строение устьиц представляет столь большое значение для палеоботанического изучения голосеменных, что нам необходимо вкратце остановиться на описании их типов.

Существует два основных типа устьиц у голосеменных — гаплохейльный (простогубый) и синдетохейльный (сложногубый) (Florin, 1931, 1933, 1951). Первый тип — гаплохейльный является более примитивным и древним. Он характеризуется тем, что из зачаточной (инициальной) клетки устьица образуются только замыкающие клетки. Побочные же клетки образуются в результате деления клеток протодермы соседних с материнской клеткой устьица. Гаплохейльный тип наблюдается у *Cycadofilicales*, *Cycadales*, *Cordaitales*, *Coniferales*, *Ginkgoales* и у родов *Ephedra* и *Gnetum*.

Второй тип — синдетохейльный является более совершенным и в эволюционном отношении более молодым. Он характеризуется тем, что из одной общей зачаточной клетки образуются как замыкающие клетки, так и побочные. Синдетохейльный тип характерен для *Bennettitales* и *Pentoxylales* и для современного рода *Welwitschia*.

Голосеменные растения характеризуются также большим разнообразием строения проводящей системы стебля. У них наблюдаются разные типы стелы, от протостелы (семенные папоротники *Heterangium* и *Tetrastichia*) до высокоорганизованной эвстелы, характерной для подавляющего большинства голосеменных. У многих примитивных голосеменных, как *Cycadofilicales*, *Cycadales*, *Bennettitales* и *Cordaitales*, стебли имеют толстую сердцевину, относительно слабо развитую и рыхлую вторичную древесину и толстую кору. Такой тип строения стебля был назван Сьюрдом (Seward, 1917) «маноксильным» (manoxylic). Наоборот, у *Ginkgoales* и *Coniferales*, так же как у рода *Ephedra*, кора и сердцевина относительно тонкие, а вторичная древесина сильно развита и компактная. Они имеют «пикноксильный» (ruspoxylic) тип строения стебля, по терминологии Сьюрда. Пикноксильный тип означает более высокую степень организации и связан с высокой специализацией вторичной древесины. Естественно, что с возникновением более совершенной вторичной древесины, механические и запасающие функции переходят к ней и необходимость в развитии мощной коры и толстой сердцевины отпадает. Детальное описание анатомического строения стебля различных групп голосеменных читатель найдет в специальных разделах.

СТРОБИЛЫ

Как и все семенные растения, голосеменные являются растениями разноспоровыми (гетероспоровыми). Микроспоры развиваются у них в микроспорангиях, а мегаспоры — в мегаспорангиях («нуцеллусах») семязачатков. Микроспорангии развиваются на микроспорофиллах, а семязачатки — на мегаспорофиллах. Микроспорофиллы и мегаспорофиллы голосеменных имеют очень различный внешний вид, размеры и строение. В одних случаях они крупные и перистые, в других случаях более мелкие и цельные. У хвойных далеко зашедшие процессы редукции и срастания привели к тому, что мегаспорофиллы стали практически неразличимыми в общей слитной структуре так называемой «семенной чешуи».

У наиболее древней и примитивной группы голосеменных — у Pteridospermidae микроспорофиллы и мегаспорофиллы сидят свободно на обыкновенных длинных побегах и не образуют еще стробилы. У всех же остальных голосеменных они собраны в более или менее компактные стробилы. У части Bennettitales стробилы были обоеполые (амфиспорангиатные), т. е. в каждом стробиле были как микроспорофиллы, так и мегаспорофиллы. Однако у подавляющего большинства голосеменных стробилы однополые (моноспорангиатные), т. е. состоят они или только из микроспорофиллов, или же только из мегаспорофиллов. Стробилы, состоящие только из микроспорофиллов, называются мужскими стробилами, или микростробилами. Стробилы же из мегаспорофиллов носят название женских стробилы, или мегастробилы. В тех случаях, когда микро- и мегастробилы развиваются на одном и том же растении, они называются однодомными. Когда же микростробилы развиваются на одних особях, а мегастробилы на других — они называются двудомными. При двудомности стробилы перекрестное опыление обеспечивается лучше, чем при однодомности.

Строение стробилы у голосеменных характеризуется исключительно большим разнообразием. В наиболее примитивных типах стробилы спорофиллы еще более или менее перистые и не вполне потеряли свой листовидный облик и сходство со спорофиллами семенных папоротников. Таковы перистые микроспорофиллы в обоеполых стробилах мезозойского рода *Cycadeoidea* из Bennettitales или перистые мегаспорофиллы в рыхлых мегастробилах современного рода *Cycas* из Cycadales. Интересно отметить, что в то время

как у *Cycadeoidea* примитивный характер сохранился только у микроспорофиллов, а мегаспорофиллы сильно редуцированы и специализированы, у *Cycas*, наоборот, более примитивными остались мегаспорофиллы. Это один из многих случаев явления, названного «перекрещиванием направлений специализации» или «эволюционной разновозрастностью признаков»¹. Но у подавляющего большинства голосеменных спорофиллы достигли очень высокого уровня специализации, причем, как правило, мегаспорофиллы подвергаются большему видоизменению (особенно у хвойных).

Стробилы могут быть одиночными, как у Cycadales или у *Cycadeoidea*, но чаще они образуют собрания, аналогичные «соцветиям» покрытосеменных. Было бы удобно называть эти собрания стробилы «метастробилами», как это уже было предложено в литературе. Такие собрания стробилы или метастробилы имеют у разных порядков голосеменных очень различный вид и строение.

МИКРОСПОРАНГИИ

Голосеменные являются эвспорангиатными растениями, и в этом отношении они, следовательно, стоят ниже большинства современных папоротников, спорангии которых развиваются лептоспорангиатным путем. У Pteridospermidae и Phyllospermidae раскрытие микроспорангиев происходит посредством эпидермальных механизмов. Так, у современных Cycadaceae микроспорангии раскрываются продольной трещиной с помощью эпидермальных клеток с неравномерно утолщенными стенками. Такой способ раскрытия был назван эктокинетическим (Jeffrey, 1917). У всех же остальных голосеменных микроспорангии раскрываются посредством эндотегия, т. е. механизма раскрытия у них подэпидермальный. Так, у рода *Ginkgo* клетки эпидермы тонкостенные и не играют поэтому заметной роли в раскрытии микроспорангия. Но под эпидермой находится слой клеток, снабженных полосатыми утолщениями на стенках, напоминая собой трахеиды с сетчатыми утолщениями на стенках. Этот слой (эндотегий) способствует разрыву стенки продольной трещиной. Такой способ раскрытия был назван эндокинетическим (Jeffrey, 1917). Эндокинетический тип характерен для всех

¹ Фактически мы имеем здесь не «разновозрастность» признаков, а их «разноступенчатость», т. е. разные уровни их специализации. Поэтому было бы более правильным называть это явление «гетеробатмией» (от греч. слова bathmos — уровень, степень, ступень).

современных голосеменных, за исключением семейства *Susacaceae*.

В микроспорангиях развиваются многочисленные микроспоры. Строение оболочки микроспор (спородермы) голосеменных отличается исключительным разнообразием и имеет большое значение как для систематики, так и для пыльцевого анализа. Детальное описание морфологии спородермы дано в специальных разделах.

СЕМЕЗАЧАТОК

Для всех голосеменных растений характерно наличие семезачатков (семепочек), состоящих из одного мегаспорангия (нуцеллуса) и окружающего его особого защитного покрова, называемого интегументом. Все развитие женского гаметофита, процесс оплодотворения и даже начальные стадии развития спорофита происходит внутри семезачатка и семени. Наличие семезачатка и является тем признаком, который резко разграничивает папоротники от первичных голосеменных. Возникновение семезачатка тесно связано с эволюцией разноспоровости у папоротников. Оно дало возможность голосеменным полнее приспособиться к наземным условиям и достигнуть более высокого уровня развития, чем папоротники. У наиболее примитивных голосеменных еще не было настоящего семени с покоящимся в нем зародышем. Но у большинства голосеменных в семезачатке после оплодотворения образуется зародыш, который проходит определенную стадию покоя. Зародыш состоит из корешка, почечки и зародышевых листьев (семедолей). Кроме того, у большинства голосеменных вокруг или около зародыша накапливаются запасы питательных веществ, служащих пищей для прорастающего зародыша. Бросается в глаза замечательный параллелизм в эволюции семенных растений и высших позвоночных, так как и у семенных и у млекопитающих зародыш проходит первые стадии развития, оставаясь в связи с материнским организмом, и хорошо защищен.

Мегаспорангий («нуцеллус») возникает на плацете в виде бугорка, состоящего из мелких паренхимных клеток. Этот бугорок образует затем интегументом, появляющимся в виде кольцевого валика. Крайя интегумента оставляют на верхушке мегаспорангия открытый узкий канал — микропиле, через который проникают внутрь микроспоры. Семезачаток прикреплен к плаценте посредством более или менее заметной семеножки, или фунику-

луса. Место в семезачатке, где интегумент переходит в семеножку, т. е. нижний конец семезачатка, называется халазой.

Происхождение интегумента долгое время не поддавалось удовлетворительному объяснению. «Индузиальная» гипотеза происхождения интегумента, гомологизирующая его с индузием папоротников, представляет в настоящее время лишь исторический интерес. Уже давно было указано, что в отличие от листа интегумент возникает самостоятельно, из нижней части самого семезачатка. Гораздо более правдоподобной является «синангиальная» гипотеза, выдвинутая английским палеоботаником Маргаритой Бенсон (Benson, 1904). Согласно этой гипотезе интегумент представляет собой кольцо подвергшихся стерилизации, сросшихся и слившихся между собой спорангиев, окружающих центральный функционирующий мегаспорангий, а микропиле соответствует первоначальному промежутку между верхушками спорангиев. Таким образом, семезачаток является фактически синангием, у которого все спорангии, кроме одного, стерилизовались и образовали покров (интегумент) единственного фертильного спорангия. Каждая продольная камера примитивных многокамерных палеозойских интегументов соответствует одному стерилизованному спорангию. В подтверждение синангиальной гипотезы был привлечен также гератологический материал. Но лучшим подтверждением этой гипотезы являются примитивные семезачатки семенных папоротников, сохранившие часто весьма ясные следы своего синангиального происхождения. Семезачатки ряда семенных папоротников обладали сегментированными интегументами с проводящим пучком в каждом сегменте (камере). Пыльцевая камера рода *Physostoma*, например, была окружена 12 «щупальцами», представляющими собой свободные концы стерильных спорангиев, или камер интегумента. Интересно, однако, что сегментированные интегументы известны не только у примитивных палеозойских голосеменных, но и у мезозойских беннеттитовых и даже у современных цикадовых. Так, толстый интегумент *Cycadeoidea morieri* был разделен радиальными стенками из уплощенных клеток на четыре отдельные продольные камеры, а у *Macrozamia*, *Ceratozamia*, *Encephalartos* и других цикадовых вокруг микропиле видно 7—16 ясных лопастей склеротесты, соответствующих верхушкам сегментов интегумента. Все эти факты говорят о том, что семезачаток есть видоизмененный и сильно специализированный мегасинангий.

У примитивных групп голосеменных мегаспорангий (т. е. нуцеллус семезачатка) открывается посредством сквозных пыльцевых камер. Мужские гаметы у таких голосеменных представляют собой подвижные сперматозоиды, которые с помощью многочисленных жгутиков легко достигают женского гаметофита и проникают в архегоний. Среди современных голосеменных пыльцевые камеры хорошо выражены у *Cycadaceae* и у рода *Ginkgo*. У более высоко специализированных голосеменных, как хвойные *Ephedra*, *Welwitschia* и *Gnetum*, мегаспорангии не раскрываются и пыльцевая трубка, несущая неподвижные мужские гаметы (спермии), на своем пути к архегонию активно прободает их стенку.

МУЖСКОЙ И ЖЕНСКИЙ ГАМЕТОФИТ. ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Женский гаметофит у всех голосеменных развивается полностью внутри мегаспорангия и не выходит даже частично наружу, т. е. не соприкасается непосредственно с воздушной средой. Доступ к женскому гаметофиту осуществляется только через микропиле. Таким образом, внутри семезачатка создаются наиболее благоприятные условия защиты женского гаметофита от высыхания. В результате этого происходит постепенная редукция и упрощение женского гаметофита и архегониев, возникает возможность очень раннего гаметогенеза, и у некоторых голосеменных образуются даже особые неотенические безархегониальные гаметофиты. Эта «эндопроталиальность» голосеменных была, несомненно, одним из условий их прогрессивного развития и расцвета.

Голосеменные отличаются от папоротников также развитием мужского гаметофита, строением и способом прорастания микроспор. У папоротников, где развитие гаметофита происходит обычно лишь после высеивания спор, прорастание спор происходит через тетрадный рубец, расположенный на проксимальном полюсе споры. У голосеменных, где мужской гаметофит сильно упрощается и его развитие ускоряется, первые деления ядра микроспоры происходят уже внутри микроспорангия. В связи с ранним развитием мужского гаметофита и образованием гамет еще внутри оболочки споры возникает необходимость в приспособлении, посредством которого микроспора может изменять свой объем. Таким приспособлением оказывается борозда на дистальном полюсе микроспоры, впервые

возникающая у некоторых семенных папоротников и характерная для огромного большинства голосеменных. Борозда служит не только для регулирования объема микроспоры, но она становится местом выхода из микроспоры гаустория (у низших групп) или пыльцевой трубки (у оболочкосеменных и хвойных), также являющихся новообразованиями. Таким образом, у голосеменных, в отличие от папоротников, отверстие для выхода содержимого микроспоры образуется на дистальном полюсе. Гаусторий (присосок) типа цикадовых растет горизонтально и служит лишь для прикрепления и питания мужского гаметофита, настоящая же пыльцевая трубка хвойных и оболочкосеменных растет вертикально и служит главным образом для проведения спермиев к яйцеклеткам, т. е. является проводником (вектором), а не только присоском. Хотя обычно оба эти образования называются пыльцевыми трубками, но морфологически и функционально они очень различны.

Редуцированные мужские гаметофиты голосеменных достигают своего полного развития на мегаспорангии, паразитируя на нем. В этом отношении они резко отличаются от мужских гаметофитов всех разноспоровых бессеменных растений. Мужские гаметофиты голосеменных уже полностью лишены антеридиев. С другой стороны, для них характерно наличие так называемых клеток-ножек или дислокаторов, являющихся сестринскими клетками мужских гамет. Дислокаторы представляют собой, как предполагают, стерильные сперматогенные клетки. Их разрушение ведет к освобождению мужских гамет при прорастании гаметофитов.

Наконец, следует отметить характерное для голосеменных нуклеарное (ядерное) дробление зиготы. В этом отношении они отличаются не только от низших групп, но и от покрытосеменных, для которых характерно клеточное дробление зиготы.

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ

Подразделение голосеменных на подклассы и на порядки и таксономический ранг самой группы *Gymnospermae* является предметом больших разногласий. В прошлом столетии класс *Gymnospermae* обычно подразделялся на порядки, которые не группировались в подклассы. Уже давно в палеоботанической литературе укоренилось деление голосеменных (за исключением семенных папоротников) на две группы — *Cycadophyta* (беннеттиты и цикадо-

вые) и Coniferophyta (гинкговые, кордаитовые и хвойные). Джеффри (Jeffrey, 1917) назвал эти две группы (подклассы) Archigymnospermae и Metagymnospermae, а Сахни (Sahni, 1920) предложил более удачные названия Phyllosperrmae и Stachyospermae, которые согласно современным номенклатурным рекомендациям должны принять формы Phyllosperrmidae и Stachyospermidae (если рассматривать их в ранге подклассов). В последнее время американский систематик Артур Кронквист (Cronquist, 1960) также принял деление голосеменных на Coniferophyta и Cycadophyta, но возвел их в ранг отделов, а общее название для голосеменных ликвидировал. Другие авторы подразделяют голосеменные на три, четыре или даже пять групп (называя их классами или phyla), причем некоторые совершенно упраздняют общее название Gymnospermae. Одни из них, как Берри (Berry, 1917), выделяют самостоятельную группу Pteridospermophyta, равноценную Cycadophyta и Coniferophyta; другие, как Госсен (Gausson, 1944), выделяют, наоборот, Gnetophyta, оставляя Cycadophyta в прежнем объеме. В системе же Пулле (Pulle, 1937) все семенные растения подразделяются на Pteridospermae, Gymnospermae (в более узком смысле слова), Chlamydospermae (Ephedra, Gnetum и Welwitschia) и Angiospermae. Следовательно, у Пулле, как и у Берри (и как у некоторых современных авторов), нет общего названия для всей филогенетической ветви развития голосеменных растений, начинающейся с общей родоначальной группы семенных папоротников. Но упразднение единой группы Gymnospermae крайне нецелесообразно, так как оно нарушает стройность филогенетической классификации всего огромного типа (подотдела) Pteropsida, с делением его на классы Filices, Gymnospermae и Angiospermae, соответствующие трем основным этапам его эволюции. Мы считаем поэтому, что Pteridospermidae и Chlamydospermidae лучше рассматривать вместе с Phyllosperrmidae и Stachyospermidae в качестве подклассов, соподчиненных классу Gymnospermae.

Большинство новейших попыток классификации голосеменных исходит из малодоказательной идеи их филогенетической гетерогенности и «полифилетизма». Так, палеоботаник Арнольд (Arnold, 1948) взамен упраздняемой им группы Gymnospermae предлагает три независимые группы Cycadophyta, Coniferophyta и Chlamydospermophyta, в то время как Ротмалер (Rothmaler, 1951) заменяет общую группу Gymnospermae группами Gymnospermatophytina (семенные папоротники и цикадо-

вые), Stachyospermophytina (включая *Ephedra*) и Chlamydospermophytina (включая беннеттитовые). А Джохансен (Johansen, 1951), с которым соглашается и Туррилл (Turrill, 1959); последний заменяет Gymnospermae даже пятью самостоятельными phyla, а именно: Pteridospermophyta, Cycadophyta, Ginkgophyta (Cordaitales и Gynkgoales), Coniferophyta (Voltziales и Coniferales) и Ephedrophyta. Наконец, в последнее время В. Циммерманн (Zimmermann, 1959) предложил новую систему голосеменных, которая имеет следующий вид:

Подотдел Cycadophytina

Класс 1. Pteridospermae

Класс 2. Cycadopsida

Порядок 1. Cycadales

Порядок 2. Bennettitales

Порядок 3. Nilssoniales

Порядок 4. Caytoniales

Порядок 5. Pentoxylales

Подотдел Coniferophytina

Класс 3. Ginkgopsida

Класс 4. Cordaitopsida

Класс 5. Coniferae

Порядок 1. Voltziales

Порядок 2. Carpenteriales

Порядок 3. Pinales

Порядок 4. Taxales

Класс 6. Chlamydospermae

Недостатки этой системы те же, что и систем Арнольда, Ротмалера и др. Не вдаваясь в ее подробный анализ, так же как и в анализ системы Эндрюса (Andrews, 1961), отметим лишь, что они мало что дают для филогенетической систематики голосеменных. Сама основная их идея, заключающаяся в «полифилетизме» голосеменных, далеко не бесспорна и представляется нам достаточно обоснованной.

С нашей точки зрения, наиболее целесообразным и отвечающим требованиям филогенетической систематики является сохранение группы Gymnospermae (лучше всего в ранге класса) и деление ее на подклассы Pteridospermidae, Phyllosperrmidae (Cycadidae), Stachyospermidae (Coniferidae) и Chlamydospermidae (Gnetidae). Названия и их окончания, возможно, могут быть впоследствии изменены, но само подразделение голосеменных на соподчиненные филогенетические ветви развития, как нам кажется, достаточно правильно отражает известную нам картину их эволюции.

Характерные признаки этих подклассов следующие.

Подкласс Pteridospermidae характеризуется отсутствием стробилов. Вегетативные органы во многом сходны с вегетативными органами папоротников. Анатомическое строение древнейших форм еще очень примитивного типа, и некоторые из них были даже протостелическими. На верхушке семезачатков есть пыльцевая камера. Прорастание мужского гаметофита в большинстве случаев происходило, вероятно, без образования гаусториев, но у некоторых форм с ясно выраженной дистальной бороздой на микроспоре могли образоваться примитивные гаустории. Сперматозоиды были цикадового типа, т. е. крупные, подвижные, с многочисленными короткими жгутиками.

Подкласс Phyllospemidae имеет ясно выраженные стробилы, которые отличаются иногда большой сложностью строения. Стробилы с покроволистиками или беспокровные, обоеполые или однополые. Микропилярные трубки короткие или длинные. Вегетативные их органы уже заметно отличаются от вегетативных органов папоротников, но анатомическое строение еще часто довольно примитивное. Характерно слабое ветвление и наличие обычно расчлененных и крупных, более или менее папоротниковидных листьев. На верхушке семезачатков есть пыльцевая камера. При прорастании мужского гаметофита образуется гаусторий. Сперматозоиды крупные, подвижные, с многочисленными короткими жгутиками.

Подкласс Chlamydospermidae характеризуется сложными собраниями микро- и мегастробилов. Стробилы с покроволистиками однополые, но с признаками прошлой обоеполовости. Микропилярные трубки длинные. Вегетативные органы очень специализированного типа. В древесине имеются сосуды. Листья всегда цельные и супротивные. Пыльцевая камера на верхушке семезачатков слабо развита или отсутствует. При прорастании мужского гаметофита образуется пыльцевая трубка. Сперматозоиды лишены жгутиков и превращены в спермии. Хламидоспермиды являются очень специализированными голосеменными, но филогенетически они связаны непосредственно с филлоспермидами.

Подкласс Stachyospermidae характеризуется очень специализированными и часто сильно редуцированными однополыми стробилами, имеющими очень разнообразное строение. По вегетативным органам и общему виду они резко отличаются от папоротников, анатомическое их строение очень подвижное и часто весьма специализированное, ветвление обычно сильное и листья простые, в огромном большинстве случаев цельные, упрощенные. У низших представителей имеются пыльцевые камеры, при прорастании мужского гаметофита образуются гаусторий и сперматозоиды свободно плавающие, цикадового типа; у высших же форм пыльцевая камера редуцирована и сведена к небольшому углублению на верхушке мегаспорангия, сперматозоиды лишены жгутиков, неспособны плавать и достигают архегониев при помощи специальных пыльцевых трубок.

ЛИТЕРАТУРА

Тахтаджян А. Л. 1950. Филогенетические основы системы высших растений. Ботан. журнал, XXXV, 2, стр. 113—139. — 1956. Высшие растения. I. Изд. АН СССР.

Andrews H. N. 1961. Studies in paleobotany. 487 pp. New York. Arnold C. A. 1948. Classification of gymnosperms from the viewpoint of palaeobotany. Bot. Gaz. 110, pp. 2—12.

Bailey I. W. 1925. Some salient lines of specialization in tracheary pitting. I. Gymnospermae. Ann. Bot. 39, pp. 581—598. Bailey I. W. and Tupper W. W. 1918. Size variation in tracheary cells. I. A comparison between the secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms. Proc. Amer. Acad. Arts. and Sci. 54, pp. 149—204. Bannan M. W. 1934. Origin and cellular character of xylem rays in gymnosperms. Bot. Gaz., 96, pp. 260—281. Berry E. W. 1916. The geological history of gymnosperms. Plant World 19, pp. 27—41. Bertrand P. 1947. Les vegetaux vasculaires. Paris. Bower F. O. 1884. On the comparative morphology of the leaf in the vascular cryptogams and

gymnosperms. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 175, pp. 565—615.

Camelfort H. 1956. Etude de la structure du point vegetatif et des variations phyllotaxiques chez quelques gymnosperms. Ann. Sci. Nat. Bot. 11 ser., 17, pp. 1—185. Čelakovský L. 1890. Die Gymnospermen: eine morphologisch-phylogenetische Studie. Abhandl. Bohem. Ges. Wiss. ser 7 (4), ss. 1—148. Chadeaud M. 1944. Les Prephanerogames. Rev. Scient., 82, pp. 244—246.

Chadeaud M. et Emberger H. 1960. Traité de Botanique (systématique) 11. fac. 1. Paris. Chamberlain C. J. 1935. Gymnosperms, structure and evolution. Chicago. Coulter I. M. and Chamberlain C. J. 1917. Morphology of Gymnosperms. 2nd ed. 466 pp. Chicago. Cronquist A. 1960. The divisions and classes of plants. The Botan. Review, XXVI, 4, pp. 425—482.

Domin K. 1938. Gymnospermae. Praha. Eames A. E. 1952. Relationships of the Ephedrales. Phytomorphology, 2, pp. 79—100. Emberger L. 1948. Les Prephanerogames. Ann. Sci. Nat. Bot. et Biol. veg.

ser. 11, 10, pp. 131—144. Engler A. und Prantl H. 1926. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2 Aufl. 13 Bd. Gymnospermae. Leipzig.

Florin R. 1951. Evolution in cordaites and conifers. Acta Horti Berg. 14 (15). Uppsala. — 1952. Evolution et classification des Gymnospermes. Ann. biol., 28, C. ss. 99—108. — 1955. The systematics of the gymnosperms. From «A Century of Progress in the Natural Sciences 1853—1953», pp. 323—403. San Francisco.

Gaussen H. 1944, 1946, 1952. Les Gymnospermes, actuelles et fossiles. 1—8. Trav. Lab. Forest. Toulouse. Greguss P. 1955. Xylotomische Bestimmung der heute Lebenden Gymnospermen. Budápest. Guttenberg H. 1941. Der primäre Bau der Gymnospermenwurzel. In K. Lindsbauer. Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. 8. Berlin.

Hutchinson J. 1924. Contributions towards a phylogenetic classification of flowering plants. III. The genera of Gymnosperms. Kew. Bull., pp. 49—66.

Jeffrey E. C. 1917. The anatomy of woody plants. Chicago. Johnson M. A. 1951. The shoot apex in gymnosperms. Phytomorphology, 1, pp. 188—204. Just T. 1948. Gymnosperms and the origin of angiosperms. Bot. Gaz. 110, pp. 91—103.

Lam H. I. 1952. L'évolution des plantes vasculaires. Ann. Biol., 28, C, pp. 58—88. Louis J. 1935. L'ontogé-

nese du système conducteur dans la pousse feuillée des Dicotylées et des Gymnospermes. La Cellule 44, pp. 85—172.

Maheshwari P. 1960. Evolution of the ovule. 7th A. Ch. Seward memorial lecture, pp. 3—13. Birbal Sahni Inst. of Palaeobotany. Lucknow.

Nemejc F. 1959. Notes on the evolution and taxonomy of the Stachyospermic gymnosperms. Preslia, 31 (3), pp. 251—272.

Oliver F. W. 1902. On some points of apparent resemblance in certain fossil and recent gymnospermous seeds. New Phytol. I, pp. 145—154.

Pant D. D. 1957. The classification of gymnospermous plants. The Palaeobotanist, v. 6, pp. 65—70.

Schnarf K. 1933. Embryologie der Gymnospermen. Berlin. Seward A. C. 1917, 1919. Fossil plants. 111, IV. Cambridge. Stopes M. and Fujii K. 1906. The nutritive relations of the surrounding tissues to the archegonia of gymnosperms. Beih. Bot. Centralbl. 20, pp. 1—24.

Turrit W. B. 1959. Gymnospermae. from «Vistas in Botany».

Wright J. G. 1928. The pit-closing membrane in the wood of the lower gymnosperms. Trans. Roy. Soc. Canada, Sec. V, Biol. Sci. III, 22, pp. 63—95.

Zimmermann W. 1959. Die Phylogenie der Pflanzen. Zweite, völlig neu bearbeitete Auflage. Stuttgart.

ПОДКЛАСС PTERIDOSPERMIDAE (PTERIDOSPERMAE)

ОБЩАЯ ЧАСТЬ¹

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Открытие папоротниковидных семенных растений произошло на грани XIX и XX веков. К концу XIX в. в процессе тщательного изучения листьев папоротниковидных растений из палеозойских отложений было установлено, что остатки листьев типа *Alethopteris*, *Neuropteris*, *Odontopteris*, многих видов *Pecopteris* и *Sphenopteris*, относившиеся обычно к папоротникам, ни разу не были встречены на стадии спороношения и на этом основании принадлежность их к папоротникам стала оспариваться некоторыми исследователями. С другой стороны, к этому же времени стали известны из тех же палеозойских отложений стволы, обнаруживающие вторичное утолщение, как у цикадовых, и нередко находимые совместно со стерильными листьями упомянутых выше типов. Потонье (Potonie, 1899) удалось первому на основании данных исключительно анатомического порядка выделить среди таких палеозойских растений группу *Cuscadofilices*, которая занимала как бы промежуточное положение между папоротниками и голосеменными растениями, в частности с *Cusadales*. Однако репродуктивные органы этих растений еще довольно долгое время после открытия Потонье оставались неизвестными. Лишь в самом начале XX в. английские палеоботаники Оливер и Скотт (Oliver and Scott, 1903, 1904) открыли в верхнекаменноугольных отложениях остатки листьев типа *Sphenopteris*, несущие семена, сходные с се-

менами голосеменных растений. Этой новой группе растений было присвоено название *Pteridospermae*. Открытием Оливера ознаменовалось начало исключительно богатого новыми достижениями в изучении птеридоспермов или «семенных папоротников». Виднейшими палеоботаниками того времени: Кидстоном (Kidston), Арбером (Arber), Гранд—Эри (Grand'Eury), Скоттом (Scott), Уайтом (White) и некоторыми другими — были в скором времени опубликованы описания других представителей семенных папоротников из палеозоя с листвой типа *Neuropteris*, *Alethopteris*, *Callipteris*, частично *Pecopteris* и *Sphenopteris*. Стало очевидным, что семенные растения в позднем палеозое были многочисленны и разнообразны. Предпринятая реконструкция некоторых представителей этих растений путем объединения отдельных находок их разрозненных частей в одно целое позволила наметить среди них более или менее четко два семейства: *Lyginopteridaceae* и *Medullosaceae* — с рядом дополнительных типов, которые тогда не получили определенного места в системе растительного царства. Обильный фактический материал по птеридоспермам, собранный в течение первых двух столетий XX в., был систематизирован в капитальных руководствах по палеоботанике, созданных Сьюрдом (Seward, 1917) и Скоттом (Scott, 1923), В. Готаном в «Естественных семействах растений» Энглера и Прантля (Engler и Prantl, 1926), а также в ряде руководств, вышедших позднее (см. особенно Zimmermann, 1959 и Andrews, 1961).

Тридцатые годы и начало сороковых годов XX в. ознаменовались открытием многочис-

¹ Составил Н. А. Шведов при участии А. А. Любер (пыльца).

ленной и разнообразной группы мезозойских птеридоспермов, среди которых были установлены три семейства: Peltaspermataceae, Corystospermataceae и Caytoniaceae. Для изучения мезозойских птеридоспермов исключительно важное значение имели работы Харриса (Harris, 1932, 1933, 1940, 1941) и Томаса (Thomas, 1925, 1933). Американским палеоботаником Арнольдом (Arnold, 1939) было высказано мнение о вероятном появлении уже в девоне родственных птеридоспермам растений, имевших листву типа *Archopteris*. Исследования Эндрюса (Andrews, 1940), Арнольда (Arnold, 1935), Арнольда и Стейдтмана (Arnold and Steidtmann, 1937), Бенсона (Benson, 1935), Йонгманса (Jongmans, 1930), Галле (Halle, 1929, 1933), Шопфа (Schopf, 1948, 1949) и других дали весьма ценный материал по репродуктивным органам птеридоспермов, обнаруженных в ассоциации или непосредственном соединении с листвой папоротникового типа. В 40-х годах продолжалось дальнейшее углубленное изучение анатомии и семян уже известных птеридоспермов, а также остатков новых их представителей. Были произведены попытки классификации некоторых групп птеридоспермов. Сравнительно недавно Пламстед (Plumsted, 1952) описала мегаспорофиллы и семезачатки *Glossopteris*, что определило принадлежность этой важной и, надо полагать, разнообразной группы растений также к птеридоспермам.

Обильный фактический материал по птеридоспермам, в последние тридцать лет в значительной степени обновленный новыми открытиями, был подвергнут в 40-х и в начале 50-х годов глубокому изучению и систематизации. В этом направлении ценными были многолетние исследования Эндрюса (Andrews, 1945, 1946, 1948, 1955). Особенно интересными были его исследования по эволюции птеридоспермов (Andrews, 1948). В опубликованном Эндрюсом в 1955 г. указателе родовых названий ископаемых растений были собраны ценные сведения о родовом составе птеридоспермов, их распространении, приведены ссылки на литературные источники. Из исследований других авторов отметим работы Арнольда (Arnold, 1948), Немеца (Nemejc, 1950), Харриса (Harris, 1951) и Томаса (Thomas, 1955), в которых в большей или меньшей степени освещались важные вопросы систематики, филогенетической связи птеридоспермов с другими группами растений и приводилась интерпретация новых материалов.

Из работ советских палеоботаников особое место занимают исследования Тахтаджяна (1950, 1956). В его труде «Высшие растения»

(1956) дана схема естественной классификации семейств и порядков подкласса Pteridospermidae, который делится на три порядка: Cycadofilicales с семействами Lyginopteridaceae, Medullosaceae и Peltaspermataceae; Caytoniales с семействами Corystospermataceae, Caytoniaceae и Glossopteridales с семейством Glossopteridaceae. Из других отечественных работ, в которых были затронуты вопросы естественной классификации птеридоспермов, следует отметить монографию Новик (1952), в которой была разработана классификация для каменноугольных птеридоспермов из Европейской части СССР.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Полностью угасшая обширная группа растений, существовавшая в палеозое и мезозое. Внешний облик птеридоспермов и некоторые анатомические их особенности сходны с папоротниками (рис. 1). Вегетативные органы птеридоспермов мало отличались от вегетативных органов папоротников. Наличие у птеридоспермов семезачатков (семепочек), снабженных пыльцевой камерой для улавливания микроспор, является основной их особенностью, отличающей птеридоспермы от папоротников и определяющей их принадлежность к классу голосеменных. Являясь наиболее примитивной группой среди последних, птеридоспермы не имели стробилов и не образовывали также настоящих семян с покоящимся в нем зародышем.

Из других особенностей птеридоспермов укажем на весьма большую устойчивость их кутикулы при мацерации её кислотами и щелочами, чем она обнаруживает сходство с кутикулой других голосеменных.

СТЕБЛИ И ПРОВОДЯЩАЯ СИСТЕМА

До настоящего времени изучено строение стеблей только палеозойских птеридоспермов. Стебли довольно многочисленных мезозойских птеридоспермов пока остаются неизученными вследствие отсутствия соответствующих находок. Несмотря на ограниченность ископаемого материала, изучение окаменелых стеблей палеозойских семенных папоротников тем не менее сыграло исключительно важную роль в познании не только анатомии птеридоспермов, но и в определении места, которое занимали эти растения среди других групп растительного царства.

Стебли наиболее примитивных птеридоспермов были тонкими и достигали значительной длины. По-видимому, они могли быть припод-

с кустарниковыми или даже древесными стеблями. Наиболее высокоорганизованные семенные папоротники обладали невысокими

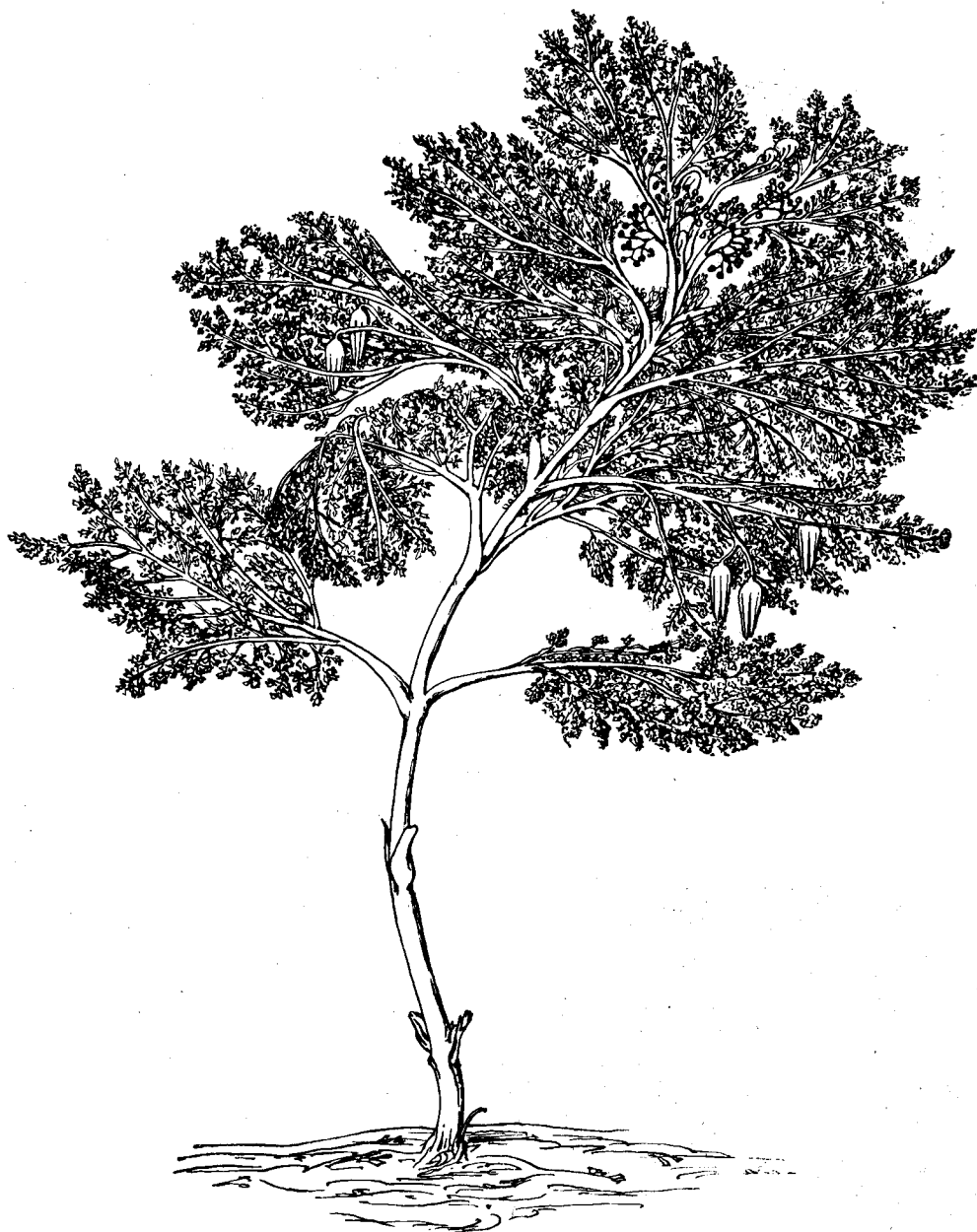


Рис. 1. *Tetrastichia bupatides* Gordon или родственная форма. Реконструкция. В. карбон. Шотландия (Andrews, 1948)

нимающимися или даже, может быть, стелющимися, так как эти стебли нередко несли большие листья, то некоторые исследователи полагали, что они имели лианоподобный облик. Другие же палеоботаники считают, что подобные стебли птеридоспермов были сходны

стволами, достигавшими в поперечнике 50 см. У некоторых форм стебель был покрыт основаниями черешков листьев. Иногда имелся шиповатый железистый покров.

Стебли производили большое число корней, которые росли вниз, возможно, в верхней

своей части были воздушными и, достигая почвы, ветвились.

Проводящая система семенных папоротников во многом была сходна с проводящей

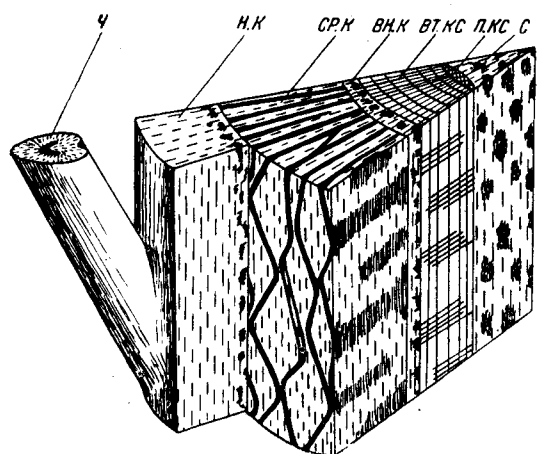


Рис. 2. Трехмерная схема строения стебля *Lyginopteris oldhamia* (Binney) Potonie, увеличено. Ср. карбон. Англия. с — сердцевина; пкс — первичная ксилема; вткс — вторичная ксилема; внк — внутренняя кора; срк — средняя кора; нк — наружная кора; ч — черешок листа (ориг. рис. Н. С. Снигиревской)

системой папоротников, но имела ряд особенностей, свойственных низшим голосеменным, главным образом цикадовым растениям, у которых так же, как и у описываемой группы

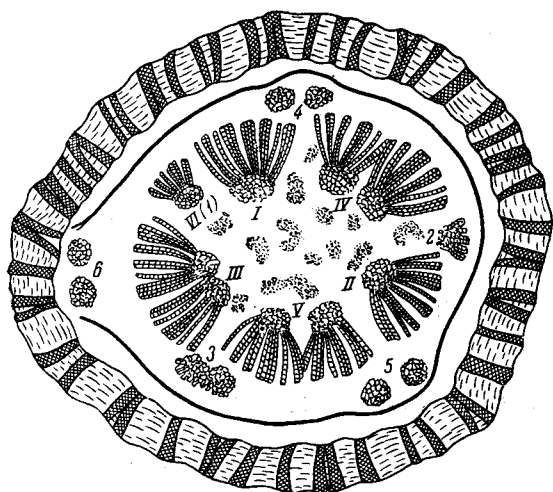


Рис. 3. Схема поперечного разреза молодого стебля *Lyginopteris oldhamia* (Binney) Potonie, $\times 5$. I—VI — первичные проводящие пучки; 1—6 — листовые следы, из которых шестой пронизывает эндодерму (Zimmermann, 1930)

растений, стебли имеют способность к вторичному росту (рис. 2).

У наиболее примитивных представителей птеридоспермов имелся протостелический стебель. У типичного для птеридоспермов, несколько подвинутого рода *Lyginopteris* (рис. 3) молодые стебли имели протостелическое строение. Однако с возрастом у стеблей *Lyginopteris* образовывалась значительная, по сравнению с поперечным сечением самих стеблей, сердцевина с разбросанными в ней гнездами секреторных клеток с темным содержанием. Кнаружи от сердцевины располагалось кольцо мезархных проводящих пучков, которые окружались зоной вторичной ксилемы, состоящей из трахеид с угловатыми окаймленными порами, подобно кордаитовым, очень сближенными, но расположенными беспорядочно, а не правильными рядами, как это наблюдается у кордаитов. Иногда из камбия первичных проводящих пучков развивается внутренняя вторичная ксилема как зеркальное отображение нормальной вторичной ксилемы. Во вторичной ксилеме проходят многочисленные лучи до 2 см в высоту. Листовые следы, возникая в результате тангентального отделения от первичных пучков, проходя через кору разделяются на два тяжа, которые вновь соединяются в основании листового черешка в виде V-образного пучка, подобно цикадовым. Вслед за вторичной ксилемой располагается вторичная флоэма, за которой следует узкая полоска перидермы, характерная для стеблей некоторых семенных папоротников и особенно медуллоз. Наружная кора состоит из радиально вытянутых волокнистых тяжей, образующих правильную сеть анастомозов, ячейки которой заполнены паренхимой. На поперечных срезах стеблей наружная кора представляется в виде радиально расположенных темных полос, на отпечатках стеблей она проявляется в виде своеобразной продольно анастомозирующей неправильной сетки и является важным диагностическим признаком для семенных папоротников.

Еще более высокая стадия эволюции проводящей системы стебля была достигнута у представителей рода *Medullosa* (рис. 4), стебель которых характеризуется протостелой, обычно разделенной на несколько или много меристел, неправильно эллиптического очертания. В вертикальном направлении меристелы могли неоднократно сливаться и разъединяться. Строение каждой индивидуальной меристелы весьма сходно с протостелой более примитивных птеридоспермов (*Heterangium*). Центральная часть каждой меристелы занята первичной ксилемой, состоящей из групп тра-

хеид, перемешанных со связывающей их паренхимой. Каждая меристела окружена своей собственной зоной вторичной ксилемы с высокими узкими лучами. Таким образом, в стеблях *Medullosa* наблюдается комбинация «полистелического» строения с нормальным вторичным ростом индивидуальной меристелы.

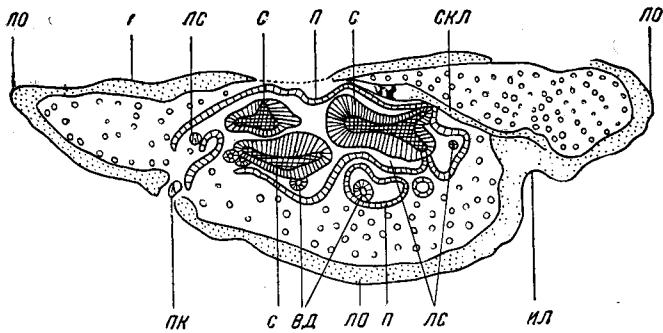


Рис. 4. Поперечный разрез стебля *Medullosa anglica* D. Scott, слегка уменьшено. Ср. карбон. Англия. ло — листовые основания; ил — расположенные над ними следующие листовые основания; с — меристелы; лс — листовые следы; вд — круг вторичной ксилемы и флоэма; п — перидерма, окружающая группу меристел и ограничивающая добавочные проводящие пучки; пк — придаточный корень; г — гиподерма; скл — склеренхимный пучок между листовым следом и стеблем (Scott, 1923)

Эта важная анатомическая особенность *Medullosa* отличает эти растения от всех ныне живущих растений.

Вторичная ксилема у представителей *Medullosaceae* имела такое же строение, как у более примитивных групп семенных папоротников. Положение камбия было обычное, однако деятельность его у одних видов была равномерной, а у других эндоцентрической, так что вторичная ксилема развивалась почти исключительно только в направлении к центру стебля.

Листовые следы возникали в наружных меристелах. Они были правильно концентричны, состояли из центральной массы первичной ксилемы с одной или более протоксилемными группами у внешнего края, окруженных вторичной ксилемой и затем флоэмой. Проходя вверх через кору, листовый след делился на множество маленьких пучков, каждый из которых имел свою протоксилему, направленную ко внешней стороне, т. е. к флоэме. Стелярная система медуллоз окружена тонким тяжем внутренней перидермы, кнаружи от которой располагается широкая паренхимная зона внутренней коры, пронизанная многочисленными мелкими листовыми следами. Наружная кора представлена волокнистыми тяжами,

иногда анастомозирующими друг с другом, с секреторными каналами, во многом сходными со смоляными каналами современных цикадовых. Проводящая система черешков представлена многочисленными мелкими пучками, разбросанными как в стебле однодольных.

Еще более сложная и разнообразная проводящая система имела у пермских медуллоз (рис. 5). Число меристел у них было больше (до 70) и обычно эти меристелы образовывали две более или менее ясно выраженные концентрические зоны. Меристелы во внутренней зоне были небольшими и короткими, тогда как в периферической зоне они были значительного размера и удлиненными. Индивидуальные стелы обеих зон анастомозировали между собою. Дифференциация стел на периферические и центральные повлекла неравномерное развитие вторичной ткани, которая сильнее развивалась по периферии и слабо на внутренних стелах. Иногда (например, у *Medullosa stellata*) весь комплекс меристел был окружен широким, почти сплошным тяжем вторичной ксилемы.

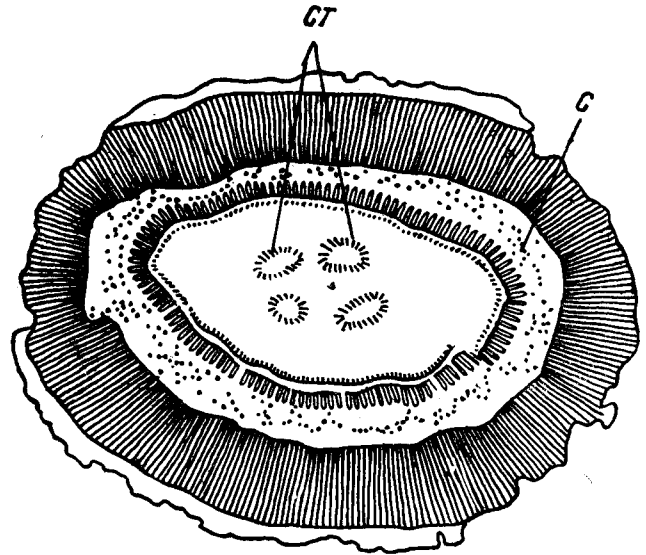


Рис. 5. Поперечный разрез стебля *Medullosa stellata* Cotta, почти нат. вел. Н. пермь. Зап. Европа. ст — звездчатые кольца; с — частичная сердцевина периферической сифоностелы (Scott, 1923)

ЛИСТЬЯ

Листья птеридоспермов очень сходны с листьями папоротников. Это обстоятельство создает иногда серьезные трудности при определении систематической принадлежности остатков листьев. Трудности становятся еще

большими, если исследователь располагает материалом недостаточной сохранности или крайне неполным. По этой причине нередко остатки листьев птеридоспермов и стерильные листья некоторых папоротников определялись и до сих пор еще определяются вместе в системе искусственной классификации, предло-

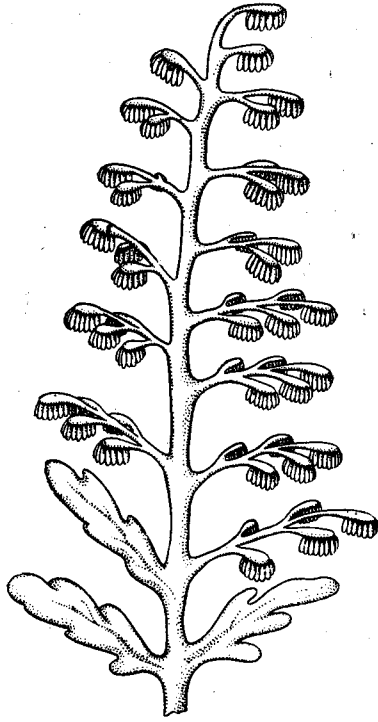


Рис. 6. Реконструкция *Crossotheca* sp. — предполагаемого микроспорофилла *Lyginopteris*, $\times 2$ (прибл.). Реконструкция основана на образце из н. карбона Иллинойса (Andrews, 1961)

женной в прошлом столетии Броньяром (Brongniart, 1928).

Многочисленные листья семенных папоротников известны в литературе под различными формальными родовыми и видовыми названиями. Так же как и листья папоротников, они наиболее часто встречаются в ископаемом состоянии в виде отпечатков. Знание морфологии листьев птеридоспермов в таких случаях важно для определения их систематической принадлежности. Для перисторассеченных листьев птеридоспермов принято употреблять термины, разработанные для обозначения различно рассеченных перистых листьев папоротников. Определение этих терминов приведено выше в соответствующем разделе и поэтому здесь не рассматривается. Отметим

лишь, что при наличии в изучаемой коллекции отпечатков листьев в первую очередь должны приниматься во внимание их очертания, характер рассечения, жилкование. При наличии фертильных листьев (что бывает сравнительно редко) оказывается важным знать расположение на них микроспорангиев или семезачатков. В последнее десятилетие придать большое значение изучению эпидермы листьев, что облегчает установление их систематической принадлежности. Эпидерма листьев семенных папоротников обнаруживает определенное сходство с эпидермой других голосеменных растений.

Листья семенных папоротников достигали значительных размеров, иногда 1 м и даже более. Листья большинства птеридоспермов были сложноперисторассеченные. Так, например, листья *Adiantites*, некоторых представителей *Medullopteris*, *Odontopteris* и др., могли быть даже четырехжды перисторассеченными. Другие семенные папоротники имели дланевидно- или пальчаторассеченные листья или, наоборот, цельные, сидячие или с небольшим черешком (*Glossopteris*, *Gangamopteris*).

Характерной чертой листьев многих семенных папоротников была склонность их к дихотомическому ветвлению. У большинства этих растений рахис (главная ось или стержень листа) и иногда даже сами перья, делятся правильно вильчато (*Lyginopteridaceae*, некоторые представители *Medullosaceae*: *Callipteris*, *Neuropteris*, мезозойские представители *Dicroidium* и др.). Таким образом, листья семенных папоротников оказываются более примитивными, чем листья большинства современных папоротников.

Важным диагностическим признаком является также наличие или отсутствие на рахисе железистого покрова, различных эмергенцев на листьях птеридоспермов.

Не менее важным для целей определения систематической принадлежности листьев птеридоспермов имеет та или иная скульптура поверхности рахиса, который бывает гладким, продольно ребристым, продольно штриховатым (у многих *Medullosaceae*) или с более или менее сильно выраженными пузыреобразными вздутиями (*Lepidopteris*). Сетчато петлевидная скульптура черешков листьев характерна для некоторых представителей сем. *Lyginopteridaceae*.

При определении систематической принадлежности отпечатков листьев весьма важно знать очертания их перышек, величину перышек и тип жилкования.

Среди перисторассеченных листьев семенных папоротников выделяются следующие три

основных типа перышек: сфеноптероидные (рис. 6), пекоптероидные (см. рис. 12) и невроптероидные (см. рис. 35). Ключ для определения важнейших формальных родов и видов по этим трем группам читатель найдет в книге В. Реми «Steinkohlenpflanzen» (Remy, 1957). Для семейства Lyginopteridaceae свойствен сфеноптероидный тип перышек. Пекоптероидные и невроптероидные перышки часто встречаются у представителей сем. Medullosaceae. Несколько особо стоят целые листья семейства Glossopteridaceae, близкие к пекоптероидным перышкам были перышки мезозойского птеридосперма *Lepidopteris*.

В заключение укажем, что постоянно встречающаяся в стерильном состоянии листва типа *Iniopteris*, предположительно относимая к птеридоспермам, представлена дихотомически разветвленными симметричными листьями дланевидного облика с крупными сегментами.

Листья некоторых птеридоспермов известны в фертильном состоянии. В некоторых случаях они почти не изменены по сравнению со стерильными листьями, в других — редуцированы более или менее сильно. Эти изменения являются важными систематическими признаками.

Из других особенностей следует указать на устойчивость эпидермы листьев птеридоспермов к мацерации с помощью сильных кислот и щелочей, чем они сходны с остальными голосеменными растениями.

МИКРОСПОРОФИЛЛЫ

У наиболее подвинутых форм птеридоспермов ассимилирующие листья (трофофиллы) обычно не отличались или почти не отличались от их спороносных листьев (спорофиллов). Более подвинутые формы семенных папоротников имели спорофиллы, большей частью резко отличные от обычных вегетативных листьев. У птеридоспермов известно два вида спорофиллов: микроспорофиллы, несущие микроспорангии, которые путем сращения друг с другом образовывали синангии и мегаспорофиллы, несущие семезачатки.

Микроспорофиллы наиболее примитивных семенных папоротников (например, семейства Lyginopteridaceae) были большей частью папоротникового типа и несли краевые или верхушечные микроспорангии (вероятно, типа *Crossotheca* или *Telangium*). У более подвинутого семейства Medullosaceae микроспорангии, по-видимому, произошли из «эполетных» структур типа *Crossotheca* (см. рис. 6).

Согласно Тахтаджяну «переход этих структур в микроспороношения медуллозовых выразился или в видоизменении блюдцевидных



Рис. 7. *Potonia adiantiformis* Zeiller — микроспорофилл одного из представителей семейства Medullosaceae, уменьшено. Карбон. Малая Азия (Scott, 1923)

листочков или же в их возрастающей редукации и связанным с этим постепенным сужением кольца спорангиев». Микроспорофиллы

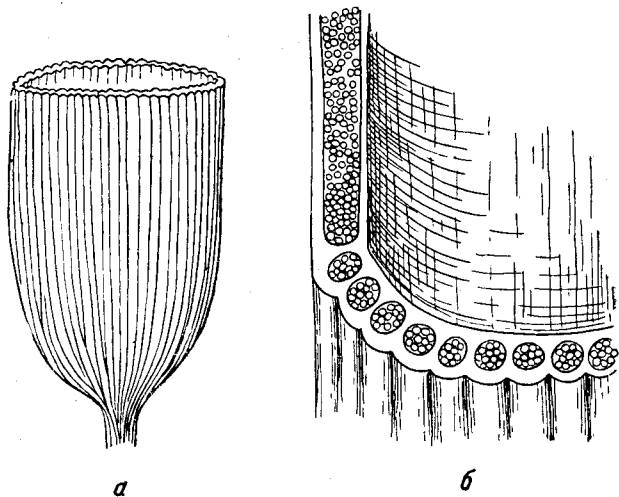


Рис. 8. Реконструкция микросинангия *Whittleseyia elegans* Newb., $\times 1$. Ср. карбон. С. Америка. а — целый микросинангий (слегка уменьш.); б — часть того же микросинангия в разрезе (Halle, 1933)

типа *Potonia* (рис. 7) имели микросинангии с чашеобразным вместилищем, на внутренней стороне которого располагались густые ряды

микроспорангиев. У микроспорофиллов типа Whittleseyiinae (рис. 8) фертильные листочки частично или полностью редуцированы, соответственно этому у них наблюдается частичное (род *Codonotheca*) или полное срастание (род *Whittleseyia*) спорангиев. В результате этих процессов возникают синангии или в виде капсулы с центральной полостью и верхушечной порой (роды *Aulacotheca*, *Goldenbergia*). У более молодых мезозойских представителей семенных папоротников известны перистые микроспорофиллы с конечным расположением микроспорангиев (сем. *Peltaspermaceae*, *Caytoniaceae*) или сходные в некоторой степени с *Crossotheca* (*Pteruchus*).

МИКРОСПОРЫ

Микроспоры у всех семенных папоротников были примитивного типа. Среди них различаются два типа микроспор. Первый тип имеет почти шаровидные в очертании споры с трехлучевым тетрадным рубцом на проксимальной стороне (рис. 9). Они соответствуют тетрадрическим спорам папоротников. Второй

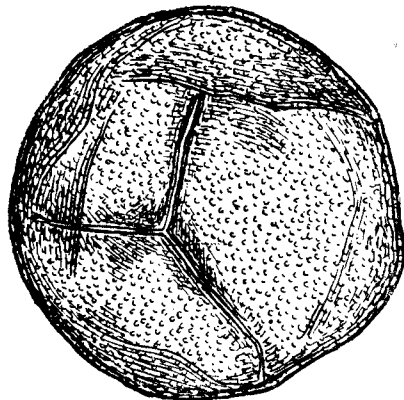


Рис. 9. Микроспора *Crossotheca* sp., $\times 800$ (Florin, 1937)

тип — микроспоры бобовидной или тупо-эллипсоидальной формы с продольным тетрадным рубцом на проксимальной стороне (рис. 10). Второй тип спор соответствует билатеральным или дорзивентральным спорам папоротников. Некоторые микроспоры имеют на дистальной стороне явственные борозды, которые, по-видимому, представляют механизм для регулирования объема микроспоры и, возможно, место прорастания.

Размеры микроспор птеридоспермов различны. Микроспоры наиболее примитивных из них были мелкими и не имели дистальных борозд. Едва ли эти микроспоры внешне чем-

либо существенным отличались от спор папоротников. Такие микроспоры освобождались из микроспорангиев, будучи одноклеточными, и развитие гаметофита в дальнейшем происходило в семезачатке.

Более подвинутые формы семенных папоротников (например, *Medullosaceae*) характери-

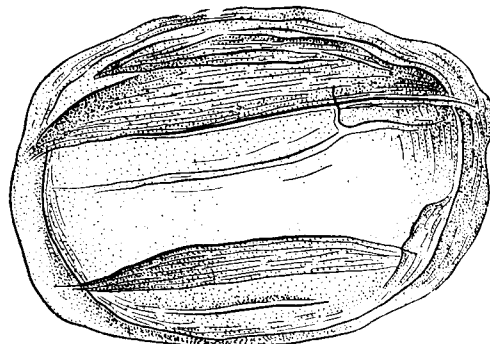


Рис. 10. Микроспора *Whittleseyia elegans* Newb., $\times 287$. Ср. карбон. С. Америка (Florin, 1937)

зуются наличием специализированных крупных микроспор билатерального типа, с продольным тетрадным рубцом на проксимальной поверхности и с дистальной бороздой (*Dolerotheca*, *Whittleseyia*). Размеры этих

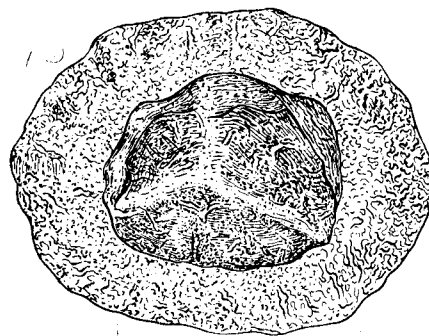


Рис. 11. Микроспора *Schützia anomala* Geinitz, предположительно относимая к птеридоспермам, $\times 500$. Карбон. Зап. Европа. (Remy, 1954)

микроспор могли достигать 500 микронов. Число клеток в микроспоре семенных папоротников могло быть от 2 до 30.

Мезозойские семейства семенных папоротников как-то: *Corystospermaceae*, *Caytoniaceae* имели микроспоры с двумя воздушными мешками по бокам тела. Эти микроспоры сходны с пыльцой *Pinaceae*.

Часть птеридоспермов, систематическое положение которых еще недостаточно ясно (роды *Schützia* Geinitz и *Paracalathiops*

Рету), имели микроспоры с одним воздушным мешком, окружавшим тело, и стрелчато-щелевидной щелью разверзания (рис. 11). Эти пыльцевые зерна напоминают уже пыльцевые зерна кордаитов (*Cordaianthus*) или древнейших хвойных *Lebachiaceae*.

МЕГАСПОРОФИЛЛЫ И СЕМЕЗАЧАТКИ

Наличие семезачатков у семенных папоротников является тем главным признаком, по которому они отличаются от папоротников. Семезачаток птеридоспермов состоял из одного мегаспорангия («нуцеллуса») и окружающего его защитного покрова или интегумента. Птеридоспермы, будучи примитивными голосеменными растениями, в противоположность остальному большинству их не имели

неизменных сегментов или на верхушках боковых или конечных сегментов, как у *Medullopteris* (*Pecopteris pluckenetii*). В других случаях они располагались на месте верхушечного непарного сегмента (*Neuropteris heterophylla*) или на продолжении средней жилки или рахиса (*Neuropteris ovata*, *Alethopteris norinii*). Иногда семезачатки прикреплялись к поверхности неизменных или слабо измененных перышек как у *Sphenopteris* (*Emplectopteris*) *tenuis*.

С другой стороны, у птеридоспермов известны случаи расположения семезачатков на очень сильно видоизмененных сегментах перышка (*Lyginopteris hoeninghausii*, *Aneimites fertilis*).

Некоторые семенные папоротники имели семезачатки с особым чашеобразным покровом или «купулой», который напоминал внешне обертку плода лещины. Известны

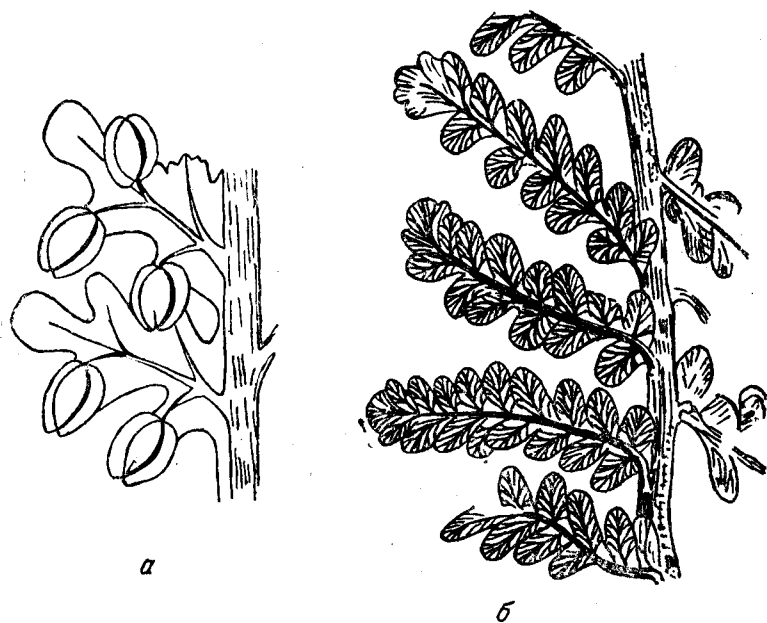


Рис. 12. *Medullopteris pluckenetii* (Schloth.) Krysh. et Novik; а — часть фертильного перышка, $\times 3$; карбон, Франция (Scott, 1923); б — часть пера, $\times 2$; ср. карбон, Донбасс



Рис. 13. *Neuropteris heterophylla* Brongn. Реконструкция фертильного перышка; семезачаток расположен на месте верхушечного непарного сегмента; немного уменьшено (Scott, 1923)

в семезачатках покоящегося зародыша (см. рис. 15, 16).

Семезачатки располагались на сложных мегаспорофиллах семенных папоротников примерно так же, как располагались на них микроспорангии. Наиболее примитивное, по-видимому, исходное их положение было краевым, известное у многих птеридоспермов разного геологического возраста (рис. 12, 13). В этом случае семезачатки располагались по краям

купулы с несколькими семезачатками (*Gnetopsis*). Иногда внутри одной купулы размещалось до нескольких десятков семезачатков, сидевших каждый на своей ножке. Внешние из таких семезачатков нередко сохраняли краевой тип прикрепления — их ножки при-

креплялись к краям купулы, которая по своему происхождению является видоизмененным сегментом листа (рис. 14а и 14б). У более подвижных форм птеридоспермов купула срасталась с интегументом семезачатка и превращалась во «внешний интегумент».

У наиболее примитивных птеридоспермов, как, например, у *Lyginopteris oldhamia* (*Lagenostoma lomaxii*) семезачаток состоял

из системы семезачатка состояла из одного мезархного пучка, при вступлении в основание купулы отделявшим в нее до 10 пучков и затем следовавшим далее в основание семезачатка (халазу), в верхней части которого он делился на 9 частей, идущих вдоль мясистого слоя.

Внутри мегаспорангия развивалась одна мегаспора, от которой в ископаемом состоянии обычно сохраняется только мембрана (оболочка). У *Lagenostoma ovoides* был обнаружен женский гаметофит с остатками трех архегониев.

Примитивные семезачатки типа *Lyginopteridaceae* обычно объединяют

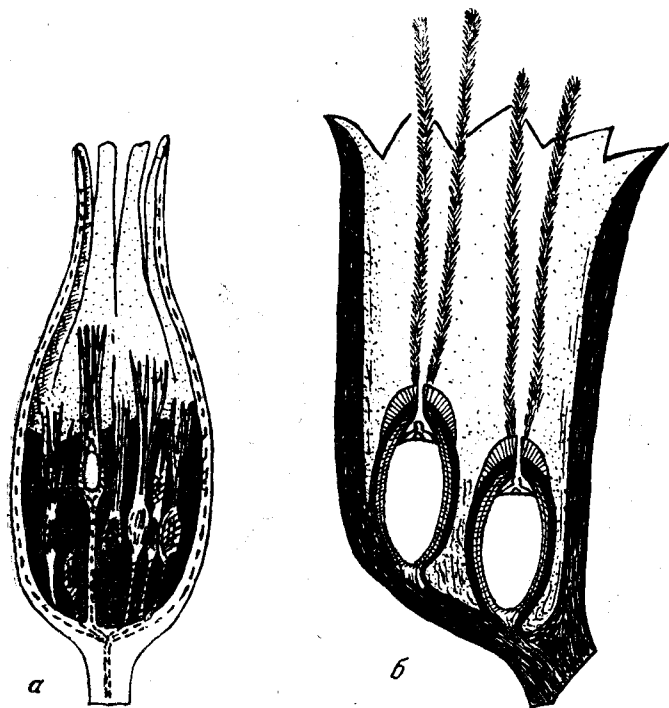


Рис. 14. Продольные разрезы купул с заключенными в них семезачатками: а — *Calathospermum scoticum* Walton, почти нат. вел.; н. карбон, Англия (Walton, 1940). б — *Gnetopsis elliptica* Renault (реконструкция), в. карбон, Франция (Renault и Zeiller, 1888 и Oliver и Salisbury, 1911)

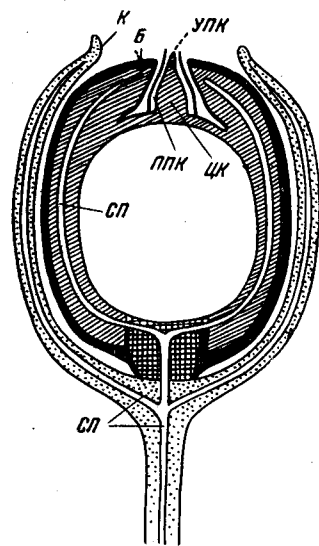


Рис. 15. Схематический продольный разрез *Lagenostoma lomaxii* F. Oliver et D. Scott — семени *Lyginopteris oldhamia* (Binney) Potonié; к — купула; сп — проводящие пучки ножки, купулы и интегумента; б — балдахин интегумента; ппк — полость пыльцевой камеры; цк — центральная колонка; улк — устье пыльцевой камеры (Scott, 1923)

из «нуцеллуса» или мегаспорангия и окружающего его интегумента (рис. 15). «Нуцеллус» был спаян с интегументом и оставался свободным лишь у верхнего конца, где «нуцеллус» имел конусовидный вырост (т. н. центральная колонка пыльцевой камеры или нуцеллярная колонка — см. рис. 15), окруженный колоколообразным склеротическим выступом внешней стенки мегаспорангия. Промежуток между нуцеллярной колонкой и окружающим выступом внешней стенки интегумента представлял пыльцевую камеру. Неспаянная с нуцеллусом часть интегумента образовывала камерообразное устройство («балдахин»), примыкающее внутренней стенкой к пыльцевой камере. Внешний слой интегумента был твердый, внутри же находился мясистый слой. Прово-

дящая система семезачатка состояла из одного мезархного пучка, при вступлении в основание купулы отделявшим в нее до 10 пучков и затем следовавшим далее в основание семезачатка (халазу), в верхней части которого он делился на 9 частей, идущих вдоль мясистого слоя.

Внутри мегаспорангия развивалась одна мегаспора, от которой в ископаемом состоянии обычно сохраняется только мембрана (оболочка). У *Lagenostoma ovoides* был обнаружен женский гаметофит с остатками трех архегониев.

стны под формальными родовыми названиями *Trigonocarpus*, *Hexapterospermum*, *Stephanospermum*, *Rotodontiospermum* и др. Размеры семезачатков достигали 5 см в длину. Семезачатки медуллозовых имели сильно видоизмененную купулу, открывавшуюся наверху

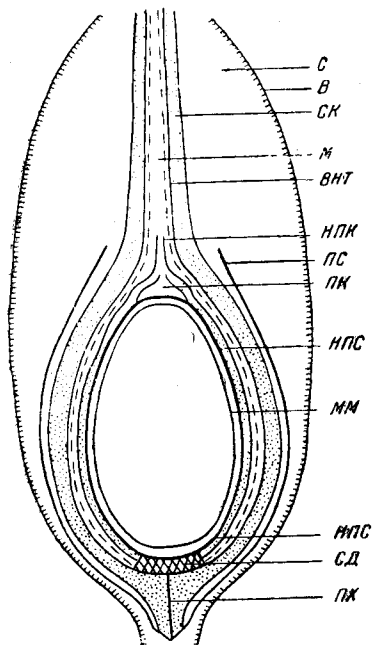


Рис. 16. Схематический продольный разрез *Trigonocarpus parkinsonii* В г о н п. — семя одного из представителей семейства Medullosaceae, около $\times 2$ (разрез проходит в плоскости «крыла»). Карбон, Зап. Европа. с — саркотеста; ск — склеротеста; м — микропиле; внт — остаток внутреннего мясистого слоя; пк — пыльцевая камера; нпк — носик пыльцевой камеры; вс — внешний слой; пс — проводящий пучок саркотесты; нпс — нуцеллярная проводящая система; мм — оболочка мегаспоры; сд — трахеидальный диск; пх — проводящий пучок халазы (Scott, 1923)

длинным каналом; купула облегла интегумент семезачатка. Интегумент вытягивался на верхушке семезачатка в короткий микропилярный канал, вдающийся в относительно узкое отверстие купулы. Нуцеллус имел склеротический выступ, подобный таковому у *Lagenostoma*. Центральная колонка пыльцевой камеры отсутствует. Купула семезачатков медуллозовых имела три слоя: внешний — толстый и мясистый, с шестью продольными проводящими пучками, средний — склеротический,

тонкий и внутренний — мясистый слой. Внешне семезачатки были многогранными, крылатыми, бороздчатыми или ребристыми. Число граней кратное трем. Оболочка семезачатков тонкая или толстая, в складках. Крылья тонкие или одревенелые, одинаковые или поочередно толстые или тонкие. При отсутствии крыльев семена в отпечатках представляются бороздчатыми, вследствие отпечатавшихся проводящих пучков (рис. 16).

Семезачатки более подвинутого мезозойского сем. Peltaspermataceae располагались на нижней поверхности пельтатного купуловидного диска и висели вокруг центральной ножки. Диски представляли видоизмененные купулы и располагались спирально на тонкой оси мегаспорофилла. Сами семезачатки овальные, около 7 мм длиной, с загнутым «микропилярным носиком».

Для другого мезозойского сем. Corystospermataceae характерны перистые мегаспорофиллы. Каждая боковая ветвь на верхушках своих разветвлений оканчивалась двумя или более купулами с одним семезачатком каждая.

Мегаспорофиллы семейств Corystospermataceae и Caytoniaceae были перистыми. У второго семейства они достигали 5 см длины. Сегменты мегаспорофиллов были сильно измененными. Купулы користоспермовых явились как бы прототипом замкнутых вместилищ семезачатков кейтониевых. Семезачатки кейтониевых были лишены микропилярного носика.

Что касается порядка Glossopteridales, то его микроспорофиллы и микроспорангии неизвестны. Мегаспорофиллы были своеобразными: средняя жилка или верхушка черешка несла сидевшую на ножке купулу, представлявшую замкнутое вместилище либо с супротивными крыловидными выростами либо бескрылое. Внутри купулы находились многочисленные семезачатки.

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ

Филогенетическая классификация ископаемых растений, объединяемых подклассом птеридоспермов, представляет значительные трудности вследствие неполноты обнаруженных до настоящего времени их остатков и слабой вообще изученности этой большой и разнообразной группы растений.

Для филогенетической классификации птеридоспермов, как и всех высших растений, наиболее существенное значение имеет строение их репродуктивных органов. Можно назвать следующие признаки, важные для системати-

ческого подразделения птеридоспермов: строение микроспорангиев и семезачатков, степень их специализации, их расположение на спорофиллах, степень редукции и расположение микро- и мегаспорофиллов, наконец, анатомические особенности. Перечисленные вначале признаки положены в основу выделения порядков в подклассе птеридоспермов: остальные служат для выделения более мелких подразделений — семейств и родов. Для тех же целей систематики птеридоспермов обычно используются также другие признаки: тип проводящей системы, характер листы, эпидермы листьев, наличие на стержнях железистого покрова, скульптурные особенности поверхности стеблей черешков в отпечатках и некоторые другие.

В принятой здесь системе А. Л. Тахтаджяна подкласс Pteridospermidae делится на три порядка: Cycadofilicales, Caytoniales и Glossopteridales.

Порядок Cycadofilicales объединяет самые древние и наиболее примитивные голосеменные растения, с листвой, неотличимой от листвы папоротников. Однако в анатомическом строении стебля и коры этих растений наряду с признаками, характерными для папоротников, имеются признаки, свойственные строению низших голосеменных (например, цикадовых): подобно им они отличались способностью ко вторичному росту. Наиболее примитивное расположение микроспорангиев у Cycadofilicales было краевым. У подвижных форм микроспорангии размещались на более или менее сильно редуцированных сегментах, иногда при этом срастаясь в той или иной мере в синангии с образованием особой капсулы, в некоторых случаях снабженной центральной полостью и верхушечной порой. Микроспоры примитивные, внешне сходные с папоротниковыми, без воздушных мешков. Семезачатки подобно микроспорангиям развивались на сложно расчлененных листьях папоротникового типа. У примитивных Cycadofilicales их расположение было краевым, у более подвижных форм — поверхностным или вторичноверхушечным. У части Cycadofilicales семезачатки были окружены «купулой», являвшейся видоизмененной частью листа, которая у подвижных форм могла срастаться в одно целое с интегументом семезачатка.

Порядок Caytoniales объединяет голосеменные растения, наиболее близко стоящие к Cycadofilicales. Примитивное семейство Coniostephaceae этого периода является связующим звеном между поздними палеозойскими Cycadofilicales и типичными кэйтониевыми, семезачатки у которых были заклю-

чены в особые замкнутые или почти замкнутые вместилища, являвшиеся видоизмененными купулами.

Порядок Glossopteridales включает лишь одно семейство Glossopteridaceae, для которого характерны цельные листья с сетчатым жилкованием. Мегаспорофиллы, сходные со стерильными листьями, несли замкнутую купулу с многочисленными семезачатками.

К сожалению, наиболее важные для систематики спороносные части семенных папоротников встречаются в ископаемом состоянии весьма редко. Поэтому наиболее часто приходится иметь дело с отпечатками различных частей стерильной листвы, по которым определение таксономического положения растений является делом трудным, а часто и невозможным. В настоящее время известно сравнительно небольшое число естественных родов птеридоспермов, представители которых обладают вполне определенными особенностями стерильных листьев или их отдельных перьев. Из них можно назвать следующие: *Neuropteris*, *Alethopteris*, *Odontopteris*, *Mariopteris*, *Callipteris*, *Glossopteris* и др. Далеко не все представители из каждого упомянутого выше рода известны с фертильными частями листвы, но, тем не менее, правильность их включения в тот или другой названный род, исключительно на основании весьма близких морфологических особенностей листвы и жилкования, не вызывает сомнений, тем более, что такие листья или их части никогда, при всей тщательности поисков, не были найдены со спорношением типичным для папоротников.

Точно так же становится очевидным, что роды: *Gondwanidium*, *Compsopteris*, *Angaropteridium*, *Iniopteris* и некоторые другие, объединяемые по характерным морфологическим особенностям листвы, в искусственные группы или ряды: *Gondwanides*, *Compsopterides*, *Iniopterides* — со временем найдут свое место в системе естественной классификации птеридоспермов, так как имеются основания полагать, что каждый тип перьев, объединяемый в один из указанных родов соответствует определенной естественной систематической единице. Наряду с этим нередко пекотеридные и сфеноптеридные стерильные листья птеридоспермов объединяются в формальные роды (*Pecopteris*, *Sphenopteris* и др.) и они неотличимы от стерильных листьев некоторых папоротников. В таких случаях особенно ценные результаты может дать изучение кутикулы этих листьев, которая, если позволяет сохранность материала, при мацерации обнаруживает устойчивость к воздей-

вию кислотами и щелочами и может быть подвергнута дальнейшему изучению.

Не менее важные данные о систематической принадлежности дает анатомическое строение проводящей системы. Объектами исследований в этом направлении становятся преимущественно окаменелые стволы палеозойских птеридоспермов. Наиболее полно изучено анатомическое строение окаменелых стволов семейств *Lyginopteridaceae*, *Medullosaceae* и некоторых палеозойских родов, сближаемых с этими семействами.

ЭКОЛОГИЯ, БИОЛОГИЧЕСКОЕ И ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Птеридоспермы являются исчезнувшей и еще недостаточно, по сравнению с другими, изученной группой растений, достигшей расцвета в карбоне и перми и угасшей в юре. Растения, относимые с большей или меньшей степенью вероятности к птеридоспермам (известные нередко лишь по изолированным их частям), описаны под различными родовыми названиями (около сотни) и представлены к настоящему времени, по-видимому, не менее чем несколькими сотнями видов.

В ископаемом состоянии птеридоспермы встречаются чаще всего в виде отпечатков различных частей преимущественно сложно рассеченных листьев, изобилующих, наравне с отпечатками листьев папоротников, главным образом в угленосных верхнепалеозойских и частью мезозойских отложениях. Вероятно, в прошлые геологические эпохи птеридоспермы занимали одно из самых видных мест среди растительного царства, являясь существенным компонентом в лесах позднего палеозоя и значительной части мезозоя. Остатки листьев птеридоспермов, как и сходные с ними остатки листьев папоротников являются наиболее ценным материалом для определения геологического возраста вмещающих их отложений, вследствие разнообразия формы листьев, их изменчивости во времени и широкой распространенности на земном шаре. Не менее важны для установления возраста остатки стеблей птеридоспермов, их спороношений и часто встречающиеся семезачатки. Обнаруженные в непосредственном соединении с листовыми птеридоспермов микро- и мегаспорофиллы вместе с репродуктивными образованиями представляют исключительный интерес также для познания истории возникновения и эволюции примитивных голосеменных. Особое значение для биостратиграфии имеет изучение

мало исследованных микроспор птеридоспермов, которые, по имеющимся данным, занимают существенное место в спорово-пыльцевых спектрах палеозоя и мезозоя и, по-видимому, вследствие слабой их изученности и общего морфологического сходства еще нередко относятся к группам папоротниковых или же более подвинутых голосеменных. Можно утверждать, что для биостратиграфического расчленения континентальных отложений верхнего палеозоя птеридоспермы являются особенно ценной группой.

Несколько меньшее, по сравнению с папоротниками, гинкговыми, цикадовыми и хвойными, но все же видное значение имеют остатки птеридоспермов для изучения континентальных триасовых и юрских толщ.

Остатки некоторых птеридоспермов являются хорошими индикаторами климатических условий прошлого. Так, по общей обстановке, при которой отлагались слои с остатками *Callipteris*, *Supaia* и некоторых других птеридоспермов, были подтверждены засушливые условия их произрастания. Обладавшие большими перисторассеченными листьями *Medullosaceae*, как это можно предполагать по аналогии с современными тропическими папоротниками, по-видимому, произрастали в лесах теплого или даже жаркого влажного климата, не имевшего сезонных изменений. Отсутствие годичных колец в древесине многих каменноугольных растений, в том числе и примитивных голосеменных, в известной мере, подтверждает это обстоятельство.

Судя по изобилию остатков птеридоспермов, встречающихся в разновозрастных отложениях разных широт, образовавшихся в различной палеогеографической обстановке, можно полагать, что птеридоспермы были весьма пластичной группой растений и могли произрастать при различных климатических условиях, начиная с жаркого и влажного климата до аридного или холодного.

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ, ВРЕМЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Наиболее древней группой птеридоспермов были *Cuscadofilicales*, некоторые представители которых (*Lyginopteridaceae*, отчасти даже *Medullosaceae*) обладали рядом признаков (протостелическое строение проводящей системы, листва папоротникового типа, сходный облик микроспор, расположение микро- и мегаспорангиев на более или менее

сильно измененных частях листы и др.), указывающих на единственно возможную непосредственную связь этих растений с девонской группой разноспоровых прапапоротников, а именно с *Archeopteridaceae*. Эта связь подчеркивается не только сходством, но и временем (в девон) появления первых птеридоспермов, что совершенно исключает их возникновение от других, появившихся в более позднее время групп разноспоровых папоротников. Возникновение семезачатков в результате эволюции девонских разноспоровых папоротников очевидно и обеспечило расцвет этих примитивных голосеменных в последующую вторую половину палеозойской эры. Поэтому восстановление эволюции спороношения птеридоспермов является особо важным для восстановления всей истории их развития. В этом же направлении немалое значение имело также и восстановление эволюции проводящей системы у *Cycadofilicales*.

Наиболее древние и примитивные *Cycadofilicales*, объединяемые в сем. *Lyginopteridaceae*, известны с самых низов нижнего карбона. Их расцвет относится к среднему карбону и угасание к концу верхнего карбона. Стебли примитивных и древнейших *Lyginopteridaceae* сохраняли известное сходство со стеблями протостелических папоротников рода *Gleichenia*, но уже отличались способностью образовывать вторичные ткани (например, *Heterangium*). Последнее сближало их с голосеменными. У более подвинутого сем. *Madullosoaceae*, возникшего в конце нижнего карбона и угасшего в нижней перми, протостела подверглась дальнейшей дифференциации на несколько меристел, вторичная древесина стала значительно увеличенной и более сходной с древесиной цикадовых. Наиболее сложная дифференциация проводящей системы характерна для позднейших, нижнепермских медуллоз.

Как уже было отмечено выше, микроспорофиллы *Lyginopteridaceae* в большинстве сохраняли еще папоротниковый тип. В расположении их микроспорангиев, семезачатков и особенно во внешнем облике микроспор имелось много общих черт с папоротниками. Однако для семезачатков примитивных *Cycadofilicales* характерно было наличие так называемой «купулы», которая не успела еще срастись с интегументом семезачатка.

Эволюция микроспороношений *Lyginopteridaceae* привела в конечном итоге к появлению у *Medullosoaceae* таких специализированных их типов, как *Potonia*, *Whitlessya* и др., с сильно видоизмененными блюдцевидными сегментами или с более или менее сильно редуцирован-

ными сегментами и связанным с этим постепенным сужением кольца спорангиев.

Микроспоры медуллозовых уже более специализированные и с бороздой на дистальной стороне. Семезачатки многих медуллозовых еще сохранили краевое положение на папоротниковидной листе (*Neuropteris heterophylla*, *Alethopteris norinii* и др.), но в отличие от *Lyginopteridaceae* купула на семезачатках медуллозовых уже срослась с интегументом с образованием многослойного покрова вокруг мегаспорангия (группа семян *Trigonocarpaceae*).

Для сравнительно мало изученного семейства *Peltaspermataceae*, представленного родом *Lepidopteris* (триас Гренландии и Ю. Африки), характерно расположение семезачатков, которые висели на нижней поверхности пельтатного диска вокруг центральной ножки, которая прикреплялась к тонкому рахису мегаспорофилла.

Из всех известных нам голосеменных растений ближе всего стоит к *Cycadofilicales* порядок *Caytoniales*, живший в триасе и в юре. Группа является слепой ветвью эволюции голосеменных растений.

Наиболее примитивные кэйтониевые, представленные семейством *Corystospermataceae*, известны из юрских и триасовых отложений. Они являются связующим звеном между палеозойскими семенными папоротниками и кэйтониевыми. Купулы користоспермовых представляют как бы прототип замкнутых купул кэйтониевых и микроспоры названных семейств одного типа, с двумя боковыми воздушными мешками.

Остатки листы и спорофиллы *Caytoniaceae* (см. рис. 47—52) известны пока лишь из юрских отложений Англии, восточной Гренландии и СССР. Изолированные, рассеянные их микроспоры пользуются гораздо большим распространением в мезозойских отложениях земного шара. Не исключено, что под этим же названием палинологами определяется также сходная пыльца *Corystospermataceae* или даже каких-либо других групп растений, вегетативные части которых не могли при существующей изученности быть выделенными среди известной нам листы мезозойских птеридоспермов.

Весьма своеобразным среди птеридоспермов являются растения, объединяемые в порядок *Glossopteridales* охарактеризованное одним семейством *Glossopteridaceae*. Остатки их распространены в верхнем карбоне, перми и нижнем триасе Южного полушария (Индия, Австралия, Ю. Америка, Ю. Африка, Антарктида), а также в СССР в пермских отложе-

ниях Сибири и Приуралья. Представлены родом *Pursongia* (см. рис. 58). Принадлежность Glossopteridales к птеридоспермам и их обособленное положение в этом подклассе опре-

деляется наличием у типичного рода *Glossopteris* (см. рис. 54—57) весьма своеобразных замкнутых купул, вмещавших многочисленные семезачатки.

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ¹

ПОРЯДОК 1. CYCADOFILICALES

Cycadofilicales, или семенные папоротники, являются древнейшими и самыми примитивными голосеменными растениями. Внешний облик листьев этих растений, тип их жилкования большей частью неотличим от листьев современных и ископаемых папоротников или сходен с ними. В анатомическом строении стебля и корня семенных папоротников имеются признаки, свойственные папоротникам, но наряду с ними обнаруживаются характерные особенности, свойственные низшим голосеменным, что проявляется в способности стеблей ко вторичному росту в толщину. Среди семенных папоротников имелись крупные растения, сходные с современными древовидными папоротниками, с разветвленным стволом и крупными рассеченными листьями, а также мелкие растения с тонкорассеченными листьями. Некоторые из них, по-видимому, были лазящими или кустарниковыми растениями. Листья у Cycadofilicales покрыты железистыми шипиками и достигали больших размеров. Нередко они были сложноперистыми, с кутинизированной эпидермой на верхней стороне; мезофилл листьев состоял из палисадной и губчатой паренхимы. Устьица располагались на обеих сторонах листа. Кутикула в отличие от папоротников устойчива к мацерации с помощью кислоты и щелочи. Листья обнаруживают наклонность к дихотомическому ветвлению. В девон—триас. Семейство Lyginopteridaceae, Medullosaceae и Peltaspermataceae, а также искусственное семейство Calamopteryaceae.

СЕМЕЙСТВО LYGINOPTERIDACEAE POTONIE, 1902

Древовидные или кустарниковые растения с тонкими стволами. В ископаемом состоянии поверхность стволов может быть с петлевидной скульптурой или покрыта горизонтальными рубчиками или желобками. Листья типа *Sphenopteris hoeninghausii*, *Diplothemata*, *Palmatopteris* и *Mariopteris*, повторно дихотомически разветвленные. Анатомическое строение стеблей отличается крайней примитивностью. Микроспорофиллы (см. рис. 6) в большин-

стве случаев папоротникового типа и несли краевые микроспорангии. Микроспоры типа *Crossotheca* — с трехлучевой щелью д. 40—60 м; очертания округлые, реже овальные; эскина тонкая, мелкошиповатая, точечная или зернистая (см. рис. 9); сходные со спорами папоротников сем. *Hymenophyllaceae* и *Marattiaceae*, часто встречаются изолированными. Сходные по типу микроспоры выделены из спорангиев *Heterotheca*, *Telangium*, *Urnatopteris* и из пыльцевой камеры *Sphaerostoma ovale*. Семезачатки Lyginopteridaceae подобно микроспорангиям сидели по краям расчлененных листьев.

Heterangium Corda, 1845. Тип рода — *Heterangium paradoxum* Corda, 1845; карбон Чехословакии (Радниц). В ископаемом состоянии известны стебли и листья. Древесные или кустарниковые растения с длинными, тонкими стеблями, протостелического строения, с первичной ксилемой из лестничных и сетчатых трахеид. У более старых стволов образуется вторичная ксилема, состоящая из точечных трахеид с многорядными окаймленными порами. Во внешней коре имеются радиально вытянутые волокнистые тяжи, а во внутренней — горизонтальные пластинки из толстостенных клеток, которые на отпечатках имеют вид поперечных углублений. Листовые следы возникают на периферии первичной ксилемы и сначала состоят из двух самостоятельных пучков, которые в основании черешка раздваиваются, располагаясь в форме арки из четырех пучков, из которых два центральных вскоре разделяются каждый на три пучка. Обычно считают, что листвою *Heterangium* являлись листья, описанные под фор-

¹ Составил Н. А. Шведов при участии Е. О. Новик (роды *Sphenopteridium*, *Diplothemata*, *Mariopteris*, *Sphenocallipteris*, *Lyginopteris*, *Palmatopteris*, *Rhodesia*, *Adiantites*, *Medullosa*, *Medullopteris*, *Alethopteris*, *Callipteris*, *Odontopteris*, *Neuropteris*, *Linopteris*, *Mixoneura*, *Validopteris*, *Lonchopteris*, *Callipteridium*, *Trigonocarpus*, *Rhabdocarpus*, *Neuropterocarpus*, *Cyclosperrum*, *Tetragonocarpus*); Г. П. Радченко (роды *Cardiopteris*, *Aneimites*, *Cardiopteridium*, *Abacanidium*); В. П. Владимирович (роды *Lepidopteris*, *Peltaspermum*, *Anteusia*, *Sagenopteris*); А. А. Любер (пыльца Cycadofilicales), Э. Н. Кара-Мурза (пыльца Caytoniales).

мальными родовыми названиями, как, например, виды *Diplothemata*. Микроспорангии и семезачатки *Heterangium* неизвестны; по мнению Потонье, Готана и Уолтона, к *Heterangium grievae* Will. может принадлежать семья *Sphaerostoma* (*Conostoma*) *ovale* (Williams) Bens., в основных чертах совпадающее с *Lagenostoma* и *Physostoma*. Карбон, преимущественно средний.

Sphenopteridium Schimper, 1874. Тип рода — *Cyclopteris dissecta* Goerper, 1874.

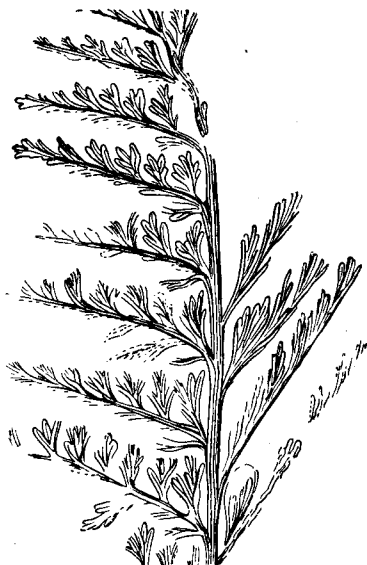


Рис. 17. *Sphenopteridium bifidum* (Lindl. et Hutt.) Tschirk., $\times 1$. Часть листа. Н. карбон. Вост. склон Урала (Чиркова, 1937)

1852; карбон 3. Европы. Известны отпечатки стерильных листьев. Главный стержень вильчатый, разделенный под острым углом ниже облиственной или в облиственной его части. Стержень в отпечатке продольно штриховатый, с многочисленными поперечно удлиненными ребрами. Перья чередующиеся, несут клиновидные или ромбовидные, поставленные косо перышки, зубчатые или надрезанные на доли и суженные при основании в короткий черешочек. Жилки многочисленные, параллельные краю, вильчато делятся и иногда достигают конечных долей или зубчиков. Известно несколько видов (рис. 17). Н. карбон Донбасса, Вост. склона Урала, 3. Европы.

Diplothemata Stur, 1877. Тип рода — *Rhodea patentissima* Ettingshausen, 1875; карбон 3. Европы. В ископаемом состоянии известны стволы, листья и части листьев. Отпечатки стволов наряду с продольной реб-

ристостью несут поперечные, сближенные бороздки более короткие, чем ширина стволы, представляющие отпечатки горизонтальных склеренхимных пластинок в средней коре ствола, свойственных *Heterangium*. Листья с двураздельными первичными перьями; стержень голый с ясными поперечными горизонтальными бороздками, на верхушке раздваивается под углом 50—100° на две дугообразно изгибающиеся ветви, стержни которых имеют продольно-струйчатую поверхность с поперечными бороздками. Первичные перья, т. е. половины листа, овально закругленные, ланцетные, перисторазделенные, перисторассеченные.

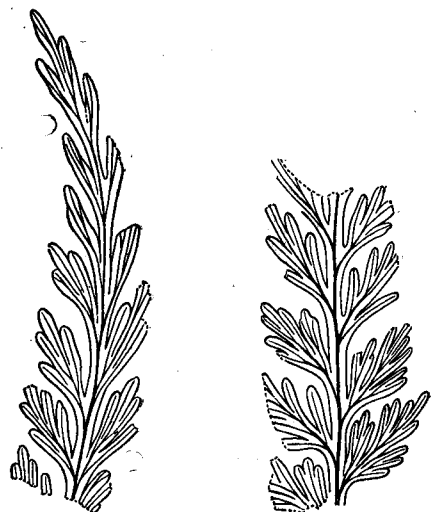


Рис. 18 и 19. *Diplothemata amadoca* (Zal.) Novik., $\times 2$. Часть пера. Н. карбон. Донбасс (Залесский, 1937)

Перья второго и третьего порядков чередующиеся, ланцетные или дельтовидные, перисторассеченные. Перышки чередующиеся, черешковые, округло-овальные, лопастные; лопасти линейные или клиновидные. Перышки, расположенные на внутренней стороне пера, несколько меньших размеров, чем наружные. Вдоль середины перышка проходит жилка, отдающая боковые жилки в каждую долю лопастей (рис. 18, 19). 13 видов. Н. и ср. карбон. Н. и ср. карбон Донбасса, визе и башкирский ярус Львовско-Брестской впадины, визе Большого Донбасса, верхняя часть карагандинской свиты Карагандинского бассейна; н. карбон — нижняя часть в. карбона Европы; зона с *Linopteris obliqua* в Канаде.

Mariopteris Zeiller, 1879. Тип рода — *Pecopteris nervosa* Brongniart, 1828; карбон Зап. Европы. В ископаемом состоянии известны стебли, листья и семена. Древесные

растения, вероятно, цепляющиеся, но не лианы. Стебли тонкие, продольно-струйчатые, снабженные многочисленными поперечно-удлиненными брусковидными возвышениями. Листья с четырехраздельными первичными перьями внизу с голым черешком, вильчаторазделенным на верхушке на две коротких голых симметричных ветви, каждая из которых несет на верхушке по два расходящихся под углом облиственных пера, из которых наружное меньшего размера и менее развитое, чем внутреннее (рис. 20). Базальное перо на катадром-

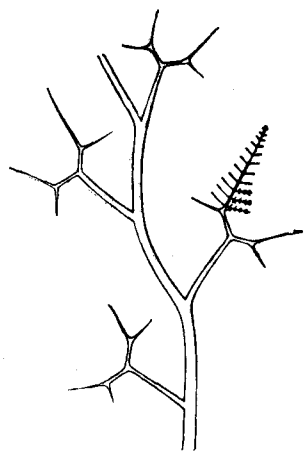


Рис. 20. Схема ветвления листа *Mariopteris* Zeiller

ной (задней) стороне длиннее и развито сильнее, чем последующие перья (сходство с родом *Diplothemata*). Перышки крупные, пекоптероидного облика, асимметричные, полутреугольные, прикрепленные к стержню всем основанием, слегка низбегающие, цельные или лопастные, с волнистыми или зубчатыми краями. Средняя жилка доходит почти до верхушки перышка, где большей частью разделяется на две или несколько жилок; боковые жилки отходят от средней под острым углом, однажды или дважды дихотомизируют и заканчиваются в верхушках лопастей или в зубчиках. Семена известны под названием *Cyclospertum*. Отличительной особенностью многих *Mariopteris* является наличие в концевой части листьев или перьев шиповидных и нитевидных образований. У *Mariopteris* было мозаичное расположение перышек. Корсен (Corsin, 1932) разделяет род *Mariopteris* на четыре секции.

Секция 1. *Muricata* Corsin, 1932. Тип секции — *Filicites muricatus* Schlotheim, 1820; карбон 3. Европы. Перышки косо пос-

тавленные, прикрепленные всем основанием к стержню, в очертании треугольные, более или менее сильно спаянные между собою. Очертания перышек варьируют от дельтовидных до удлинненно-треугольных, а у верхушки пера от яйцевиднозакругленных до приостренных. Приосновные перышки обычно двухлопастные, нередко трехлопастные, в верхней части пера более простые. Край перышек цельные, волнистые, зубчатые или зазубренные (рис. 21). До 12 видов. Ср. и в. карбон Донбасса; московский ярус северного сектора Большого Донбасса; башкирский ярус Северного Кавказа; вестфальский ярус Европы, Турции, Канады.

Секция 2. *Soubeirania* Corsin, 1932. Тип секции — *Mariopteris soubeiranii* Zeiller, 1888; вестфал Франции. Перышки лопастные, с лопастями сфеноптероидного очертания, более или менее суженными у основания и закругленными на верхушке; листовая пластинка толстая, перышки прикреплены к стержню почти под прямым углом (рис. 22). Пять-шесть видов. Ср. карбон Донбасса, вестфал Европы и Малой Азии.

Секция 3. *Latifolia* Corsin, 1932. Тип секции — *Sphenopteris latifolia* Brongniart, 1828; вестфальский ярус Франции. Перышки по форме сфеноптероидные или одонтоптероидные; обычно перышки бывают сфеноптероидные в базальной части перьев и одонтоптероидные около их окончания. Базальные передние и задние перышки имеют выпуклую боковую лопасть на своем дистальном крае. Край перышек или их лопастей с острыми маленькими пиловидными зубчиками (рис. 23). 2—3 вида. Ср. карбон Донбасса; московский ярус северного сектора Большого Донбасса; башкирский ярус Среднего Поволжья; вестфал Европы, Малой Азии, аналоги вестфала «Д» в Канаде.

Секция 4. *Acuta* Corsin, 1932. Тип секции — *Sphenopteris acuta* Brongniart, 1828; вестфальский ярус Франции. Перышки удлиненные, полутреугольные, с остроугольными сегментами. Обычно в базальной части перьев перышки сфеноптероидные, лопастные, суженные у основания; в верхней части перьев перышки становятся пекоптероидными, прикрепленными к стержню пера всем основанием, более или менее сросшиеся друг с другом. Лопастей с пиловидными зубчиками по краю, где заканчиваются боковые жилки (рис. 24, 25). 2—3 вида. Н. и ср. карбон. Намюр и башкирский ярус. Львовско-Брестской впадины; ср. карбон Донбасса; ср. карбон Сев.

Кавказа и западного продолжения Донбасса, башкирский ярус Ср. Поволжья; намюр — вестфал Европы, Малой Азии (бассейн Эргели).

Sphenocallipteris Kryshstofovich et Novik, 1947. Тип рода — *Sphenopteris* (*Callipteris*) *scythica* Zalesky, 1937. Ср. карбон, Донбасс. В ископаемом состоянии известны стерильные листья, стержни листьев и перьев. Листья дважды-триждыперистые,

реходные формы от *Sphenopteris* со сфеноптероидными, сильно расчлененными и избегающими по стержню перышками к роду *Callipteris* с цельнокрайними перышками, покрывающими также первичный стержень в промежутке между местами прикрепления перьев. Ср. карбон Донбасса.

Lyginopteris Potonie, 1899. Тип рода — *Dadoxylon oldhamium* Binney, 1866; в. карбон Англии. Различные органы *Lyginopteris*



Рис. 21. *Mariopteris muricata* (Schloth.) Zeiller, $\times 1$. Часть листа. Ср. карбон. Донбасс (Залесский и Чиркова, 1937)

вильчатораздельные. Первичный стержень и стержни перьев густо покрыты поперечными рубчиками, происходящими от отпадения покрывавших их чешуек. Перья широколанцетные. Перышки сфеноптероидные, расчлененные на несколько клиновидных лопастей, с закругленной или тупо заостренной верхушкой. Базальное перышко в нижней части пера сидит в углу между стержнем пера и первичным стержнем листа. Жилкование близкое к веерообразному. Жилки одинаковые, густые. Из средней точки основания перышка выходит одна или несколько жилок, которые последовательно вильчато делятся два-три раза и своими окончаниями выходят к верхнему краю лопастей (рис. 26). Два вида. Пе-

были описаны под формальными родовыми названиями *Dictyoxylon* Willianson, 1869 (стебли); *Kaloxylon* Willianson, 1875 (корни); *Sphenopteris* Sternberg, 1825 (листья); *Rhachiopteris* Dawson, 1862 (рахис листа); *Lagenostoma* Willianson, 1876 (семена); *Callymmatotheca* Stur, 1877 (купула семени)¹. Вероятные микроспорофиллы *Lyginopteris* описаны под названием *Crossotheca* Zeiller, 1883 и *Telangium* Ben-

¹ Кроме того, к роду *Lyginopteris* в литературе относят обычно также стебли, описанные под названием *Lyginodendron* Gourlie 1843 (карбон Шотландии). Эндриус (Andrews, 1955) высказал, однако, предположение, что стебли эти принадлежат плауновидным.



Рис. 22. *Mariopteris dersoncourtii* Zeiller, $\times 1$. Часть листа. Ср. карбон. Донбасс (Залесский и Чиркова, 1937)

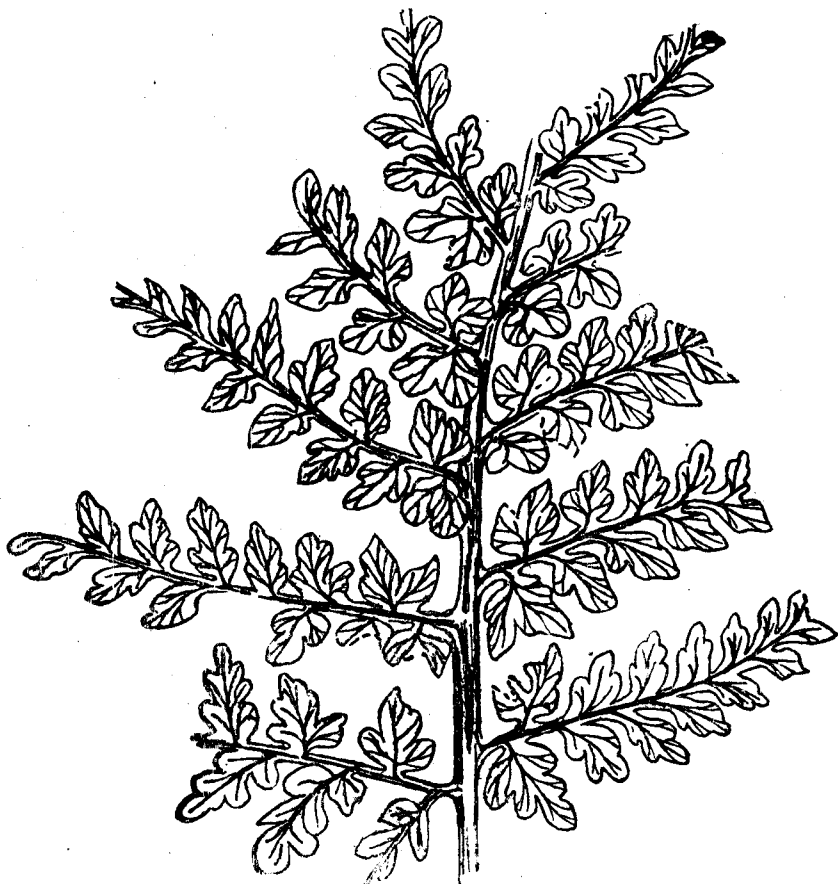


Рис. 23. *Mariopteris latifolia* (Brongn.) Zeiller, $\times 1$. Часть листа. Ср. карбон. Донбасс (Залесский и Чиркова, 1937)



Рис. 24. *Mariopteris acuta* Brongn., $\times 1$. Часть пера. Ср. карбон. Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938)

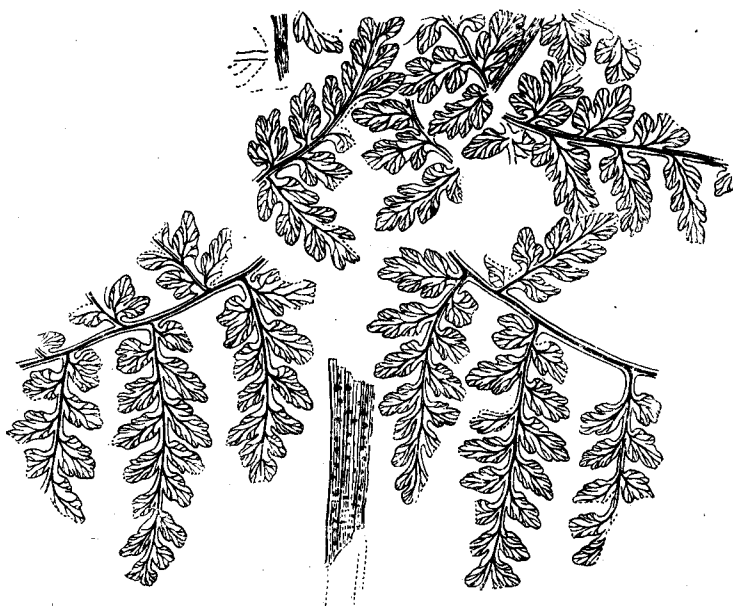


Рис. 25. *Mariopteris beneckeii* Nuth., $\times 1$. Часть пера. Ср. карбон. Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938)

son, 1904; принадлежность этих микроспорофиллов к роду *Lyginopteris* не доказана. Невысокие древесные, по-видимому, цепляю-



Рис. 26. *Sphenocallipteris scythica* (Zal.) Kryshk. et Novik, $\times 2$. Часть пера. В. карбон. Донбасс (Залесский, 1937)

зистым покровом. Стебель молодого растения имел протостелу, но у взрослых растений он был с хорошо развитой сердцевинной, среди паренхимных клеток которой разбросаны группы толстостенных клеток с темным содержимым. Сердцевина окружалась кольцом мезархных проводящих пучков первичной ксилемы. Протоксилема представлена спиральными трахеидами, а метаксилема — трахеидами с лестничными и точечными, обычно на всех стенках тесно расположенными многорядными окаймленными порами. Вторичная ксилема состояла из трахеид с несколькими неправильными рядами сближенных окаймленных пор, расположенных только на радиальных стенках. Лучи вторичной ксилемы достигали 12 клеток в ширину и 4—5 клеток в высоту. Сразу вслед за вторичной ксилемой располагалась вторичная флоема,



Рис. 27. *Shenopteris hoeninghausii* Brongn., $\times 1$. Часть листа. Ср. карбон. Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938)

щиеся растения с тонким стеблем до 5 см в диаметре; на отпечатках ствол несет следы веретеновидных склеренхимных волокон коры в виде сетчатой скульптуры (*Dictyoxyton* — сетчатая древесина) — табл. III, фиг. 1. Наземные части растения были покрыты желе-

оженная несколькими слоями перидермы, кнаружи от которой располагалась паренхимная ткань внутренней коры и затем — наружная кора, с переплетающимися полосками склеренхимных клеток, в петлях которых помещалась паренхимная ткань. Листовые

следы ответвлялись от проводящих пучков первичной ксилемы, по выходе из стелы делились на два пучка и вновь соединялись при вступлении в черешок, образуя У-образный в поперечном срезе пучок папоротникового типа. Корни были придаточные, ветвились моноподиально, возникали между листьями и располагались как в узлах, так и в междоузлиях, имели экзархную ксилему и вторичную древесину (старые корни). Листья большие (до 50 см длиной), сильно рассеченные, с вильчато делящимся главным стержнем, спирально расположенные на стволе (рис. 27). Перья чередующиеся, распростерты, ланцет-

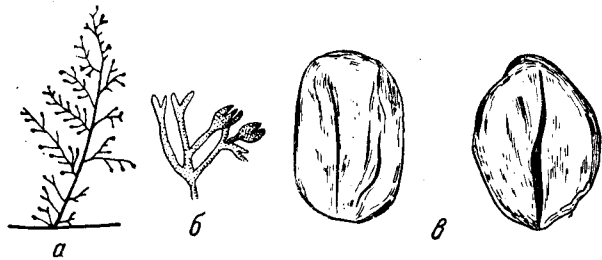


Рис. 28. *Zeilleria* Kidst; а — часть пера; б — микроспорофиллы, $\times 5$; в — микроспоры, $\times 500$. Ср. карбон. Германия (Gothan, 1954; Florin, 1937)

ные или линейно-ланцетные. Перышки маленькие, овальные или тупотреугольные, выпуклые, цельные или лопастные с глубоко вглубь расширяющимися синусами, при основании сжатые, прикрепленные черешочком к стержню пера. Жилкование перистое, состоит из тонкой средней жилки, ответвляющей боковые жилки по числу лопастей. Микроспорофиллы с толстыми краями, по-видимому, были мясистые. Микроспорангии прикреплены к краям перышка на нижней его стороне (*Crossotheca*, см. рис. 6); микроспорангии удлиненные, раскрывающиеся продольной трещиной на две половинки. Семезачатки известны под названием *Lagenostoma* (см. рис. 15). Около 10 видов. Н. и ср. карбон Евразии. Н. и ср. карбон Львовско-Брастской впадины, н. и ср. карбон Донбасса и западного продолжения Донбасса; намюр северного сектора Большого Донбасса; карагандинская свита Карагандинского бассейна; турне и визе восточного склона Урала и Минусинской котловины; н. и ср. карбон Европы и Малой Азии (бассейн Эргли).

Zeilleria Kidston, 1884. Тип рода — *Sphenopteris delicatula* Sternberg, 1825; ср. карбон (шацлярские слои) Нижней Силезии. Известны фертильные и стерильные перья. Перышки узколинейно-сфеноптероидные,

редко пекоптероидные (табл. I, фиг. 1; (рис. 28). Фертильные и стерильные перышки сходные по очертаниям и величине, первые иногда редуцированы. Микроспорангии достигают в длину 1 мм, расположены на верхушке перышек, иногда снабжены короткой ножкой, представляющей продолжение жилки. Они шаровидные или овальные, растрескиваются продольно на четыре или пять створок. Микроспоры сравнительно мелкие — до 20—30 микронов в поперечнике, в очертании овальные, когда смятые, то веретеновидные. Возможно, щель разверзания была однолучевая или даже трехлучевая. Экзина гладкая, но с продольными складками, у незначительно смятых образцов по бокам тела имеется две почти параллельных складки. Более всего сходны с микроспорами *Antholithus zeilleri* Nathorst. Около пяти видов. Ср. карбон Донбасса; ср. карбон Польши, Франции, Бельгии, бассейн Эргли в Малой Азии; зоны *Linopteris obliqua* и *Alethopteris lonchitica* в С. Америке. Микроспоры типа *Zeilleria* известны отн. до в. карбона.

РОДЫ, СБЛИЖАЕМЫЕ С СЕМЕЙСТВОМ LYGINOPTERIDACEAE

Palmatopteris Potonie, 1893. Тип рода — *Sphenopteris furcata* Brongniart, 1828; ср. карбон Силезии. Известны стериль-



Рис. 29. *Palmatopteris spiniformis* (Kidst.) Novik, $\times 1$. Часть пера. Ср. карбон. Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938)



Рис. 30. *Palmatopteris spinosa* (Goerpp.) Novik, $\times 1$. Части пера. Ср. карбон. Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938)

ные листья. Главный стержень гладкий с одной продольной бороздой, вильчато разделен на две ветви, из которых каждая является стержнем первичного пера. Перья распростерты, глубоко рассеченные, широколанцетные или треугольные, соприкасающиеся. Перышки чередующиеся, соприкасающиеся, избегающие, перисто или дланевидно рассеченные; лопасти узколинейные или клиновидные,

с заостренной верхушкой, часто с одним-двумя зубчиками. Жилкование перистое. От средней жилки отходят вильчато делящиеся боковые жилки, достигающие окончания верхушек лопастей или зубчиков (рис. 29, 30). Несколько видов. Ср. карбон Донбасса. Ср. карбон Европы, Малой Азии (бассейн Эргли); зона с *Linopteris obliqua* в Канаде.

Rhodea Presl, 1838. Тип рода — *Sphenopteris trichomanoides* Brongniart, 1828; кульм нижней Силезии. Листья многопери-

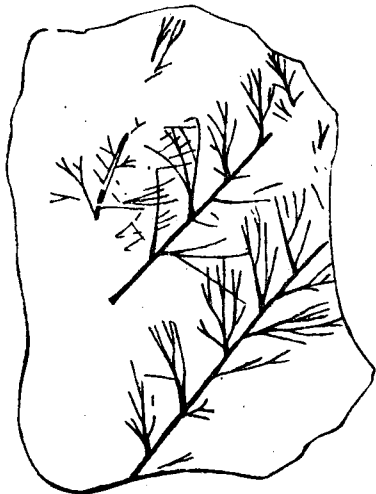


Рис. 31. *Rhodea subpetiolata* Potonie, слегка увеличено. Части перьев. Ср. карбон, вестфальский ярус. Рур (Gothan, 1954)

кий черешочек. Верхние перышки иногда сидячие, прикрепленные суженным основанием. Жилки радиально расходящиеся от основания, одинаковые, повторно дихотомирующие (рис. 32). Около 10 видов. Н. и ср. карбон. Турне Львовско-Брестской впадины, Волынской области, Днепровско-Донецкой впадины; угленосная свита Вост. склона Урала; нижняя подсвита карагандинской свиты Караган-

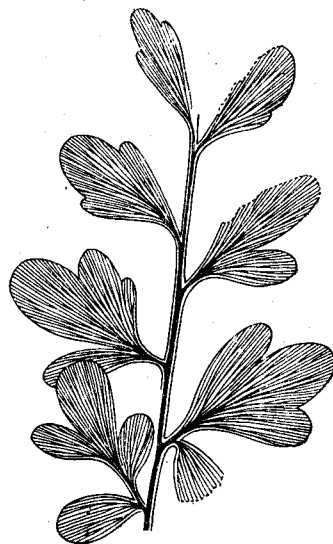


Рис. 32. *Adiantites tenuifolia* (Goerpp.) Schimp., $\times 2$. Часть пера. Н. карбон. Урал (Чиркова, 1937)

стые, главный стержень тонкий, продольно-бороздчатый. Перья очередные, распростерто-торчащие, овальноланцетные, прикреплены к стержню под острым углом; перышки линейные, узколанцетные, иногда раздваивающиеся на верхушке. Жилкование перистое, каждый сегмент снабжен простой жилкой (рис. 31; табл. I, фиг. 7). 15 видов. Н. и ср. карбон. Н. карбон Львовско-Брестской и Днепровско-Донецкой впадин, угленосной свиты Восточного Урала; н. и ср. карбон Англии; кульм Нижней Силезии и Малой Азии (бассейн Эргли).

Adiantites Goerppert, 1836. Тип рода — *Adiantum concinnus* Goerppert, 1836; карбон Европы. В ископаемом состоянии известны многоперистые стерильные листья. Перья ланцетные или широколанцетные, чередующиеся, расположенные на стержне под острым углом. Перышки чередующиеся, овальные, клиновидные или клинообразные, закругленные или обрезанные на верхушке и суженные при основании в длинный или корот-

динского бассейна; виле Шпицбергена, вестфал Англии; нижний карбон Германии, Верхней и Нижней Силезии; США.

Вне СССР: *Callistophyton* Delevoryas, *Physostoma* Williamson, *Schopfiastrum* Andrews, *Steloxylon* Solms—Laubach, *Sutcliffia* D. Scott, *Tyliosperma* Matay и др.

СЕМЕЙСТВО MEDULLOSACEAE STERZEL, 1896

Древесные растения со стволами типа *Medullosa*, обладавшими своеобразной «полистелической» проводящей системой и способностью к вторичному росту (см. рис. 4, 5). Листья большие, сложные, дважды-, трижды- и четыреждыперистые типов *Alethopteris*, *Neuropteris*, *Linopteris*, *Lonchopteris*. Черешки известны под названием *Myeloxylon*. Микроспоры растений этого семейства изучались непосредственно из спороношений *Whittleseyia*, *Aulacotheca*, *Goldenbergia* и *Boulaya* (Florin, 1937 и др.), *Dolerotheca* и *Codonotheca* (Schopf, 1948). Все изученные микро-

споры имеют округло-овальные очертания, д. 180—300 μ . Щель разверзания трехлучевая, но часто один луч замаскирован складками экзины или может быть не вполне развит (редуцирован?). Два других луча отходят друг от друга под некоторым углом, который, находясь в средней части щели разверзания, должен соответствовать месту отхода 3-го луча (Schopf, 1948, табл. 114, рис. 1—4). Несмотря на это, микроспоры медуллоз до настоящего времени часто рассматриваются как однолучевые, тогда как среди несмятых экземпляров имеются явно трехлучевые (Florin, 1937, табл. III, фиг. 2 — *Potonia* и табл. II, фиг. 3 — *Boulaya*). Возможно, что в отдельных случаях имеет место редукция одного луча трехлучевой щели разверзания. Экзина толстая или тонкая, поверхность ее гладкая, реже точечно-шагреновая. По экватору наблюдается узкий ободок, обычно более темный, чем экзина тела (возможно, обозначающий границу оболочки тела). На дистальной стороне тела экзина часто снабжена двумя крупными складками (вероятно, представляющими аппарат прорастания или механизм для регулирования объема микроспоры) — см. рис. 10. Семезачатки медуллозовых, как предполагают, описаны под названием *Trigonocarpus*, *Hexapterospermum*, *Stephanospermum*, *Rotodontiospermum* и др., которые объединяются в искусственную группу *Trigonocarpaceles*. Все они многогранные, крылатые, бороздчатые или ребристые с числом граней, крыльев и ребер, кратным 3. Семезачатки *Trigonocarpaceles* имели одну проводящую систему для нуцеллуса, тогда как видоизмененная купула, облекавшая семезачаток, была снабжена своей проводящей системой. В девон(?) — пермь. Изолированные микроспоры, относимые к *Medullosaceae*, известны из карбона Европейской части СССР, Караганды и острогской свиты (C₁) Кузбасса.

Medullosa Cotta, 1832. Тип рода — *Medullosa stellata* Cotta, 1832; пермь 3. Европы. В ископаемом состоянии известны окаменелые стволы, достигающие в поперечнике 8 см (каменноугольные) и 46 см (пермские), а также черешки листьев (*Myeloxylon*). Поверхность стволов тонко продольно исчерчена, вследствие присутствия в коре многочисленных склеренхимных гиподермальных полос. Стела (см. рис. 4, 5) состояла из двух, нескольких или многих (до 70) меристел, неоднократно разветвляющихся и анастомозирующих друг с другом. Центральная часть меристелы представлена экзархной или мезархной первичной ксилемой с несколькими

протоксилемными группами. Протоксилема, главным образом, из лестничных и сетчатых трахеид. Метаксилема из трахеид с многорядными окаймленными порами. Первичная ксилема каждой меристелы окружалась вторичной ксилемой на трахеид с округлыми или эллиптическими окаймленными порами на радиальных стенках. У одних видов вторичный рост был равномерным, в то время как у других камбиальная активность была четко эндоцентрической, что вело к неравномерному развитию вторичной ксилемы, почти исключительно в направлении к центру стебля. Вся стела окружалась слоем внутренней перидермы. Последняя в молодых частях стебля окружалась паренхиматозной корой, образованной низбегающими основаниями черешков. В наружной коре, состоящей из волокнистых тяжей, проходили секреторные каналы и многочисленные листовые следы. Листовые следы вначале концентрические, при прохождении через кору дробятся на мелкие коллатеральные пучки с экзархной ксилемой. Более дифференцированные пермские медуллозы имели две более или менее выраженные зоны меристел: внутреннюю и охватывающую ее периферическую. Меристелы внутренней зоны округлые, небольшие, периферические значительно более крупные и вытянуты в тангентальном направлении. Меристелы обеих зон образуют единую сосудистую систему, соединяясь между собой на протяжении стебля. Иногда вся совокупность окружается широким и почти сплошным кольцом вторичной ксилемы (*M. stellata* Cotta).

Корни придаточные, располагались на стволе между листьями. Проводящая система корневой подобна таковой в стеблях. Черешки медуллоз, известные под названием *Myeloxylon* — до 4 см в диаметре в основании, спирально расположенные с многочисленными проводящими пучками с первичной центрипетальной ксилемой. В коре черешков, так же как и стебля, проходят многочисленные секреторные каналы. К листьям медуллоз относятся листья *Alethopteris*, *Neuropteris*, *Odontopteris*, *Lonchopteris*, по-видимому, также *Callipteris*, *Taeniopteris* и др., обычно рассматриваемые в качестве самостоятельных родов. Семена: *Rhabdocarpus*, *Trigonocarpus*, *Neuropterocarpus* и, вероятно, *Tetragonocarpus*. Ср. карбон — пермь. На территории СССР не встречается.

Medullopteris Kryshstofovich et Novik, 1947. Тип рода — *Filicites pluckenitii* Schlotheim, 1820; в. карбон Германии. В ископаемом состоянии известны стерильные

и фертильные перья, семезачатки и микроспорангии. Стержень длинный, голый, продольно струйчатый, покрыт многочисленными маленькими, поперечноудлиненными бугорками, вильчато делящийся. Дальнейшее разветвление стержня ложно дихотомическое, образующее серию стержней последующих поряд-

маленькие, длиной до 5 мм, шириной до 3 мм с эллипсоидальным слегка заостренным ядром, окруженные узкими крыльями и прикрепленные к маленькому черешковидному выступу, находящемуся на окончаниях жилок вблизи края перышка на его нижней поверхности. Верхняя поверхность перышек мегаспо-

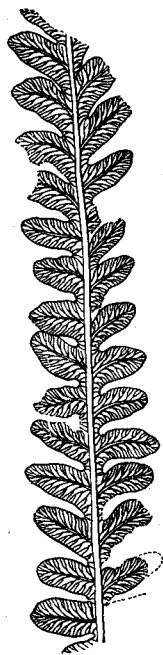


Рис. 33. *Alethopteris grandinii* (Brongn.) Goerr., $\times 1$. Часть пера. Ср. карбон. Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938)



Рис. 34. *Callipteris zeileri* Zal., $\times 1$. Верхушка листа. Карбон. Кузбасс (Залесский и Чиркова, 1938)

ков. Перышки пекоптероидные, овальнозакругленные, в нижних частях перисторазделенные, трехлопастные, на верхушке перьев цельные. Жилкование перистое, средняя жилка доходит почти до верхушки перышка, боковые жилки отходят от средней под острым углом, один или два раза дихотомируют и заканчиваются в лопастях. Фертильные перышки несколько редуцированы. Микроспорангии линейные, расположены маленькими звездообразными группами вокруг общей точки вблизи края перышка. Семезачатки

рофиллов на отпечатках несет маленькие сопочковидные возвышения, соответствующие углублениям на нижней поверхности перышка, где подвешены семена (см. рис. 12). До двух видов. Ср. карбон — пермь. Ср. карбон Донбасса; верхи вестфала Европы, Малой Азии (бассейн Эрегли); аналоги этих отложений в Канаде.

Alethopteris Sternberg, 1825. Тип рода — *Filicites lonchiticus* Schlotheim, 1820; карбон Германии. В ископаемом состоя-

нии известны стерильные листья и семезачатки. Листья крупные, правильно трижды- или четырьждыперистые, стержень прямой с продольной штриховкой. Перья чередующиеся, распростерты, соприкасающиеся, линейно- или овальноланцетные, иногда узко-треугольные. Перышки чередующиеся, распростерты или направленные окончаниями вверх, выпуклые, прямые или изогнутые, линейные, линейноланцетные или треугольные, с цельными, реже слегка волнистыми краями, с острой или тупо закругленной верхушкой, прикрепленные всем основанием к стержню пера. Передний край перышек при основании несколько перетянут, задний — избегает на стержень пера до соединения с нижесидящим перышком. Средняя жилка несколько утолщенная. Боковые жилки тонкие, густые, отходят от средней под открытым углом, дугообразно изгибаются назад, один или два раза дихотомизируют (рис. 33; табл. I, фиг. 6); несколько вторичных жилок выходит непосредственно из основания перышка. У большинства видов *Alethopteris* семена типа *Trigonocarpus* (*A. lonchitica*, *A. serlii*); семена *A. grandinii* известны под названием *Pachytesta gigantea* Grand'Eury. Около 20 видов. Ср. карбон — пермь. Ср. и в. карбон Донбасса; верхи н. и ср. карбона Большого Донбасса, тепловская свита Среднего Поволжья; в. карбон — пермь Европы; карбон Малой Азии (бассейн Эрегли); нижняя свита Шихэцзы (н. пермь) Китая; толща в Канаде, соответствующая ср. и в. карбону Европы.

Callipteris Brongniart, 1849. Тип рода — *Neuropteris conferta* Sternberg, 1825; пермские отложения Германии. Известны листья и семена. Листья крупные, правильно дважды- или триждыперистые. Ветвление главного стержня комбинированное — перистое и дихотомическое на верхушках листьев. Перья почти супротивные, избегающие на стержень, линейные, параллельно-крайние, суживающиеся к закругленной верхушке. Перышки полиморфные — пекоптероидного, сфеноптероидного или алетоптероидного типа, цельные, слегка лопастные или более или менее глубоко рассеченные, прикрепленные к стержню пера всем основанием под углом 60—80°, при основании сросшиеся, немного избегающие на стержень пера. Базальные катадромные перышки прикрепляются во внешнем углу, образованном главным и вторичным стержнями. На главном стержне между основаниями перьев имеются промежуточные перышки, обычно короче нормальных. Средняя жилка перышек иногда доходит почти до их

верхушек; боковые жилки отходят от средней под острым углом. Они простые или дихотомизирующие, а самые нижние из них отходят непосредственно от стержня пера (рис. 34). Семена овальные или округлые, небольшие

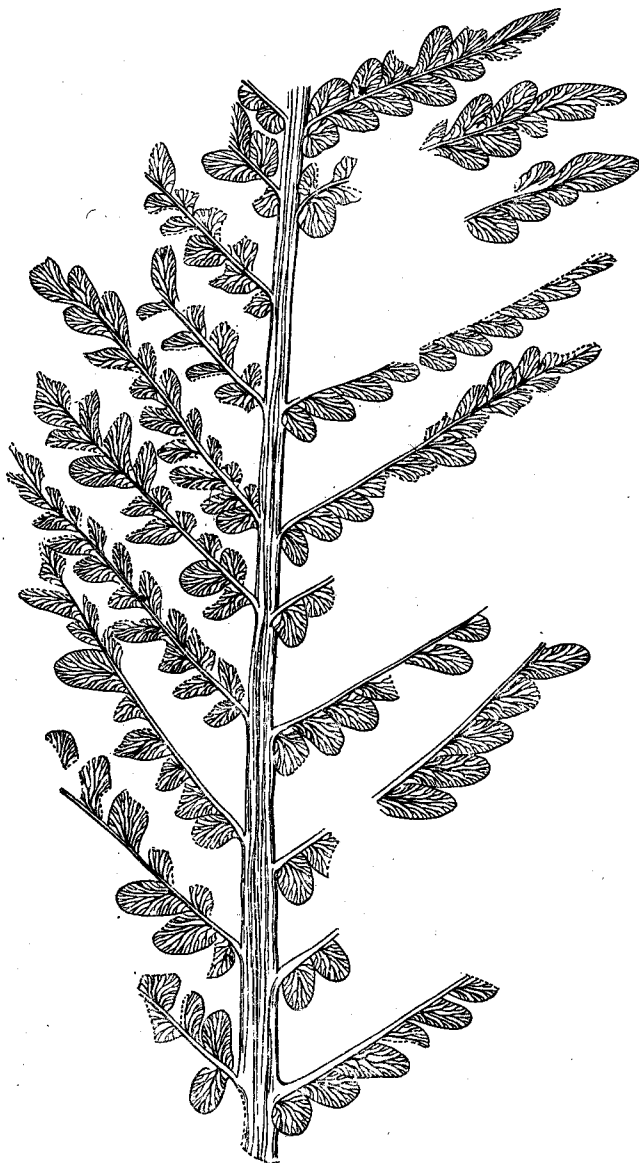


Рис. 35. *Odontopteris robusta* Z al., $\times 1$. Часть первичного пера. Ср. карбон. Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938)

при основании перышек. Около 25 видов. Пермь. Н. пермь Донбасса, Пермской обл.; в. пермь Печорского, Таймырского, Тунгусского и Кузнецкого бассейнов; пермь Европы, С. Америки.

Odontopteris Brongniart, 1828. Тип рода — *Filicites brardii* Brongniart,

1822; карбон Зап. Европы. Листья, достигающие большой величины, трижды- или четыреждыперистые с вильчаторазделенным главным стержнем с односторонними перистыми ветвями. Перышки пектопероидные и невроптероидные, прикреплены к стержням широким основанием. Средняя жилка незаметная. Вторичные жилки возникают от средней жилки перышка и от его стержня: они одинаковые, вильчато делятся под острым уг-

ки имели небольшую ножку и располагались на одонтоптероидных перышках в основании центральной жилки перышка. Ср. карбон — пермь. Ср. и в. карбон Донбасса, ср. карбон — пермь Европы; в. карбон — пермь Китая; карбон Малой Азии (бассейн Эрегли), аналоги вестфала в Канаде.



Рис. 36. *Neuropteris heterophylla* Brongn., $\times 1$. Часть пера предпоследнего порядка. Ср. карбон. Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938)

лом и веерообразно расходятся по пластинке перышка. Базальное нижнее перышко каждого пера обычно двулопастное или многолопастное расположено в нижнем углу, образуемым пером и главным стержнем, и прикреплено одновременно как к последнему, так и к вторичному стержню пера. Главный стержень ниже разветвления нередко несет округлые, при основании слабо сердцевидно вырезанные афлебии с многочисленными одинаковыми, вильчаторазделенными жилками (в изолированном состоянии афлебии обозначаются формальным родовым названием *Cyclopteris* Brongn.). Иногда эти перышки разделены на многочисленные заостренные или округлые лопасти. 10 видов (рис. 35). Семезачатки представляют маленькие яйцевидные образования, облеченные в купулу с тремя лопастями (*Odontopteris bouranensis* Donbinger et Vetter, 1950). Семезачат-

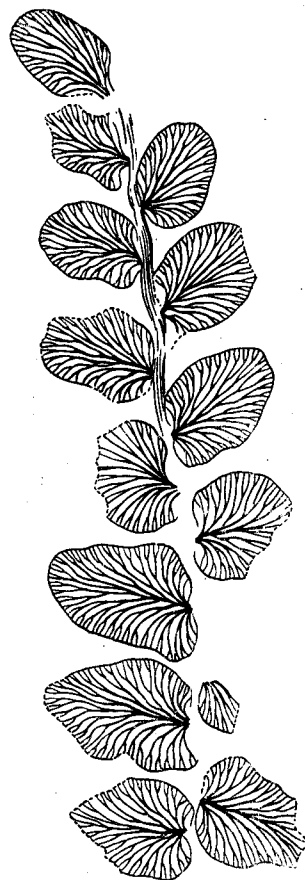


Рис. 37. *Neuropteris bu-lupalgensis* Zal., $\times 3$. Перо последнего порядка. Н. карбон. Донбасс (Залесский, 1937а)

Neuropteris Sternberg, 1825. Тип, рода — *Filicites heterophyllus* Brongniart, 1822; вестфальский ярус Франции. В ископаемом состоянии известны листья, микроспорофиллы и семезачатки. Листья крупные, многоперистые, главный стержень с продольной штриховкой, вильчатораздельный, с простоперистыми перьями на внутренней стороне развилка и дваждыперистыми на наружной его стороне. Перышки чередующиеся или супротивные, сидячие, прикрепленные в одной точке, цельнокрайние, прямые или серповидно-изогнутые, с сердцевидновыемчатом основа-

нием, с более или менее параллельными краями и закругленной или заостренной верхушкой (рис. 36—37). Главный стержень ниже вильчатого деления несет цельные, округлые сегменты (афлебии) с радиальным жилкованием, которые в изолированном состоянии

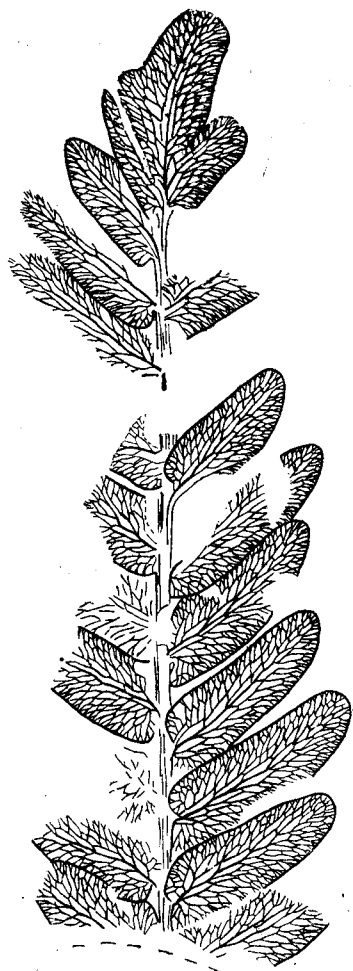


Рис. 38. *Linopteris munsteri* (Eichw.) Potonie, $\times 1$. Перо последнего порядка. Ср. карбон. Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938)

обозначаются под родовым названием *Cyclopteris* Brongn. Жилкование перистое. Средняя жилка обычно прослеживается от основания до $\frac{2}{3}$ длины перышек. Вторичные жилки многочисленные, тонкие, отходят от средней жилки под острым углом, прямые или изогнутые, 2—3 раза дихотомируют и достигают края перышка. Известны перышки с толстыми редкими жилками и с покровом волосков на нижней поверхности пластинки. Микроспорофиллы типа *Potonia* и других

типов (см. рис. 7—8). Споры 45—60 μ в поперечнике, с трехлопастным рубцом. Семезачатки — *Neuroptecrocarpus*, *Neurospermum*, возможно, *Tetragonocarpus* (см. рис. 11; рис. 16). До 30 видов. Девон—пермь. Н. карбон Львовско-Брестской впадины, западного продолжения Донбасса; н., ср., в. карбон Донбасса; ср. карбон Днепровско-Донецкой впадины, северного сектора Большого Донбасса, Сев. Кавказа; тепловская свита Среднего Поволжья; н. карбон Карагандинского

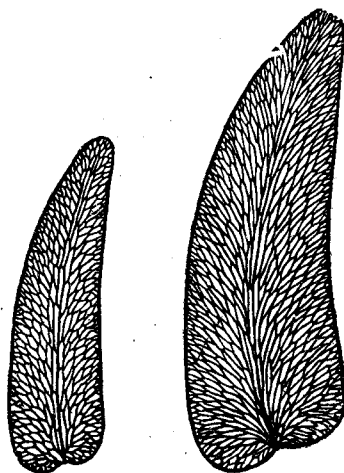


Рис. 39. *Linopteris obliqua* (Bunb.) Zeiller, $\times 2$. Изолированные перышки. Ср. карбон. Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938)

бассейна; алыкаевская свита Кузбасса; н. и ср. карбон Европы, Малой Азии (бассейн Эрегли); аналоги вестфала в Канаде.

Linopteris Presl, 1838. Тип рода — *Dictyopteris brongniartii* Gutbier, 1835; продуктивный карбон Германии. Известны листья, микроспорофиллы и семезачатки. Листья дважды- или триждыперистые, сходные по сложению с листьями *Neuropteris*. Перышки с сердцевидно вырезанным основанием с округлой верхушкой, прикреплены к стержням одной точкой или небольшой частью основания. Жилкование сетчатое. Средняя жилка не доходит до верхушки перышка, вторичные жилки многочисленные, анастомозируют между собою так, что образуют сеточку из полигональных удлиненных ячеек, более крупных вблизи средней жилки и уменьшающихся к краям перышка (рис. 38—39). Микроспорофиллы известны в виде дисков, щитков овальной или округлой формы или зонтикообразного облика. Диски имеют толстую волокнистую пластинку с синангиями на ее нижней

поверхности, состоящими из групп пыльцевых мешков. Семезачатки известны под родовым названием *Hexagonocarpus* Renault.



Рис. 40. *Mixoneura beraliana* Z a l., $\times 1$. Часть пера. Ср. карбон. Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938)

4 вида. Ср. карбон — пермь. Ср. и в. карбон и пермь Донбасса; ср. карбон С. Кавказа; ср. карбон — пермь Европы, Малой Азии (бассейн Эрегли); аналоги верхов вестфала в Канаде.

Mixoneura C. E. Weiss, 1870. Тип рода — *Odontopteris obtusa* Brongniart, 1828—1838; карбон Зап. Европы. Формальный род, в который ранее включались перья *Mixoneura obliqua*, *M. ovata*, *M. sarana*, *M. defkineii*, оказавшиеся впоследствии частями полиморфных листьев *Neuropteris*. В настоящее время в род *Mixoneura* помещаются обрывки перьев с невроптероидными и одонтоптероидными перышками, представленные новыми видами, принадлежность которых к листьям *Neuropteris* не доказана. Перья распростерты, треугольные (рис. 40). Перышки супротивные или чередующиеся, расставленные, овальные или треугольные, с слегка перетянутым основанием, низбегающие на стержень пера, с тупо закругленной верхушкой. Конечное перышко узкотреугольное, к концу заостренное, края при основании лопастные. Жилкование невроптероидного типа. Средняя жилка мало выделяется среди боковых и различается только в нижней половине перышек. Боковые жилки дугообразные, отходят от средней жилки под очень острым углом, дихотомируют один-два раза. В основании перышек также входят одна-две дихотомирующие жилки непосредственно от стержня пера. Два вида. Ср. и в. карбон. Ср. карбон Донбасса; алыкаевская свита Кузбасса.

РОДЫ, СБЛИЖАЕМЫЕ С СЕМЕЙСТВОМ MEDULLOSACEAE

Validopteris P. Bertrand, 1932. Тип рода — *Desmopteris integra* Gothan, 1906; ср. карбон Германии. Листья триждыперистые, большие. Стержни прямые, продольно-струйчатые. Перышки значительной длины, сидячие, продолговато-языковидные, постепенно суживающиеся к тупо закругленной верхушке. Края в приосновной части перышек лопастные, вблизи верхушек становятся почти прямыми. При основании верхний край перышек перетянут, нижний — слегка низбегающий. Жилкование перистое. Средняя жилка утолщенная, прослеживается до верхушки перышка; боковые жилки отходят от средней под острым углом; они дугообразно изгибаются к краям перышек, часть из них несколько раз вильчато делится и образует пучки жилок, проходящие в каждую лопасть перышка; между пучками жилок располагаются боковые жилки, обычно вильчаторазделенные один раз (рис. 41). Два вида. Ср. карбон. Карбон Донбасса. Ср. карбон Германии.

Lonchopteris Brongniart, 1836. Тип рода — *Lonchopteris bricii* Brongniart, 1836; вестфал Франции. Листья многопери-

стые, стержень прямой или слегка изогнутый, продольно штриховатый, нередко бороздчатый; перья чередующиеся распростерты, ли-

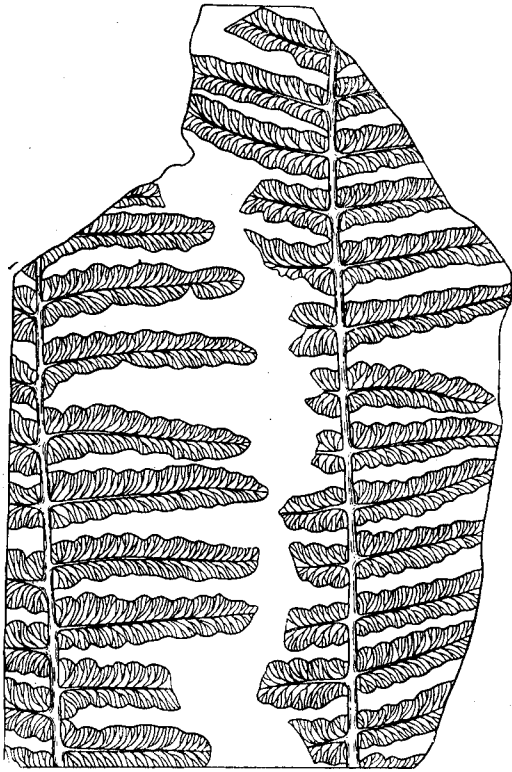


Рис. 41. *Validopteris integra* P. Bertrand, $\times 0,5$. Перья предпоследнего порядка. В. карбон. Германия (Potonie, 1926)

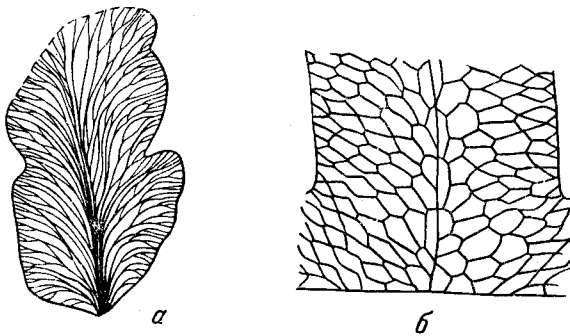


Рис. 42. *Lonchopteris bricii* Brongn.: а — перышко, $\times 2$; ср. карбон, Донбасс; б — схема жилкования перышка, $\times 4$; ср. карбон (вестфальский ярус), Франция (Renault et Zeiller, 1888)

нейноланцетные, соприкасающиеся. Перышки довольно большие, сидячие, более или менее сильно сближенные и спаянные друг с другом, цельнокрайние, на верхушке заострен-

ные или закругленные. Жилкование сетчатое. Средняя жилка прослеживается до верхушки перышка; боковые жилки возникают под острым углом, затем изгибаются в стороны и анастомозируют, образуя многочисленные более крупные вблизи средней жилки ячейки (табл. I, фиг. 4; рис. 42). Листья *Lonchopteris* сходны с листьями *Alethopteris*, но отличаются по сетчатому жилкованию. 10 видов. Ср. карбон. Ср. карбон Донбасса; ср. карбон Сев. Кавказа; вестфал Зап. Европы, середина продуктивного карбона Малой Азии (бассейн Эрегли); аналоги нижней части вестфала в Канаде.

Callipteridium C. E. Weiss, 1870. Тип рода — *Filicites pteridium* Schlotheim, 1820; в. карбон Зап. Европы. Листья, разделенные последовательным дихотомическим ветвлением на асимметричные ветви, из которых одна является окончанием первичного рахиса и вторая — боковым пером. Перья ланцетовидные, распростерты, соприкасающиеся. Перышки чередующиеся, пекоптероидные, слегка серповидно-изогнутые соприкасающиеся, с закругленной или тупо закругленной верхушкой. Стержень пера несет между простоперистыми перьями обычной величины одно-два треугольных перышка или маленькие простоперистые перья. Жилкование пери-



Рис. 43. *Callipteridium pteridium* (Schloth.) Zeiller, $\times 1$. Фрагменты перьев последнего порядка. Ср. карбон. Донбасс (Залесский, 1907)

стое. Средняя жилка слегка изогнутая, доходит почти до верхушки перышка; боковые жилки многочисленные, направлены вверх, многократно бифуркирующие; добавочные жилки отходят в перышко непосредственно от стержня пера (рис. 43; табл. I, фиг. 2). Три вида. Ср. карбон — пермь. Ср. карбон Донбасса; в. карбон — пермь Европы, Китая.

Вне СССР: *Aulacotheca* Halle, *Colpoxylon* Brongniart, *Dolerotheca* Halle, *Pachytesta* Brongniart и др.

СЕМЕЙСТВО PELTASPERMACEAE Н. THOMAS, 1933

Стебли неизвестны. Листья небольшие, дваждыперистые, сходные с листьями *Callipteris*. Стержень листа покрыт мелкими пузыревидными вздутиями. Кутикула утолщенная. Устьица окружены кольцом побочных клеток. Микроспорофиллы перистые. Главный рахис микроспорофилла несет два ряда перьев, в свою очередь вильчаторазделенных на несколько более мелких перышек, верхние из которых по концам несут два ряда висячих эллиптических микроспорангиев. Микроспорангии около 2 мм длины и, вероятно, раскрывались продольной щелью. Микроспоры овальные до 30 м по длинному диаметру, с одной продольной бороздой. Семезачатки расположены на нижней поверхности пельтатных куполовидных дисков вокруг их центральной ножки. Диски располагались вокруг тонкой оси мегаспорофилла спирально. Семезачатки овальные с загнутым микропиларным носиком и со свободным интегументом. Семейство включает не менее 2 родов. Триас Донбасса, Памира, Гренландии, Ю. Африки.

Lepidopteris Schimper, 1869. Тип рода — *Alethopteris ottonis* Goerpert, 1836;

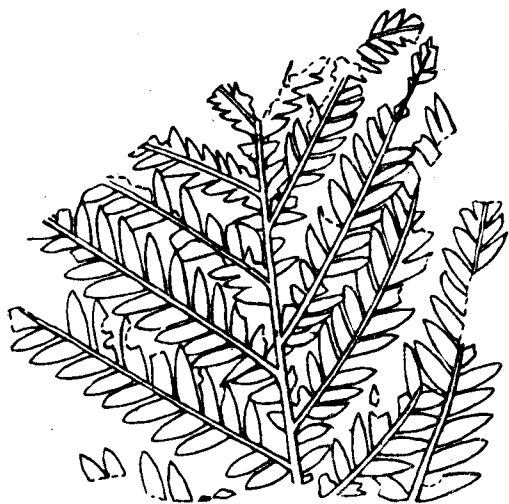


Рис. 44. *Lepidopteris ottonis* (Гоер.) Schimp., $\times 1$. Участок стерильного листа. Рэт. Вост. Гренландия (Harris, 1932)

рэт Германии. Листья (см. рис. 44) дваждыперистые, широколанцетные, черешковые; стержни листьев и перьев покрыты пузыревидными выпуклостями; перья линейные, супротивные или попарно сближенные; перышки языковидные с цельными, волнистыми или

зубчатыми краями, прикрепляются к стержню широкими, слегка избегающими основаниями. В конечных частях перьев перышки сливаются между собой, образуя непарное

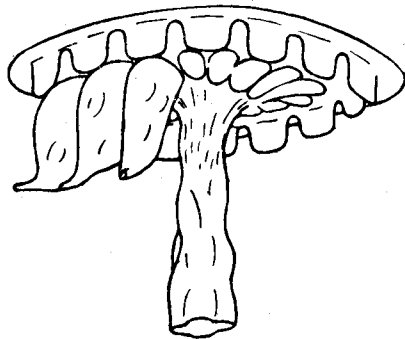


Рис. 45. *Lepidopteris ottonis* (Гоер.) Schimp., около $\times 4,5$. Реконструкция купулярного диска. Рэт. Вост. Гренландия (Harris, 1932)

верхушечное перышко. Имеется одно-два «промежуточных» перышка, прикрепленных непосредственно к стержню листа. Средняя жилка прямая, толстая, вторичные тонкие, неясные. Эпидерма состоит из полигональ-

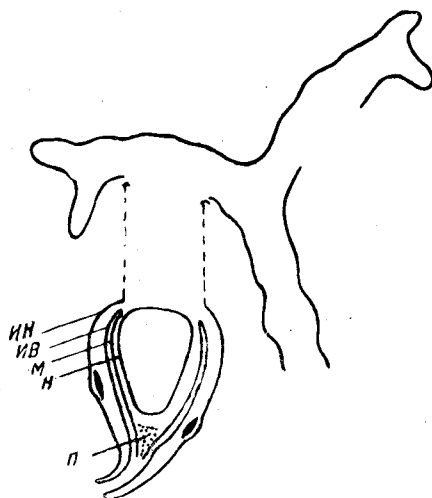


Рис. 46. *Lepidopteris ottonis* (Гоер.) Schimp., сильно увеличено. Реконструкция продольного разреза диска и семени (Harris, 1932)

ных, а над жилками вытянутых клеток с толстыми стенками и следами волосков; замыкающие клетки погруженные, прикрытые утолщенными боковыми стенками дополнительных клеток, которые в количестве 5—6 образуют кольцо вокруг устьица. Мегаспоро-

филлы списаны под родовым названием *Peltaspermum* Haggis (рис. 45), микроспорофиллы — *Antevsia* Haggis. Один вид. В. триас (кейпер), хут. Горажовки в УССР, бассейн р. Илек, свиты курашасайская, курайлинская; рэт Гренландии, Швеции, Германии и Китая.

Peltaspermum Haggis, 1937. Тип рода — *Peltaspermum rotula* Haggis, 1937; рэт Гренландии. Мегаспорофилл состоит из щитовидного диска, сидящего на короткой ножке; наружная поверхность диска выпуклая, внутренняя покрыта радиально расходящимися гребнями (см. рис. 45—46). Семена свободные, свисающие, яйцевидные, с выступающим микропиле, кутинизированным мезеллусом и кутинизированной оболочкой ме-

гаспоры. Один вид. Рэт Вост. Урала, Гренландии.

Antevsia Haggis, 1937. Тип рода — *Antholithus zeileri* Nathorst, 1908, рэт Швеции (табл. I, фиг. 5). Микроспорофилл состоит из стержня, несущего короткие перисторасположенные отростки, дистальные концы которых разветвлены на тонкие веточки. Поверхность стержня и отростков покрыта пузыревидными выпуклостями. На концах веточки расположены один-два ряда микроспорангиев. Микроспоры без заметной щели разверзания, д. 25—38 м. Форма веретеновидная, реже эллипсоидальная. Экзина очень тонкая, смятая, поверхность ее гладкая. Один вид. В. триас. Кейпер хут. Горажовки в УССР; рэт Гренландии, Швеции.

ПОРЯДОК 2. САУТОНИАLES

Вероятно, небольшие растения с перистыми листьями. Спорофиллы перистые, специализированные. Микроспорофиллы несут на оконечных веточках группы микроспорангиев, у более подвинутых форм микросинангии. Микроспоры с двумя полушаровидными, крыловидными придатками, напоминающими воздушные мешки у пыльцевых зерен *Ripaseae*. Мегаспорофиллы несут семезачатки, заключенные в более или менее замкнутые вместилища, образованные видоизмененными купулами. Представлены двумя семействами. Триас — юра.

СЕМЕЙСТВО

CORYSTOSPERMACEAE H. THOMAS, 1933

Небольшие растения с листьями папоротникового типа. Спорофиллы перистые. Концы перьев микроспорофилла расширены и несут по краям висячие микроспорангии, как у *Crossotheca*. Микроспорангии от 1 до 4 мм в длину. Микроспоры с двумя полушаровидными воздушными мешками. Перья мегаспорофилла заканчиваются на верхушках цельных и узких перышек двумя или более загнутыми назад шлемовидными, колокольчатыми или двугубыми купулами, которые несут каждая по одному семезачатку. Семезачатки яйцевидные или эллиптические, от 3,5 до 7 мм в длину, с длинным загнутым двураздельным микропиле, выступающим из купулы. Несколько родов. Триас — юра. В СССР не найдены. Известны из Ю. Африки, Аргентины и Австралии.

СЕМЕЙСТВО САУТОНИАСЕАЕ H. THOMAS, 1925

Стебли почти неизвестны. Листовые следы, видимые на листовых рубцах фрагментов стебля, имеют С-образную форму. Листья, описанные под формальным родовым названием *Sagenopteris* Presl, перистые, с 3—6 цельными перьями, сближенными на верхушке тонкого черешка; перья имеют сетчатое жилкование и снабжены ясно выраженной средней жилкой (рис. 47). Микроспорофиллы, описанные под названием *Caytonanthus* Haggis, перистые, с короткими перьями, несущими на верхушках конечных веточек группы четырехлопастных и четырехкамерных микроспорангиев (рис. 48), вдоль желобков. Микроспоры (рис. 49), выделенные из микросинангии *Caytonanthus oncoides* Haggis (1941) и из микропиле семезачатка *Caytonia sewardii* H. Thomas (1925), мелкие, с двумя супротивными крыловидными придатками типа воздушных мешков, т. е. сходны с микроспорами *Corystospermaceae*. Мегаспорофиллы, описанные под названиями *Caytonia* H. Thomas и *Gristhorpia* H. Thomas перистые и до 5 см и более длины, с редуцированными и видоизмененными цельными перьями, расположенными вдоль уплощенного рахиса (рис. 50, 51). Семезачатки заключены в особые замкнутые или почти замкнутые вместилища, представляющие собой видоизмененные купулы типа *Corystospermaceae*, но более специализированные. Купулы голые, длиной 2—5 мм, с лопатовидным «рыльцем» у ее основания, которое мало заметно в зре-

лом состоянии. «Рыльце» покрыто сосочками с воронковидным углублением, ведущим в отверстие вместилища. Вместилище заключало

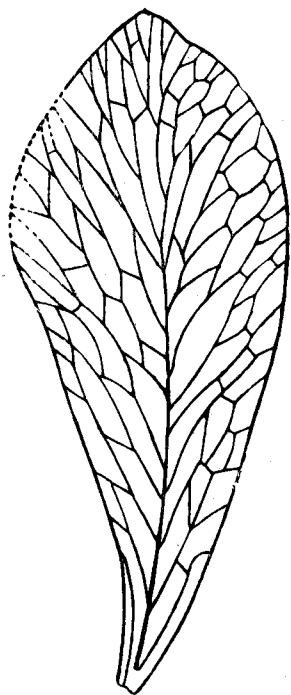


Рис. 47. *Sagenopteris variabilis* (Velen.) Kryscht. $\times 2$. Сегмент листа. В. мел. Сахалин (Криштофович, 1918)

6—30 семезачатков, расположенных без определенного порядка или двурядно внутри купулы (*Caytonia seawardii*). В каждом вместилище обычно достигало зрелости 6—12 семезачатков. Семена мелкие (1,2—2 мм) в поперечнике, эллипсоидальные, гладкие. Интегумент семезачатка был свободен почти до основания. В отличие от семезачатков *Peltaspermaceae* и *Corystospermaceae* семезачатки кейтониевых не имели микропиларного носика. Один род. Триас — мел.

Caytonia Н. Thomas, 1925. Тип рода — *Caytonia seawardii* Н. Thomas; ср. юра Англии (Йоркшир). В ископаемом состоянии известны листья (*Sagenopteris* Presl, 1838), микроспорофиллы (*Caytonanthus* Harris, 1937) и мегаспорофиллы (*Caytonia* Н. Thomas, 1925 и *Gristhorpia* Н. Thomas, 1925). На территории СССР обнаружены только листья и микроспорофиллы, которые приводятся ниже под соответствующими формальными родовыми названиями.

Sagenopteris Presl, 1838. Тип рода — *Filicites nilssoniana* Brongniart, 1825; рэт Швеции. Формальный род, установленный по листьям, некоторые виды которых бесспорно принадлежат роду *Caytonia* (особенно *Sagenopteris colpodes*, *S. philipsii* и *S. nilssoniana*). Рахис несет на верхнем окончании тесно сближенные, почти дланевидно расположенные перья, число которых обычно равно четырем, реже 12 или 6. Перья асимметричные, линейноланцетные, яйцевидноланцетные или овальные, от 2 до 6 см длины. Жилкование сетчатое, с более или менее сильно удлиненными ячейками. Средняя жилка утолщенная при основании перьев, быстро утончается вверх по

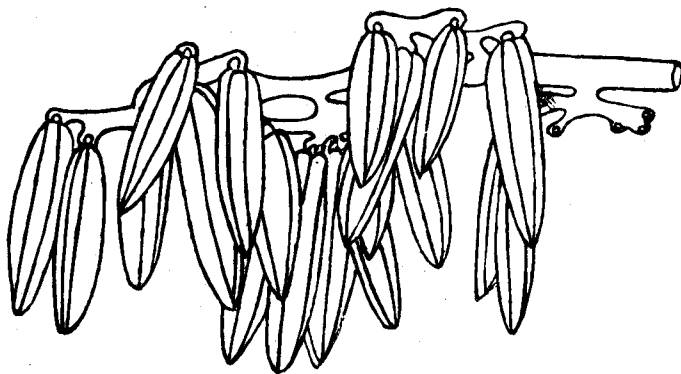


Рис. 48. *Caytonanthus kochii* Harris, около $\times 6$. Реконструкция окончания микроспорофилла. Рэт — лейас. Гренландия (Harris, 1937)

мере отделения анастомозирующих между собой боковых жилок и прослеживается на сравнительно небольшом протяжении (см. рис. 47). Эпидерма тонкая, на верхней сто-

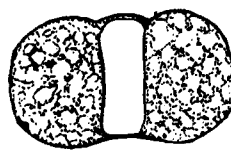


Рис. 49. *Caytonanthus arberi* (Н. Thomas) Harris, $\times 100$. Микроспоры. Рэт — лейас. Гренландия (Harris, 1937)

роне листа лишена устьиц и волосков (рис. 52а), сложена полигональными клетками, которые над жилками становятся удлиненными и изодиаметрическими между ними. Эпидерма нижней поверхности листа снабжена устьицами и волосками (рис. 52б). Устьица гаплохейльного типа, овальные, побочные клетки слабо утолщены и располагаются на одном уровне. Более 10 видов. В. триас — в. мел.

В. триас Актюбинского Приуралья; н. юра Туркмении (Ягман); ср. юра Донбасса, Крыма, Мангышлака, Каратау; н. мел нижнего течения р. Алдана, Южн. Приморья; в. мел Сахалина; рэт В. Гренландии (Скоресби), ср. юра Англии; в. юра Японии; н. мел Англии, Китая, США; в. мел Чехословакии, Аляски.

неправильно или цельные. Конечные сегменты несут на своей поверхности по одному микросинангию. Микросинангии состоят обычно из четырех микроспорангиев, редко из трех или пяти микроспорангиев, эллипсоидальные, 1,5—2 мм ширины, с остроконечной верхушкой. При раскрывании все четыре микроспорангии отделяются друг от друга, но оста-

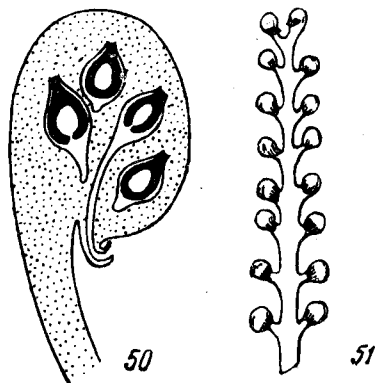


Рис. 50. *Caytonia thomasi* Harris, сильно увеличено. Продольный разрез через купулу, показывающий семезачатки (Harris, 1933). Рис. 51. *Caytonia nathorstii* H. Thomas, немного уменьшено. Мегаспорофилл с перисторасположенными купулами. Ср. юра. Англия (Thomas, 1933)

Caytonanthus Harris, 1937. Тип рода — *Antholithus arberi* H. Thomas, 1925; юра Англии (Йоркшир). Формальный род, установленный для микроспороношений рода *Caytonia*. Рахис имеет дорзовентральную структуру (эпидерма нижней стороны слегка отличается от верхней эпидермы) и несут по бокам короткие перья, ветвящиеся свободно и

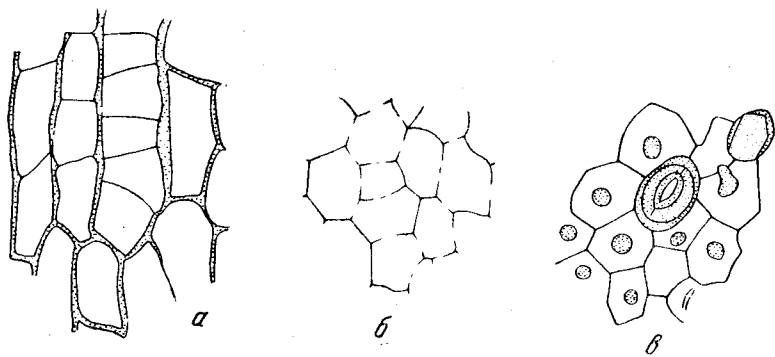


Рис. 52. *Sagenopteris hallei* Harris; а — верхняя кутикула над средней жилкой, $\times 300$; б — верхняя кутикула на междужильном пространстве, $\times 200$; в — нижняя кутикула, показано устье, $\times 200$. Зона *Thaumatopteris*. Гренландия (Harris, 1932)

ются сросшимися у основания и у верхушки. Микроспоры (см. рис. 49) в ископаемом состоянии почти плоские, в очертании близкие к неправильно овальным, несколько несимметричные, высотой 12—20 μ при общей ширине 20—23 μ ; тело микроспоры слегка клиновидное, тонкое, прозрачное, гладкое, с двумя (очень редко тремя) воздушными мешками (крыловидными выступами?), несколько охватывающими тело; экзина воздушных мешков тонкая, легко сминающаяся при мацерировании, с мелкосетчатой структурой. Несколько видов. Юра. Н. юра Гиссарского хребта (Таджикистан), Англии и Гренландии.

ПОРЯДОК 3. GLOSSOPTERIDALES

Вероятно, небольшие кустарники с тонкими стеблями, но стебли пока известны лишь по небольшим фрагментарным отпечаткам. Достаточно хорошо известны лишь листья и отчасти мегаспорофиллы с семезачатками. Листья цельные и цельнокрайние, лопатчатые, яйцевидные, ланцетные, линейноланцетные или линейные. Сидячие или на коротких черешках. Листья сидели на несколько вздутых узлах довольно тонких стеблей, причем их расположение, по крайней мере у рода

Glossopteris, было мутовчатым (рис. 53). Жилкование листьев сетчатое, с более или менее ясно выраженной средней жилкой. Мегаспорофиллы сходны с вегетативными листьями. На средней жилке пластинки мегаспорофилла или же на верхушке его черешка сидела купула. Купула представляла собой замкнутое вместилище, внутри которого находились мелкие семезачатки. Купула была сидячей и бескрылой и сросшейся одной своей стороной с пластинкой мегаспорофилла (*Lanceolatus*)

или же она была снабжена ножкой и имела в этом случае два супротивных боковых выроста (*Scutum*). В порядок входит лишь одно небольшое семейство *Glossopteridaceae*, представители которого широко распространены в верхнекаменноугольных, пермских и нижне-

размерах сильно изменчивые, часто лопатчатые, линейноланцетные, яйцевидные или эллиптические, к основанию сужающиеся постепенно, иногда снабженные черешком. Средняя жилка проходит до верхушки листа или исчезает в верхней его половине; боковые жилки



Рис. 53. *Glossopteris indica* Feistm., $\times 2/3$. Корневище, несущее на вершине пучок листьев; слева — часть корневища (*Vertebraria*), $\times 2$. Пермь-карбон. Индия (Oldham, 1896)

триасовых отложениях Южного полушария (Индия, Австралия, Ю. Америка, Ю. Африка и Антарктида); на территории СССР достоверно установлены только остатки рода.

СЕМЕЙСТВО
GLOSSOPTERIDACEAE ZIMMERMANN, 1930

Характеристика дана при описании порядка. *Glossopteris* Brongniart, 1828. Тип рода — *Glossopteris browniana* Brongniart, 1828; пермо-карбон Индии. Листья в очертании и

одинаковые, многочисленные, сетчато-анастомозирующие, дугообразно изгибающиеся, подходят к краям листа под более или менее открытым углом (см. рис. 53, 54—56). Стерильные и фертильные листья сходны. Мегаспорофиллы известны под формальными родовыми названиями *Scutum* Plumstead и *Lanceolatus* Plumstead. Род *Scutum* (см. рис. 54, 56) представляет билатерально симметричную плюску с коротким черешком, вырастающим из средней жилки листьев *Glossopteris* или верхней части черешка *Glossopte-*

ris. Плюска округлая, ланцетная или овальная, имеет центральное тело, окруженное выемчатым или струйчатым крылом. Фертильная половина центрального тела включает маленькие овальные мешочки, содержащие твердые

небольшие, довольно тонкие, иногда разветвленные, гладкие или с несколькими (двумя-тремя) продольными ребрами (см. рис. 53, слева). Несколько десятков видов. Ср. карбон—триас. Пермо-карбон Африки, Австралии, Ю. Америки, Индии, рэт Тонкина. Наличие *Glossopteris* указывалось Залесским, Криштофовичем и др. для перми Приуралья, но подвергается сомнению М. Ф. Нейбург (1954).

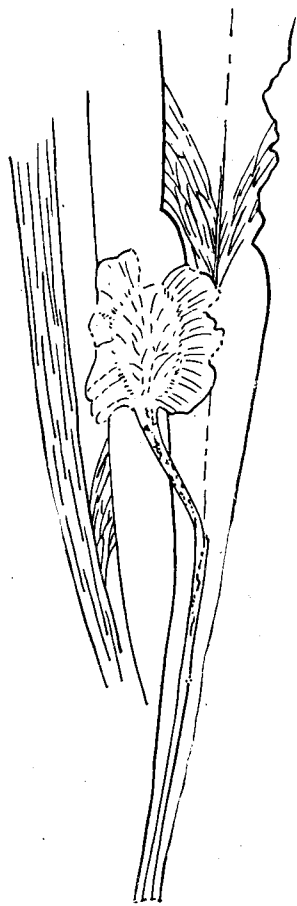


Рис. 54. *Glossopteris browniana* Brongn., $\times 1$. Фертильный лист, несущий закрытую купулу *Scutum leslium* Plumstead. Н. пермь. Ю. Африка (Plumstead, 1952)

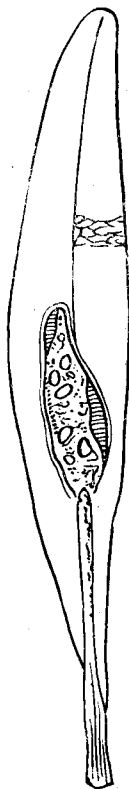


Рис. 55. *Glossopteris retijera* Feistm., $\times 1$. Фертильный лист с сидячей купулой *Lanceolatus lerouxides* Plumstead. Н. пермь. Ю. Африка — Трансвааль (Plumstead, 1952)

ядра (семена?). Другая половина плоски вогнутая, иногда с заметно выраженным жилкованием или струйчатостью на внешней стороне. Род *Lanceolatus* (см. рис. 55) имеет фертильное тело, сходное с таковым у *Scutum*, но у *Lanceolatus* оно не отделено от листа и является частью его поверхности; у него нет также окрыления и черешка, который поддерживал бы плюску. Стебли *Glossopteris* известны под названием *Vertebraria* Royle, 1840,

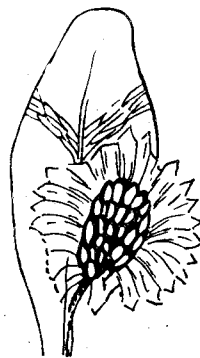


Рис. 56. *Glossopteris browniana* Brongn., $\times 1$. Фертильный лист, несущий открытую купулу *Scutum leslium* Plumstead. Н. пермь. Ю. Африка (Plumstead, 1952)

Gangamopteris McGoy, 1875. Тип рода — *Cyclopteris angustifolia* McGoy, 1847; пермо-карбон Австралии. Листья в очертании обратнойцевидные, лопатчатые, широколанцетные, реже линейные. Вдоль середины листа, преимущественно в его нижней части, проходит более или менее сильно выраженный пучок центральных жилок, состоящих из нескольких одинаковых параллельных жилок. Крайние жилки центрального пучка монодиально ветвятся; ветви их, так же как и дополнительные боковые жилки, выходящие из основания по обеим сторонам центрального пучка, дугообразно отгибаются назад, вильчато делятся; жилки центрального пучка в верхней части листа веерообразно расходятся и вильчато делятся несколько раз; вторичные жилки соединены частыми анастомозами (рис. 57). Известно много видов. Карбон-пермь Ю. Америки, Ю. Африки, Австралии и Индии. Указывалось для перми Приуралья, но считается теперь сомнительным (Нейбург, 1954).

Pursongia Zalesky, 1933. Тип рода — *Glossopteris amalitzkii* Zalesky, 1929;

верхняя пермь Татарской АССР. Листья удлинненно-овальные или ланцетные, суживающиеся к черешковидному основанию. Средняя

каевская и низы промежуточной свит); н. пермь Тунгусского бассейна; в. пермь Татарской АССР, бассейн р. Сев. Двины.

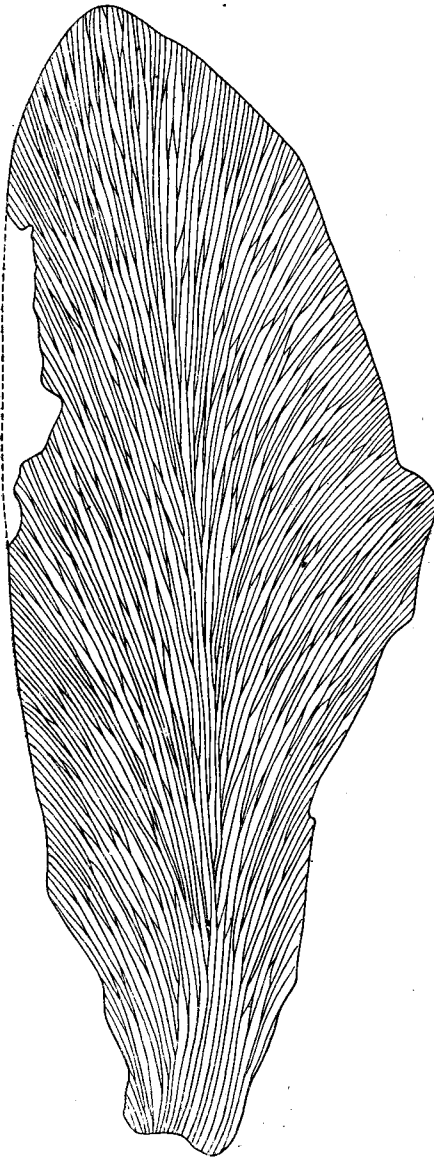


Рис. 57. *Gangamopteris cyclopteroides* Feistm., $\times 1$. Лист. Пермь-карбон. Индия (Seward, 1910)

жилка толстая, боковые жилки отходят от средней под острым углом, вильчато делятся и дугообразно изгибаются во внешние стороны. Иногда отмечаются косвенные анастомозы между боковыми жилками (рис. 58). Известно несколько видов. Ср. карбон — пермь. Ср. карбон — н. пермь Кузбасса (алы-

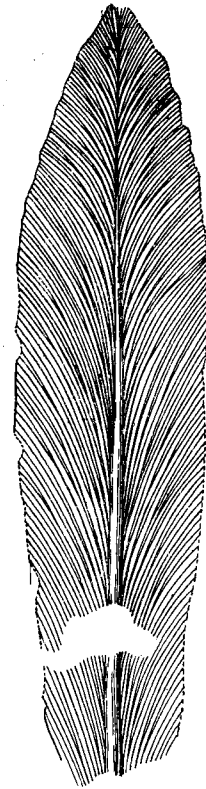


Рис. 58. *Pursongia amatzkii* Zal., $\times 0,7$. Лист. В. пермь, татарский ярус. Бассейн р. Двины (Залесский, 1937)

РОДЫ, ОТНОСИМЫЕ К ИСКУССТВЕННЫМ ГРУППАМ GONDWANIDES, COMPSOPTERIDES, CARDIOPTERIDES, SYNIOPTERIDES

В искусственные ряды Gondwanides, Compsopterides, Cardiopterides и Syniopterides объединены значительные группы вымерших и до настоящего времени малоизученных растений. Их принадлежность к птеридоспермам не может считаться для всех случаев достаточно обоснованной. Общим для этих растений является наличие папоротникоподобной, обычно перисто- или дланевидно перисторассеченной листы. Листья иногда достигают больших размеров и имеют дихотомически разделенный стержень. Для некоторых из них известны спорофиллы (*Gondwanothesa*, *Aneimites*) и кутикула (*Thinnfeldia*), сходные с такими у птеридоспермов.

ГРУППА I. GONDWANIDES

Листья цельные или простоперистые. Перья цельные, лопастные, перисто- или дланевидно-рассеченные более или менее сильно избегающие на стержень листа. Жилкование близкое к веерообразному на округлых и клино-



Рис. 59. *Gondwanidium sibiricum* (G. Petunn.) Zal., $\times 1$. Лист. Ср. и в. карбон, алыкаевская свита. Кузбасс (Залесский, 1930)



Рис. 60. *Gondwanotheca sibirica* Neuburg, $\times 3/2$. Фертильный лист. Ср. и в. карбон, алыкаевская свита. Кузбасс (Нейбург, 1948)

видных перьях и приближается к невротероидному на овальновытянутых перьях. Жилки многочисленные, неоднократно дихотомизирующие. Средняя жилка иногда различима. Спорофилл (*Gondwanotheca*) известен лишь для одного рода *Gondwanidium*.

Gondwanidium Gothan, 1927. Тип рода *Neuropteridium validum* Feistmantel, 1880; слои Кархарбари из нижней Гондваны (карбон) в Индии. Листья простоперистые, близкие к линейным или вытянутоовальным с желобчатым с верхней стороны листьев стержнем, переходящим в черешок. Перышки чередующиеся, в очертании полу-

круглые, овальные, языковидные или широколинейные, цельнокрайние или лопастные, более или менее сильно перетянутые при основании, которое остается заметно избегающим. К верхушке и к основанию пера перышки уменьшаются по величине и изменяются в очертаниях. Жилкование близкое к веерообразному у полукруглых или овальных перышек и близкое к невротероидному у более вытянутых (рис. 59). Плодущие листья известны под названием *Gondwanotheca*. Нескольких видов. Карбон — пермь. Мазуровская и алыкаевская свиты Кузбасса; одновозрастные толщи Минусинского и Тунгусского бассейнов, Верхоянского хребта, Алтая; верхний палеозой Монголии; свита Кархарбари (карбон) Индии, свита Экка (пермь) Ю. Африки.

Gondwanotheca Neuburg, 1948. Тип рода — *Gondwanotheca sibirica* Neuburg, 1948; нижнебалахонская свита Кузбасса. Простой, превращенный в спорофилл лист (типа

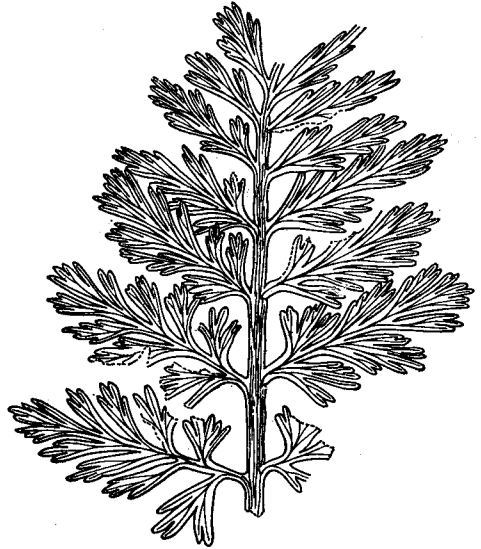


Рис. 61. *Angaridium potaninii* (Schmalh.) Zal., $\times 1$. Лист. Ср. и в. карбон, мазуровская свита. Кузбасс (Залесский и Чиркова, 1935)

Gondwanidium), стержень которого несет чередующиеся или почти супротивные перышки, часть которых или все редуцированы. При полной редукции перышки превращены в короткие, вильчаторассеченные на верхушке стерженьки, вероятно, несшие сорусы (рис. 60). Один вид. Ср.—в. карбон. Нижнебалахонская свита Кузбасса.

Angaridium Zalesky, 1933б. Тип рода — *Rhacopteris potaninii* Schmalhausen, 1883; в. палеозой Монголии. Листья про-

стоперистые с перьями, более или менее избегающими на стержень, который продолжается в черешок. Перья чередующиеся или почти супротивные, в очертании близкие к овальным,

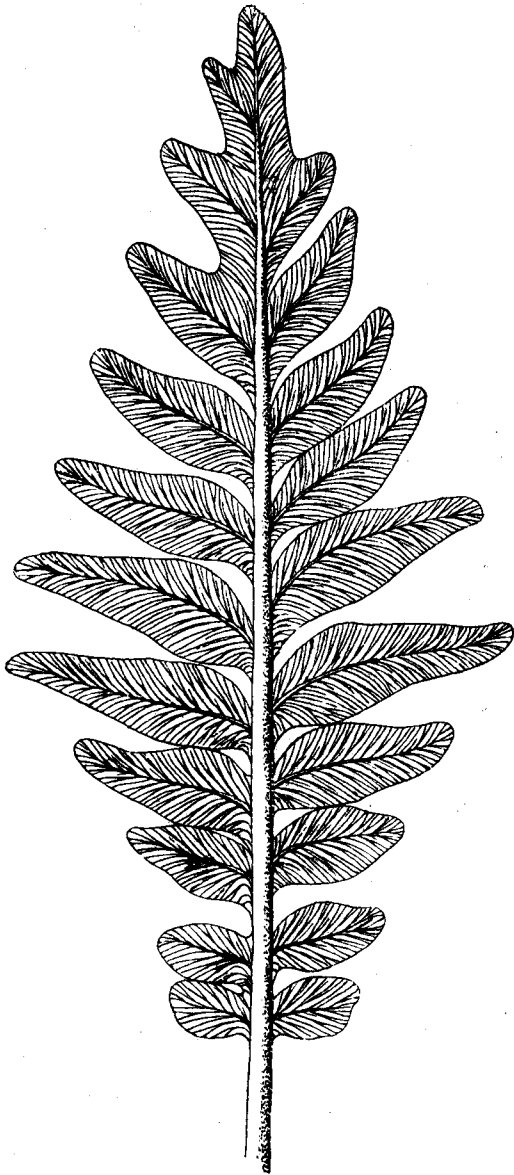


Рис. 62. *Thinnfeldia rhomboidalis* Ett., $\times 1$. Лист. Рэт. Вост. Урал (кол. В. П. Владимирович)

обратнотреугольным, ромбическим, перистоили дланевиднорассеченные на клиновидные перышки. Перисторассеченные перья с черешковидным основанием снабжены тонкой срединной жилкой и боковыми вильчаторазделенными жилками, направленными в сегменты перышек, дланевиднорассеченные перья с короткой основной жилкой, которая делится на

несколько многократных вильчатоделющихся ветвей, проходящих в лопасти перышка; иногда многочисленные вильчатоделющиеся жилки расходятся веерообразно непосредственно от основания перышка (рис. 61). Около 10 видов. Ср. карбон — пермь. Верхи острогской свиты, нижнебалахонская и низы верхнебалахонской свиты (карбон) Кузбасса; одновозрастные толщи в Казахстане, Минусинском бассейне, в бассейне рр. Ангары, Н. Тунгуски, Курейки, Верхоянского хребта и Таймыра; верхний палеозой Монголии.

Thinnfeldia Ettingshausen, 1852. Тип рода — *Thinnfeldia rhomboidalis* Ettingshausen, 1852; н. юра Венгрии. Лист черешковый, цельный или перисторассеченный. Перья округлые, овальные, ланцетные, раздельные или слившиеся между собой основаниями. Стержень прямой; срединная жилка пера отчетливая, прямая, вторичные жилки — тонкие, повторно дихотомизирующие под очень острым углом; ветви некоторых жилок не доходят до краев пера. Верхняя и нижняя эпидерма состоит из полигональных изодиаметричных, а над жилками вытянутых клеток, с прямыми стенками со следами волосков (табл. IV, фиг. 1—2 и рис. 62). Замыкающие клетки устьиц погруженные в более или менее прикрытые нависающими над ними кутинизированными боковыми стенками побочных клеток, которые в числе 4—7 образуют кольцо вокруг углубления устьица. За кольцом побочных клеток располагается кольцо окружающих их эпидермальных клеток. Более 10 видов. Пермь — юра. Пермь Сучанского рудника Приморского края; ерунаковская свита (в. пермь) Кузбасса; мадыгенская свита Ферганы; триас о-ва Русского; в. триас хут. Горазовки в УССР, бассейна р. Илек Актюбинской области; рэт Богословского и Челябинского месторождений Вост. Урала; юра Ткварчельского каменноугольного месторождения, ср. юра Ягмала Туркменской ССР и Харьковской области; рэт Китая; рэт — н. юра Европы.

ГРУППА II. COMPSOPTERIDES

Листья, вероятно, простоперистые, иногда вильчатораздельные на два асимметричных пера. Перья цельные, нередко при основании более или менее суженные, с избегающим задним краем. Жилкование перистое, близкое к каллиптероидному или одонтоптероидному, состоит из срединной жилки и отходящих от нее многочисленных боковых вильчатоделющихся жилок, часть жилок, подобных боковым, отходит непосредственно от стержня пера.

Comsopteris Zalesky, 1934. Тип рода — *Comsopteris adzvensis* Zalesky, 1934; кунгурский ярус бассейна р. Печоры. Перья симметричные, простые, непарноперистые, с прямыми утолщенными стержнями, перышки цельные, большие, расставленные,

топтероидных перышек дополнительные жилки отходят непосредственно от стержня (рис. 64). Много видов. Пермь. Казанский ярус Приуралья; в. пермь, тайлутанская подсвита (ерунаковской свиты) Кузбасса. Н. пермь С. Америки.



Рис. 63. *Comsopteris adzvensis* Zal., $\times 1$. Часть пера последнего порядка. Н. пермь, кунгурский ярус. Бассейн р. Печоры (Залесский, 1934)

иногда более или менее ясно пережатые при основании или немного суженные у переднего края широкого основания с низбегающим задним краем, нередко спаянные при основаниях, с острой или тупой верхушкой. Срединная жилка сильная, проходит через все перышко; боковые жилки простые или вильчатоделящиеся до двух раз, расположены более или менее густо. В низбегающих частях перышек имеются дополнительные жилки, отходящие от стержней перьев (рис. 63). Несколько видов. Пермь. Кунгурский ярус бассейна р. Печоры; в. пермь (серия верхняя Шихэцзы) Китая.

Supaia D. White, 1929. Тип рода — *Supaia thinnfeldioides* D. White, 1929; н. пермь Большого Каньона Аризоны. Листья вильчаторазделенные на два равных простых пера, более или менее выпукло изогнутых серповидно кнаружи, несущих на внешней стороне более длинные перышки. Наиболее длинные перышки расположены в средней части перьев, кверху и книзу их длина уменьшается. Перышки расставленные или с заходящими друг за друга краями, невртоптероидного или чаще алетоптероидного типов, острые или тупые, с низбегающим, но иногда более или менее перетянутым основанием. Срединная жилка доходит до верхушки перышек. У але-

Sylvia Zalesky, 1937. Тип рода — *Sylvia striata* Zalesky, 1937; н. пермь р. Камы. Известно перо последнего порядка.



Рис. 64. *Supaia tomiensis* Tschirk., $\times 1$. Верхняя часть листа. Н. и в. пермь, кольчугинская серия. Кузбасс (Залесский и Чиркова, 1935)

Стержень пера прямой, утолщенный. Перышки чередующиеся или попарно сближенные, в очертании овальные, продолговатоовальные или ромбовидные, суженные к низбегающему основанию, уменьшаются в размерах по на-

правлению к основанию пера. Жилкование близкое к каллиптероидному или одонтоптеро-



Рис. 65. *Sylvia striata* Z a l., $\times 1$. Часть пера последнего порядка. Н. пермь, кунгурский ярус. Урал (Залесский, 1937)

идному. Средняя жилка прямая; утолщенная у основания. Дополнительные жилки отходят от средней жилки и от стержня пера. В отпе-



Рис. 66. *Sylvopterus conspicua* Z a l., $\times 1$. Часть пера последнего порядка. Н. пермь, кунгурский ярус. Урал, бассейны р. Сылва (Залесский, 1937)

чатке перышки покрыты тонкой, параллельной боковым жилкам морщинчатостью (рис. 65). Один вид. Н. пермь р. Камы.

Sylvopterus Zalesky, 1937. Тип рода — *Sylvopterus conspicua* Zalesky, 1937; н. пермь р. Камы. Стержень пера последнего порядка прямой, толстый, несет

чередующиеся или попарно сближенные, направленные вперед перышки в очертании близкие к неправильно ромбическим, яйцевидным. Перышки сужаются и избегают у основания. Жилкование перистое. Средняя жилка отчетливая, избегающая у основания, с простыми и вильчатоделящимися, направленными вперед боковыми жилками (рис. 66). Один вид. Н. пермь р. Камы.

ГРУППА III. CARDIOPTERIDES

Древовидные растения, несшие на ветвях в симподиальном порядке крупные листья с более или менее длинным и обычно голым (лишенным листовых пластинок) черешком, который у более древних форм дихотомически разветвлялся, а у более поздних стал простым. Ветви дихотомически разветвленного стержня у некоторых, более примитивных, форм обнаруживали дихоподиальное ветвление, у более подвинутых — либо почти правильное моноподиальное (перистое), либо оставались неразветвленными. Перышки крупные, в большинстве округлые, реже округло-треугольной, яйцевидной, обратнойяйцевидной или языковидной формы, цельные, с ровным,

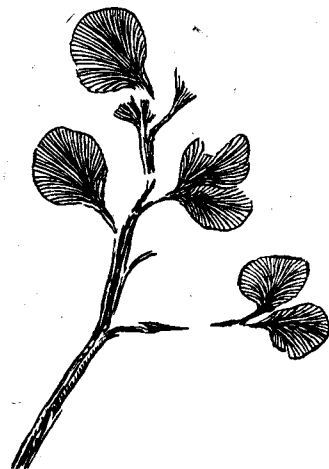


Рис. 67. *Aneimites acadica* Dawson, $\times 1$. Верхняя часть пера. Н. карбон, быстринская свита (эгрэн). Минусинская котловина (Ананьев, 1955)

волнистым или неправильно выемчатым краем, обычно с сердцевидно вырезанным основанием, прикрепленные к тонкому черешку или шиповидному выросту стержня, реже сидячие. Жилкование циклоптероидное. Спорофиллы изучены недостаточно.

Можно предполагать, что между описываемыми ниже родами существовала определен-

ная филогенетическая связь. Вероятно, наиболее древний в рассматриваемом ряду раннекаменноугольный род *Aneimites* был связан с позднедевонскими формами типа *Sphenocyclopteridium belgicum* (Stockmans, 1948), характеризовавшимися крупными, почти округлыми или полукруглыми, слабо рассеченными перышками и дихотомически разветвленными стержнями.

Aneimites Dawson, 1860. Тип рода — *Aneimites acadica* Dawson, 1860; н. карбон Канады. В ископаемом состоянии известны

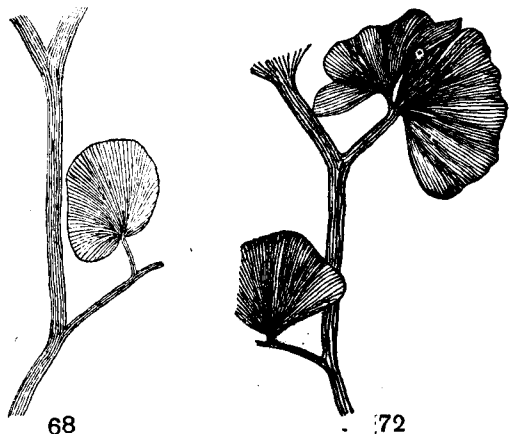


Рис. 68, 72. *Aneimites nanus* (Eichw.) Schmalh. $\times 1$. Части перьев. Н. карбон, визейский ярус. Вост. склон Урала (Шмальгаузен, 1883)

стебли, листья и почти бесспорно принадлежавшие этому же роду спорофиллы. Стебли сравнительно толстые, тонко продольнобороздчатые, несут многочисленные сближенные крупные листья, расположенные в спиральном порядке. Необлиственные, длинные, дихотомически разветвленные на значительном расстоянии от основания черешки несут тонкую продольную штриховку. Ветви черешка разветвляются дихоподиально. Тонкие и короткие боковые ветви последних несут немногочисленные, далеко отставленные друг от друга, крупные, с черешочком, обратнойцевидной, округлоклиновидной или округлой формы перышки, которые, кроме того, сгруппированы в пучки на верхушках боковых ветвей. Перышки цельные или неправильно выемчатые, довольно значительно различающиеся по форме в одном и том же листе, с клиновидно оттянутым основанием, переходящим в тонкий более или менее длинный черешочек. Жилкование веерное, циклоптероидного типа (см.: рис. 67, 68, 72). Один-два вида. Почти бесспорно к этому роду относятся мегаспорофиллы, остатки которых встречаются совме-

стно с остатками вегетативных листьев *Aneimites*, очень похожие на *Schutzia* Geinitz (см. Kidston, 1924). Мегаспорофиллы, очевидно, по своему строению были сходны с дихоподиально разветвленными частями вегетативных листьев *Aneimites*, но были лишены перышек и несли на концах тонких боковых веточек сближенные группы плоских семезачатков. Каждая такая группа состоит из двух семезачатков, заключенных в корот-

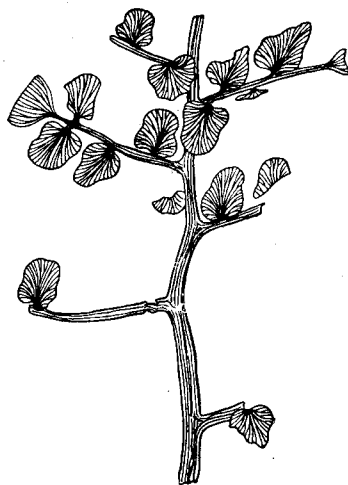


Рис. 69. *Cardiopteridium sibiricum* Radcz., $\times 1$. Часть листа. Н. карбон, намюрский ярус. Минусинский бассейн (колл. Красноярского геол. управления)

кую и широкую купулу, заканчивающуюся узкими длинными зубчиками и расположенную на тонкой длинной ножке. Н. карбон. Быстрянская и алтайская свиты (н. турне) Минусинской котловины (вместе с репродуктивными органами); в. турне Шотландии; н. карбон Канады.

Cardiopteridium Nathorst, 1914. Тип рода — *Cardiopteridium spitsbergense* Nathorst, 1914; карбон Шпицбергена. В ископаемом состоянии известны только листья. Стержень листьев сравнительно тонкий, дихоподиально разветвленный; его боковые ответвления более или менее короткие, очень тонкие, несут в чередующемся порядке поперечно-эллиптические, округлые или широкояйцевидные перышки с ровным или неправильно волнистым краем и более или менее сердцевидно вырезанным основанием, которое в середине переходит в тонкий и довольно длинный черешок. Ближе к верхушке пера перышки становятся более простыми по форме, не имеют сердцевидно вырезанного

основания, а верхушечное перышко, которым заканчивается перо, имеет уже клиновидно оттянутое основание. Жилкование циклоптеридного типа (рис. 69). До пяти видов. Н. и ср. карбон. Кривинская и райковская свиты (визе), хакасская свита (ср. карбон) Минусинской котловины; н. карбон окрестностей г. Томска; ашлярикская свита (визе) Карагандинского бассейна; угленосная толща (н. визе) восточного склона Ср. Урала; угленосная толща (визе) Кизеловского месторождения;

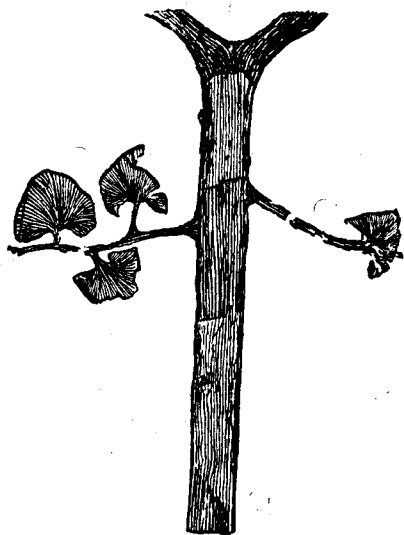


Рис. 70. *Abacanidium chacassicum* Radcz., $\times 1$. Часть листа ниже разветвления. Н. карбон, намюрский ярус. Минусинский бассейн (колл. Г. П. Радченко)

визейская угленосная толща Шпицбергена; н. карбон Силезии и Англии; намюр Франции.

Abacanidium Radczenko, 1857. Тип рода — *Angaropteridium abacanium* Zallesky, 1936; острогская свита (намюр) Кузнецкого бассейна. В ископаемом состоянии известны листья, стержни и изолированные перышки. Листья крупные, однажды- или дважды-перистые. Стержни их толстые, в верхней части листа дихотомически разветвленные, продольно-бороздчатые, несли чередующиеся перья или перышки, которые располагались не только на обеих их ветвях, но также и несколько ниже места развилки (рис. 70); самая нижняя часть стержня, очевидно, была необлиственной. Стержни боковых перьев очень тонкие. Перышки в очертании округленно-треугольные, яйцевидные или продолговато-языковидные, несколько асимметричные, с ровными или слегка выемчатыми краями и сердцевидно вырезанным основанием, от середины

которого отходит очень тонкий, более или менее длинный черешок. Жилкование циклоптеридное; жилки очень густые, тонкие. Три вида. Н. — ср. карбон. Только в СССР: кри-

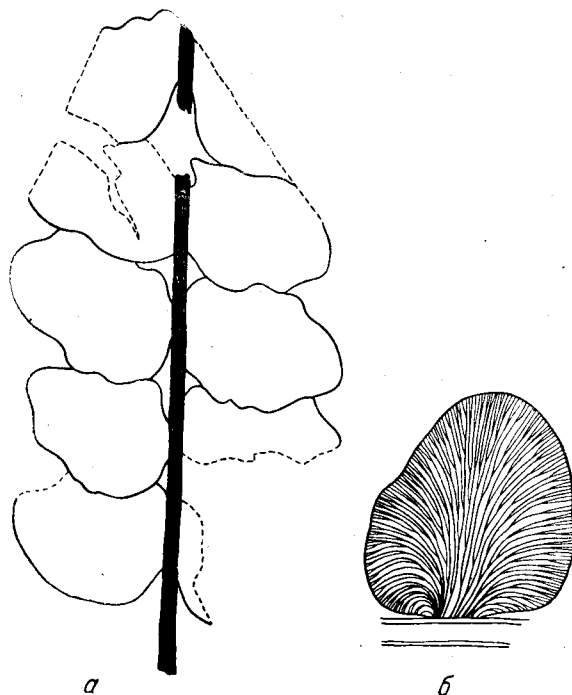


Рис. 71. *Cardiopteris polymorpha* (Гоерр.) Schimper: а — схема расположения перышек на листе, почти нат. вел.; б — схема жилкования перышка, увеличено. Карбон. Польша (Goepfert, 1859)

винская и райковская свиты (ср. и в. визе) и хакасская свита (намюр — ср. карбон) Минусинской котловины; верхи верхотомской зоны (ср. визе), острогская свита (намюр) и низы нижнебалахонской свиты (ср. карбон) Кузбасса; низы угленосной толщи Горловского бассейна.

Cardiopteris Schimper, 1869. Тип рода — *Cyclopteris polymorpha* Goepfert, 1852; кульм Зап. Европы. В ископаемом состоянии известны листья, стержни и изолированные перышки. Листья крупные, просто-перистые. Стержни их с ясными поперечными желобками, несли по обеим сторонам перышки, достигавшие больших размеров. Перышки в очертании круглые или удлинено-сердцевидные, с ровными или слегка волнистыми краями, сердцевидно вырезанные при основании, в отпечатках выпуклые. Все жилки выходят из одной точки в основании перышка, последовательно вильчато делятся несколько раз и, сгу-

щаяся, подходят к краям пластинки перышка (рис. 71). Три вида. Н. карбон. Визе и намюр Львовско-Брестской впадины; нижняя часть визе Днепровско-Донецкой впадины; карагандинская свита (намюр) Карагандинского бассейна; кульм Чехословакии, Польши, Германии и бассейн Эрегли в Турции.

вание циклоптероидное: жилки одинаковые, веерообразно расходящиеся от основания перышка к его краям, многократно вильчато делятся (рис. 73—74). Более 10 видов. Карбон и низы перми Печорского бассейна, Сев. Урала, Таймыра (?), Тунгусского, Кузнецкого, Минусинского бассейнов, Тувы, Верхоянья,

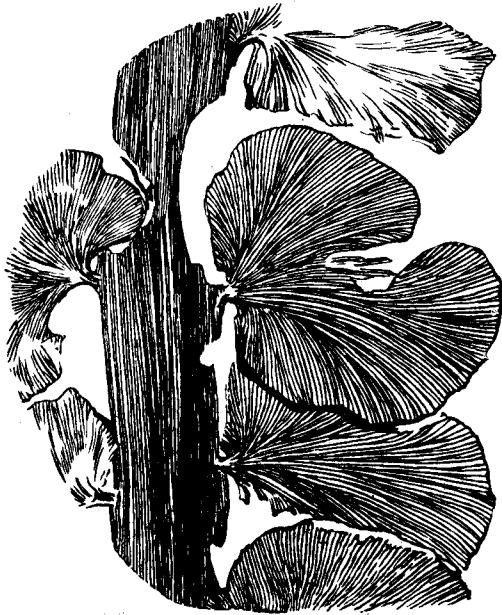


Рис. 73. *Angaropteridium cardiopteroides* (Schmalh.) Z al., $\times 1$. Часть листа. Ср. и в. карбон, сосновоозерская подсвита угленосной толщи Минусинского бассейна (колл. Красноярского геол. управления)

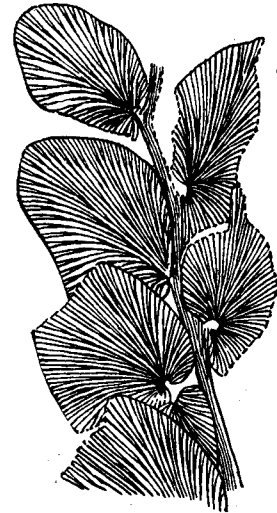


Рис. 74. *Angaropteridium cardiopteroides* (Schmalh.) Z al., $\times 1$. Часть листа. Карбон, алыкаевская свита, Кузбасс (колл. М. Д. Залесского)

Angaropteridium Zalesky, 1932. Тип рода — *Neuropteris cardiopteroides* Schmalhausen, 1877. Ср.—в. карбон (хакасская свита) Минусинского бассейна. В ископаемом состоянии известны листья, стержни и изолированные перышки. Листья простоперистые. Стержни различной толщины, продольно-бороздчатые, несут по сторонам небольшие шиповидные выступы, обычно чередующиеся, к которым прикреплены одной точкой своего основания перышки различной величины, более или менее асимметричные, округлого, овального, яйцевидного, широко и даже вытянуто языковидного очертания, цельнокрайние, с широко закругленной верхушкой и более или менее глубоко сердцевидно вырезанным основанием, снабженным обычно неравными ушками, из которых заднее развито сильнее. На каждом листе наиболее крупные перышки расположены в его середине и затем уменьшаются в размерах по направлению к верхушке и основанию листа. Жилко-

Приморья, Горного и Рудного Алтая; карбон Карагандинского бассейна; в. палеозой Монгольской Народной Республики.

ГРУППА IV. SYNIOPTERIDES

Листья от цельных неправильно округлых до глубоко дланевиднорассеченных, с короткими или сравнительно длинными главными стержнями. Короткие стержни разделены на четыре дланевидноветвящиеся первичные жилки; более длинные главные стержни вильчато разделены вверху на две первичные жилки в свою очередь дланевидноветвящиеся; кроме того, небольшие простые или дланевидноразветвленные первичные жилки отходят от главного стержня ниже места его развилки. Листовая пластинка обрамляет главный стержень и первичные жилки или (у наиболее развитых листьев) лишь первичные жилки и их разветвления. Вторичные жилки многочисленные, тонкие, прямые или дугообразно изогнутые к краям листа, простые или вильчато

делящиеся, отходят от главного стержня и его разветвлений. Репродуктивные органы неизвестны.

щимися от главного стержня под углом 40—60° друг к другу; от двух верхних первичных жилок с наружной их стороны дланевидно

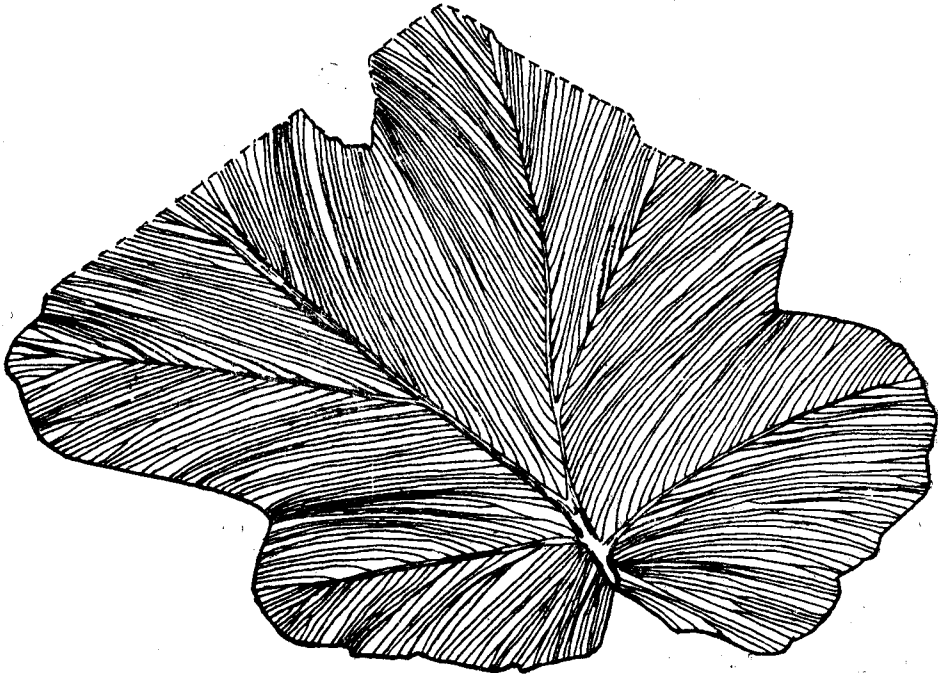


Рис. 75. *Syniopteris nesterenkoi* Z a l., $\times 1$. Часть листа. В. пермь. Бассейн р. Печоры (Залесский, 1929)

Syniopteris Zalesky, 1929. Тип рода — *Syniopteris nesterenkoi* Zalesky, 1929; верхняя угленосная свита бассейна р. Печоры. Листья в молодой стадии удлиненные или неправильно округлые, почти цельные, в зрелой стадии — глубоко дланевидно-рассеченные. Главный стержень короткий и толстый, разделяется в основной части листа на четыре ветвящихся первичных жилки, расходящиеся в пластинке листа по радиусам с образованием углов между ними в 45—70°. Вторичные жилки отходят как от главного стержня, так и от его продолжений; они многочисленные, более или менее прямые, в молодых листьях простые, дугообразно изогнутые к краям листа и многократно дихотомизирующие в развитых листьях (рис. 75). Несколько видов. В. пермь. Верхняя угленосная свита (в. пермь) р. Печоры; ерунаковская свита (в. пермь) Кузбасса.

Iniopteris Zalesky, 1934. Тип рода — *Odontopteris sibirica* Zalesky, 1918; ерунаковская свита (в. пермь) Кузнецкого бассейна. В ископаемом состоянии известны только листья. Они дланевидно-рассеченные, с четырьмя первичными жилками, расходя-

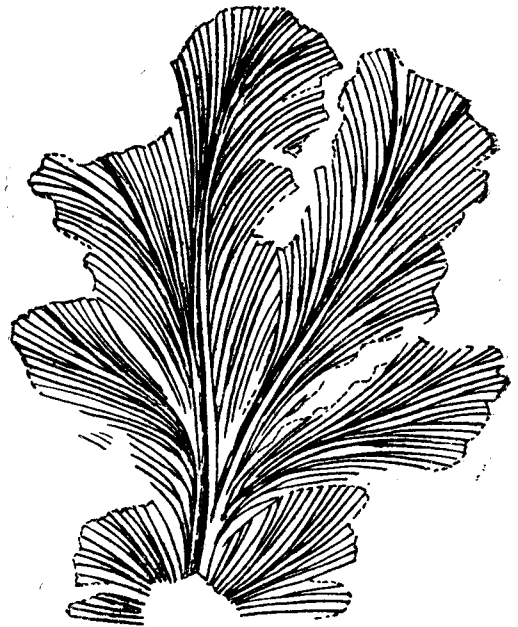


Рис. 76. *Iniopteris expansa* (Brongn.) Radcz. et Schwed., $\times 1$. Молодой лист (реконструкция). В. пермь, кунгурский ярус. Бассейн р. Барды, Урал (Залесский, 1937).

или пальчато ответвляются под углом в 40° вторичные боковые жилки. Вся система первичных жилок и их разветвлений, а у молодых листьев и главный стержень обрамлены листовой пластинкой, образующей вокруг них сравнительно широкую полосу, края которой,



Рис. 77. *Comipteridium dobroljubovae* Z al., $\times 1$. Верхняя часть листа. В. пермь. Бассейн р. Печоры (Залесский, 1934)

в свою очередь, более или менее сильно рассечены на косые, направленные вперед, округлые или островатые сегменты. Многочисленные вторичные жилки, простые или многократно дихотомирующие, отходят от главного стержня и от его разветвлений под острым углом (рис. 76; табл. II, фиг. 1). Пермь. Н. пермь Печорского бассейна и Приуралья; в. пермь Таймырского, Кузнецкого бассейнов и Сучанского района; пермь Наньшаня (Китай).

Comipteridium Zalesky, 1934. Тип рода — *Comipteridium dobroljubovae* Zalesky, 1934; пермь бассейна р. Печоры. Известны обрывки верхних участков дланевиднорассеченных листьев. Главный стержень

вилчато разделен; его разветвления обрамлены более или менее широкой листовой пластинкой, края которой на внутренних сторонах разветвленного стержня налегают друг на друга, а на их внешних сторонах перисто рассечены на лопасти, направленные вперед. Жилки одинаковые, отходят от разветвлений стержня под острым углом, вилчато делятся и дугообразно изгибаются назад (рис. 77). Один вид. Пермь бассейна р. Печоры.

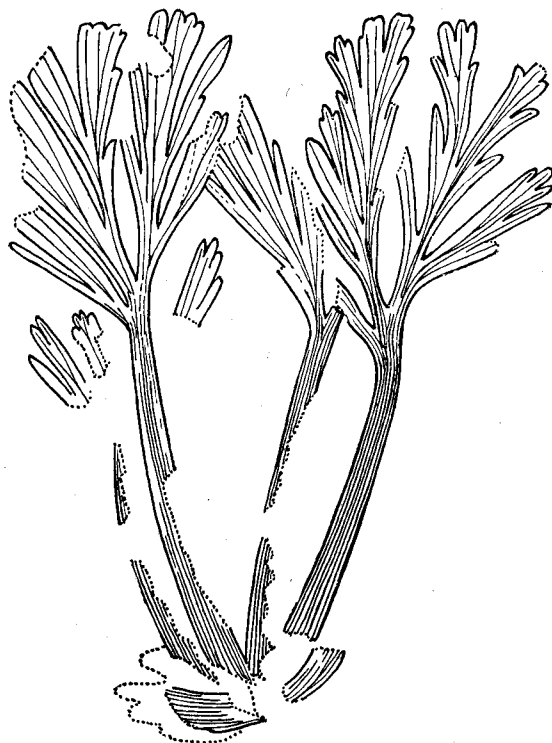


Рис. 78. *Bardia maueri* Z al., $\times 1$. Листья, отходящие от общего корневища. Н. пермь, артинский ярус. Урал, бассейн р. Барды (Залесский, 1933)

Bardia Zalesky, 1933. Тип рода — *Bardia maueri* Zalesky, 1933; артинский ярус бассейна р. Барды (Зап. склон Урала). Листья дланевидные, с длинным голым стержнем, располагались спирально на коротком стебле. Листовая пластинка вилчато делится на более или менее симметричные части, из которых каждая последовательно вилчато разделена на неодинаковые по размеру доли и лопасти. Жилки дланевидно ветвятся и проходят по одной в каждую лопасть (рис. 78). Один вид. Артинский ярус бассейна р. Камы.

Permopteridium Zalesky, 1939. Тип рода — *Permopteridium densinervium* Zalesky, 1939; кунгурский ярус бассейна р. Барды (Зап. склон Урала). Известен уча-

сток перистого листа. Главный стержень прямой, довольно толстый, вильчато разделенный (?) вверху на два вторичных стержня, которые, в свою очередь, дланевидно ветвятся во внешнюю сторону; такие же разветвленные вторичные стержни отходят от главного стержня ниже места его развилки. Листовая пластинка состоит из крупных клиновидных,



Рис. 79. *Permopteridium densinervium* Z a l., $\times 1/2$. Часть листа. В. пермь, кунгурский ярус. Урал, бассейн р. Барды (Залесский, 1939)

цельных, направленных вперед перьев с волнистым передним краем. В каждое перо проходят расставленные вторичные жилки, которые резко избегают на разветвления вторичных стержней; они простые или вильчатоделящиеся; в интервалах между ними располагаются более тонкие, многократно дихотомирующие жилки следующего порядка (рис. 79). Один вид. Пермь, кунгурский ярус бассейна р. Барды (Зап. склон Урала).

РОДЫ НЕОПРЕДЕЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

Aipteris Zalesky, 1939. Тип рода — *Aipteris speciosa* Zalesky, 1939; пермь Урала. Листья большие, цельные или пери-

сторассеченные. Стержень широкий, вильчато разделенный в нижней половине листа. Перья лентовидные, расставленные и разделенные до основания или слившиеся краями, образующие сплошную лентовидную пластинку вдоль стержня, глубоко рассеченную в своей нижней части на две половины. Жилкование сложно перистое; жилки первого порядка прямые, отчетливые, отходят от стержня под открытым углом, вторичные жилки отходят от первичных перисто; нижние веточки двух соседних

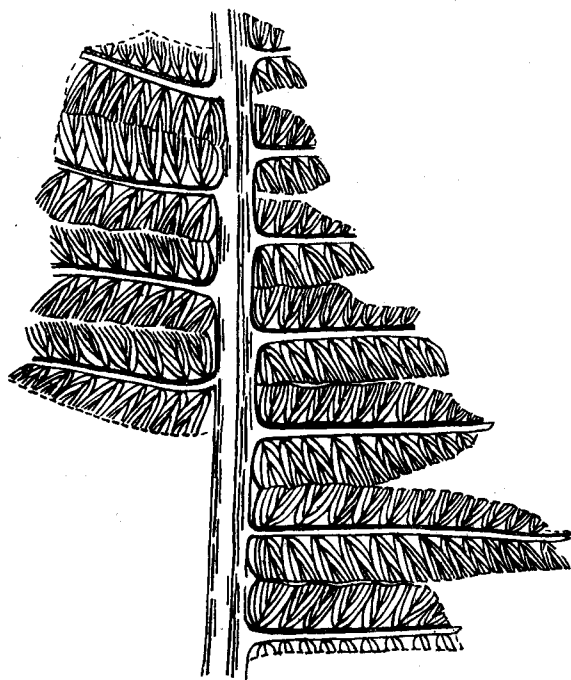


Рис. 80. *Aipteris speciosa* Z a l., $\times 1$. Часть листа. Пермь. Урал (Залесский, 1939)

вторичных жилок простые и соединяются между собой под острым углом, верхние, дихотомируя, соединяются с таковыми соседней системы жилок; некоторые жилки соединяются редкими анастомозами (рис. 80). Не менее пяти видов. Пермь — триас. Пермь Урала. В. пермь и н. триас (мадыгенская свита) Ферганы; кейпер (курашасайская свита) бассейна р. Илек; пермь С. Америки, Китая, Суматры.

Comia Zalesky, 1934. Тип рода — *Comia pereborensis* Zalesky, 1934; пермь бассейна р. Печоры. Листья перистые, достигающие значительных размеров, с крупными, супротивными или попарно сближенными, лентовидными, суженными к верхушке, плоскими или волнистыми перышками, имеющими ровный или зубчатый край. Срединная жилка

утолщенная. Вторичные жилки тонкие, отходят от срединной жилки перышка и непосредственно от стержня пера; часть из них простые

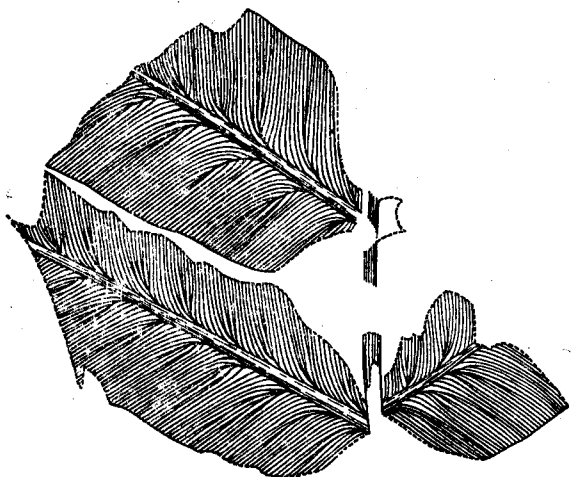


Рис. 81. *Comia pereborensis* Zal., $\times 1$. Часть листа. В. пермь, кунгурский ярус. Бассейн р. Печоры (Залесский, 1937)

или один раз дихотомирующие; такие жилки чередуются с пучками многократно ветвящихся и дихотомирующих жилок (рис. 81). Несколько видов. Пермь. Пермь Печорского бассейна; в. пермь Таймыра, Кузнецкого бассейна. Серия Верхняя Шихэцзы в Китае.

Dicranopteridium Shvedov, nom. nov. (*Dicranopteris* Zalesky, 1937, non Bernhardi). Тип рода — *Dicranopteris regia* Zalesky, 1937; кунгурский ярус Зап. склона Урала. Главный стержень прямой, сильный, несет дваждыперистые, вильчаторазделенные вверху перья первого порядка. Стержни перьев первого порядка оголены в нижней части, а выше места развилка несут на каждой своей ветви линейные или близкие к ним по очертанию перышки последнего порядка, снабженные цельными или лопастно-рассеченными клиновидными сегментами. Жилкование сфеноптероидного типа (рис. 82). Один вид. Пермь, кунгурский ярус, бассейн р. Барды (Зап. склон Урала).

Laskovskia Zalesky, 1939. Тип рода — *Laskovskia flabellata* Zalesky, 1939; кунгурский ярус Зап. склона Урала. Лист дваждыперистый, книзу клиновидно суженный с образованием черешка. Листовая пластинка от основания листа кверху последовательно разделена на узкие клиновидные, разной длины, сегменты, которые, в свою очередь, рассечены на узкие ремневидные доли. Черешок пробегается одной срединной жилкой, которая продолжается в пластинку листа и последовательно отдает в стороны серии вильчатоделящихся, одинаковых веерообразно расходящихся жилок, которые проходят в каждый сегмент (рис. 83). Один вид. Кунгур Зап. склона Урала.

Aranetzia Zalesky, 1934. Тип рода — *Aranetzia splendens* Zalesky, 1934; в. пермь Печорского бассейна. Перышки последнего порядка с чередующимися или парно сближенными сегментами. Последние клиновидные, глубоко перисто-дланевидно-рассеченные на неправильные лопасти, суживаются к избегающему на стержень пера осно-



Рис. 82. *Dicranopteridium regia* (Zal.) Schwed., перо первого порядка. В. пермь, кунгурский ярус. Урал, бассейн р. Барды (Залесский, 1937)

ванию. Стержень пера пробегается серией жилок, крайние из которых входят в сегменты, где повторно вильчато делятся и веерообразно расходятся в стороны (рис. 84). Один вид. В. пермь Печорского бассейна.

(рис. 85). Один вид. Пермь, кунгурский ярус бассейна р. Камы.

Synia Zalesky, 1934. Тип рода — *Synia perelegans* Zalesky, 1934; пермь бассейна р. Печоры. Стержень пера последнего порядка несет продолговатые, косо направленные вперед, с узкоклиновидным основанием и заостренными верхушками перышки. Их верхний край рассечен на более или менее

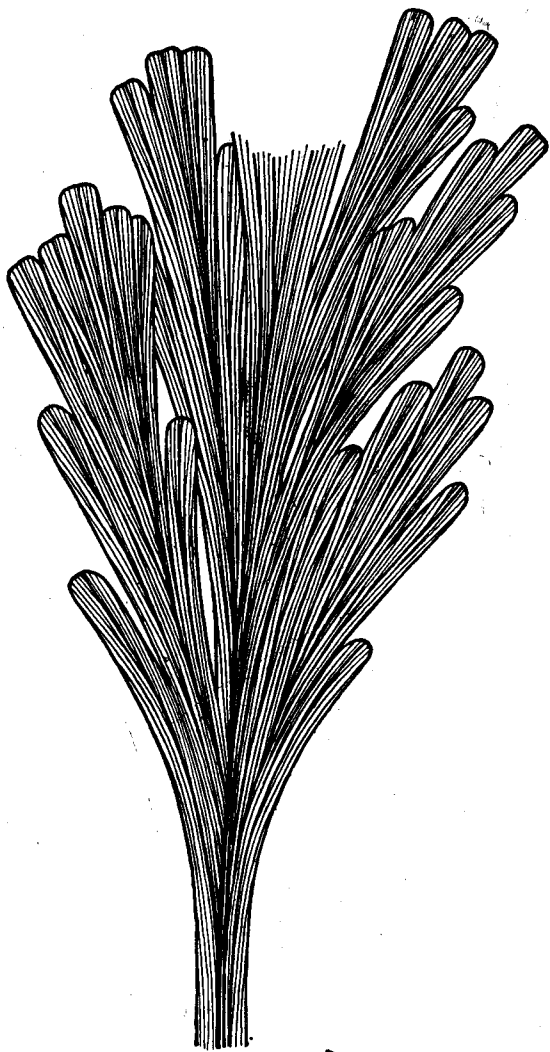


Рис. 83. *Laskovskya flabellata* Z al., $\times 2$. Часть двуперстного листа. В. пермь, кунгурский ярус. Урал, бассейн р. Барды (Залесский, 1939)

Peremopteris Zalesky, 1937. Тип рода — *Peremopteris sylvaeana* Zalesky, 1937; пермь, кунгурский ярус бассейна р. Камы. Перья последнего порядка несут крупные супротивные перышки, в очертании клиновидные, с более или менее сильно рассеченными на неправильные лопасти передним краем. Перышки прикрепляются к стержню суженным основанием. Жилки, расходящиеся веером от основания, вильчато делятся до трех раз

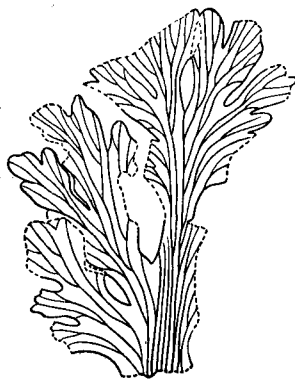


Рис. 84. *Aranezia splendens* Z al., $\times 1$. Фрагмент пера. Пермь. Бассейн р. Печоры (Залесский, 1934)

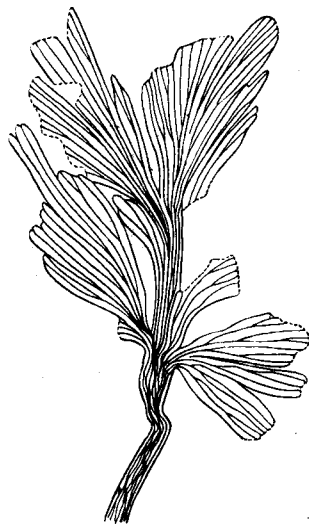


Рис. 85. *Peremopteris sylvaeana* Z al., $\times 1$. Перо последнего порядка. В. пермь, кунгурский ярус. Бассейн р. Камы (Залесский, 1937)

крупные зубцы. Жилкование близкое к веерному. Жилки простые или дихотомирующие, слабо расходящиеся, оканчиваются в зубцах на краю перышек (рис. 86). Один вид. Пермь бассейна р. Печоры.

Isiolopteris Zalesky, 1930; 1934. Тип рода — *Isiolopteris serrata* Zalesky, 1930; в. пермь (?) бассейна р. Печоры. Листья триждыперисторассеченные. Перышки очень крупные, чередующиеся или попарно сближенные, в очертании треугольные, с лопастным краем, образованным одной апикальной небольшой лопастью и парно расположенными боковыми, направленными вперед лопастями, увеличивающимися к основанию перышка. Жилкование перистое. Средняя жилка перышка утолщенная, отходящие от нее боковые жилки перистоветвящиеся (рис. 87). Один вид. В. пермь бассейна р. Печоры.

Tschirkoviella Zalesky, 1930. Тип рода — *Tschirkoviella sibirica* Zalesky, 1930; алыкаевская свита (ср. — в. карбон)

Кузбасса. Листья небольшие, округлого или овального очертания, пальчаторассеченные на крупнозубчатые сегменты. Жилки редкие,

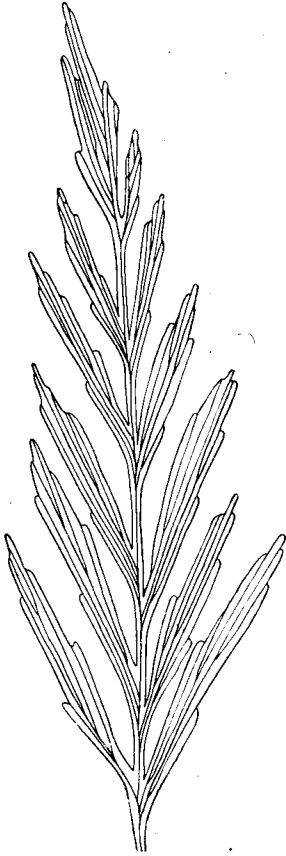


Рис. 86. *Synia perelegans* Z al., $\times 1$. Вершина пера последнего порядка. Пермь. Бассейн р. Печоры (Залесский, 1930)

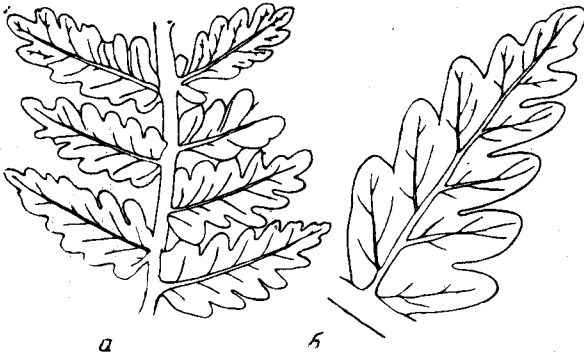


Рис. 87. *Isiolopteris serrata* Z al.: а — часть пера; б — перо предпоследнего порядка (увеличено). В. пермь(?). Бассейн р. Печоры (Залесский, 1930)

дихотомурующие, радиально расходящиеся из основания листа в сегменты (рис. 88). Один вид. Ср. и в. карбон Кузбасса.

Arcyopteris Zalesky, 1936. Тип рода — *Arcyopteris asiatica* Zalesky, 1936; алыкаевская свита (ср. — в. карбон) Кузбасса. Перья последнего порядка большие.



Рис. 88. *Tschirkoviella sibirica* Z al., $\times 2$. Лист. Карбон, алыкаевская свита. Кузбасс (Залесский, 1930в)

Перышки очередные, крупные, в очертании вытянутотреугольные, постепенно суживающиеся к верхушке, с сердцевидным основанием. Средняя жилка тонкая, прослеживается

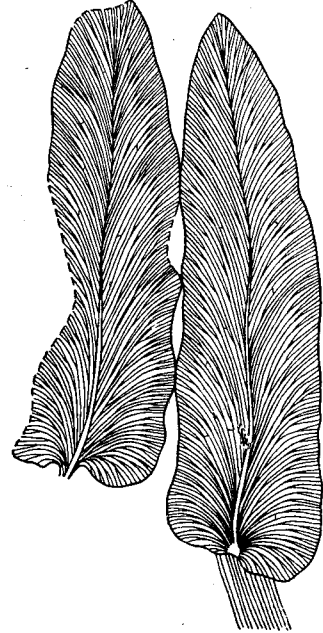


Рис. 89. *Arcyopteris asiatica* Z al., $\times 1$. Два перышка, карбон, алыкаевская свита. Кузбасс (Залесский, 1936)

на значительном протяжении перышка. Боковые жилки многочисленные, отходят от средней жилки под острым углом, многократно вильчато делятся и дугообразно изгибаются в стороны. Иногда наблюдаются косые анастомозы (рис. 89). Один вид. Ср. и в. карбон Кузбасса.

Cardioneura Zalesky, 1934. Тип рода — *Cardiopteris sibirica* Zalesky, 1932;

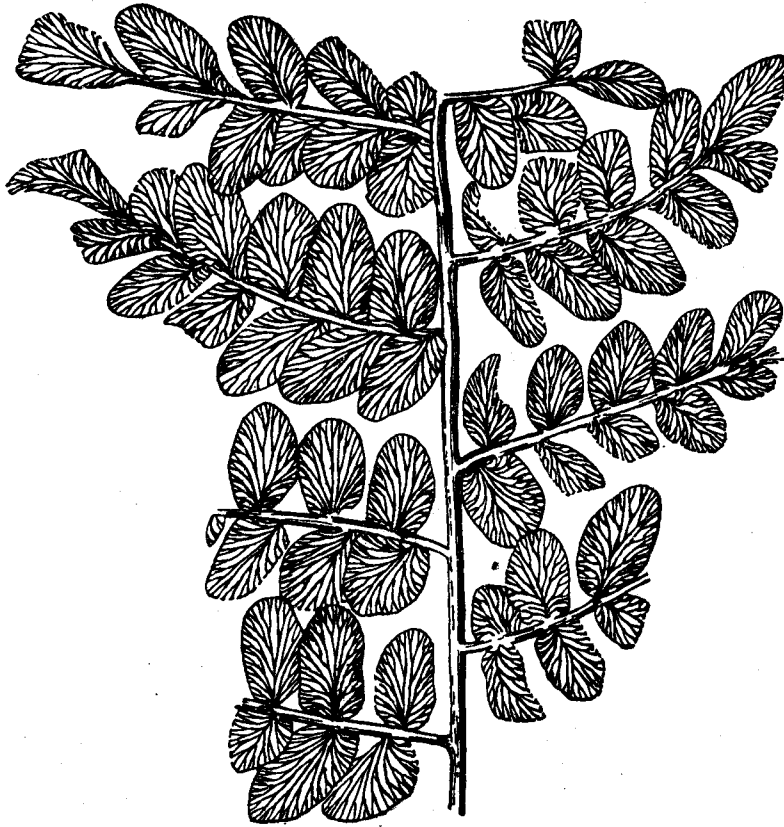
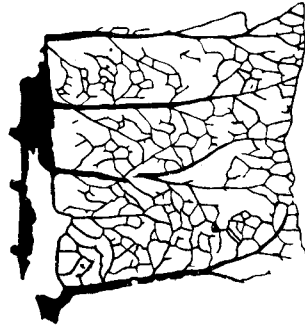
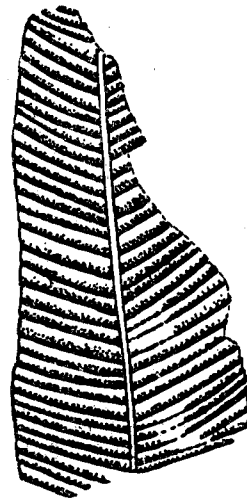


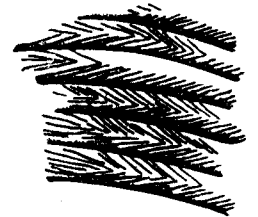
Рис. 90. *Cardioneura amadoca* Z a l., $\times 1$. Перо последнего порядка. Ср. карбон. Донбасс (Залесский и Чиркова, 1938)



б



а



б

Рис. 91. *Furcula uralica* Ргуп.: а — верхняя часть раздвоенного листа, $\times 1$; б — схема жилкования, увеличено. Рэт. Вост. Урал (колл. В. Д. Принады)

Рис. 92. *Hircanopteris sevanensis* Kryscht. et Ргуп.: а — фрагмент листа; б — схема жилкования, увеличено. В. триас. Армения (Криштофович и Принада, 1933)

ср. и в. карбон Минусинского бассейна. Искусственная группа, в которую включаются отдельные остатки невроптероидных в очертании перышек с кардиоптероидным жилкованием, для которых строение листьев остается невыясненным (рис. 90). Некоторые исследователи считают название *Cardioneura* синонимом ранее установленного родового названия *Neuropteris* Brongniart (Jongmans, 1939; Нейбург, 1948; Радченко, 1955) или частью даже *Angaropteridium* Zalesky (Нейбург, 1948). Около 10 видов. Карбон — н. пермь. Ср. карбон Донбасса, воркутская свита (кунгур) Печорского бассейна; пермские отложения Зап. Таймыра; нижнебургу克林ская подсвита (нижняя пермь) бассейна р. Н. Тунгуски; верхнебалахонская свита Кузбасса; ср. карбон Карагандинского бассейна; угленосная толща Курайской степи.

Furcula Harris, 1932. Тип рода — *Furcula granulifera* Harris, 1932; рэт Вост. Гренландии. Листья черешковые, линейноланцетные, простые или глубоко рассеченные на две равные доли, верхушки острые или закругленные, края цельные, слабо волнистые или городчатые. Срединная жилка разветвляется под острым углом и ее продолжения проходят в обе доли листа; жилки второго порядка отходят от срединной и ее ветвей почти под прямым углом дихотомически ветвятся и, утончаясь, постепенно теряются среди сети жилок низших порядков; перисторазветвленные жилки третьего порядка образуют тонкую полигональную сеть, некоторые веточки оканчиваются слепо (рис. 91); клетки эпидермы полигональные, над жилками вытянутые, с прямыми стенками, со следами волосков только на нижней эпидерме. Устьица на верхней эпидерме очень редкие, на нижней — многочисленные, беспорядочно ориентированные, заполняющие пространство между крупными жилками; замыкающие клетки овальные, погруженные и прикрытые сосочковидными выростами побочных клеток, которые в числе шести образуют кольцо вокруг углубления устьица (табл. IV, фиг. 3—6). В. пермь — в. триас (рэт). В. пермь — н. триас (мадыгенская свита) Южн. Ферганы; рэт Богословского месторождения Вост. Урала, Вост. Гренландии.

Hyrcaopteris Kryshthofovich et Prynada, 1933. Тип рода — *Hyrcaopteris sevanensis* Kryshthofovich et Prynada, 1933; в. триас Армении. Листья широколинейные, удлиненноланцетные, цельнокрайние или слабогородчатые. Срединная жилка прямая, толстая, боковые жилки первого порядка тол-

стые, отчетливые, прямые или слегка изогнутые, отходят от срединной под углом 75—80°, прослеживаются до краев листа. Жилки второго порядка очень тонкие, простые, отходят от первичных под острым углом; жилки второго порядка, отходящие от двух соседних боковых жилок, соединяются в середине промежутка под очень острым углом, вершина которого обращена к краю листа (рис. 92). Один вид. В. триас. В. триас бассейна р. Веди в Армении, бассейна р. Кокуйбель-су на Памире.

Gigantopteris Schenk, 1883. Тип рода — *Megalopteris nicotianaefolia* Schenk, 1883; пермь Китая. Лист крупный, перистый,

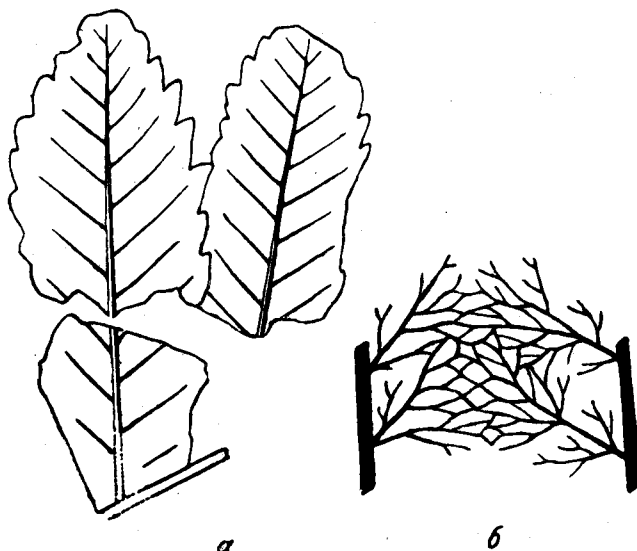


Рис. 93. *Gigantopteris nicotianaefolia* Schenk: а — два неполных конечных пера, $\times 1/2$; б — схема жилкования. Пермь. Китай (Halle, 1927)

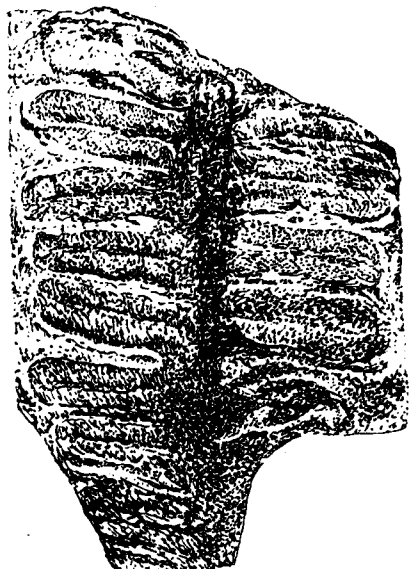
дваждыперистый (?), стержень прямой, прочный; конечные перья овальные, овальноланцетные, края перьев цельные, волнистые, лопастные, зубчатые. Главная жилка толстая, прямая; вторичные жилки отчетливые, прямые или изогнутые, отходят от главной под острым углом; жилки третьего порядка тонкие, отходят от вторичных под острым углом и отдают от себя очень тонкие веточки, которые ветвятся и анастомозируют друг с другом (рис. 93). Несколько видов. Пермь — н. триас. Н. триас (мадыгенская свита) Ферганы; пермь Китая, Суматры; н. триас Маньчжурии, Кореи.

Madygenia Sixel, 1956. Тип рода — *Madygenia asiatica* Sixel, 1956; н. триас Ю. Ферганы. Лист простоперистый; перышки пекоптероидные, мясистые, прикреплены к верхней стороне стержня, целиком перекрывающие его; на краях перышка имеется упло-

щенная узкая кайма. Средняя жилка погруженная, боковые неотчетливые. Спороношение неизвестно (рис. 94). Один вид. Н. триас (мадыгенская свита) Ю. Ферганы.

Madygenopteris Sixtel, 1956. Тип рода — *Madygenopteris irregularis* Sixtel, 1956; в. пермь Ю. Ферганы. Лист маленький, несимметричный, разделенный повторной дихотомией на несимметричные ветви; перышки

(семязачатки) крупные, эллипсоидальные, с тупо закругленной верхушкой, с более или менее выраженными продольными равно отстоящими киями, число которых кратное трем. Основание семени (место прикрепления) имеет наиболее часто форму шестигранника, из вершин углов которого берут начало продольные кили; поперечное сечение семени шестиугольного или трехугольного очертания



а



б

Рис. 94. *Madygenia asiatica* Sixtel: а — часть листа (отпечаток нижней поверхности); б — часть листа (отпечаток верхней поверхности). Н. триас. Ю. Фергана, Мадыгенская площадь (Сикстель, 1956)

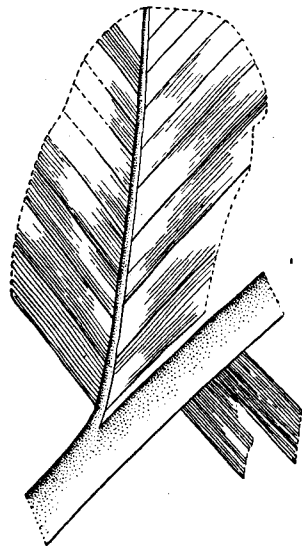


Рис. 95. *Tanymasia pamirica* Рупнада, $\times 1/2$. Часть пера. В. триас. Памир (Принада, 1934)

языковидные, неравномерно развитые, низбегающие. Жилкование перистое, смежные жилки второго порядка взаимно пересекаются своими окончаниями, образуя сетку в краевых частях перышка. Спороношение неизвестно (табл. III, фиг. 1—3). В. пермь Ю. Ферганы.

Tanymasia Рупнада, 1934. Тип рода — *Tanymasia pamirica* Рупнада, 1934; в. триас Памира. Лист большой, дваждыперистый; перья очередные; стержни листа и перьев прямые, широкие; сегменты линейные, длинные, расположенные на стержне листа под прямым углом, на стержнях перьев под острым углом. Жилки простые, прямые, грубые (рис. 95). Один вид. В. триас Памира.

СЕМЕНА ПТЕРИДОСПЕРМОВ

Trigonocarpus Brongniart, 1828. Тип рода — *Trigonocarpus parkinsonii* Brongniart, 1828; в. карбон Германии. Семена

с выпуклыми сторонами. Оболочка семени состоит из трех слоев: наружного — мясистого (саркотеста), среднего — твердого (склеротеста) и внутреннего — мясистого. Саркотеста состоит из тонкостенной паренхимы, переходящей кнаружи в более пористую ткань с палисадообразной гиподермой; склеротеста состоит из толстостенных клеток, образующих защитную скорлупу. Саркотеста и склеротеста в верхушечной части семени образуют стенки длинного пыльцевхода (микропиле). Пыльцевход (микропиле) — треугольного сечения и может превосходить по длине все семя. Внутренняя часть семени состоит из ядра (нуцеллус) и мегаспоры. Семена *Trigonocarpus parkinsonii* были обнаружены на перьях *Alethopteris lonchitica* (Schloth.) Sternb. (см. рис. 16; табл. IV, фиг. 7—9). Семь видов. Ср. карбон. Ср. карбон Донбасса, визе (карагандинская свита) Карагандинского бассейна; ср. карбон Европы.

Rhabdocarpus Goerpert et Berger, 1848. Тип рода — *Rhabdocarpus tunica-tus* Goerpert et Berger, 1848; вестфал Силезии. Семена крупные, яйцевидные или удлинненно-овальные, на верхушке оттянутые или конически обрезанные, с округлым основанием, в поперечном сечении эллиптические с довольно ясными продольными ребрами и бороздами. Оболочка состоит из наружного, мясистого слоя, пронизанного гиподермальными клетками, призматического или прямоугольного сечения (пучки гиподермы более устойчивые, чем окружающая их ткань, образуют ребра и борозды, которые наблюдаются на поверхности семени после его высыхания) и внутреннего твердого слоя, состоящего из многочисленных утолщенных клеток различной формы. Сосудистые пучки образуют густую сеть, которая покрывает эмбриональный мешок ядра. Нуцеллус с достаточно развитой пыльцевой камерой; пыльцевой канал вытянут в трубку в виде клюва на конце. Семена *Rhabdocarpus* известны в ассоциации с перьями *Neuropteris*. Описанные из Кузнецкого бассейна отпечатки семян *Rhabdocarpus* (табл. IV, фиг. 10) отличаются по своему строению от типичных семян *Rhabdocarpus*, происходящих из каменноугольных отложений Зап. Европы. 13 видов. Ср. и в. карбон. Мазуровская свита Кузбасса; вестфал Европы.

Neuropterocarpus Seward, 1917. Тип рода — *Neuropterocarpus kidstonii* (Arber) Seward, 1917; вестфал Англии. Семена крупные, удлинненные, с закругленным основанием, постепенно суживающиеся от середины к слегка искривленной и тупой верхушке, продолжающейся в длинный асимметричный пыльцевход (микропиле). Семя было облегчено склеренхимным покровом, который проявляется на отпечатках семян в виде частых продольных полос или ребер. Семена *Neuropterocarpus kidstonii* (Arber) Seward были найдены в органическом соединении с перьями *Neuropteris heterophylla* Brongnart (табл. IV, фиг. 12). Два вида. Ср. карбон Донбасса; вестфал Европы.

Hexagonocarpus Renault, 1890. Тип рода — *Hexagonocarpus crassus* Renault, 1890; вестфал Франции. Семена яйцевидные или эллиптические, в поперечном сечении шестигранные, продольно сплюснутые, с шестью продольными гранями, отде-

ленными друг от друга более или менее сильно развитыми крыльями или ребрами, ширина которых всегда значительно меньше граней. Оболочка ядра состоит из двух слоев: внутренний — более плотный, сложен вытянутыми клетками, образующими продольные и поперечные полосы, наружный слой сложен паренхимными изодиаметрическими клетками. Тканями оболочки покрыты крылья и микропиле семян, представляющее ясно заметную трубку (табл. IV, фиг. 11). 10 видов. Встречаются совместно с перьями *Lyginopteris stangeri* (Stur.) Pott. Н. и ср. карбон. Ср. карбон Донбасса, карагандинская свита Карагандинского бассейна; вестфал Европы.

Cyclosperrum Seward, 1917. Тип рода — *Cyclocarpus nummularis* Brongnart, 1881; вестфал Франции. Семена плоские, в очертании овальные, на верхушке заостренные, с гладкой поверхностью. Оболочка семян была твердая, в верхушечной части несущая слабо выступающий пыльцевход (микропиле) — см. табл. IV, фиг. 13. Внешний покров этих семян был, очевидно, мясистый и нес игольчатые волоски или пушок. Доказана принадлежность семян *Cyclosperrum* к перьям рода *Mariopteris*. Четыре вида. Ср. карбон. Ср. и в. карбон Донецкого бассейна; вестфал Франции.

Tetragonocarpus Novik, 1951. Тип рода — *Tetragonocarpus palibinii* Novik, 1954; ср. карбон Донбасса. Семена эллипсоидальные, по-видимому, четырехгранные, с закругленным основанием и заостренной верхушкой, с ясно выраженным пыльцевходом (микропиле). Вдоль семени проходит сильно развитое ребро, делящее половину семени на два межреберных пространства, с гладкой поверхностью. Срединное ребро имеет на себе заметные пережимы. Место его прикрепления семени представляет поперечно-овальный рубец. Семена *Tetragonocarpus* обнаружены в слоях с листвой *Neuropteris* (табл. IV, фиг. 14). Один вид. Ср. карбон Донбасса.

Вне СССР: *Calathospermum* Walton; *Callospermion* Eggert et Delevoryas; *Conostoma* Williamson; *Eosperma* Barnard; *Geminitheca* Smith; *Gnetopsis* Renault et Zeiller; *Pachytesta* Brongnart; *Physostoma* Williamson; *Salpingostoma* Gordon; *Sphaerostoma* Benson и др.

- Брик М. И. 1936. Первая находка нижнетриасовой флоры в Средней Азии. Тр. Геол. ин-та АН СССР, т. 1, стр. 161—174. — 1941. Кейтониевые (Caytoniales) в юре Средней Азии. Сов. ботаника, 5—6. — 1952. Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений бассейна среднего течения р. Илек в Западном Казахстане. Труды ВСЕГЕИ, стр. 1—70.
- Залесский М. Д. 1904. Об открытии Р. Кидстоном семени у *Neuropteris heterophylla* Brongniart. Зап. СПб минерал. об-ва, т. XLII, вып. 1, стр. 67—73. — 1906. Представители ископаемых растений группы Сусадифилитес. Зап. СПб минерал. об-ва, т. XLIV, стр. 327—411. — 1907. Материалы по каменноугольной флоре Донецкого бассейна. I. Изв. Геол. Ком., т. XXVI, № 8—10, стр. 352—422. — 1914. Гондванская флора бассейна р. Печоры, 1, р. Адыжа. Зап. Уральск. об-ва любит. ест., т. XXXIII, стр. 1—31. — 1918. Палеозойская флора Ангарской серии (Атлас). Тр. Геол. Ком., нов. серия, вып. 174. — 1918а. Как понимать род *Psygmo-phyllum* Шимпера (Comment faut il comprendre le genre *Psygmo-phyllum* de Schimper). Ежегодник Русск. Пал. об-ва, т. III, стр. 95—101. — 1927. Пермская флора уральских пределов Ангариды. Тр. Геол. ком., нов. серия, вып. 176, стр. 19—35. — 1929а. О некоторых новых ископаемых растениях (Observations sur quelques végétaux fossiles nouveaux) Bull. Soc. Geol. Fr., 4 ser., t. XXIX, p. 189—198. — 1929б. О новых остатках пермских растений (Sur des débris de nouvelles plantes permienes). Изв. АН СССР, отд. физ.-мат. наук, № 7, стр. 677—689. — 1929в. Наблюдения над новыми образцами *Psygmo-phyllum expansum* Brongniart и новым ископаемым растением *Idelopteris elegans* nov. gen. et sp. (Observations sur les nouveaux spécimens *Psygmo-phyllum expansum* Brongniart et sur une nouvelle plante fossile *Idelopteris elegans* nov. gen. et sp.). Изв. АН СССР, отд. физ.-мат. наук, № 8, стр. 717—736. — 1929 г. О новых пермских растениях *Syniopteris nesterenkoi* nov. gen. et sp. и *Syniopteris demetriana* nov. gen. et sp. (Sur le *Syniopteris nesterenkoi* nov. gen. et sp. et le *Syniopteris demetriana* nov. gen. et sp., nouveaux végétaux permienes). Изв. АН СССР, сер. VII, № 8, стр. 729—735. — 1930. Распространение ископаемой флоры, родственной гондванской, в пределах северной части Евразии. Изв. АН СССР, отд. мат.-ест. наук, № 9, стр. 913—930. — 1932. О новых палеозойских растениях Сибири (Observations sur les végétaux nouveaux paléozoïques de Sibérie). Ann. Soc. Géol. Nord. vol. LVII, pp. 111—134. — 1933а. Наблюдения над новыми растениями из нижнепермских отложений Урала I (Observations sur les végétaux nouveaux du terrain permien inférieur de l'Oural, I). Изв. АН СССР, отд. мат. и ест. наук, № 2, стр. 283—292. — 1933б. О новых ископаемых растениях антраколитовой системы Кузнецкого бассейна. I. Изв. АН СССР, отд. мат. и ест. наук, № 8, стр. 1213—1258. — 1934а. О новых растениях из пермских отложений Кузнецкого бассейна, II (Observations sur les végétaux nouveaux du terrain permien du bassin de Kousnetz, II). Изв. АН СССР, отд. мат. и ест. наук, № 5, стр. 743—775. — 1934б. О новых растениях из нижнепермских отложений Урала, II (Observations sur la végétaux nouveaux du terrain permien inférieur de l'Oural, II). Изв. АН СССР, отд. мат. и ест. наук, № 7, стр. 1093—1103. — 1934в. О пермских растениях из бассейна реки Печоры I (Observations sur les végétaux permienes du bassin de la Petchora I). Изв. АН СССР, отд. мат. и ест. наук, № 2—3, стр. 241—290. — 1934 г. О новых ископаемых растениях из донецких каменноугольных отложений (Sur quelques végétaux fossiles nouveaux du terrain pouiller du Donetz). Изв. АН СССР, отд. мат. и ест. наук, № 7, стр. 1105—1117. — 1934д. Каменноугольная флора Северного Кавказа. Изд. Гл. геол.-разв. упр., стр. 1—21. — 1936. О новых растениях из антраколитовой системы Кузнецкого бассейна (Sur quelques plantes nouvelles du système anthracolithique du bassin de Kousnetz). Прobl. Палеонт., т. 1, стр. 223—236. — 1937а. О некоторых новых ископаемых растениях из каменноугольных и пермских отложений Донецкого бассейна (Zaléssky, Sur quelques végétaux fossiles nouveaux des terrains carbonifère et permienes du bassin de Donetz). Прobl. палеонт., т. II—III, стр. 155—194. — 1937б. Пермские флоры Русской равнины, Урала и Кузнецкого бассейна и сопоставление заключающихся их отложений (Flores permienes de la Plaine Russe, de l'Oural et du Bassin de Kousnetz et les corrélations des dépôts qui les contiennent). Прobl. палеонт., т. II—III, стр. 9—35. — 1937в. О выделении бардинского яруса в пермских отложениях Урала и его ископаемой флоры (Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile). Прobl. палеонт., т. II—III, стр. 37—101. — 1939. Пермские растения бардинского яруса на Урале (Végétaux permienes du Bardien de l'Oural). Прobl. палеонт., т. V, стр. 329—374. — 1946. Sur la nouveau représentant du groupe des Pteridospermes *Caracubia sulcata* n. g. et n. sp. provenant du Dévonien supérieur du bassin du Donetz. БМОИП, отд. биол., нов. серия, т. LI, вып. 2, стр. 74—77. Залесский М. Д. и Чиркова Е. Ф., 1935. О некоторых ископаемых растениях из пермских отложений Кузнецкого бассейна (Observation sur quelques végétaux fossiles du terrain Permien du bassin du Kousnetz). Изв. АН СССР, серия VII, № 8—9, стр. 1091—1116. — 1938. Ископаемая флора среднего отдела каменноугольных отложений Донецкого бассейна. Тр. ЦНИГРИ, вып. 98. Зауер В. В., 1960. О позднепермской флоре района Соликамска (по данным спорово-пыльцевого анализа). Палеонтологический журнал, № 4, стр. 114—124.
- Криштофович А. Н., 1957. Палеоботаника, изд. 4-е. Криштофович А. Н., Принада В. Д., 1933. О верхнетриасовой флоре Армении. Тр. Всес. Геол.-развед. объедин. вып. 336, стр. 1—26. Куприянова Л. А., 1955. О работе палинологической секции VIII международного ботанического конгресса. Бот. журн., т. 40, № 3, стр. 456.
- Любер А. А., 1955. Атлас спор и пыльцы палеозойских отложений Казахстана. Изд. АН Казахск. ССР.
- Нейбург М. Ф., 1948. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. Палеонтология СССР, том XII, часть 3, вып. 2. — 1954. Опыт стратиграфического сопоставления верхнепалеозойских отложений Ангариды и Гондваны (Индия). Вопросы геологии Азии. Т. 1. Изд. АН СССР, стр. 765—797. Новик Е. О., 1947. Классификация каменноугольных птеридоспермов. Докл. АН СССР, т. LVIII, № 2, стр. 277—279. — 1951. Кордаиты и семена каменноугольных отложений Донецкого бассейна. Тр. Ин-та геол. наук АН УССР, серия стратигр. и палеонт.; вып. 4, стр. 1—49. — 1952. Каменноугольная флора Европейской части СССР, Палеонтология СССР, нов. серия, вып. 1, стр. 258—394. — 1954. Каменноугольная флора восточной части Донецкого бассейна. Тр. Ин-та геол. наук. АН УССР, серия стратигр. и палеонт.; вып. 7, стр. 69—108. Новопкровский И. В. и Теслинов М. М., 1946. О находке *Lonchopteris* sp. на Северном Кавказе. Сов. ботаника, т. XIV, № 5, стр. 334—335.
- Принада В. Д., 1934. Древнемезозойские растения Памира. Тр. Таджикской компл. экспед., вып. 60, стр. 1—100.
- Радченко Г. П. 1934. Материалы к познанию палеозойской флоры Кузнецкого бассейна. Матер. по

геол. Зап.-Сиб. края, № 13. — 1936. Некоторые растительные остатки из района Осташкиных гор в Кузнецком бассейне. Матер. по геол. Зап.-Сиб. края, № 35, стр. 1—24. — 1955. Руководящие формы верхнепалеозойской флоры Саяно-Алтайской области. Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири, т. II, стр. 42—153. Радченко Г. П. и Шведов Н. А., 1940. Верхнепалеозойская флора угленосных отложений Западной части бассейна р. Нижней Тунгуски. Тр. Арктич. ин-та, т. 157.

Сикстель Т. А., 1956. Род *Madygenia* Sixtel gen. nov. Матер. по палеонт. ВСЕГЕИ. Нов. серия, вып. 12, Палеонт., стр. 225—226. — 1956. Род *Madygenopteris* Sixtel gen. nov. Матер. по палеонт. ВСЕГЕИ. Нов. серия, вып. 12, Палеонт., стр. 226—229.

Тахтаджян А. Л., 1950. Филогенетические основы системы высших растений. Ботан. журнал, т. XXXV, № 2, стр. 113—139. — Высшие растения. 1. От псилофитовых до хвойных. Изд. АН СССР.

Хахлов В. А., 1929. Материалы к познанию возраста продуктивной толщи Кузнецкого каменноугольного бассейна. Изв. Зап.-Сиб. отд. Геол. ком., т. VIII, вып. 4, стр. 1—32. — 1931. Материалы к стратиграфии Кузнецкого каменноугольного бассейна. Тр. Научно-исслед. ин-та Востокоугля, серия Г, вып. 4, стр. 1—33. — 1933. Палеоботаническое обоснование новой стратиграфической схемы Кузбасса. Тр. научно-исслед. угольного ин-та Кузбассугля, 1934, стр. 1—28. — 1933. Остатки пермо-карбоновой флоры на Алтае. Матер. по геол. Зап.-Сиб. края, № 4, стр. 1—18. Хахлов В. А. и Поллак, 1935. Материалы к изучению ископаемой флоры прокопьевской свиты в Кузбассе. Тр. Томского Гос. ун-та, т. LXXXIII, стр. 28—50.

Чигурьева А. А., 1947. О пыльце кейтониевых. Сов. ботан., вып. 15, № 3, стр. 147—149. Чиркова Е. Ф., 1934. Новые данные о каменноугольной флоре Восточного склона Урала (Contribution nouvelle à la flore carbonifère du versant oriental de l'Oural). Bull. Soc. Geol. de France (5), vol. III, p. 521—532. — 1937. Новые данные о каменноугольной флоре Восточного склона Урала (Contribution nouvelle à la flore carbonifère inférieure du versant oriental de l'Oural). Пробл. палеонт., т. II—III, стр. 235—248. — 1937. Материалы к распространению материка Ангариды. Пермская флора Калбинского хребта (Contribution sur l'extension du continent de l'Angaride, Flora permienne de la crête de Kalba). Пробл. палеонт., т. II—III, стр. 207—233.

Шведов Н. А., 1941. Верхнепалеозойская флора северо-восточного Пай-Хоя. Тр. Арктич. ин-та, т. 158, стр. 131—159. — 1961а. О возрасте слоев с *Gondwanidium sibiricum* (Petu n. p.) Zal. в Западном Верхоянье. Сб. статей по палеонтологии и биостратиграфии, вып. 20. Ин-т геол. Арктики. — 1961б. Пермская флора севера Енисейско-Ленского края. Тр. ин-та геол. Арктики, т. 103.

Эйхвальд Э., 1840. Некоторые соображения о каменноугольных отложениях Донецкого кряжа (Eichwald E. Einige Bemerkungen über die Steinkohlenlager des Donetzischen Bergzuges). Die Urwelt Russland, 1. Heft. S. 78—79.

Andrews H. N., 1940. A new cupule from the Lower Carboniferous of Scotland. Bull. Torrey Bot. Club. vol. 67, pp. 595—601. — 1942. Contributions to our knowledge of American Carboniferous floras. V. Heterangium. Ann. Mo. Bot. Gard., v. 29, pp. 275—281. — 1945. Contributions to our knowledge of American Carboniferous floras VII. Some pteridosperm stems from Iowa. Ann. Mo. Bot. Gard., v. 32, pp. 323—360. — 1948. Some evolutionary trends in the Pteridosperms. Bot. Gaz. vol. 110, N 1, pp. 13—31. — 1955. Index of Generic Names of Fossil Plants, 1820—1950. Geol. Surv. Bull. 1213, Washington. Andrews H. N. and Kernen S. A.,

1946. Contributions to our knowledge of American Carboniferous floras, VIII. Another Medullosa form Yowa. Ann. Mo. Bot. Gard., vol. 32, pp. 323—360. Antevs E., 1914. Die Gattungen Thinnfeldia Ett. und Dicroidium Goth. K. Sv. Vet. Acad. Handl. Bd. 51, N 6. — 1914. Lepidopteris Ottonis (Göpp.) Schimp. and Antholithus Zeileri Nath. K. Sv. Vet. Acad. Handl. Bd. 51, N 7, pp. 1—18. Arnold C. A., 1935. Observations on Alethopteris grandifolia Newberry and its seeds. Contrib. Mus. Paleont. Univ. Mich., v. 4, pp. 279—282. — 1938, 1948. Paleozoic seeds. Bot. Rev. vol. 4, pp. 205—234, vol. 14, pp. 450—472. — 1939. Observations on fossil plants from the Devonian of eastern North America IV. Plant remains from the Catskill delta deposits of northern Pennsylvania and southern New York. Contrib. Mus. Paleont. Univ. Mich., vol. 5, pp. 271—314. — 1947. An Introduction to Paleobotany. — 1948. Classification of Gymnosperms from the viewpoint of Paleobotany. Bot. Gazette, vol. 110, N 1, pp. 2—12. Arnold C. A. and Stedtmann W. E., 1937. Pteridospermous plants from the Pennsylvanian of Illinois and Missouri. Amer. Journ. Bot. vol. 24, pp. 644—650.

Baxter R. W., 1949. Some pteridosperm stems and fructifications with particular reference to the Medullosae. Ann. Mo. Bot. Gard. vol. 36, pp. 287—352. Bell W. A., 1938. Fossil Flora of Sydney Coalfield. Nova Scotia, Canada Departement of Mines and Resourge, Geol. Surv., Memoiré 215. Benson M., 1904. Telangium Scott., a new species of Telangium (Calymmatotheca) showing structure. Ann. Bot. vol. 18, pp. 161—177. — 1914. Sphaerostoma ovale (Conostoma ovale et intermedium Williamson), a Lower Carboniferous ovule from Pettycur, Fifeshire, Scotland, Trans. Roy. Soc. Edinb. vol. 50, pp. 1—15. — 1935. The fructification Calathiops berhardtii, n. sp. Ann. Bot. vol. 49, pp. 155—160. Berger R., 1848. De fructibus et seminibus ex formatione lithanthracum. p. 1—30. Bertrand P., 1913. Les fructifications de Neuropteroides recueillies dans le terrain houiller du Nord de la France. Soc. Geol. Nord Annales, tome 42, pp. 113—144. — 1930. Bassin houiller de la Sarre et de la Lorraine, I, Flore fossile, fasc. I., Neuropteridées, Etudes des Gîtes Minéraux de la France. — 1932. Bassin houiller de la Sarre et de la Lorraine I, Flore fossile, fasc. 2, Alethopteroidées, Etudes des Gîtes Minéraux de la France. Brongniart A., 1822. Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles en general, et sur ceux des terrains de sédiment supérieur en particulier. Mém. Mus. hist. natur. tome VIII, pp. 203—348. — 1828—1937. Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques, t. I, 1828, t. II, 1837. — 1849. Tableau des genres de végétaux fossiles consideres sous le point de vue de leur classification botanique et de leur distribution geologique. Dictionnaire univ. histoire nat., t. 13, pp. 1—127. — 1881, Recherches sur les graines fossiles silicifiées. Brown R. W., 1952. Plantas Triassicas do sul Brazil. Dept. Nat. da Prod. Mineral. Notca Prelim e Estudos, № 54, pp. 1—7. Bunbury Ch., 1847. On fossil plants from the coal formation of Cape Breton. Quart. Journ., 111, p. 427. Bureau M. E., 1913—1914. Bassin de la basse Loire. Fas. II. Description des flores fossiles. Etudes de Gîtes Minéraux de la France. Atlas — 1913, texte — 1914.

Carpentier A., 1924. Sur les fructifications des Pteridospermées C. R. Acad. Sci Paris, v. 179, pp. 570—572. Corsin P., 1932. Bassin houiller de la Sarre et de la Lorraine. I Flore fossile, fasc. 3, Mariopteridées, Etudes des Gîtes Minéraux de la France. Cotta C. B., 1832. Die Dendrolithen in Beziehung auf ihren inneren Bau. Crookall R., 1930. Crossotheca and Lyginopteris Oldhamia. Ann. Bot. vol. 44, pp. 621—637. Dawson J., 1860. On an undescribed fossil fern from the Lower Coal-Measures of Nova Scotia. Quart.

- Journ. Geol. Soc., vol. 17, p. 5.—1882. The Fossil Plants of the Erian (Devonian) and Upper Silurian Formations of Canada, Pt. 2, Rep. Geol. Surv. Canada, pp. 95—142. Delevoryas T., 1955. The Medullosae-structure and relationships. *Palaontographica*. Bd. 97, Abt. B, Lief. 3—6, 8, 114—167. Doubinger J. et Vetter P., 1950. Description d'une nouvelle espèce d'*Odontopteris*—*O. Bourranensis*. *Soc. Géol. du Nord annales*, t. LXX, p. 161—173.
- Eichwald E., 1860—1868. *Lethaea Rossica* on palaeontologie de la Russie; t. I, 1860; t. II, 1865—1868; t. III, 1863; Atlas 1859—1868. Emberger L., 1944. Les plants fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants (Éléments de paléobotanique et la morphologie comparée). Engler A. und Prantl K., 1900. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Teil I. Ettingshausen C., 1854. Die Steinkohlenflora von Radnitz in Böhmen. *Abh. K. K. Geol. Reichsanstalt*. Bd. 2, Abth. 3, No 3, pp. 1—74.
- Feistmantel O., 1879—1881. The fossil flora of the Gondwana System, v. 3. Pt. I, The fossil flora of the Talchir-Karcharbaribeds. *Palaont. Indica*, ser. XII, p. 1—48, 1880—1881, vol. 3, Pt. 2—3. The flora of Damuda—Panchet divisions. *Palaont. Indica*. Florin R., 1937. On the morphology of pollen-grains in some paleozoic Pteridosperms. *Svensk. Bot. Tidskr.* 31: 305—338. Frenquelli J., 1943. Resena critica de los géneras atribuides a la «Serie de Thinnfeldia». *Rev. Museo la Plata*, n. s., t. 2. *Palaontologia*, N 12, pp. 225—342.—1944. Las especies del genero *Zuberia* en la Argentina. *Anal. Museo la Plata*, n. s., t. 2, *Palaontologia*, B, pp. 1—30.
- Geinitz H. B., 1863. Über zwei neue dyadische Pflanzen. *Neues Jahrb*, crp. 525—530. Goepfert H. R., 1836. Die fossilen Farnkräuter (Systema filicum fossilium). *Nova Acta Acad. Caesar. Leop.—Carol*. Bd. 17.—1852. Fossil Flora des Übergangsgebirges, *Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol*. v. XIV, pp. 1—299. Goldring W., 1924. The Upper Devonian forest of seed ferns in eastern New York. *N. Y. State Mus. Bull.* vol. 251, pp. 50—72. Gordon W. T., 1938. On *Tetrastichia bupatides*: a Carboniferous pteridosperm from East Lothian. *Trans. Roy. Soc. (Edinburgh)*, v. 59, pp. 351—370. Gothan W., 1912. Über die Gattung *Thinnfeldia* Ettingshausen. *Abh. naturh. Ges.* Bd. 19, s. 67—80.—1913. Die Oberschlesische Steinkohlenflora, t. 1, Farne und farnähnliche Gewächse (Cycadofilices bzw. Pteridospermen). *Abhandl. d. Preuss. Geol. Landesanst.* Neue Folge, H. 75—1926. Cycadofilices. In Engler-Prantl. *Natürliche Pflanzenfam.* 2, Aufl. Bd. 13.—1927. VII, Gondwanapflanzen aus der Sierra de Los Llanos und benachbarten Gebieten. *Anh. Senkenbergischer Naturforsch. Ges.*, Bd. XXXIX, H. 3.—1929—1931. Die Steinkohlenflora der westlichen paraliischen Carbonreviere Deutschlands. Arbeit. aus dem Institut für Paläobotanik und Petrographie der Brennsteine, Bd. I, H. 1, 1929; Bd. I, H. 2, 1931, Gothan W. in Gürich, 1923. Leitfossilien. Ein Hilfsbuch zum Bestimmen von Versteinerungen bei geologischen Arbeiten in der Sammlung und im Felde. 111 Lief. Karbon und Perm—Pflanzen von W. Gothan W., H. Weyland, 1954. *Lehrbuch der Paläobotanik*, Akademie Verlag. Grand'Eury F. Cyrille, 1904. Sur les graines des Néuropterides. *C. R. Akad. Sci*, t. 139, pp. 782—786.—1905. Sur les graines des *Sphenopteris* etc. *C. R. Acad. Sci*. t. 141, p. 812.—1905. Sur les graines trouvées attachées an *Pecopteris Pluckenetii* Schlot. *C. R. Acad. Sci*. t. 140, p. 920.—1906. Sur les graines et inflorescences des *Callipteris*. *C. R. Acad. Sci*. t. 143, p. 664—667. Gutbier A., 1835. Abdrücke und Versteinerungen des Zweickauer Schwarzkohlegebirges und seiner Umgebungen.
- Halle T. G., 1927. *Palaeozoic Plants from Central Shansi*. *Palaeontologia Sinica*, ser. A., vol. II, Fasc. I.—1929. Some seedbearing pteridosperms from the Permian of China. *Kungl. Svenska Vet. Acad. Handl.* III, Bd. 6, pp. 5—24.—1931. Discussion on the Position of the Pteridosperms. *Rep. Proc. Vth. Internat. Bot. Congr.* Cambridge, 1930, p. 477.—1933. The structure of certain fossil spore-bearing organs believed to belong to pteridosperms. *Kgl. Svenska Vet. Acad. Handl.*, III, Bd. 12, p. 1—103. Hall S. W., 1952. The phloem of *Heterangium americanum*, *Amer. Midland Naturalist*. v. 47, pp. 763—768. Harris T. M., 1932a. Fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt. 2, *Medd. om Gronland*, Bd. 85, N 3, pp. 58—70.—1932b. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland, Part 2; Description of seed plants insertae sedis together with a discussion of certain cycadophyte cuticles, *Medd. om Gronland* Bd. 85, N 3, pp. 1—112.—1933. A new member of the Caytoniales. *New. Phytologist* V. XXXII, pp. 97—114.—1937. The fossil flora of Scoresby Sound East Greenland. Pt. 5; Stratigraphic relations of the Plant beds. *Medd., om Gronland*. Bd. 112, N 2, pp. 1—111.—1940. On *Caytonia* Thomas. *Ann. Bot.* V. 4, pp. 713—754.—1941, *Caytonanthus*, the microsporophyll of *Caytonia*. *Ann. Bot. (N. S.)*, N 5, pp. 47—58.—1951. The relationships of the Caytoniales. *Phytomorphology*, V. 1, pp. 29—39. Havlena V., 1951. *Novy druh rodu Alethopteris* Stbg. znyřanské serie. *Sbornik Ustředniho Ústavu Geologickeho*, Svazek XVIII, Praha.—1953. *Neuropteridy Českého karbonu a permu*. *Neuropterides excl. Mixoneurae*, div. auct. *Nakladatelství Československe Akademie Ved*. Praha.
- Jongmans W. J., 1930. On the fructification of *Sphenopteris hoeninghausi* and its relations with *Lyginodendron Oldhamium* and *Crossotheca schatzlensis*: *Geol. Bur. voorhet Neder landsche Mijnebeid Heerlin*. Jaarv., pp. 77—81.—1939. Die Kohlenbecken des Karbons und Perm im USSR und Ost-Asien. *Geol. Bureau voor het Mijnebeid te Heerlin Saarverslag over 1934—1937*.—1952. The female fructification of *Sphenopteris hoeninghausi* and the (supposed) relation of this species with *Crossotheca*. *The Palaebotanist*, v. 1, pp. 267—276. Jongmans W. et Dijkstra S. J., 1960. *Fossilium Catalogus*. II: *Plantae*, ed. W. Jongmans, pars 44. *Filicales, Pteridospermae, Cycadales*. (Publ. by W. Junk, the Hague, December 1960). Johnson T., 1911. *Archaeopteris a pteridosperm?* *Sci. Proc. Roy. Dublin. Soc. (N. S.)*, t. 13, pp. 114—136, 1911.—1917. *Spermolithus devonicus*, gen. et sp. nov., and other Pteridosperms from the Upper Devonian beds at Kiltoran. *County Kilkenny: Royal Soc. Dublin Sci. Proc.* v. 15, p. 245—254. Jones O. A. et Jersey N. S., 1947. *Flora of the Ipswich. Coal Measures Univ. Queensland Paper, Dept. Geol.* vol. 3 (N. S.) pp. 1—88.
- Kidston R., 1884. On the fructification of *Zeilleria* (*Sphenopteris*) *delicatula* Sternb. sp. *Geol. Soc. London Quart. Journ.*, vol. 40, pp. 590—598.—1904. On the fructification of *Neuropteris heterophylla* Brongn. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, vol. 197. Ser. B. pp. 1—5.—1906. On the microsporangia of the Pteridospermae, with remarks on their relationships to existing groups. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* vol. 198, Ser. B. pp. 413—445.—1911. Les végétaux houillers recueillis dans le Hainaut Belge etc *Mém. Mus. Roy. d'Hist. nat. à Bruxelles*. Anée 1909, t. IV.—1923—1925. *Fossil Plants of the Carboniferous Rocks of Great Britain*. *Mem. Geol. Surv. Great. Britain, Paleontology*. v. 2, pt. 1—4, 1923, vol. 2, pt. 5, 1924, vol. 2, pt. 6, 1925.
- Long A. C., 1944. On the prothallus of *Lagenostoma ovoides* Will. *Ann. Bot. (N. S.)* vol. 8, pp. 105—117. Lonbiere A., 1930. Sur les graines et les feuilles stipales associées à *l'Odontopteris obtusa* Brgt. dans le

terrain carbonifère de Carmaux. Rev. gén. Botanique, t. 42, pp. 321—326.

McCoy F., 1874—1876. Prodrômus of the paleontology of Victoria; or figures and descriptions of Victorian organic remains: Geol. Surv. Victoria. decade I, p. 1—43, 1874; decade 2, p. 1—37, 1875; decade 4, p. 1—32, 1876.—1874. On the fossil botany and zoology of the rocks associated with the coal of Australia: Annals and Mag. Nat. History, I st. ser, v. 20, pp. 145—157.

Nathorst A. G., 1908. Paläobot. Mitteil. 4 Über die Unterszchung Kutinisiertes fossiler Pflanzenteile. Kgl. Sv. Vet. Ac Handl. Bd. 43, N 6, p. 20.—1914. Nachfrage zur Paläozoischen Flora Spitzbergens—Zur fossilen Flora der Polarländer. J. Němejc F., 1950. The natural systematic of plants in the light of the present palaeontological documents. Sbornik Národního musea v Praze. vol. VI b (1950) No 3. Geol. et Paleont. N 2, pp. 3—83.

Oldham R. D. 1896. On a Plante of Glossopteris with part of the rhizome attached, and on the structure of Vertebraris Rec. Geol. Surv. of India, vol. XXX, pp. 45—50. Oliver F. W. and Scott D. H., 1903. On Lagenostoma Lomaxi, the seed of Lyginodendron. Proc. Roy. Soc. Lond., vol. 71 B, pp. 477—481.—1904. On the Structure of the Palaeozoic Seed Lagenostoma Lomaxi with a statement of the evidence upon which it is referred to Lyginodendron. Phill. Trans. Roy. Soc. Lond. vol. 197 B, pp. 193—247.

Pant D. D., 1958. The structure of some leaves and fructifications of the Glossopteras flora of Tanganyika. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., vol. III, 4, pp. 127—175. Patteisky K., 1929. Die Geologie und Fossilführung der mährisch-schleschen Dachschiefer und Granwa-kenformation. Troppau. Plumstead E. P., 1952. Discription of two new genera and six new species of fructifications borne on Glossopteris leaves. Trans Geol. Soc. S. Africa, vol. 55, pp. 281—328.—1956. On Ottokaria, the fructification of Gangamopteris. Trans. Geol. Soc. S. Africa, v. 59, pp. 211—236.—1956. Bisexual fructifications on Glossopteris leaves from South Africa. Palaeontogr. vol. 100, Abt. B, hief. 1—3, pp. 1—25. Potonie H., 1892—1893. Über einige Carbonfarne. Jahrb. d. k. Preuss. Geol. Landesant. u. Bergakad. zu Berlin, I Teil, 1892; II Teil, 1892; III Teil, 1893a; IV Teil, 1893b.—1899. Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie mit besonderer Rücksicht auf die Bedürfnisse des Geologen.—1902. Über die fossilen Filicales im Allgemeinen etc. in Engler et Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil I. Abt. 4.—1903—1913. Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzenreste. Herausgegeben von d. k. Preuss. Geol. Landanst. u. Bergakademia, Lief. I—IX. Potonie R., 1954. Stellung der paläozoischen Sporengattungen im natürlichen System. Paläontologische Zeitschrift. Stuttgart. Bd. 28, I. 1—214. Potonie H., Gothan W., 1921. Lehrbuch der Paläobotanik.

Ralli Q., 1933. Le bassin houiller d'Héraclée et la flore du culm et du houiller moyen. Remy W., 1953. Reticulopteris («Linopteris») Odontopteroides n. sp. und die dazugehörige Fructification. Geologie, Jahrgang 2, N 2, Seiten 97—164. Remy W., 1953. Beiträge zur Kenntnis der Rotliegendflora Thüringens. Teil II, Fructifikationen. Sitzungsber. Deutsch. Acad. Wiss. Berlin. Kl. Math. und Allgem. Naturwiss. B. 3, s. 1—20.—1953. Untersuchungen über einige Fructifikationen von Farnen und Pteridospermen aus dem Mitteleuropäischen Karbon und Perm. Abh. Deutsch. Acad. Wiss. zu Berlin Kl. Math. und Allg. Naturwiss. B. 2, s. 5—58.—1954. Monosaccate Pteridospermenpollen aus dem Karbon und Perm sowie eine allgemeine Betrachtung der paläozoischen Pollen mit Luftsack. Palaeontol. Zeitschr. B. 28 (3/4), s. 140—144.—1954. Die Systematik der Pteridospermen unter Berücksichtigung ihrer Pollen.

Geologie, Jahrg. 3, Hft. 3, s. 312—323. Berlin. Remy B., 1955. Einige Grundzüge der Entwicklung von Pflanzen mit pteridospermen Merkmalen im Laufe der Erdgeschichte. Abhandl. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin. Kl. Chem. Geol. und Biol. N 2, s. 8—17. Renault B., 1883. Course de botanique fossile, vol. III, p. 159.—1893—1896. Bassin houiller et permian d'Autun et d'Epinac. Fasc. IV, Flore fossile, II partie. Études des Gîtes Minéraux de la France, Texte, 1896, Atlas 1893. Renault B. et Zeiller R., 1888. Études sur le terrain houiller de Commeny. Livre deuxième. Flore fossile, I partie par Zeiller, II partie par Renault.

Schenk A., 1883. Pflanzen aus der Steinkohlenformation, Sn V. Richthofen: China, Bd. 4, p. 238. Schimper W. P., 1869. Traité de paléontologie végétale, t. I, p. 572. Schlothheim E. F., 1820. Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerter und fossiler Überreste des Tier—und Pflanzenreichs der Vorwelt erläutert. Abt. II, Das Pflanzenreich. Gotha. Schmalhausen J., 1877. Ein fernerer Beitrag zur Kenntniss der Ursstufe Ost-Sibirians. Bull. Acad. Imp. Sci. Spt., t. X, N 4, s. 733—756. 1878.—1883. Pflanzenpaläontologische Beiträge I. Nachträge zur Jura-Flora des Kohlenbassins v. Kusnezsk am Altai. II. Pflanzenreste aus der nord-westl. Mongolei. Bull. Acad. Imp. Sci. Spt., t. XI, Liv. 5, S. 545—563. Schopf J. M., 1939. Medullosa distelica, a new species of the Anglica group of Medullosa. Amer. Jour. Bot. vol. 26, pp. 196—207.—1948. Pteridosperm male fructifications: American species of Dolerotheca, with notes regarding certain allied forms. Jour. Paleont. v. 22, p. 681—724. Scott D. H., 1899. On the structure and affinities of fossil plants from the Palaeozoic rocks. III. On Medullosa anglica a new representative of the Cycadofilicales. Royal Soc. London Phil. Trans. vol. 191. B. pp. 81—126.—1906. On Sutcliffia insignis, a new type of Medullosaceae from the Lower Coal Measures. Trans. Linn. Soc. Lond. v. 7; pp. 45—68.—1913. On Medullosa pusilla. Proc. Roy. Soc. Lond. vol. 87 B. pp. 221—223.—1923. Studies in Fossil Botany, Third Edition. vol. II, Spermophyta. pp. 2—242. Scott D. H. and Maslen A. J., 1907. The structure of the Paleozoic seeds Trigonocarpus Parkinsoni Brongniart, and Trigonocarpus Olivieri, sp. nov., I, Ann. Bot. v. 21, pp. 89—134. Sen J., 1955. A Glossopteris leaving sori-like structures. Nature, vol. 176, pp. 742—743.—1955. On some fructifications borne on Glossopteris leaves. Bot. Not. (Lund), vol. 108, pp. 244—252. Seward A. C., 1910—1917. Fossil Plants. A Text-Book. vol. II, 1910. vol. III, 1917. Steidtmann N. E., 1944. The anatomy and affinities of Medullosa Noei Steidtmann, and associated foliage, roots and seeds. Contrib. Univ. Michigan Contrib. Mus. Paleont., vol. VI, pp. 131—166. Sternberg K., 1820—1838. Versuch einer Geognostischen-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Sterzel J. T., 1886. Neue Beitrag zur Kenntniss von Dicksonites Pluckenettii Brongn. sp. Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Gesellsch., Bd. XXXVIII. Stewart W. N. and Delevoryas T., 1956. The medullosan pteridosperms. Bot. Rev. v. 22 (1), pp. 45—80. Stockmans F., 1933. Les Neuropteridées des bassins houillers Belges, II pt. Mem. Mus. Roy. d'Hist. natur. de Belgique, Mem. N 57, Bruxelles. Stur D., 1877. Die Culm Flora der Ostrauer und Waldenburger Schichten, Abhandl. d. k. k. Geol. Reichsanst. Bd. VIII, H. 2.—1885—1887. Die Carbonflora der Schatzlarer Schichten Ibidem, Bd. XI, Abt. I, 1885; Bd. XI, Abt. II, 1887.

Thomas H. H., 1925. The Caytoniales, a new group of Angiospermous plants from the Jurassic rocks of Yorkshire. Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B, vol. 213, pp. 299—363.—1933. On some pteridospermous plants from the Mesozoic rocks of South Africa. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B., vol. 222, pp. 193—265.—

1954. The plant on which the genus *Pachypteris* was founded. *Svensk. bot. Tidskr.* vol. 48, pp. 316—324.—1955. Mesozoic pteridosperms. *Phytomorphology*, vol 5, N 2—3, pp. 177—185. Bot. School, Univer. Cambr.—1958. *Lidgettonia* a new type of fertile *Glossopteris*. *Bull. British Mus. Nat. History (Geology)*, III, pp. 179—189.

Walton U., 1953. An Introduction to the Study of fossil Plants. Weis Ch. E., 1870. Studien über Odontopteriden: *Zeitschr. Deutsch. Geol. Gesellsch.* Bd. 22. S. 893—898. White D., 1904. The Seeds of *Aneimites*. *Smithsonian Miscellaneous Collection*, vol. XXVII. P. 322.—1929. Flora of the Hermit shale Grand Canyon, Arizona, *Carnegie Inst. Washington*, N 405. Williamson W. C., 1873. On the Organisation of the fossil plants of the Coal Measures, VI, 1872, *Philos. Transact. Roy Soc.* vol. 162. Wolkom A. B., 1917. Mesozoic floras of Queensland, I, *Queensland Geol. Surv. Pub.* N 259, pp. 1—48.—1925. Fossil plants from the Narrabeen Stage of the Haw-

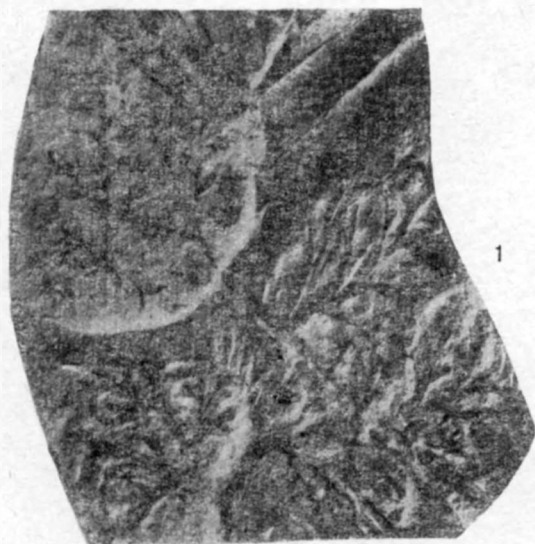
kesbury Series. *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales*, v. 50, pp. 214—224.

Zeiller R., 1880. Végétaux fossiles du terrain houiller de la France. Extrait du tome IV de l'explication de la carte géologique de la France.—1886—1888. *Études des Gîtes Minéraux de la France. Bassin houiller de Valenciennes. Description de la flore fossile*, Atlas 1886, Text 1888.—1890. *Études des Gîtes Minéraux de la France. Bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac*, pt. I.—1892. *Études des Gîtes Minéraux de la France. Bassin houiller et permien de Brive. Fasc. II, Flore fossile*.—1896. The reference of the genus *Vertebraria*. *Transl. from Compt. Rendus*, t. CXXII, p. 744. *Record Geol. Surv. of India*, vol. XXX, pp. 43—44.—1900. *Éléments de paleobotanique*. Paris.—1906. *Études des Gîtes Minéraux de la France. Bassin houiller et permien de Blanzky et du Creusot. Fasc. II, Flore fossile, Texte et Atlas*.

ТАБЛИЦЫ ИЗОБРАЖЕНИЙ
И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

ТАБЛИЦА I

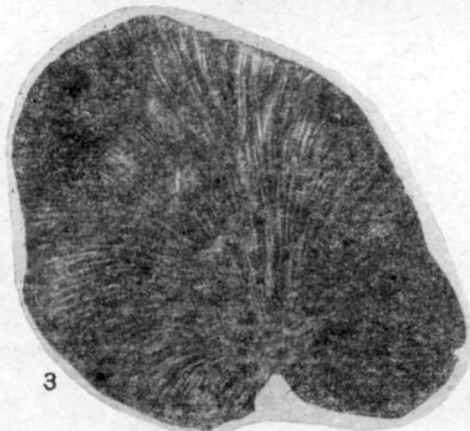
- Фиг. 1. *Zeilleria frenzii* (Stur) Kidst., $\times 2$.
Часть листа и фрагменты перьев предпоследнего порядка.
Зона *Linopteris obliqua* (Bell, 1938).
- Фиг. 2. *Callipteridium pteridium* (Schloth.) Zeiller;
Часть листа. В. карбон, стефанский ярус. Франция (Renault
et Zeiller, 1888).
- Фиг. 3. *Cyclopteris orbicularis* Brongn.
Афлебия *Neuropteris heterophylla* Brongn. Ср. карбон.
Донбасс.
- Фиг. 4. *Lonchopteris briceii* Brongn., $\times 1/2$.
Перья предпоследнего порядка. Ср. карбон, вестфальский
ярус. Франция (Renault et Zeiller, 1888).
- Фиг. 5. *Antevsia zeilleri* Nathorst, $\times 2$.
Верхняя часть микроспорофилла. Рэт. В. Гренландия
(Harris, 1932).
- Фиг. 6. *Aleopteris serlii* (Brongn.) Goerr., $\times 1$.
Часть пера предпоследнего порядка. Ср. карбон. Донбасс.
- Фиг. 7. *Rhodea hochstetteri* Stur.
Часть листа. Н. карбон, турнейский ярус. Львовско-Брест-
ская впадина, Лобачевский район (колл. Е. О. Новик и
Т. А. Ищенко).



1



2



3



4



5



6



7

ТАБЛИЦА II

Фиг. 1. *Iniopteris sibirica* Z al.

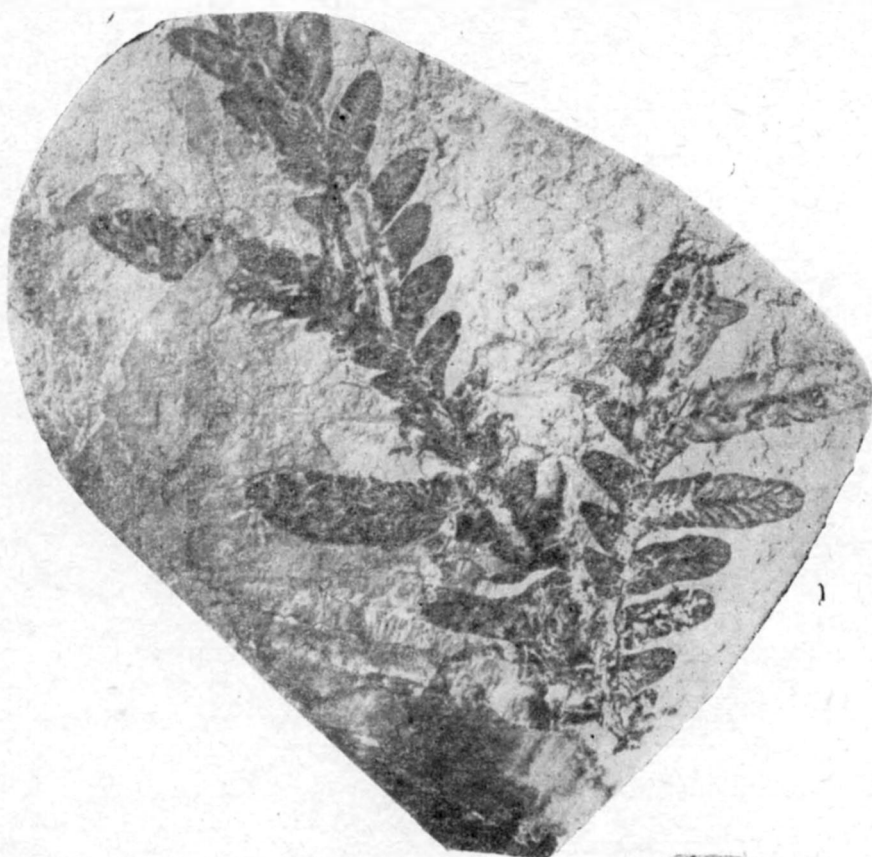
Лист. В. пермь, кольчугинская серия. Кузбасс (Залесский, 1918).



ТАБЛИЦА III

Фиг. 1—3. *Madygenopteris irregularis* Sixtel

Части дихотомически разделенных перьев (фиг. 1—
типичный экземпляр). В. пермь. Мадыгенская площадь
в Южн. Фергане (Сикстель, 1956).



1



2

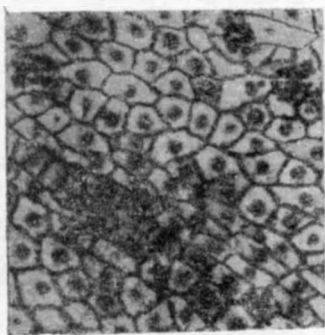


3

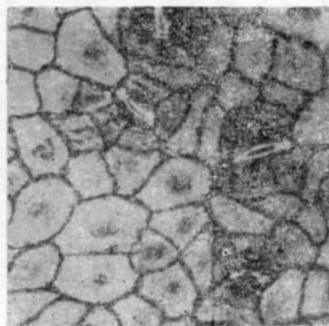
ТАБЛИЦА IV

- Фиг. 1. *Thinnfeldia rhomboidalis* E t t., $\times 100$.
Участок верхней эпидермы с устьицами и клетками над жилкой. Рэт. Богословское месторождение, Вост. Урал (колл. В. П. Владимирович).
- Фиг. 2. *Thinnfeldia rhomboidalis* E t t., $\times 200$.
Нижняя эпидерма с устьицами. Рэт. Богословское месторождение, Вост. Урал (колл. В. П. Владимирович).
- Фиг. 3. *Furcula uralica* P r y n., $\times 30$.
Участок верхней эпидермы. Рэт. Богословское месторождение, Вост. Урал (колл. В. П. Владимирович).
- Фиг. 4. *Furcula uralica* P r y n., $\times 50$.
Участок верхней эпидермы. Рэт. Богословское месторождение, Вост. Урал (колл. В. П. Владимирович).
- Фиг. 5. *Furcula uralica* P r y n., $\times 250$.
Участок нижней эпидермы с устьицами. Рэт. Богословское месторождение, Вост. Урал (колл. В. П. Владимирович).
- Фиг. 6. *Furcula uralica* P r y n.
Неполный лист. Рэт. Богословское месторождение, Вост. Урал (колл. В. Д. Принады).
- Фиг. 7—9. *Trigonocarpus noeggerathii* S t e r n b.
Отпечатки семезачатков. Ср. карбон. Донбасс.
- Фиг. 10. *Rhabdocarpus tomiensis* Z a l.
Семезачатки *Neuropteris* (?) B r o n g n. Ср. и в. карбон, мазуровская свита. Кузбасс (Нейбург, 1948).
- Фиг. 11. *Hexagonocarpus acutus* N o v i k.
Отпечаток семезачатка. Ср. карбон. Донбасс (колл. Е. О. Новик).
- Фиг. 12. *Neuropterocarpus kidstonii* (A r b e r) S e w a r d
Отпечаток семезачатка. Ср. карбон. Донбасс (колл. Е. О. Новик).
- Фиг. 13. *Cyclosperrnum ovatum* N o v i k
Отпечаток семезачатка. Ср. карбон. Донбасс (колл. Е. О. Новик).
- Фиг. 14. *Tetragonocarpus palibinii* N o v i k
Отпечаток семезачатка. Ср. карбон. Донбасс (колл. Е. О. Новик).

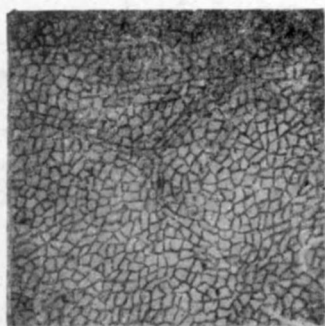
Таблица IV



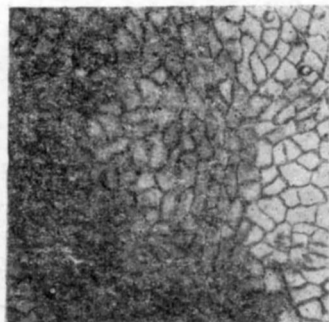
1



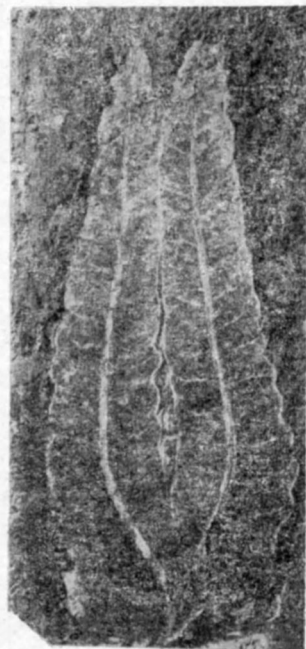
2



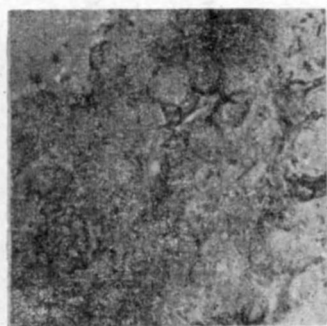
3



4



6



5



7



8



9



11



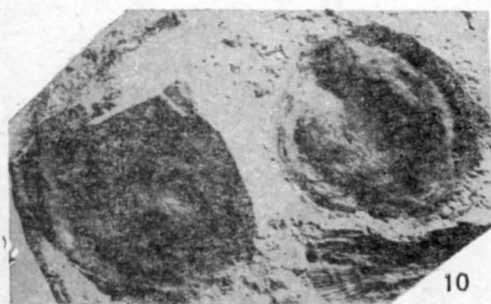
12



13



14



10

ПОДКЛАСС PHYLLOSPERMIDAE (CYCADOPHYTA)

ПОРЯДОК 1. BENNETTITALES (CYCADEOIDEALES)¹

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Древесные растения с перистыми или цельными листьями. Стенки клеток эпидермы извилистые, устьица сложногубые (синдето-хейльные). Стробилы пазушные, обычно обо-еполюе, реже однополюе, состоящие из покрово-листников («околоцветника»), микроспорофил-лов — часто перистых, и сильно редуцирован-ных мегаспорофиллов с одним верхушечным семезачатком. Мегаспорофиллы чередуются с межсеменными чешуями, расширенные окон-чания которых защищают семезачатки, об-разуя род панциря. Микроспорангии сроснены в синангии.

В. карбон (?) — в. мел.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Окаменелые боченкообразные стволы неко-торых беннеттитовых уже давно привлекали к себе внимание, свидетельством чего явля-ется находка в 1867 г. такого ствола на этрусской могиле в Италии, существующей уже около 4000 лет. Позднее подобный ствол был описан под именем *Cycadeoidea etrusca* Carpell. Первые окаменелые стволы беннет-

титовых были описаны в 1825 г. под назва-нием *Bucklandia Presl* из н. меловых (вельд-ских) отложений Англии. Вскоре Баклэндом (*Buckland, 1828*) был выделен род *Cycadeoi-dea*. В 1835 г. Линдли и Хаттон описали отпе-чатки листьев, сходные с листьями современ-ной *Zamia*, позднее получившие название *Zamites* и, как потом оказалось, принадлежав-шие беннеттитовым.

Вильямсону (*Williamson, 1870*) путем изуче-ния остатков отдельных частей (стволов, стробилов, листьев) удалось реконструировать целое растение *Zamites gigas* (*Lindl. et Hutt. Morris*, несколько позднее (*Carruthers, 1870*) ставшее типом рода *Williamsonia* *Carruth.* Примерно в это же время Карру-зерс (*Carruthers, 1867*) впервые изучил анато-мическое строение ствола беннеттита из н. мела о-ва Уайта (Англия), описав этот ствол под названием *Bennettites gibsonianus* *Carruth.* Последующее изучение показало, что стволы, описанные ранее под родовым названием *Cycadeoidea*, не отличаются сколько-нибудь существенными чертами от *Bennettites*. Поэтому, по правилу приоритета, следует принять более раннее наименование *Cycadeoidea*, данное Баклэндом. Вместе с тем для всего порядка мы оставляем наименова-ние *Bennettiales*, широко вошедшее в лите-ратуру, от которого вряд ли следует отказы-ваться, хотя против этого возражают некото-рые палеоботаники, предлагающие порядок именовать *Cycadeoideales*. В новейшем курсе палеоботаники Эндрюса (*Andrews, 1961*) также сохранено название *Bennettiales*.

Исследования Каррузерса впервые познако-мили нас с внутренним строением беннеттито-вых и их стробилов, поскольку до этого был

¹ Составили В. А. Вахрамеев (общую часть, кроме описания древесины и пыльцы, и описание *Cycadeoidea* и *Wielandiella*), Н. А. Болховитина (описание пыльцы), Н. Д. Василевская (*Anotozamites, Dictyozamites, Pseudocycas, Tyrmiа* и *Zamites*), В. А. Самылина (*Jacutiella* и *Nilssoniopteris*), И. Н. Сребродольская (*Pterophyllum*), А. И. Турутанова-Кегова (*Otozamites, Ptilophyllum, Williamsonia, Williamioniella*) и А. А. Яценко-Хмелевский (*Sahnioxylon* и описание древесины в общей части).

известен лишь внешний облик окаменелых стволов, а строение их оставалось неизученным. Особенно богатый материал для познания беннеттитовых дала С. Америка (особенно США), на территории которой во второй половине XIX в. среди нижнемеловых и верхнеюрских отложений были сделаны многочисленные находки окаменелых стволов (штаты Мериленд, Южн. Дакота, Уайоминг, а также Мексика). Особенно большое количество стволов (до 1000 экземпляров), относящихся к 29 видам, было найдено в Черных Холмах (Южн. Дакота).

Исследования этих материалов проводились Макбрайдом (MacBride, 1893, 1894), Уордом (Ward, 1894, 1900 и др.), а позднее Уиландом (Wieland, 1899, 1906, 1908, 1916 и др.). Последний изучил анатомическое строение стволов путем изготовления тонких срезов, познакомил нас со строением стробил («цветков») беннеттитовых и дал их реконструкцию. Особой известностью пользуется реконструкция *Cycadeoidea dacotensis* (MacBride) Ward. Из рэт-лейасовых отложений Южн. Швеции Натгорстом (Nathorst, 1909) был описан третий род беннеттитовых, названный им в честь Уиланда — *Wielandiella* и дана его реконструкция. В отличие от *Cycadeoidea*, *Wielandiella* обладала тонким ветвящимся стволом, являясь, скорее, кустарником, чем настоящим деревом.

В 1915 г. Томас (Thomas) описал из среднеюрских отложений Йоркшира под названием *Williamsoniella* еще один род беннеттитовых с тонким ветвящимся стволом. На сделанной им реконструкции *Williamsoniella* стробилы сидели на длинных ножках в развилках стебля; однако позднее было показано, что в действительности стробилы имели пазушное положение.

Различение листьев беннеттитовых от листьев цикадовых стало возможным благодаря изучению эпидермы и особенно строения устьичного аппарата. Как оказалось, беннеттитовые обладали клетками эпидермы с извилистыми стенками и синдетохейльным (сложногубным) типом строения устьиц, тогда как цикадовые обладают эпидермой обычно с прямыми стенками и гаплохейльным типом строения устьичного аппарата. Начало этим исследованиям положил Натгорст (Nathorst, 1902, 1909), позднее они получили широкое развитие в работах Томаса, Флорина и Харриса. В последнее время Харрис (Harris, 1954), изучив кутикулярное строение ископаемых семян, показал, что семена беннеттитов и цикадовых также резко отличаются друг от друга.

На территории СССР стволов *Cycadeoidea* пока не было найдено. Единственное описание *Cycadeoidea* в советской литературе (Нейбург, 1932) касается окаменелого ствола, доставленного из Юго-Восточной Монголии. Сравнительно редки и находки репродуктивных органов беннеттитов. Недавно А. И. Турутановой-Кетовой (1963) завершена монографическая обработка всех находимых в СССР стробил *Williamsoniaceae*.

Листовые отпечатки филлоспермид (цикадофитов), в том числе и принадлежащие беннеттитовым, изучали многие русские и советские палеоботаники, но, как правило, без специального исследования эпидермы. В. Д. Принада описал много новых видов цикадоподобных листьев, особенно из нижнемеловых отложений Дальнего Востока (Буря и Приморье), установив и новые роды (*Heilungia*, *Tyrnia*, *Bureja* и др.). А. И. Турутанова-Кетова изучала листовые отпечатки, главным образом, из юрских отложений Средней Азии и, прежде всего, из верхнеюрских отложений Каратау. В. А. Самылина (1956), применив кутикулярный метод к изучению листьев цикадофитов из нижнемеловых отложений Алдана, установила новый род *Jacutiella* и впервые для территории Советского Союза обнаружила присутствие представителей родов *Nilssoniopteris* и *Doratophyllum*.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И МОРФОЛОГИЯ

По своему внешнему виду беннеттитовые довольно отчетливо распадаются на две группы. Одна из них, обнимающая сем. *Cycadeoideaceae*, обладала толстыми приземистыми столбообразными или боченкообразными стволами, наиболее мелкие из которых не превышали в высоту 30—40 см. Снаружи стволы были плотно прикрыты панцирями из оснований черешков опавших листьев, в пазухах которых располагались обоеполые стробилы («цветки»). Верхушка ствола увенчивалась пучком крупных перистых листьев. По своему внешнему облику они походили на представителей современных *Cycadales*. Другая группа, выделенная в сем. *Williamsoniaceae*, обладала относительно тонкими разветвленными стволами. Некоторые представители этой группы (*Wielandiella*) имели вид кустарников.

Несмотря на значительное количество описанных ископаемых стволов, с большим или меньшим основанием относимых к беннеттитовым, наши сведения о строении древесины этой группы довольно отрывочны. Проводя-

щая система стебля представляла эндархную эвстелу. Как и у современных *Cusadales*, древесина большинства беннеттитовых отнюдь не составляла основной массы ствола и ограничивалась относительно узким кольцом между обширной сердцевинной с многочисленными слизевыми каналами и еще более широкой корой. Зональность древесины большей частью не выражена, хотя у некоторых беннеттитовых были отмечены вполне отчетливые годовичные кольца. Древесина характеризуется наличием лестничных трахеид, наряду с которыми у некоторых форм встречаются также и точечные трахеиды с округлыми, преимущественно одиночными порами, расположенными в один-два ряда. Сердцевинные лучи преимущественно узкие, одно-двурядные, реже больше, в перимедулярной части сильно расширяющиеся. Листовые следы простые, в разрезе подковообразной формы с выпуклой стороной, обращенной кнаружи. В отличие от цикадовых, листовый след непосредственно направляется от стелы в лист, не огибая половину окружности ствола.

В последнее время были опубликованы данные, позволяющие сблизить с беннеттитовыми также и группу ископаемых древесин, известную под формальным наименованием *Sahnioxylon* Bose et Sah (*Homoxylon* Sahni), которую ранее относили к двудольным.

Беннеттитовые обладали преимущественно кожистыми, цельными или простоперистыми листьями, обычно удлиненно-ланцетной формы. Длина их колебалась от 0,1—0,2 м до 0,5 м и более. Край листьев у большинства беннеттитовых был ровным. Перышки (чаще их называют сегментами) перистых листьев обладали овальной, ланцетной, линейной, а иногда и прямоугольной (*Anomozamites*) формой. Пластинка листа или отдельные перышки, в случае перисторассеченного листа, прикреплялись либо с верхней стороны стержня, закрывая его полностью или частично, либо к бокам стержня.

Жилкование цельных листьев имело перистый характер, боковые жилки простые или дихотомирующие, реже соединенные анастомозами. Жилкование перышек от параллельного до веерообразного, реже жилкование сетчатое (*Dictyozamites*). По типу своего внешнего строения (форма, жилкование) листья беннеттитовых неотличимы от листьев настоящих цикадовых, что повлекло за собой создание искусственной группы *Cusadophyta*, объединяющей листья беннеттитовых, цикадовых и даже некоторых птеридоспермов, имеющих единый внешний план строения. Однако изучение кутикулы показало, что строение клеток

эпидермы и устьиц у беннеттитовых и цикадовых различно. Исследование эпидермы, проведенное за последние годы, позволило установить истинное систематическое положение ряда формальных родов из группы *Cusadophyta*, причем некоторые из них оказались сборными (например, *Taeniopteris*).

Эпидерма листьев беннеттитовых обладает клетками с волнистыми стенками и синдето-

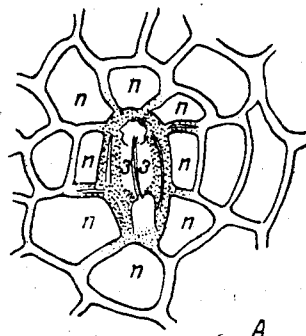


Рис. 1. Устьице *Pseudoctenis spectabilis* Harris, $\times 400$. А — вид сверху; Б — поперечный разрез через устьице; з — замыкающие клетки; н — побочные клетки с прямыми стенками. Рэт-лейас. Вост. Гренландия (Harris, 1932)

хейльным (сложногубым) типом устьиц (рис. 2). Эпидерма листьев настоящих цикадовых имеет клетки с прямыми стенками и гапложейльным типом устьиц (рис. 1). При образовании устьиц синдетохейльного типа материнская клетка делится дважды, образуя две побочные клетки. В результате третьего деления возникают замыкающие клетки. У некоторых беннеттитовых побочные клетки делятся еще раз. У гапложейльного типа материнская устьичная клетка непосредственно делится на две замыкающие. Побочными клетками у гапложейльного типа являются прилегающие к устьицу клетки эпидермы, возникшие независимо от ее материнской клетки.

Важным признаком беннеттитовых является также сильная кутикулизация наружной и спинной стенок замыкающих клеток устьиц

(см. рис. 2-Б). Менее устойчивыми признаками являются: 1) ориентация устьиц под прямым углом к жилкам; 2) расположение клеток эпидермы четкими рядами.

Органы размножения беннеттитовых представлены стробилами, расположенными на более или менее длинных ножках (сем. *Williamsoniaceae*) или глубоко сидячими между основаниями черешков (*Cycadeoideaceae*).

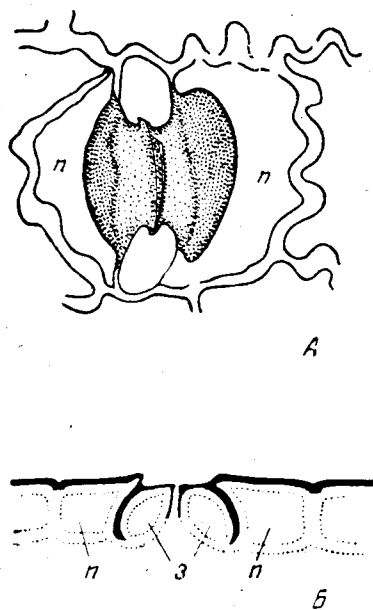


Рис. 2. Устьице *Pterophyllum subaequale* Harris, $\times 800$. А — вид сверху; Б — поперечный разрез через устьице; з — замыкающие клетки; n — побочные клетки с волнистыми стенками. Рэт-лейас. Вост. Гренландия (Harris, 1932)

Стробилы преимущественно обоеполые, реже однополые, по своему строению близко напоминающие цветки покрытосеменных, отчего их часто называют «цветками», а также применяют соответствующую терминологию для отдельных частей стробила («андроцей», «гинецей» и т. д.). Наиболее хорошо изучены обоеполые стробилы цикадеоидей. С наружной стороны стробил цикадеоидей был окружен спирально расположенными покроволистками (брактелями), защищавшими стробил, пока он находился в нераспустившемся состоянии. При созревании стробила покроволистки распускались, образуя подобие широкого околоцветника. Далее располагалось кольцо из восьми и более перистых микроспорофиллов, достигавших 10—12 см длины. Боковые перья несли два ряда микросинангиев, сидевших на

коротких ножках. Каждый синангий раскрывался продольной трещиной на две створки.

В центре стробила на выпуклом подушкообразном или коническом возвышении («цветоложе») располагались редуцированные мегаспорофиллы, несущие на концах по одному семезачатку (10,5—11 см в длину). Мегаспорофиллы чередовались с межсеменными булавовидными чешуями, расширенными на концах, служившими для защиты семезачатков и представлявшими, вероятно, стерильные мегаспорофиллы. Расширенные окончания межсеменных чешуй примыкали друг к другу, образуя панцирь. В месте соприкосновения трех смежных чешуй оставались небольшие отверстия, через которые высывались микропиллярные трубки семезачатков.

Благодаря «протандрии», т. е. более раннему созреванию микроспорофиллов, в руки исследователей стробилы цикадеоидей попадали либо с развитыми микроспорофиллами и еще несозревшими мегаспорофиллами, либо с созревшими мегаспорофиллами и уже опавшими микроспорофиллами.

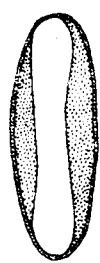
Представители сем. *Williamsoniaceae* обладали как обоеполыми (*Williamsoniella*), так и однополыми (*Wielandiella*) стробилами. Стробилы *Williamsonia* встречаются в ископаемом состоянии только с микро- или мегаспорофиллами. Не исключено, что подобная однополовость — результат протандрии, а в действительности стробилы виллиамсоний были обоеполыми.

Стробилы представителей сем. *Williamsoniaceae* обладали простыми, обычно ланцетными микроспорофиллами, сросшимися в той или иной степени в основании. На внутренней поверхности микроспорофиллов располагались в два ряда микросинангии. Семезачатки *Williamsoniaceae* обладали более короткими ножками по сравнению с семезачатками цикадеоидей.

Микроспоры (и, следовательно, пыльцевые зерна) беннеттитовых дистально однобороздные, в очертании веретеновидные, удлинненно-эллиптические, овальные, широкоовальные, угловатоовальные с тупыми или заостренными концами. Борозда протягивается от одного конца до другого. Края борозды чаще сомкнуты, борозды при этом не видны; если края в различной степени раздвинуты, то борозда бывает раскрыта по всей длине, с одного конца или на обоих концах. При этом на середине пыльцевого зерна края борозды смыкаются или перекрывают друг друга. У пыльцы некоторых видов по краям борозды имеются широкие темные утолщения, по-видимому складки, расширяющиеся в центральной

части зерна и суживающиеся к концам. Мембрана борозды обычно тоньше, более светлой окраски, чем эскина тела, гладкая или мелкозернистая. Эскина реже однослойная, тонкая, нежная, одноконтурная, чаще двух- или трехслойная, плотная или толстая, очерченная двумя линиями. Скульптура эскины у разных видов сильно варьирует. Она бывает гладкая, зернистая, мелкобугорчатая, мелкосетчатая, реже шиповатая, сетчато-ямчатая (рис. 3 и 4).

Пыльцевые зерна беннеттитовых по своему строению очень близки пыльце Cycadales



3

Рис. 3. Пыльца Bennettitales, $\times 400$. Апт. Московская область (колл. Н. А. Болховитиной)



4a

Рис. 4. Пыльца Bennettitales; a — общий вид, $\times 400$; б — строение поверхности эскины, $\times 800$. Н. юра. Виллюйская впадина, р. Кемпендэй (Болховитина, 1956)



4б

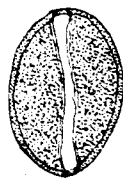
(рис. 5) и Ginkgoales (рис. 6) и в ряде случаев неотличимы. Поэтому пыльцевые зерна, имеющие признаки пыльцы всех трех порядков, были описаны С. Р. Самойлович (1953) как формальный род «*Ginkgocycadophytus*».

При сравнении пыльцевых зерен современных представителей Cycadales (*Cycas*, *Zamia*, *Encephalartos*) с пылью *Ginkgo* оказывается, что при свертывании пыльцевые зерна этих родов имеют округленные концы, тогда как пыльца Ginkgoales при свертывании обычно имеет заостренные концы. Палинологи пользуются этим отличием для разделения Ginkgoales и Cycadales. Однако этот признак недостаточно надежен, так как свертывание зерна зависит от степени его набухания. При сильном набухании дно борозды выпячивается, края ее сильно раздвигаются, и она становится овальной. При этом зерно приобретает почти округлую форму. При обезвоживании зерно свертывается, края борозды смыкаются или перекрывают друг друга. При этом концы пыльцевых зерен делаются острыми.

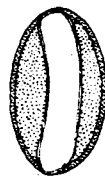
Точно такую же форму и характер борозды имеют пыльцевые зерна Bennettitales. Боль-

шинство из них несколько крупнее зерен Cycadales и Ginkgoales, широкоовальные, удлиненоовальные, иногда вытянутые с тупыми или острыми концами.

А. Натгорстом из пыльцевых мешков *Williamsonia* (?) *lignieri* Nathorst были извлечены пыльцевые зерна меньшего размера, неотличимые от пыльцевых зерен гинкговых и



5a



5б



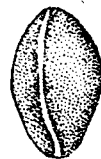
5в



5г

Рис. 5. Пыльца *Cycas*. Юра. Виллюйская впадина, р. Синяя (Болховитина, 1956)

цикадовых. Им же были изучены пыльцевые зерна еще нескольких беннеттитовых, извле-



6

Рис. 6. Пыльца гинкгового — *Ginkgo parva* S. (Naumova) Bolchov., $\times 400$. В. юра. Виллюйская впадина (Болховитина, 1956)

ченные непосредственно из пыльцевых мешков. Ввиду большого интереса мы приведем здесь их краткое описание.

Пыльцевые зерна *Williamsonia spectabilis* Nathorst и *W. pecten* (Phillips) Caruth. удлиненоовальные, 50—70 μ , при свертывании с продольными складками и острыми концами. Пыльцевые зерна *Wielandiella angustifolia* Nathorst широкоовальные со складками смятия, при свертывании с острыми концами, длиной 45—50 μ , поверхность на одних экземплярах гладкая, на других мелкозернистая. Пыльцевые зерна *Wielandiella punctata* Nathorst овальные, длина 60—80 μ , при свертывании с тремя и более продольными складками и острыми концами.

Резкое отклонение от этого типа представляют пыльцевые зерна *Cycadocephalus sewardii* Nathorst, извлеченные Натгорстом

из пыльцевого мешка из рэтских отложений Германии. Пыльцевые зерна в очертании треугольные с очень тонкой, нежной, прозрачной, гладкой экзиной, смятой мелкими складками, и трехлучевой щелью разверзания. Строение пыльцевых зерен указывает на родство этих растений с папоротниками, поэтому Натгорст заключает, что беннеттитовые типа *Cycadoccephalus* стояли на низшей ступени развития среди представителей этого порядка.

Руководствуясь данными по строению пыльцевых зерен *Ginkgo*, *Cycas*, *Zamia*, *Encephalartos*, *Williamsonia* и *Wielandiella*, палинологи определяют как *Ginkgoales* (*Ginkgo*) пыльцевые зерна небольшого размера (20—50 μ), при свертывании имеющие острые или заостренные концы. Пыльцевые зерна *Cycadales* отличаются овальными, иногда почти округлыми очертаниями и тупыми концами (размером до 30—60 μ). Пыльцевые зерна порядка *Bennettitales* отличаются удлинено-овальными очертаниями, тупыми или острыми концами и значительно более крупными размерами, чем зерна *Ginkgoales* и *Cycadales* (имеются, однако, исключения — *Williamsonia*).

Как видно из вышеизложенного, разграничение это в высшей степени неточно, и несомненно, что в ряде случаев пыльцевые зерна беннеттитовых, имеющие мелкие размеры, относятся к гинкговым или цикадовым. Подобная близость вынудила нас дать описание пыльцевых зерен всех трех порядков вместе.

Семена беннеттитовых мелкие. В последнее время они специально изучались Харрисом (Harris, 1954). Наиболее полно исследовано строение семян родов *Vardekloeftia* Harris и *Bennetticarpus crossospermus* Harris, из рэтских отложений Гренландии. Первое из них найдено в непосредственной связи со стробилом. Изучены также семена *Williamsoniella* и *Wielandiella*.

Интегумент семян беннеттитовых двойной; внутренний интегумент, образующий микропиле, сильно кутинизирован. Внешний интегумент, представляющий тонкую оболочку, сквозь которую выдается микропиле, Харрис называет куполой. Поверхность нуцеллуса кутинизирована. Поверхность мегаспоры кутинизации не обнаруживает. Зародыш состоял из двух мясистых семедолей и направленного к микропиле корешка. Зародыш по мере созревания выполнял или почти выполнял всю полость семени. Эта особенность, необычная для голосеменных растений, сближает семена беннеттитовых с семенами покрытосеменных.

В основу систематики беннеттитов положено строение и расположение стробиллов. Порядок *Bennettitales* делится на два семейства *Williamsoniaceae* и *Cycadeoideaceae*. Свободные стробиллы *Williamsoniaceae* обладают простыми микроспорофиллами; стробиллы *Cycadeoideaceae* почти скрыты между основаниями черешков листьев и обладают перистыми микроспорофиллами. Стебли *Williamsoniaceae* длинные и относительно тонкие, иногда разветвленные, стебли *Cycadeoideaceae* короткие, столбообразные или боченковидные.

Роды сем. *Williamsoniaceae* различаются между собой по строению стробиллов (обоеполые, однополые), строению микро- и мегаспорофиллов. Сем. *Cycadeoideaceae* представлено одним родом.

Однако в ископаемом состоянии остатки репродуктивных органов беннеттитовых встречаются редко. Наиболее часто от беннеттитовых сохраняются отпечатки листьев. Как оказалось, они по своим внешним признакам не отличаются от листьев цикадовых, и только изучение эпидермального строения (возможное в случае сохранения кутикулы) позволяет разграничивать их друг от друга. Сходство листьев беннеттитовых с листьями цикадовых отразилось в названии некоторых родов, установленных по облику листьев (например, *Zamites* — *Zamia*, *Pseudocycas* — *Cycas*). Исследования эпидермы, проведенные позднее, показали, что *Zamites* и *Pseudocycas* принадлежат беннеттитовым, а не цикадовым.

Отпечатки листьев беннеттитовых и цикадовых, строение эпидермы которых неизвестно, выделяют в формальные роды. Основными признаками для выделения этих родов являются цельность или расчлененность пластинки листа, форма листа или отдельных перышек, характер прикрепления к стержню (к верхней стороне стержня или к его бокам) и, наконец, характер жилкования (параллельно-нервное, веерное, с анастомозами или без них, с простыми или дихотомирующими жилками).

Важно еще раз подчеркнуть, что листья, одинаковые по своим внешним признакам, могут принадлежать как беннеттитовым, так и цикадовым. Например, как показало изучение кутикулы, часть листьев формального рода *Taeniopteris* оказалась принадлежащей беннеттитовым (род *Nilssoniopteris*), а часть — цикадовым (*Doratophyllum*). Под родовым названием *Taeniopteris* могут описываться и изолированные крупные перышки некоторых птеридоспермов, например *Alethopteris*.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ И ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Беннеттитовые представляют чрезвычайно интересную группу в филогенетическом отношении, обладая рядом черт, сближающих их с покрытосеменными растениями. Обоеполый стробил по расположению отдельных элементов сильно напоминает цветки некоторых примитивных покрытосеменных, например, магнолий. Поэтому, первоначально многие ботаники видели в беннеттитовых непосредственных предков покрытосеменных. Однако более пристальное сравнение обнаружило значительные различия между ними. Так, беннеттитовые обладают сложноустроенными перистыми микроспорофиллами (тычинками), а защищенность семезачатков достигается не путем образования завязи, как у покрытосеменных, а путем разрастания верхушек межсеменных чешуй. В растительных ассоциациях мезозоя беннеттитовые играли важную роль.

Геологическое значение беннеттитовых так же, как и цикадовых, заключается в том, что остатки их, обычно представленные отпечатками листьев, часто встречающиеся в отложениях верхнего триаса, юры и нижнего мела, служат для стратиграфического расчленения этих отложений и определения их возраста. Обилие и видовое разнообразие беннеттитов и цикадовых указывает на существование во время их процветания теплого климата.

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ

Существует много указаний, что, как беннеттитовые, так и цикадовые произошли от птеридоспермов. В пользу такого взгляда, по мнению Арнольда (Arnold, 1953), свидетельствуют следующие особенности рассматриваемых групп: крупные, обычно перисторассеченные листья, толстая прочная кора, рыхлая вторичная древесина с многочисленными крупными лучами, широкая сердцевина, слизистые каналы, присутствие центральной ксилемы в оси стробиллов, подвижные мужские гаметы, обнаруженные у современных цикадовых, и строение семезачатков. Отделение беннеттито-

вых, как и цикадовых, от птеридоспермов произошло, видимо, не позднее карбона, так как уже в триасовое время обе эти группы обладали высокоспециализированными стробилами, совершенно отсутствующими у птеридоспермов.

Если происхождение беннеттитовых и цикадовых от птеридоспермов не вызывает в настоящее время возражений, то вопрос — от

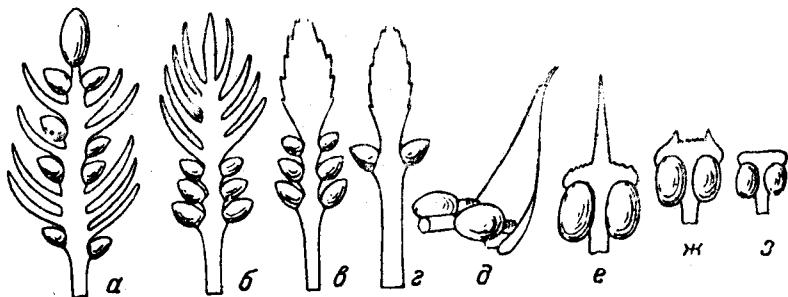


Рис. 7. Редукция мегаспорофиллов Cycadales. а — гипотетический предшественник рода *Cycas*; б — *Cycas revoluta* L.; в — *Cycas circinalis* L.; г — встречающийся изредка у *Cycas media* R. Br. и обычно у *Cycas normanbyana* F. Muell.; д — *Dioon edule* Lindl.; е — *Macrozamia*; ж — *Ceratozamia*; з — *Zamia* (Chamberlain, 1935)

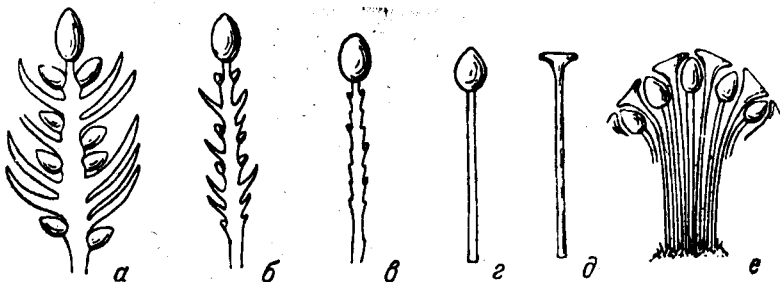


Рис. 8. Редукция мегаспорофиллов у беннеттитовых. а, б, в — стадии редукции у гипотетических предшественников; г — обычный тип, встречающийся у беннеттитовых; д — мегаспорофилл, становящийся стерильным (превращающийся в межсеменную чешую), е — фертильные и стерильные мегаспорофиллы, находимые у *Cycadeoidea gibsoniana* (Carruth.) Ward (Chamberlain, 1935)

каких именно групп птеридоспермов ведут они свое происхождение, остается дискуссионным.

Гипотетическую схему редукции исходного мегаспорофилла птеридосперма (Chamberlain, 1941), приведшую к образованию мегаспорофиллов цикадовых и беннеттитовых — см. рис. 7 и 8.

Отпечатки цикадоподобных листьев появляются с в. карбона и н. перми. Так, из в. карбона Франции и н. перми (красный лежень) Германии и Китая известны отпечатки листьев *Pterophyllum*. Изучение эпидермы показало, что стенки клеток у древних *Pterophyllum* прямые, что характерно для Cycadales, в то время как мезозойские *Pterophyllum* обла-

дают эпидермой с волнистыми клетками, характерными для беннеттитовых. Это говорит за то, что *Pterophyllum* является сборным родом. Из в. перми Кузбасса известны отпечатки цикадоподобных листьев *Yavorskia*, строение эпидермы которых остается пока неизвестным. Остатки листьев *Taeniopteris* также известны из верхнего палеозоя Европы (в том числе Донбасса) и Китая, но они

появляются в верхнетриасовых и особенно рэт-лейасовых флорах. Из отложений этого времени становятся впервые известными остатки репродуктивных органов беннеттитовых *Williamsonia* и *Wielandiella*. В верхнетриасовых отложениях известны следующие остатки листьев беннеттитового типа: *Anomozamites*, *Dictyozamites*, *Otozamites*, *Nilssoniopteris*, *Ptilophyllum*, *Zamites*, а также извест-

ГЕОХРОНОЛОГИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ БЕННЕТТИТОВЫХ

Названия родов	Триас		Юра		Мел	
	1	2	3	4	5	6
<i>Williamsonia</i>			—	—		
<i>Williamsoniella</i>			—	—		
<i>Wielandiella</i>			—	—		
<i>Cycadeoidea</i>						—
<i>Sahnioxylon</i>						—
<i>Anomozamites</i>	—	—				
<i>Dictyozamites</i>	—	—				
<i>Jacutiella</i>						—
<i>Nilssoniopteris</i>				— ? —		—
<i>Otozamites</i>			—	—		
<i>Pterophyllum</i>	—	—				
<i>Ptilophyllum</i>						—
<i>Pseudocycas</i>						—
<i>Tyrmiia</i>						—
<i>Zamites</i>						—

могли принадлежать и птеридоспермам. В позднепермской или раннетриасовой флоре Мадыгена (Средняя Азия) обнаружены *Pterophyllum*, *Taeniopteris*, *Ptilozamites* и *Nilssonia*. Остатки стробилов беннеттитовых или цикадовых в верхнем палеозое пока еще не найдены.

Временем подлинного расцвета как беннеттитовых, так и цикадовых является мезозой (исключая верхнемеловую эпоху), который нередко называют эрой саговообразных, или цикадофитов.

Нижне- и среднетриасовые флоры очень немногочисленны и скудны по своему составу, поэтому для этого времени редки и остатки беннеттитовых и цикадовых, представленных обычно *Taeniopteris* и *Pterophyllum*. В большом количестве беннеттитовые и цикадовые

появляются в верхнетриасовых и особенно рэт-лейасовых флорах. Из отложений этого времени становятся впервые известными остатки репродуктивных органов беннеттитовых *Williamsonia* и *Wielandiella*. В верхнетриасовых отложениях известны следующие остатки листьев беннеттитового типа: *Anomozamites*, *Dictyozamites*, *Otozamites*, *Nilssoniopteris*, *Ptilophyllum*, *Zamites*, а также извест-

ный и ранее *Pterophyllum*. Следует отметить и появление древесин *Sahnioxylon*, ныне связываемых с беннеттитовыми. В юрский период к перечисленным выше родам прибавляются *Williamsoniella* (репродуктивные органы), *Pseudocycas* и *Tyrmiia*. Из листьев, принадлежность которых к беннеттитовым или цикадовым не установлена, в верхнем триасе, юре и н. мелу распространены: *Amuriella*, *Bureja*, *Heilungia*, *Nikania*, *Taeniopteris*, *Macrotaeniopteris*, *Sphenozamites*.

В нижнемеловую эпоху появляются и получают значительное распространение цикадеоидеи, представленные окаменелыми стволами, несущими нередко стробилы, заключенные между основаниями листьев. Цикадеоидеи обнаружены на североамериканском континенте (США, Мексика), в Западной Европе,

в Польше и Монголии. На территории Советского Союза окаменелые стволы пока не найдены.

В распространении беннеттитовых, как впрочем и цикадовых, на продолжении юры и нижнего мела наблюдается закономерность, отмеченная для территории Евразии А. Н. Криштофовичем (1941). Представители обеих групп преобладали в южной половине этого континента (примерно к югу от широтной линии, соединяющей Охотское и Балтийское моря), севернее количество их постепенно убывало, а в местонахождениях юрских и нижнемеловых флор, расположенных по северной окраине Евразии и на островах Арктики, остатки цикадофитов встречаются совсем редко. Это указывает на то, что юрские и нижнемеловые цикадофиты предпочитали пояс жаркого климата, подобно современным цикадовым, тогда как более умеренный климат Северной Евразии с сезонными колебаниями температуры был для них менее благоприятным.

С наступлением верхнемеловой эпохи беннеттитовые вымирают параллельно с распространением покрытосеменных растений, только отдельные отпечатки листьев, связываемые с беннеттитовыми, отмечены в верхнем мелу (например, *Pterophyllum* в Аляске, *Pseudocycas* на Анадыре и в Гренландии). Остатки цикадообразных листьев, находимые в палеогеновых и неогеновых отложениях, связывают исключительно с настоящими *Cycadales*.

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО

WILLIAMSONIACEAE CARRUTHERS, 1870

Беннеттитовые обладали относительно длинными тонкими стеблями, обычно разветвленными. Стробилы обоеполые и однополые, сидячие или на ножках. В. триас — н. мел.

Williamsonia Carruthers, 1870. Тип рода — *Zamia gigas* Lindley et Hutton, 1835; ср. юра, Англия (Йоркшир). Стебель прямой в среднем до 2 м высоты, 5—7 см в диаметре, иногда с небольшими боковыми ответвлениями, покрыт ромбоидальными листовыми рубцами. В верхней части стебель несет густую крону листьев типа *Zamites*, *Otozamites*, *Ptilophyllum* (рис. 9). Стробилы помещались на ножках между листьями. Стробилы, по-видимому, обоеполые, но вследствие широко развитой протандрии, т. е. последовательного развития микроспорофиллов и семезачатков, встречаются в ископаемом состоянии однополыми. Микростробилы,

иногда описываемые под названием *Weltrichia*, состоят из колец, сросшихся внизу и свободных в верхней части ланцетных микроспорофиллов (табл. 1, фиг. 2, 4), с расположенными на внутренней стороне двумя рядами микросинангиев или же, при полной редукции пластинки микроспорофилла, перисто-прикрепленных к тонкому стерженьку. Микро-

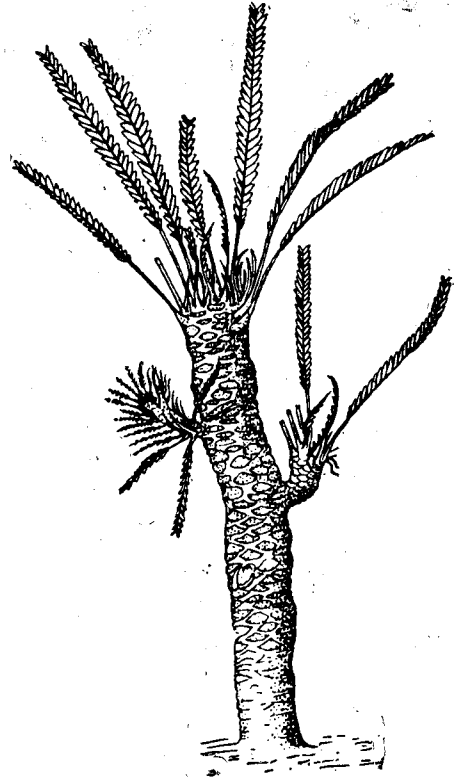


Рис. 9. Реконструкция *Williamsonia seawardiana* Sahni, около 1/20. Н. или ср. юра (серия Раджмахал). Индия (Sahni, 1932)

синангии удлинённые, почковидные или яйцевидные, возможно, что у некоторых видов они были погруженные, у других — торчащие. Микроспоры лодочковидные, однобороздные. Мегастробилы шаровидные или продолговатовытянутые (до 12 см в диаметре), окруженные спирально расположенными, налегающими друг на друга покроволистками (до 30), расположенными в один-три яруса (табл. 1, фиг. 3). В центре стробила на конической или уплощенной оси («цветоложе») расположены семезачатки, чередующиеся со стерильными межсеменными чешуями. Семезачатки сидят на ножках различной длины, в зависимости от строения цветоложа, покрыты кутинизированным интегументом, оттянутым кверху и образующим микропиле.

Межсеменные чешуи кверху заканчивались щитковидными расширениями, оставлявшими свободным лишь вход в микропиллярное отверстие семезачатка. Зародыш семени из двух семедолей. Семена (*Cycadospermum*) продолговатые, гладкие или продольно-струйчатые,

тоножке (до 4 см) в пазухе листа (рис. 10). Снаружи располагается кольцо из 9—30 покровлистиков, ланцетных или шиповидных, иногда волосистых, свободных от основания, с выпуклой внешней поверхностью, рано опавших. Внутри мутовка из 12—14 свободных лепестковидных мясистых микроспорофиллов, загнутых внутрь и защищающих семезачатки. Синангии расположены в два ряда на внутренней стороне микроспорофиллов, по два-три в каждом ряду. В центре стробила на грушевидной или конической оси («цветоложе») располагаются мелкие семезачатки, чередующиеся с межсеменными стерильными чешуями, защищавшими семезачатки благодаря тесному смыканию щитковидных верхушек (табл. 1, фиг. 5). Ось стробила на верхнем конце переходит иногда в стерильную верхушку, называемую короной, к которой прижимались кончики еще «не распустившихся» микроспорофиллов (рис. 11). Семена мелкие (до 5 мм) веретеновидные, продольно-бороздчатые. Несколько видов. Юра. Н. юра Ферганы (Шураб); ср. юра Туркмении и Южн. Казахстана (с. Михайловка); ср. юра Англии.

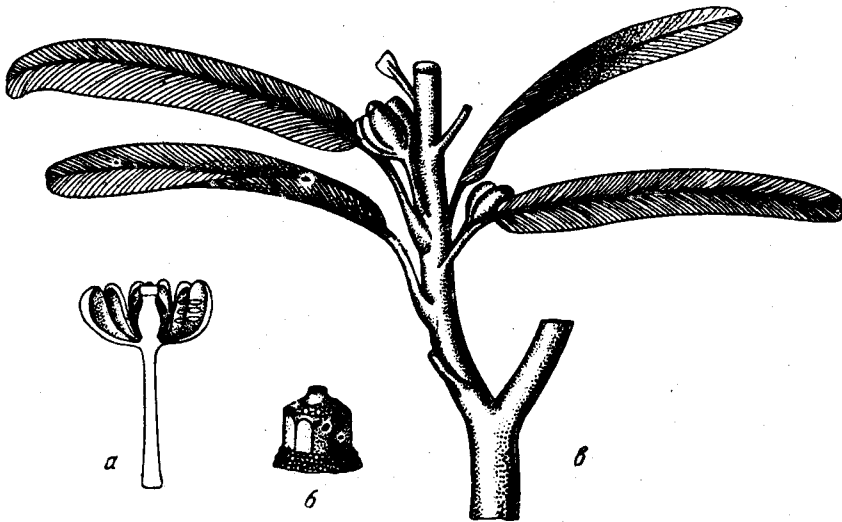


Рис. 10. *Williamsoniella coronata* Н. Thomas; а — реконструкция обоеполого стробила; б — верхняя часть стробила (немного увеличено); в — реконструкция части растения с листьями типа *Taeniopteris* и стробилом (немного уменьшено). Ср. юра. Англия (Thomas, 1915)

размером около 8×6 мм. Возможно, что у некоторых видов, судя по размерам отдельных частей стробила, «гинецей» возвышался над «околоцветником». Стробилы обладали значительной изменчивостью. Около 10 видов. В. триас — н. мел. В. триас Памира и Армении; н. юра Ферганы (Шураб) и бассейн р. Нарына; ср. юра Крыма, Ферганы, бассейн р. Нарына, Южн. Казахстана, Мангышлака, Туркмении; в. юра Южн. Казахстана, Туркмении, бассейн р. Буреи; н. мел. Южн. Приморья. В. триас — н. юра Китая; н. юра Швейцарии, Лотарингии, Индии, Мексики; ср. юра Англии, Франции, Бельгии, Италии, Сардинии, Афганистана, Индии, Земли Грэма (Антарктика); в. юра Англии, Германии, Японии, Индии; н. мел. США, Канады, Японии.

Williamsoniella Н. Thomas, 1915. Тип рода — *Williamsoniella coronata* Н. Thomas, 1915; ср. юра Йоркшира, Англия. Растения с ложно-дихотомически разветвленным тонким стеблем (до 1 см в диаметре), покрытым спирально расположенными листьями типа *Taeniopteris* (*Nilssoniopteris*). Стробил обоеполый, шаровидный — около 3 см в диаметре, сидящий на сравнительно длинной цве-

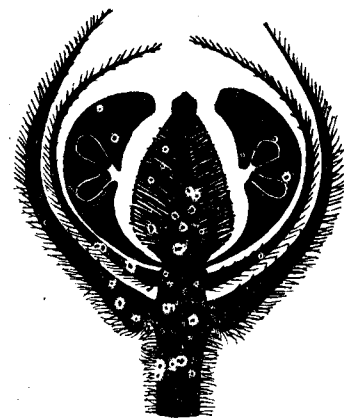


Рис. 11. *Williamsoniella*, ×3. Продольный разрез через реконструированный стробил. Ср. юра. Англия (Harris, 1941)

Wielandiella Nathorst, 1909 (*Bennettianthus* Tur.-Ket., 1930). Тип рода — *Wielandiella angustifolia* Nathorst, 1909;

рэт—лейас Швеции. Растение кустарникового вида до 0,5 м высоты (рис. 12). Стебель тонкий, до 2 см в диаметре, ложно-дихотомически разветвленный. В развилках стебля находились пучки спирально расположенных листьев типа *Anomozamites*. Стробилы однополые (?) мелкие, без ножек, сидевшие в развилках стебля и окруженные кольцом редуцированных покроволистиков (брактей). Микроспорофиллы срощены в воротниковидный орган

lophylla Buckland, 1828; юра Англии. Стволы короткие, боченкообразные или столбообразные, обычно не более 1 м высоты, при диаметре 0,6 м (рис. 13). В центре ствола располагалась широкая сердцевина, окруженная тонким кольцом древесины, сложенной лестничными трахеидами, прерываемой сердцевинными лучами. Кора сложена паренхимой и включает камедевые ходы и многочисленные листовые следы. Снаружи ствол по-

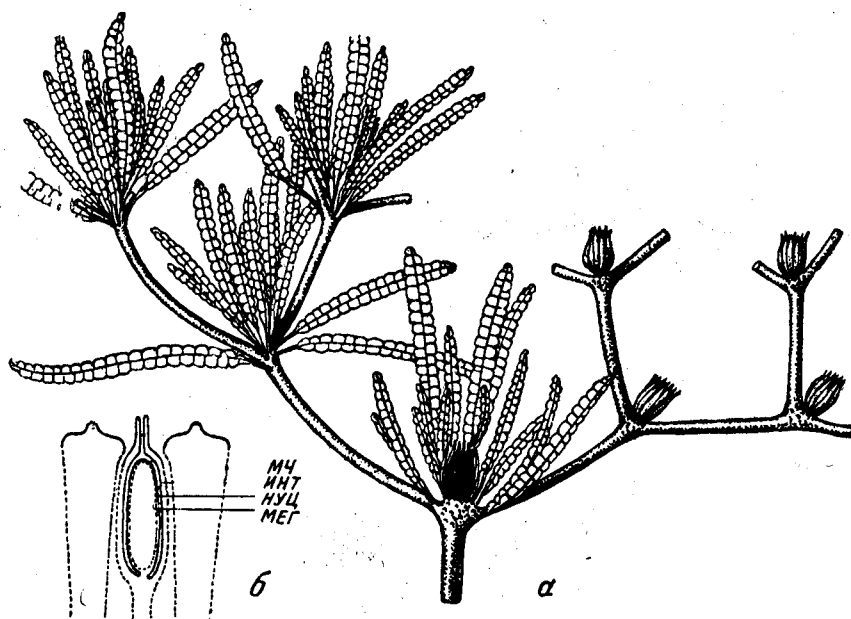


Рис. 12. *Wielandiella angustifolia* Nathorst; а — реконструкция растения, $\times 1/4$. (Nathorst, 1909); б — продольный разрез через семезачаток: мч — межсеменная чешуя, инт — интегумент, нуц — нуцеллус, мег — мегаспора. Рэт. Швеция (Harris, 1932)

(табл. 1, фиг. 1), из которого была извлечена пыльца эллиптической формы. Семезачатки располагались на грушевидной оси, утолщенной вверх («цветоложе»), чередуясь с межсеменными стерильными чешуями, расширенные верхушки которых образовывали панцирь. Между верхушками апофиз выступали микропиле семезачатков. Семена продолговатые, осыпающиеся вместе с межсеменными чешуями. Несколько видов. В. триас — в. юра. В. триас Актюбинского района (р. Илек), в. юра Южн. Казахстана. Рэт Швеции, Гренландии, ср. юра Англии, в. юра Германии (Бавария).

СЕМЕЙСТВО

CYCADEOIDEACEAE BUCKLAND, 1828

Cycadeoidea Buckland, 1828 (*Rau-meria* Goerppert, 1853; *Bennettites* Carruthers, 1870). Тип рода — *Cycadeoidea mega-*

крыт толстым панцирем из остатков оснований листьев и облекающего его слоя из чешуевидных волосков. Полностью развившихся листьев, соединенных с окаменелыми стволами, найдено не было, но наблюдались молодые перистые листья, свернутые в верхушечную почку, сходные с листьями современных цикадовых *Macrozamia*, *Encephalartos* и *Bowenia*. Обоеполые стробилы с протоандричным развитием располагались глубоко в пазухах черешков листьев, причем число их достигало десятков, а у некоторых видов и нескольких сотен (табл. IV, фиг. 1). В основании стробилов располагались редуцированные перистые листья — покроволисточки, плотно облежавшие нераспустившийся стробил и служившие для него защитным покровом. Несколько выше располагались перисторассеченные микроспорофиллы с основаниями, срощенными в трубку; многочисленные микросинангии сидели дву-

рядно на коротких стерженьках по краям перьев (рис. 14). В нераспустившемся стробиле микроспорофиллы были спирально за-

роспорофиллы опадали. В центре стробила на коническом или подушкообразном «цветоложе» располагались семезачатки (на ножках или

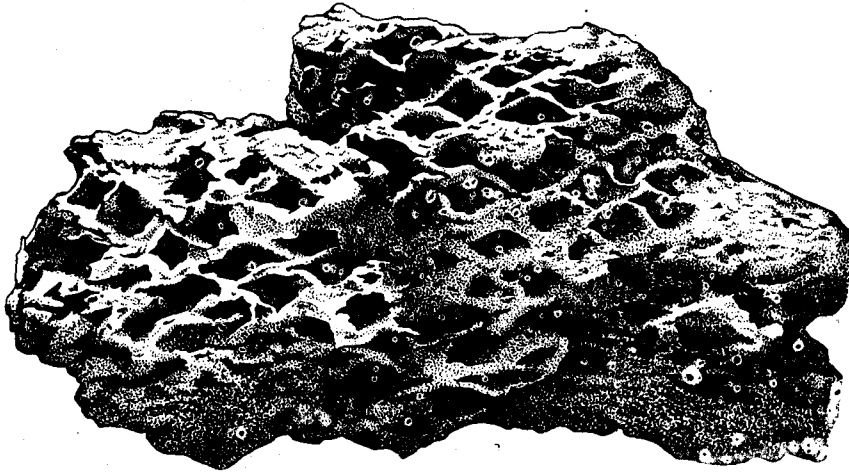


Рис. 13. *Cycadeoidea mongolica* Neuburg, $\times 1/2$. Участок боченкообразного ствола с рубцами от опавших листьев. Н. мел (?). Монголия (Нейбург, 1932)

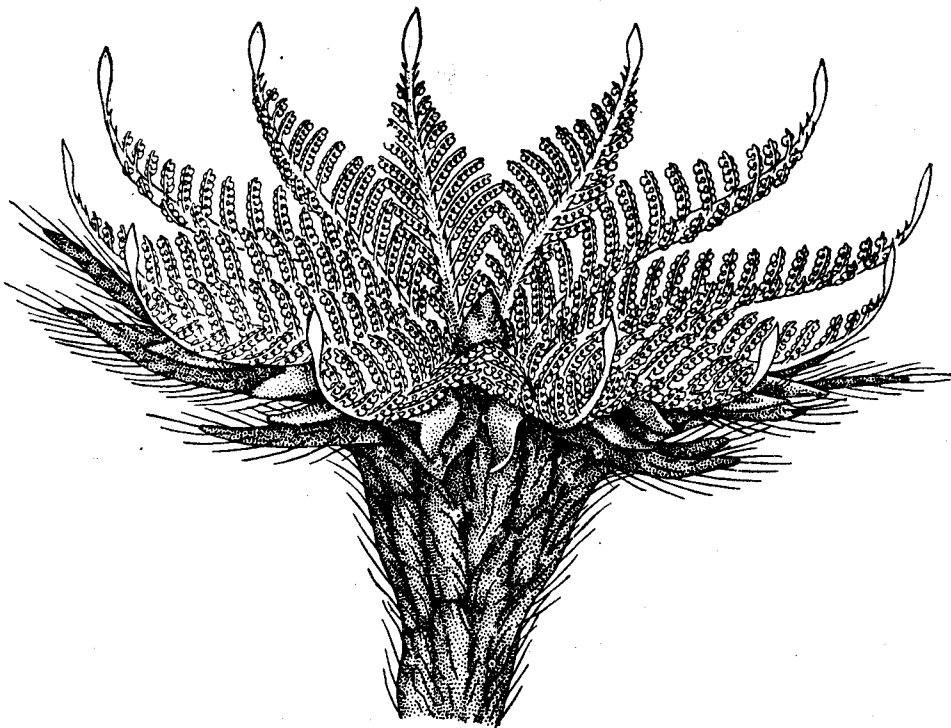


Рис. 14. Общий вид стробила *Cycadeoidea ingens* Ward; рисунок с фотографии музейной модели Музея естественной истории в Чикаго. Н. мел. США (Тахтаджян, 1956)

вернуты внутрь. Гнезда микросинангия двурядные, раскрытие происходило по продольной трещине, разделявшей синангий на две створки. По мере созревания стробила мик-

сидячие), чередовавшиеся с межсеменными, стерильными булавовидными чешуями, образовывавшими своими расширенными окончаниями панцирь, предохранявший семезачатки

(рис. 15). Микропиле семезачатков располагались в углах при схождении трех межсеменных чешуй. Семена небольшие овальные с двумя семедолями. Н. мел Монголии, Англии, Швеции, Франции, Италии, Германии (редко), США (очень много), Мексики.

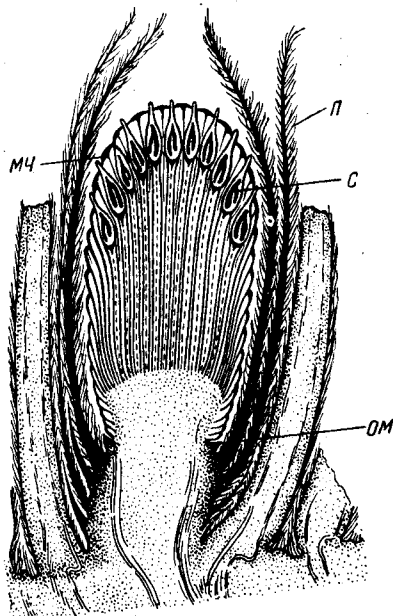


Рис. 15. *Cycadeoidea wielandii* W a r d, $\times 1/2$. Разрез через стробил с созревшими семезачатками (микроспорангии уже отпали). *п* — покроволисточки (брактей); *ом* — основания опавших микроспорангиев; *мч* — межсеменные чешуи; *с* — семена на длинных ножках. Н. мел. США (Wieland, 1916)

РОДЫ, УСТАНОВЛЕННЫЕ ПО ОСТАТКАМ ДРЕВЕСИНЫ, СБЛИЖАЕМЫЕ С ПОРЯДКОМ BENNETTITALES

Sahnioxylon Bose et Sah, 1954 (*Homoxylon* Sahnii, 1932; *Phoroxylon* Sze, 1951, pro parte; *Paradoxoxylon* Kräusel, 1954; pro parte). Тип рода — *Homoxylon rajmahalense* Sahnii, 1932; юра Индии. Древесина пикноксильного типа, лишенная сосудов. Годичные кольца имеются или отсутствуют. Поровость трахеид лестничная и промежуточная между лестничной и точечной, реже также и точечная, в этом последнем случае округлые поры сомкнуты. Поры наблюдаются или только на радиальных стенках трахеид или же также и на тангентальных. Лучи от четырехрядных до однорядных, гетерогенные или слабо гетерогенные, реже почти гомогенные,

клетки лучей стоячие, квадратные или лежачие, поры на полях перекреста редкие или многочисленные, крупные или мелкие; оболочка клеток лучей большей частью сильно пористые, тонкие. Древесинная паренхима отсутствует или же имеется (рис. 16). Нет твердой уверенности, что все «виды» *Sahnioxylon* действительно относятся к одной, даже достаточно крупной систематической единице. Поэтому в настоящее время это подлинно «формальный» род, объединяющий отдельные виды сходством строения, может быть вызванным параллельной эволюцией (табл. II, фиг. 1—6). Триас — н. мел. Н. юра Южн. Казахстана; н. мел бассейна р. Оленек, апт — альб Свердловской области. Триас Новой Каледонии; юра (серия Раджмахал) Индии; н. мел Сев. Китая.

РОДЫ, УСТАНОВЛЕННЫЕ ПО ОСТАТКАМ ЛИСТЬЕВ, СВЯЗЫВАЕМЫЕ С ПОРЯДКОМ BENNETTITALES

Anomozamites Schimper, 1870. Тип рода — *Pterophyllum inconstans* Goerperg, 1843; рэт Баварии. В ископаемом состоянии известны листья. Листья линейные, удлинненно-овальные, черешковые, неравномерно сегментированные, иногда на некотором протяжении цельные. Стержень листа поперечно морщинистый или гладкий. Сегменты прикрепляются к бокам стержня под прямым или почти прямым углом, очередные или противоположенные, прямоугольные и трапециевидные, короткие и широкие (иногда ширина в два раза превосходит длину); в верхушке усеченные, закругленные или заостренные, цельнокрайние или мелкозубчатые. Жилки параллельные, простые и дихотомирующие (табл. III, фиг. 1). Эпидерма с извилистыми стенками клеток и неправильно ориентированными устьицами (рис. 17). Иногда рассматривается как подрод рода *Pterophyllum*. Более 20 видов. В. триас — н. мел. В. триас Памира и Южн. Приморья, н. юра Ср. Азии (бассейн Зеравшана), н. и ср. юра Вост. Ферганы; юра Южн. Казахстана, Иркутского бассейна, Амурской области и Новосибирских островов; н. мел бассейна рр. Лены и Колымы, Приморья. Рэт — лейас Гренландии, Германии (окр. Нюрнберга), Швеции, Китая, Кореи; ср. юра Японии; юра Индии; н. мел Сев. Германии, Шпицбергена, Гренландии.

Dictyozamites Medlicott et Blandford, 1879. Тип рода — *Dictyopteris falcata* Morris, 1863; с. юра (серия Раджмахал)

Индии. В ископаемом состоянии известны листья, чаще отдельные перышки. Листья перистые. Перышки сидячие или коротко-

частью основания; в очертании почковидные, языковидные, удлинненно-овальные, широколинейные, в основании закругленные, сердце-

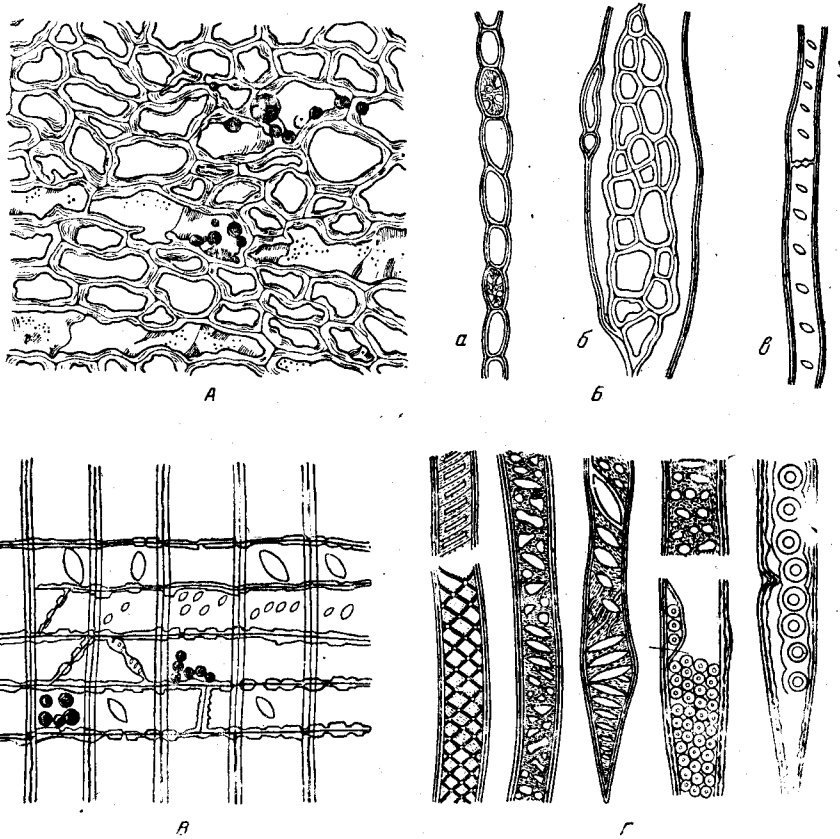


Рис. 16. *Sahnioxylon uralense* Jagm., $\times 30$. А — поперечный разрез; лучи и трахеиды разного диаметра, черные капли — смолистое содержимое. Б — лучи и древесинная паренхима на тангентальном разрезе: а — однорядный луч, видны поры на вертикальнотангентальных стенках клеток лучевой паренхимы; б — трехрядный луч; в — клетки древесинной паренхимы. В — луч в радиальном разрезе, черные капли — смолистое содержимое. Г — различные типы поровости трахеид в радиальном разрезе. Н. мел. Южн. Урал (Ярмоленко, 1939)

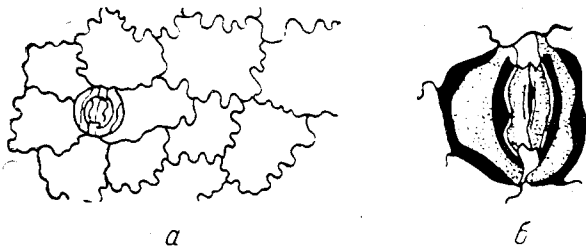


Рис. 17. *Anomozanites hartzii* Harris: а — участок эпидермы нижней поверхности листа с устьицами, $\times 100$; б — устьице, $\times 500$. Рэт. В. Гренландия (Harris, 1926)

черешковые, прикрепляются к верхней поверхности стержня серединой или нижней

видные, иногда несимметричные, с ушком или без него; в верхушке тупые или острые; жилкование сетчатое, жилки грубые, немного утончаются к краям перышка; многочисленные, часто дихотомизируют и соединяются анастомозами, образуя ячейки, расходящиеся веерообразно от основания перышка. Ячейки многоугольные, в средней части перышка вытянутые в длину и почти параллельные между собой, к верхушке и краям его более короткие, иногда почти изодиаметричные (табл. III, фиг. 2). Около 10 видов. Юра — н. мел. Ср. юра Ферганы; н. мел Южн. Приморья. Рэт-лейас Борнгольма; с. юра (серия Раджмахал) Индии; ср. юра Англии, Японии; в. юра Аме-

рики, Японии (серия Тетори), Кореи (серия Нактонг).

Jacutiella Samylin, 1956. Тип рода — *Taeniopteris amurensis* Novorogovskiy, 1912; н. мел р. Тырмы (бассейн р. Буреи). В ископаемом состоянии известны листья. Листья кожистые, простые, черешковые, лентовидные. Листовая пластинка прикрепляется к верхней поверхности стержня и полностью его прикрывает. Жилкование перистое, боковые жилки простые и дихотомирующие (табл. III, фиг. 3а, б). Эпидермальные клетки многоугольные с мелко извилистыми стенками. Один вид. Н. мел бассейна рр. Лены и Алдана, н. мел р. Тырмы (бассейн р. Буреи).

Nilssoniopteris Nathorst, 1909 (*Taeniosamites* Harris, 1932; *Krystofovichiana* Chastnicova, 1952). Тип рода — *Nilssoniopteris tenuinervis* Nathorst, 1909; ср. юра Йоркшира (Англия). В ископаемом состоянии известны листья. Листья простые, черешковые, овально-удлиненные или лентовидные. Листовая пластинка цельная, цельнокраяняя или зубчатая, прикрепляется к краям верхней поверхности стержня. Жилкование перистое. Боковые жилки простые или дихотомирующие (табл. III, фиг. 5). Клетки эпидермы многоугольные, с извилистыми стенками. Устьица синдетохейльные, располагаются на нижней поверхности листьев, правильно или беспорядочно ориентированные (рис. 18; табл. III, фиг. 4). Встречаются следы волосков. Около 10 видов. Рэт — н. мел. Н. и ср. юра Ферганы; н. мел бассейна рр. Алдана, Буреи, Колымы и Южн. Приморья. Рэт — лейас Швеции и Гренландии, Борнгольма, ср. юра Англии.

Otozamites A. Braun, 1842. Тип рода — *Oopteris obtusa* Lindley et Hutton, 1834. Ср. юра Англии. Листья простоперистые, черешчатые, к верхушке и основанию постепенно суженные. Стержень с верхней стороны нацело закрыт основаниями чередующихся сегментов. Сегменты варьируют в очертании от овальных, почти округлых, до линейно-ланцетных; в основании — асимметричные благодаря выступающему ушкообразному верхнему углу и округленно скошенному нижнему, верхний край сегментов слегка вогнутый, нижний — выпуклый. Жилки толстые и резкие, входящие в суженное основание параллельным пучком, а затем несколько расходящиеся по пластинке и дихотомически ветвящиеся при этом (табл. IV, фиг. 2). Эпидерма верхней поверхности пластинки из мелких квадратных клеток с толстыми извилистыми стен-

ками; устьица отсутствуют; на нижней поверхности листа стенки эпидермальных клеток тоньше, устьица расположены между жилками, причем устьичная щель ориентирована более или менее перпендикулярно протяжению жилок. Устьица с полуокруглыми или веретеновидными замыкающими клетками, несущими утолщения. Известно до 30 видов. В. триас — н. мел. В. триас Донбасса, Ферганы (Камыш—Баши), Памира; н. лейас Вост. Ферганы; ср. юра Донбасса, Крыма, Кавказа, Казахстана; в. юра Южн. Казахстана; н. мел Южн. Приморья, Зап. Казах-

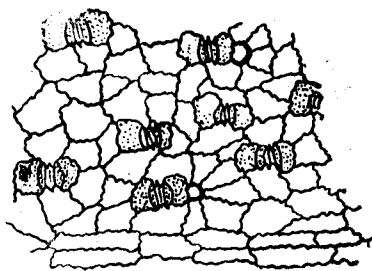


Рис. 18. *Nilssoniopteris ovalis* Samylin, $\times 90$. Эпидерма нижней поверхности листа с устьицами. Н. мел. Восточная Сибирь, р. Зап. Градыга (колл. В. А. Самылиной)

стана. В. триас Франции, Германии, Ирана, Вьетнама, Китая, Японии, Кореи; н. юра Франции, Португалии, Швейцарии, Мексики, Китая; ср. юра Англии, Борнгольма, Италии, Индии, Австралии, Антарктиды; в. юра — н. мел Франции, Швейцарии, Германии, Шпицбергена, Гренландии, Японии.

Pterophyllum Brongniart, 1828. Тип рода — *Pterophyllum longifolium* Brongniart, 1828; кейпер Германии. В ископаемом состоянии известны листья. Листья перистые, равномерно сегментированные. Листовая пластинка прикрепляется к бокам стержня. Сегменты, всегда большие по длине, чем по ширине, относительно узкие, свободные до самого основания и прикрепленные всей шириной почти под прямым углом к стержню, с усеченными, закругленными или даже заостренными верхушками. Жилки многочисленные, тонкие, в основании дихотомирующие (рис. 19 и табл. V, фиг. 2). Известно около 150 видов. Род, по-видимому, является сборным, поскольку у эпидермы наиболее древних форм наблюдаются прямые стенки цикадового типа, у верхнетриасовых и более молодых видов клеточные стенки извилистые бен-

неттитового типа. В. карбон — в. мел (преимущественно в. триас — н. мел). В. триас Памира и Приморья; юра Украины, Кавказа, Мангышлака, Средней Азии, Иркутского бассейна (редко), Забайкалья; н. мел Подмосковья, бассейнов рр. Лены, Алдана, Амура, Буреи, Южн. Приморья. В. карбон Франции, н. пермь Германии и Китая; триас Силезии; в. триас Ирана, Сев. Вьетнама, Японии; юра Англии, Германии, Ирана, Монголии, Китая, Японии, Индии, Аляски; н. мел Зап. Европы; в. мел Аляски.

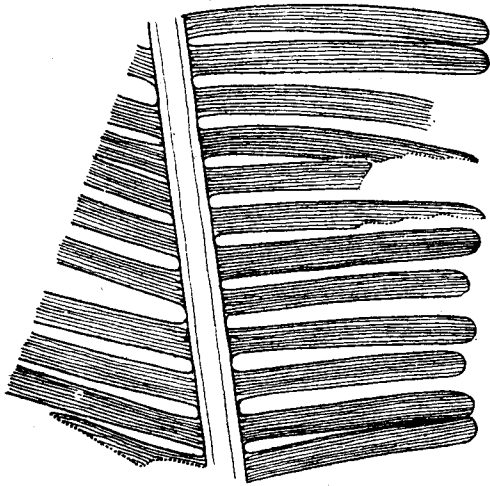


Рис. 19. *Pterophyllum pshartense* Ргун.,
×1. Часть листа. В. триас. Памир, р. Зап.
Пшарт (колл. В. Д. Принады)

Ptilophyllum Morris, 1840. Тип рода — *Ptilophyllum acutifolium* Morris, 1840; юра Индии. В ископаемом состоянии известны листья. Листья длинные черешковые, равномерно перисто-сегментированные, линейные, овальные, в средней части параллельно-крайние, к верхушке и основанию постепенно суживающиеся. В основании стержень переходит в черешок, заканчивающийся небольшим расширением. Сегменты кожистые, относительно короткие, прямые, параллельно-крайние, тесно стоящие, прикрепленные к верхней поверхности стержня. Они часто слегка налегают верхним приосновным углом на основания вышележащих сегментов и, тесно соприкасаясь с сегментами противоположного ряда, полностью перекрывают верхнюю поверхность стержня. Иногда сегменты более вытянутые, к верхушке заостренные, нижним краем слегка низбегающие, черепитчатоналоженные друг на друга. Стержень круглый со срединной бороздой на

верхней поверхности. Жилки относительно тонкие, более или менее расходящиеся в основании и обычно дважды дихотомирующие, далее параллельные краям пластинки (табл. IV, фиг. 3). На верхней поверхности клетки эпидермы более или менее прямоугольные, с сильно извилистыми стенками. Устьица отсутствуют. На нижней — клетки более крупные, но с более тонкими менее извилистыми стенками, устьица располагаются рядами между жилками, щели устьиц ориентированы под прямым углом к длинной оси сегмента. Устьица с небольшими побочными клетками; замыкающие клетки с веретеновидными утолщениями. Известно около 15 видов. В. триас — н. мел. В. триас Кавказа, Памира; н. юра Ферганы, Туркмении; ср. юра Украины (Каменка), Кавказа, Мангышлака, Зап. и Южн. Казахстана, Ферганы, Гиссарского хребта; в. юра Южн. Казахстана и Грузии. Рэт — лейас Гренландии, Ирана, Японии, Китая, Вьетнама (Тонкин), Индии; ср. юра Англии, Шпицбергена, Японии, Индии, Земли Грэм; в. юра Индии; н. мел Китая и Японии.

Pseudocycas Nathorst, 1907. Тип рода — *Pseudocycas insignis* Nathorst, 1907; сеноман Гренландии. В ископаемом состоянии известны листья. Листья кожистые, простоперистые, суженные к обоим концам. Стержни листьев массивные, с двумя продольными ребрами или тонкобороздчатые. Перышки прикрепляются всей шириной основания к верхней поверхности стержня, не полностью закрывая его; противопоставленные или чередующиеся, узколинейные, параллельнокрайние, в основании обычно расширенные, к верхушке вытянутые, заостренные. Жилкование в виде двух продольных сближенных валиков, проходящих посередине перышка, разделенных узкой бороздой. Эпидермальные клетки нижней и верхней сторон перышка прямоугольные или почти квадратные с извилистыми стенками. Устьица располагаются только на нижней стороне и приурочены к срединной борозде (табл. V, фиг. 3, 4а, б). Около семи видов. Юра — в. мел. Ср. юра Кавказа; в. юра Южн. Казахстана (Каратау); сеноман — турон бассейна р. Аңадырь. Ср. юра Афганистана; в. юра Японии; альб Португалии; вельд Германии; сеноман Гренландии.

Tyrmia Ргунада, 1955. Тип рода — *Tyrmia tyrmensis* Ргунада, 1955; верхи в. юры — н. мел бассейна р. Буреи. В ископаемом состоянии известны листья. Листья ланцетные или линейно-ланцетные, простоперистые. Стержни прямые, более или менее

толстые. Перышки прикреплены к верхней поверхности стержня, не полностью покрывая его; узкие, линейные, лентовидные, в основании усеченные, иногда слегка расширенные, в верхушке закругленные или заостренные, плоские или на верхней стороне вздутые, по краям окаймленные или без окаймления. Жилки тонкие, параллельные между собой и краям перышек, простые или дихотомирующие. Клетки верхней эпидермы изодиаметричные, с более или менее сильно волнистыми боковыми стенками; устьица на нижней стороне (рис. 20; табл. VI, фиг. 1). Около 10 ви-

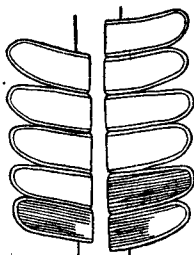


Рис. 20. *Tyrnia pectiniformis* P гуп., $\times 2$. Часть листа с окаймленными перышками. В. юра — н. мел. Бассейн р. Буреи (колл. В. Д. Принады)

дов. Род *Tyrnia* очень близок роду *Dioonites* Miquel и включает ряд видов, первоначально отнесенных к *Dioonites*. Отличие заключается в том, что у *Dioonites* стержень с верхней стороны полностью закрыт основаниями перышек, а у *Tyrnia* остается незакрытой узкая полоска. Отличие это, однако, несущественно. Н. юра — н. мел. Н. юра Ферганы и Алайской долины; ср. юра Казахстана (хр. Каратау) и Туркмении (Мангышлак); в. юра — н. мел Буреинского бассейна; н. мел Якутии.

Zamites Brongniart, 1828. Тип рода — *Zamia gigas* Lindley et Hutton, 1835; ср. юра Англии. В ископаемом состоянии известны листья. Листья простоперистые, широко-ланцетные, удлинненно-овальные, черешковые. Перышки прикрепляются при помощи мозолистых утолщений или без них к верхней поверхности стержня, не полностью закрывая его, в очертании ланцетные, кинжаловидные, овально-ланцетные, цельнокрайние, в основании симметричные, более или менее резко суженные, закругленные, закругленно-выемчатые, в верхушке заостренные или тупые. Жил-

кование параллельно-веерообразное, жилки простые и дихотомически разветвленные, расходятся от основания и выходят в края (рис. 21). Листья, описанные под названием *Zamites gigas*, несомненно являются листьями *Williamsonia gigas*, а *Zamia gigas* считается даже типом рода *Williamsonia*, но другие виды формального рода *Zamites* представляют собой, вероятно, листья других беннет-

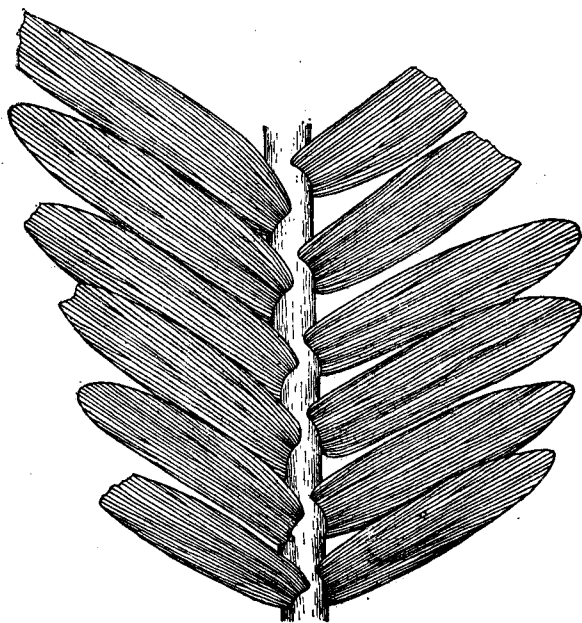


Рис. 21. *Zamites ivanovii* Krysh. et P гуп., $\times 1$. Н. мел. Южн. Приморье (колл. В. Д. Принады)

титовых. Более 40 видов. Рэт — н. мел. Н. юра Крыма; юра Украины (Каменка); в. юра Южн. Казахстана, Забайкалья; н. мел Карпат, Южн. Приморья. Рэт Тонкина; лейас Индии, юра Швеции; бат-оксфорд Аляски (мыс Лисбэрн); ср. юра Англии; ср. и в. юра Франции; кимеридж Шотландии; юра Китая, Земли Грэма; в. юра Японии (Тетори); в. юра — н. мел С. Америки; н. мел Гренландии, Шпицбергена, Швеции, Англии, Германии, Африки, Японии.

Вне СССР известны остатки репродуктивных органов Bennettitales, описанные как *Bennettitocarpus* Harris, *Bennettitostemon* Harris, *Bennettitacearum* Gothan, *Cycadocephalus* Nathorst, *Sturiella* Kräusel, *Vardekloeftia* Harris, *Weltrichia* F. W. Braun, *Westerheimia* Krasser, *Wonnacottia* Harris.

ПОРЯДОК 2. CYCADALES¹

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Древовидные растения с перистыми или цельными листьями. Стробилы однополые, развивающиеся на верхушке стебля. Стенки клеток эпидермы листьев прямые, устьица гаплогейльные. Единственное семейство *Cycadaceae* Lindley, 1936. Карбон (достоверно с триаса) — ныне.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

В первой половине XIX в. к собственно цикадовым относили все ископаемые остатки (преимущественно отпечатки листьев), напоминающие современных представителей этого порядка. Некоторые из них впервые описаны такими палеоботаниками — первоописателями, как Броньяр (Brongniart, 1828—1838), Линдли и Хаттон (Lindley and Hutton, 1831—1835). На основании сходства листовых отпечатков с листьями современных цикадовых были выделены роды: *Zamites* (по сходству с *Zamia*), *Cycadites* (по сходству с *Cycas*), *Dioonites* (по сходству с *Dioon*) и др. Другие роды получили названия (*Nilssonia*, *Taeniopteris* и др.), не связанные с наименованиями современных цикадовых.

Однако после открытия беннеттитовых и выделения их в особый порядок (или класс) ряды ископаемых «цикадовых» сильно поределели. Для большинства цикадоподобных листьев оставалось неясным, принадлежат ли они к цикадовым или беннеттитовым, обладавшим, как выяснилось, сходными по внешнему габитусу листьями. Поэтому Натгорст (Nathorst, 1902) предложил для растений с цикадоподобными листьями (эпидерма которых была не изучена и принадлежность к *Bennettitales* или *Cycadales* не установлена) использовать название «*Cycadophyton*», позднее переделанное в *Cycadophyta* и ныне широко используемое как надпорядковое название.

До открытия беннеттитовых мезозой считался «веком цикадовых», но как выяснилось в первой половине XX в. большинство цикадоподобных остатков принадлежат беннеттитовым. Дальнейшие исследования показали, однако, что ряд форм ископаемых листьев и

остатков репродуктивных органов принадлежат цикадовым.

Важнейшим методом для отделения цикадовых от беннеттитовых оказалось изучение эпидермы и строения устьиц, а также характера кутинизации отдельных элементов семян. Об этом более подробно было указано в общей главе, посвященной беннеттитовым. Выяснилось, что цикадовым принадлежат листовые отпечатки *Nilssonia* и *Ctenis*, очень широко распространенные в мезозое, а также часть листьев типа *Taeniopteris* с гаплогейльным строением устьиц и прямыми стенками клеток, выделенными Харрисом в род *Doratophyllum*.

Была доказана принадлежность к цикадовым репродуктивных органов *Dioonitocarpidium*, *Palaeocycas*, *Androstrobus* и *Beania*. *Beania* представляет мегастробил со спирально расположенными редкими мегаспорофиллами, каждый из которых несет по два семени с включениями смолы в мясистом наружном интегументе, что характерно для семян цикадовых. По предположению Харриса, репродуктивные органы *Androstrobus* (микростробил) и *Beania* (мегастробил), а также листья типа *Nilssonia* принадлежат одному роду. Флорин (Florin, 1933) реконструировал цикадовое — *Bjuvia simplex* из рэта Южн. Швеции. Для реконструкции он использовал остатки спорофиллов *Palaeocycas* и листья *Macrotaeniopteris gigantea*. Из в. триаса Лунца описаны под родовым названием *Dioonitocarpidium* мегаспорофиллы цикадового (Kräusel, 1949; Liliensperg, 1928).

Анатомическому строению палеозойских цикадовых (*Cycadoxyleae*) посвящено исследование Д. Скотта (Scott, 1923). Интересная работа о происхождении и родственных отношениях цикадовых, которую мы в значительной мере использовали в настоящей работе, была написана Арнольдом (Arnold, 1953), им же составлен довольно обстоятельный очерк в руководстве «Введение в палеоботанику» (Arnold, 1947). Довольно подробно описаны цикадовые и беннеттитовые в «Палеоботанике» Готана и Вайланда (Gothan und Weyland, 1954).

Наиболее обстоятельная сводка по современным цикадовым принадлежит проф. Чикагского университета Чемберлену (Chamberlain, 1941), посвятившему много лет изучению этой группы и опубликовавшему ряд специальных исследований².

¹ Составили В. А. Вахрамеев (общая часть, описание родов *Androstrobus*, *Beania*), Н. Д. Василевская (*Ctenis*, *Ctenidiopsis*, *Cycadites*, *Cycadolepis*, *Nilssonia*), В. А. Самылина (*Aldania*, *Doratophyllum*) и В. П. Владимирович (*Anthrophyopsis*).

² Работы, касающиеся изучения ископаемых остатков листьев цикадовых, уже указывались в общей части, посвященной беннеттитовым.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

В ископаемом состоянии от цикадовых сохраняются обычно листья и очень редко остатки репродуктивных органов. Поэтому нам хорошо известны в основном лишь современные представители этого порядка.

Ствол современных цикадовых короткий, клубневидный, иногда почти скрытый под землей (*Stangeria*) или столбовидный, обычно до 1—1,5 м высотой и только у некоторых видов *Dioon* и *Macrozamia* он достигает 15—20 м высоты. Поверхность ствола покрыта основаниями черешков опавших листьев, образующих как бы панцирь. На верхушке ствола расположена крона крупных, обычно простоперистых пальмовидных листьев. Если ствол цикадового очень короток, листья выходят как бы из-под земли, и весь облик цикадового напоминает папоротник.

Стебли цикадовых обладают широкой сердцевинной, толстой корой и очень тонким кольцом проводящей ткани (2—5 мм), состоящим из коллатеральных пучков, разделенных широкими сердцевинными лучами. Протоксилема сложена лестничными трахеидами. Трахеиды вторичной ксилемы несут округлые окаймленные поры, но у *Stangeria* и некоторых видов *Zamia* они остаются лестничными. Утолщение стебля происходит в результате деятельности первичного камбия коллатеральных пучков. У некоторых цикадовых деятельность первичного камбия замирает, взамен него в толще коры последовательно закладываются концентрические камбиальные кольца, деятельность которых вызывает медленное утолщение стебля. Листовые следы двойные, состоящие из лестничных трахеид. Они выходят совместно из стелы, а затем после некоторого промежутка разделяются и, направляясь в противоположные стороны, как бы обгибают стебель, а пройдя половину окружности стебля, они входят в основание листа, на противоположной стороне от точки выхода из стелы.

Листья современных цикадовых простоперистые и только у *Bowenia* дваждыперистые, черешок массивный. Листья ископаемых цикадовых цельные или перистые. Длина листьев колеблется от нескольких сантиметров до 3 м (более подробно листья ископаемых цикадовых охарактеризованы в главе, посвященной беннеттитовым).

У современных цикадовых поочередно с зелеными листьями развиваются коричневые редуцированные войлочные листья, входящие в состав панциря и служащие для защиты еще не распустившихся зеленых листьев.

Стенки клеток эпидермы листьев цикадовых прямые, а устьица гаплогейального типа. С помощью этого признака листья ископаемых цикадовых отличают от листьев беннеттитовых, у которых стенки клеток извилисты, а устьица синдетогейального типа.

Стробилы цикадовых однополые, располагающиеся на верхушках стеблей. Они состоят из оси, на которой спирально или мутовчато располагаются спорофиллы.

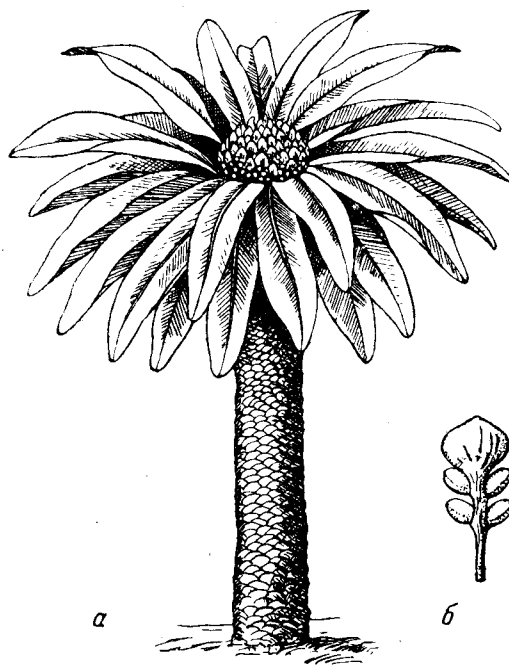


Рис. 22. а — реконструкция *Bjuvia simplex* Florin, $\times 1/30$; б — мегаспорофилл *Palaeocycas integer* (Nathorst) Florin, $\times 1/6$. Рэт. Швеция (Florin, 1933)

Микростробилы сложены расположенными по спирали и тесно прилегающими друг к другу сильно редуцированными микроспорофиллами. Микроспорофиллы имеют форму удлиненной плоской чешуи или щитовидной пластинки, сидящей на стерженьке. Сорусы, состоящие из 2—5 микроспорангиев, располагаются на нижней поверхности микроспорофиллов. Микроспоры (пыльца) очень сходны с микроспорами беннеттитовых, поэтому они были описаны в предыдущем разделе

Мегастробилы у всех современных цикадовых, за исключением *Cycas*, представляют собой компактную шишку различных размеров от 2 до 70 см. У *Cycas* мегаспорофиллы перистые, сходные с вегетативными листьями, но меньше их по размерам, лишены хлорофилла и имеют желтоватую окраску. В основании они несут несколько пар семезачатков. Мегаспорофиллы других цикадовых обнару-

живают различную степень редукции; у *Dioon* они еще имеют расширенную верхушку, напоминающую лист, а у *Zamia* приобретает форму шестиугольных щитков с ножкой, плотно смыкающихся краями и надежно изолирующих семезачатки.

Размеры семезачатков крупные, от 1 до 5—6 см. Нуцеллус (мегаспорангий) окружен сросшимся с ним интегументом, свободным лишь на верхушке и вытянутым здесь в узкое микропиле.

В ископаемом состоянии известно несколько типов мегастробилов цикадовых. Таковы *Beania*, найденная в юрских отложениях Европы, представляющая рыхлый стробил с щитковидными мегаспорофиллами, *Dioonitocarpidium* из в. триаса Германии и Австрии с перисторассеченными мегаспорофиллами, напоминающими таковые у *Cycas* и *Palaeocycas*, из рэта Швеции с редуцированной, но не рассеченной пластинкой, заканчивающейся широкой лопаткой.

Флорин дал реконструкцию цикадового, обладавшего мегаспорофиллами *Palaeocycas*, назвав все растение *Vjuvia simplex* (рис. 22). Растение, как и все цикадовые, было однодомным и на верхушке ствола, увенчанного кроной ланцетных листьев, располагался густой пучок мегаспорофиллов.

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ

Порядок Cusadales включает одно семейство Cusadaceae, состоящее, в свою очередь, из девяти современных родов и около 100 ви-

дов. Деление на роды основано, главным образом, на различии в строении микро- и мегастробилов. Принципы классификации остатков листьев цикадовых, наиболее часто встречающихся в ископаемом состоянии, изложены в главе, посвященной беннеттитовым.

Некоторые исследователи (Gothan und Weiland, 1954) выделяют в самостоятельный порядок — Nilssoniales — листья нильссоний и связываемые с этими листьями репродуктивные органы (*Androstrobus* и *Beania*) на том основании, что в их строении намечаются некоторые отличия от типичных Cusadales. Так, черешки нильссоний имеют одинарный проводящий пучок, а не двойной, как у Cusadales. Мегастробил *Beania* рыхлый, а не компактный, как у современных Cusadales. Однако выявленные до сего времени отличия слишком невелики, чтобы на основании их выделить новый порядок. Поэтому в данной работе нильссониевые объединяются с Cusadales.

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ, ВРЕМЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ

При описании беннеттитовых мы уже отмечали, что цикадоподобные листья появляются уже с верхнего палеозоя, однако принадлежность их к цикадовым или беннеттитовым выяснена еще недостаточно. Репродуктивные органы несомненных цикадовых известны, начиная с верхнего триаса (*Dioonitocarpidium*).

ГЕОХРОНОЛОГИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЦИКАДОВЫХ

Названия родов	Триас	Юра	Мел
<i>Aldania</i>			—
<i>Androstrobus</i>		—	
<i>Anthrophyopsis</i>	—		
<i>Beania</i>		—	
<i>Ctenidiopsis</i>		—	
<i>Ctenis</i>	—	—	—
<i>Cycadites</i>	—	—	—
<i>Cycadolepis</i>		—	
<i>Doratophyllum</i>		—	
<i>Drepanozamites</i>	—		
<i>Nilssonia</i>	—	—	—
<i>Pseudoctenis</i>		—	

Как и беннеттитовые, значительное распространение цикадовые получают в течение верхнего триаса, юры и нижнего мела, причем наиболее часто встречаются разнообразные *Nilssonia* и *Ctenis*. В отличие от беннеттитовых, они не вымирают в верхнем мелу, а доживают до настоящего времени, однако значение их резко убывает с этого времени. Остатки их среди верхнемеловых, палеогеновых и неогеновых отложений сравнительно редки. В палеогеновых и неогеновых отложениях СССР цикадовые пока еще не найдены.

Современные цикадовые — обитатели тропического и теплого климатов. Из девяти родов: *Cycas* встречается в Азии и Австралии; *Macrozamia* и *Bowenia* в Австралии; *Encerhalartos* и *Stangeria* в Южн. Африке; *Zamia*, *Ceratozamia*, *Dioon* и *Microcycas* в Америке. Разорванность современного ареала цикадовых как бы подтверждает их древнее происхождение. Однако нигде они не являются доминирующими элементами растительного покрова, встречаясь обычно единичными особями.

Геологическое значение цикадовых равнозначно значению беннеттитовых, о чем уже сказано выше.

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

РОДЫ, УСТАНОВЛЕННЫЕ ПО ОСТАТКАМ ЛИСТЬЕВ, СВЯЗЫВАЕМЫЕ С ПОРЯДКОМ CYCADALES

Aldania Samylyna, 1956. Тип рода — *Aldania vachrameevii* Samylyna, 1956; н. мел нижнего течения р. Алдана. В ископаемом состоянии известны листья. Листья небольшие, перистые. Перышки языковидные, асимметричные, с пильчатым краем, прикрепляющиеся всей шириной оснований к бокам стержня. В каждое перышко из точки стержня, располагающейся ближе к нижнему краю сегмента, входят две жилки, одна из которых поднимается вверх, другая направляется вниз. От этих жилок поочередно отходят вторичные дихотомирующие жилки, оканчивающиеся в зубах перышек (рис. 23). Эпидермальные клетки вытянуты в длину, прямостенные. Три вида. Н. мел нижнего течения рр. Алдана, Вилюя, Лены.

Anthrophyopsis Nathorst, 1878. Тип рода — *Anthrophyopsis nilssonii* Nathorst, 1878; рэт Швеции. В ископаемом состоянии известны листья; листья крупные, овально-удлиненные; стержень прямой с продольно-струйчатой, поперечно-морщинистой

или пузырчатой поверхностью. Боковые жилки редкие, грубые, отходят от стержня под углом, близким к прямому, соединяются анастомозами (табл. VII, фиг. 4). Эпидерма состоит из прямостенных клеток, располагающихся рядами; имеются редкие следы трихонных образований. Устьица только на нижней по-

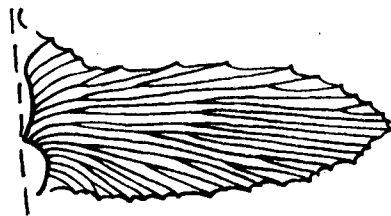


Рис. 23. *Aldania vachrameevii* Samyly.; перышко. Н. мел. Нижнее течение р. Алдана (Самылина, 1956)

верхности листьев, между жилками, ориентированы беспорядочно; каждое устьице окружено 6—8 дополнительными клетками

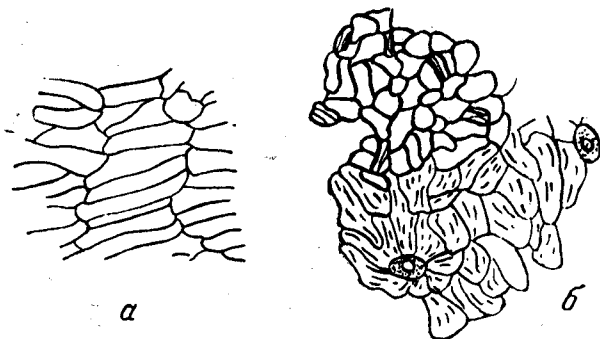


Рис. 24. *Anthrophyopsis crassinervis* Nathorst; а — эпидерма верхней поверхности листа, $\times 100$; б — эпидерма нижней поверхности листа с группой устьиц и следами трихонных образований, $\times 100$. Рэт. В. Гренландия (Harris, 1926)

(рис. 24). В. триас. Ср. кейпер и рэт Памира, Челябинского бассейна; рэт Швеции и Гренландии.

Ctenis Lindley et Hutton, 1834. Тип рода — *Ctenis falcata* Lindley et Hutton, 1834; ср. юра Англии, Йоркшир. В ископаемом состоянии известны листья. Листья сегментированные или простоперистые с более или менее толстым стержнем. Сегменты прикрепляются к бокам стержня под острым или почти прямым углом, в основании расширены и избегают нижним краем или немного сжаты, чередующиеся или противопоставленные; в очертании более или менее широколинейные, удлиненно-овальные, ланцетные с

острой, тупо закругленной или усеченной несимметричной верхушкой. Жилки почти параллельные или слегка расходящиеся и выходящие в края, в основании и несколько выше дихотомирующие, соединенные перемычками, образующими удлиненные ячейки (рис. 25). Клетки эпидермы листьев многоугольные, прямостенные. Устьица гаплогейльного типа, мелкие, располагаются только на нижней поверхности сегментов, ориентированы беспоря-

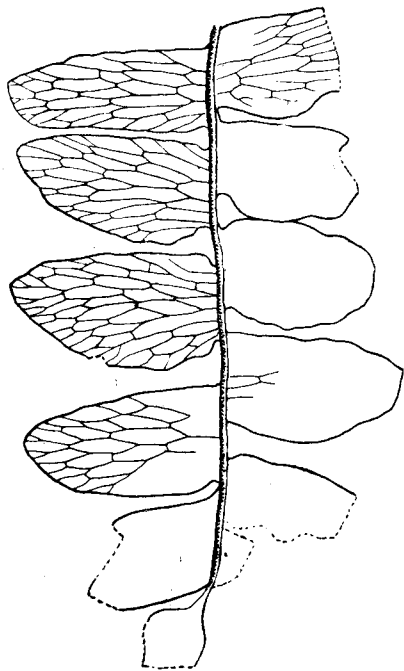


Рис. 25. *Ctenis burejensis* Ргуп.,
×1. Часть листа. Н. мел. Бассейн
р. Буреи (колл. В. Д. Принады)

дочно. Более 50 видов. В. пермь(?) — н. мел, преимущественно юра. В. пермь Приморского края; н. юра Ср. Азии (Вост. Фергана, бассейн р. Зеравшана); ср. юра Закавказья (Ткварчели); юра Казахстана и о-ва Котельного; в. юра — н. мел. Буреинского бассейна; н. мел Якутии и Южн. Приморья. Триас Аргентины, в. триас Лунца; рэт — лейас Польши, Швеции, Гренландии; н. юра Австралии, Китая, Джунгарии, Кореи; рэт — в. юра Японии; ср. юра Маньчжурии; юра Афганистана, Китая; юра — н. мел. С. Америки; вельд Англии.

Ctenidiopsis Rasiborski, 1894. Тип рода — *Ctenidiopsis grojecensis* Rasiborski, 1894; н. юра Польши. В ископаемом состоянии известны листья. Листья простопе-

ристые. Перышки прикреплены к бокам стержня, в основании резко суженные, закругленные, в верхушке тупые, закругленные. Жилки веерообразно расходящиеся от основания, далее более или менее параллельные, дихотомирующие, соединяются анастомозами, образующими удлиненные петли. От *Ctenis* отличается суженными основаниями листьев и более веерообразно расходящимися жилками (табл. VI, фиг. 1). Три вида. Юра — н. мел. Н. мел Южн. Приморья. Н. юра Польши.

Cycadites Sternberg, 1825. Тип рода — *Cycadites nilssonii* Sternberg, 1825; мел Швеции. В ископаемом состоянии известны простоперистые листья. Перышки прикрепляются к краям верхней поверхности стержня всей шириной основания, иногда слегка избегая нижним краем; противопоставленные или чередующиеся, линейные, иногда суженные близ места прикрепления, прямые или слегка дугообразно изогнутые, цельнокрайние. Жилка одна срединная, в виде валика или желобка (табл. VI, фиг. 2). Эпидермальные клетки с прямыми стенками; более 15 видов. В. триас — в. мел. В. триас Памира; ср. юра Закавказья (Ткварчели), Вост. Ферганы; н. мел — Южн. Приморья. Ранний мезозой Н. Зеландии, рэт — лейас Швеции; рэт Германии, Франконии, Тонкина; н. и ср. юра Индии (свита Раджмахал); н. юра Англии; в. юра Маньчжурии, н. мел Швеции, Португалии (альб), сеноман Гренландии.

Cycadolepis Saporta, 1875. Тип рода — *Cycadolepis villosa* Saporta, 1875; кимеридж Франции. Чешуи, выполнявшие, видимо, роль прицветников, кожистые, выпуклые, удлиненно-ланцетные, более или менее параллельно-крайние в нижней части, языковидные, треугольно-вытянутые, широко-овальные, с закругленным или усеченным основанием и вытянутой заостренной верхушкой, поперечно-морщинистые, иногда продольно штриховатые, с боков покрытые многочисленными волосками или волоскоподобными выростами (рис. 26). Верхняя кутикула с почти однообразными прямоугольными клетками, без сосочков, нижняя кутикула с такими же, но более кутинизированными клетками, со слабо развитыми или неразвитыми сосочками. Устьица довольно частые; замыкающие клетки ориентированы параллельно длинной оси чешуи, дополнительные клетки мельче остальных (рис. 27). Около 10 видов. Сьюорд (1895) выделял два подрода: 1) *Dory* — *Cycadolepis* — чешуи линейноланцетные, су-

живающиеся от основания к верхушке и 2) *Eugu* — *Cycadolepis* — чешуи широкоовальные и округлые. Рэт — н. мел. Н. юра Ср. Азии (Зеравшанский хр.), ср. юра Донбасса. Рэт Гренландии, Тонкина; н. юра Мексики; юра Земли Грэма, Китая; н. кимеридж Франции; н. мел. Англии, Японии.

Doratophyllum Harris, 1932. Тип рода — *Doratophyllum astarensis* Harris, 1932; рэт Вост. Гренландии (Скорсби). В ископаемом состоянии известны листья. Листья удлинено-ланцетные, черешковые, листовая пластинка цельная, прикрепляется к краям верхней поверхности рахиса. Жилкование перистое, боковые жилки простые и дихотомирующие (табл. VI, фиг. 3). Эпидермальное строение цикадового типа. Клетки эпидермы многоугольные, с прямыми стенками. Устьица гаплогейльного типа, располагаются только на нижней поверхности листьев, правильно или беспорядочно ориентированы (табл. V, фиг. 1а, б). Несколько видов. Рэт — н. мел. Н. мел. нижнего течения р. Алдана. Рэт Швеции и Гренландии.

Drepanozamites Harris, 1932. Тип рода — *Adiantites nilssonii* Nathorst, 1878; рэт Швеции. Листья простоперистые, оканчивающиеся непарным верхушечным перышком. Перышки асимметричные, очередные или почти супротивные, прикрепленные к бокам стержня листа суженным основанием. В средней части листа перышки удлинено-ромбовидные с тупыми или приостренными верхушками, в нижней — короткие, почти овальные с закругленными верхушками. Передний край перышка обычно слабо вогнут, задний — слегка выпуклый. Жилкование асимметрично-веерообразное. Из стержня листа в основание перышка входит несколько жилок, дихотомирующих в дальнейшем. Жилки, расположенные ближе к заднему краю перышка, почти параллельны ему. Остальные более или менее косо выходят в его передний край (табл. VI, фиг. 6). Эпидермальные клетки прямостенные, удлиненные, почти четырехугольные; клетки, расположенные между жилками, более широкие, чем расположенные над жилками. Устьица гаплогейльного типа, ориентированы параллельно жилкам. В. триас — н. лейас. В. триас Армении, Башкирии (Суракай), Южн. Приморья; рэт — н. лейас Донбасса. В. триас — н. лейас Швеции, Гренландии; рэт Ирана, Южного Китая.

Nilssonia Brongniart, 1925. Тип рода — *Nilssonia brevia* Brongniart, 1825; лейас Швеции. В ископаемом состоянии

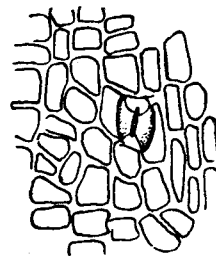
известны листья, с которыми связывают мужские (*Androstrobus* Schimper, 1870) и женские (*Beania* Carruthers, 1869) стробилы. Листья ланцетные, эллиптические, сегменти-



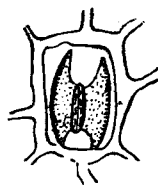
26

Рис. 26. *Cycadolepis kazachstanica* Тур. Кет.; чешуи. Ср. юра. Южн. Казахстан (колл. А. И. Турутановой—Кетовой)

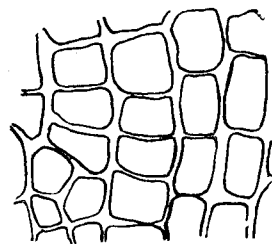
рованные или цельные, цельнокрайние или зубчатые, возможно, собранные пучками. Ксилема проводящего пучка в черешке листа цен-



27а



27б



27в

Рис. 27. *Cycadolepis rugosa* Johansson; а — нижняя эпидерма, $\times 200$; б — устьице, $\times 400$; в — верхняя эпидерма, $\times 200$. Рэт. В. Гренландия (Harris, 1932)

трипеталяная, не двойная (в отличие от современных цикадовых). Пластинка листа прикрепляется к верхней стороне стержня, полностью закрывая его, гладкая или поперечно плейчатая. Жилки ориентированы под прямым

или острым углом к стержню, параллельные, простые; единичные жилки дихотомируют обычно у основания (рис. 28; табл. VI, фиг. 5). Эпидермальные клетки полигональные, почти изодиаметричные, с прямыми боковыми стенками; клетки, приходящиеся против жилок, слегка вытянуты в длину. Устьица гаплогейльные, в большинстве неправильно ориентированные; окружающие клетки (5—6) более или менее сильно кутинизированы с сосочками (папиллами). Более 70 видов. Н. три-

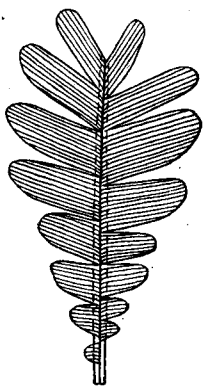


Рис. 28. *Nilssonia comtula* Heer, $\times 1$. Перисто-рассеченный лист. Н. мел. Якутия (колл. Н. Д. Василевской)

ас — в. мел. Н. триас — Ср. Азии (Мадыген); ср. кейпер — рэт Памира; в. триас Закавказья (Веди — Чай); н. юра — Сев. Кавказа, Ср. Азии; ср. юра Кавказа, Украины (Каменка), Крыма, Эмбенского бассейна, Иркутского бассейна, в. юра Каратау; н. мел. Южн. Приморья, бассейна рр. Лены, Колымы, Амура, Буреи; ср. и в. альб Зап. Казахстана; в. мел Сахалина, бассейна р. Анадыря. Триас Ю. Америки, в. триас Австрии, Японии; кейпер — лейас Франции; рэт Гренландии, Германии, Китая, Японии; н. юра Польши, Швеции, Кореи; ранний мезозой Н. Зеландии; ср. юра Англии; кимеридж Шотландии; в. юра Маньчжурии, юра З. Грэма, Афганистана; в. юра — н. мел С. Америки, Японии; н. мел Шпицбергена; в. мел Чехии, Гренландии, Аляски.

Pseudoctenis Seward, 1911 (*Ctenopsis* Berry, 1911). Тип рода — *Pseudoctenis eathiensis* Seward, 1911; в. юра Шотландии. В ископаемом состоянии известны листья. Листья средних или крупных размеров, простоперистые, овальные и овальноланцетные. Верхушка заканчивается двумя короткими и

косо поставленными перышками. Стержень прямой, относительно толстый, часто продольноструйчатый, более или менее сильно выступавший на нижней стороне, на верхней — обычно с желобком, вдоль которого прикреплялись перышки. Перышки очередные или парносближенные, линейного или ланцетного очертания. Основания несколько расширенные, асимметричные вследствие избегания по стержню нижнего края перышка. Жилки относительно толстые, редкие (через

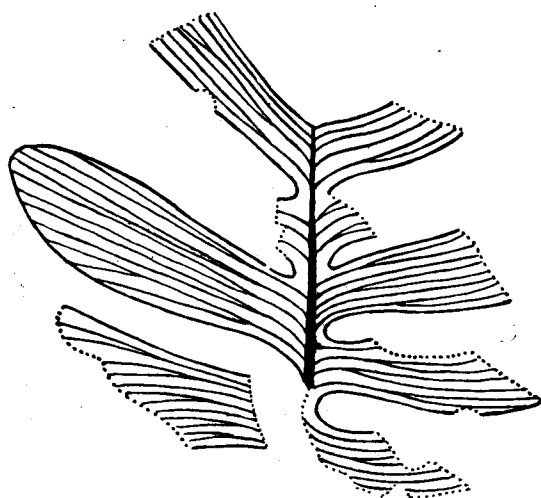


Рис. 29. *Pseudoctenis mongugaica* Руп., $\times 2$. Часть листа. Н. мел. Южн. Приморье (колл. В. Д. Принады)

1 мм), параллельно-крайние, дихотомирующие у основания (рис. 29). Клетки эпидермы верхней поверхности полигональные, над жилками удлиненные, стенки толстые, прямые, редко извилистые; устьица и волоски отсутствуют. На нижней поверхности листа многочисленные устьица собраны между жилками; устьичная щель ориентирована поперек жилок. Устьица с четырьмя — восемью (обычно с 6) побочными клетками. В. триас — н. мел. В. триас Южн. Приморья, Ферганы (Камыш — Баша), в. лейас Ферганы, Иссык — Куля; ср. юра Амурской обл; н. мел Южн. Приморья, бассейна р. Лены. В. триас Гренландии, С. Америки, Индии, Ю. Африки; н. юра Китая, Индии, Гренландии, С. Америки, ср. юра Англии, Индии, Австралии, Антарктики; в. юра Шотландии, Японии; н. мел Шотландии, Гренландии, Японии, Ю. Африки. Вне СССР известны: *Ceratozamia* Bronniart, *Dioon* Miquel, *Zamia* L., *Microzamia* Corda и др.

**РОДЫ, УСТАНОВЛЕННЫЕ ПО ОСТАТКАМ
РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ, СВЯЗЫВАЕМЫЕ
С ПОРЯДКОМ CYCADALES**

Androstrobos Schimper, 1870. Тип рода — *Androstrobos zamioides* Saporta in Schimper, 1870; бат Франции. Микростроби-

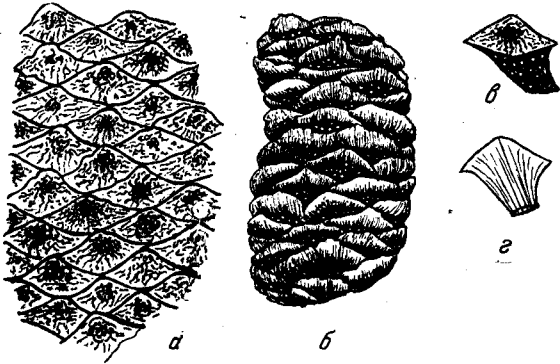


Рис. 30. *Androstrobos jamnitschenkoii* Stanisl. *a* — отпечаток наружной поверхности шишки, $\times 1$; *b* — тот же образец с поврежденным верхним слоем, видны микроспорофиллы в поперечном сечении с прикрепленными к их брюшной стороне микроспорангиями, $\times 1$; *v* и *z* — реконструкция микроспорофиллов со спинной (*v*) и брюшной (*z*) стороны, $\times 1$. Ср. юра. Донбасс (Станиславский, 1957)

лы до 5 см длины. Микроспорофиллы с устьицами цикадового типа расположены по спирали на оси стробила, заканчиваясь ромбовидным или квадратным расширением. Микроспорангии шаровидные, с толстыми стенками, тесно расположены на нижней поверхности микроспорофилла (рис. 30). В них обнаружены эллипсоидальные пылевые зерна. Несколько видов. Некоторые авторы считают, что микростробилы *Androstrobos* и листья *Nilssonia* относятся к одному естественному роду растения. Ср. юра Донбасса, Англии и Франции.

ПОРЯДОК 3. PENTOXYLALES¹

Кустарники или небольшие деревья с кожистыми цельными листьями с перистым жилкованием. Устьица синдетохейльного типа, как у беннеттитовых, но разбросанное их расположение напоминает скорее цикадовые. В отличие как от беннеттитовых, так и цикадовых, проводящая система стеблей *Pentoxylales* состоит из кольца пяти или больше отдельных меристел. Каждая меристела состоит из первичных и вторичных тканей. Ксилема

Beania Carruthers, 1869. Тип рода — *Beania gracilis* Carruthers, 1869; ср. юра Англии, Йоркшир. Мегастробил рыхлый, достигающий 10 см в длину. Мегаспорофиллы простые, расположены спирально под прямым углом к оси стробила и заканчиваются

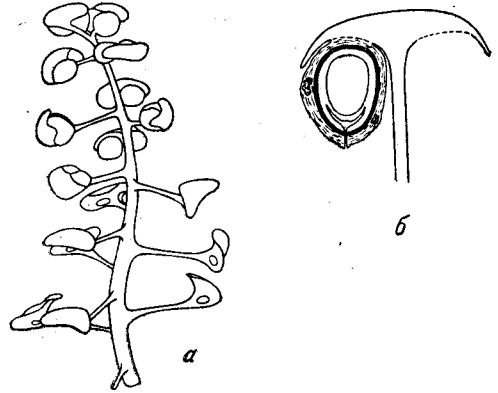


Рис. 31. *Beania gracilis* Carruth.; *a* — реконструкция мегастробила с семезачатками, \times около $1/3$; *b* — радиальный разрез через семезачаток, $\times 2$. В мясистом слое интегумента заключены зерна смолы. Ср. юра. Англия (Harris, 1941)

щитовидным расширением. На стороне щитка, обращенной к оси стробила, располагаются два семени, по одному с каждой стороны стержня мегаспорофилла. Семена овальные, размером до 13—16 мм. Нуцеллус окружен двухслойным интегументом: внутренний слой склеренхимный, наружный — мясистый, заключающий зерна смолы (рис. 31). Один вид. Юра. Донбасс, Англия (Йоркшир), Швеция, Франция, Сардиния, В. Гренландия.

Вне СССР известны: *Bjuvia* Florin, *Dionitocarpidium* Lilienstern, *Palaeocycas* Florin.

мезархная. Стробилы однополые, лишённые покрова, расположенные на концах укороченных боковых побегов, напоминающих по внешнему своему виду миниатюрные цикадовые с панцирем из листовых оснований. Микроспорофиллы, расположенные мутовчато и срощенные основанием, как у беннеттитовых, но микроспорангии свободные, как у цикадовых. В отличие от беннеттитовых, в мегастробилах нет межсеменных чешуй, но расположение семезачатков беннеттитового типа. Характерно наличие внешнего мясистого слоя интегумента.

¹ Составил А. Л. Тахтаджян.

Микроспоры однобороздные, очень сходные с микроспорами цикадовых. Единственное семейство *Pentoxylaceae* Sahnii, 1948. Н. и ср. юра (серия Раджмахал) Северо-Восточной Индии (горы Раджмахал).

Систематическое положение семейства *Pentoxylaceae* и его филогенетические связи не вполне ясны. Как указывал Б. Сахни (Sahnii, 1948), их устьичный аппарат в основном беннеттитового типа, васкулярная анатомия листьев чисто цикадовая, а анатомия стебля очень своеобразна и отличается как от беннеттитовых, так и от цикадовых. По мнению Сахни, пентоксилы занимают довольно изолированное положение в системе. Однако имеются все основания для выделения этой своеобразной группы филлоспермид в отдельный порядок *Pentoxylales*, который Ф. Немец (Nemejc, 1956) ставит рядом с *Bennettitales*. Порядок *Pentoxylales* имеет, по всей вероятности, общее происхождение с беннеттитовыми и цикадовыми, но представляет собой самостоятельную ветвь в развитии филлоспермид.

Отдельные части пентоксилых описаны под разными родовыми названиями — стебли как *Pentoxylon* и *Nipanioxylon*, листья как *Nipaniophyllum*, мегастробилы как *Cornoconites* и микростробилы как *Sahnia*. Предполагают, что эти части относятся к одному естественному роду или, по крайней мере, к близко родственным родам (Sahnii, 1948; Vishnu — Mitre, 1953; Andrews, 1961).

Pentoxylon Srivistava, 1944. Тип рода — *Pentoxylon sahnii* Srivistava, 1944; юра Индии. Род установлен на основании стеблей, но имеются все основания отнести к этому роду также листья и стробилы, описанные под самостоятельными названиями родов по органам. Стебли от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров в диаметре. Поверхность толстых стеблей полностью покрыта маленькими, ромбоидными листовыми подушками, расположенными по тесной спирали, как на стеблях современных цикадовых. Так же как у современных цикадовых, имеются листовые подушки двух размеров, расположенные в более или менее явственных чередующихся зонах. Более крупные подушки, немного более 2 мм длины и 0,5 мм ширины, принадлежат, по-видимому, опадающим листьям, что подтверждается нахождением отделяющего слоя вдоль выступающей дистальной поверхности подушки. Более же мелкие подушечки принадлежат, по всей вероятности, чешуевидным листьям. На некоторых из более крупных подушек на-

блюдается ряд рубцов листовых следов. Ряд этот, состоящий обычно из семи-девяти рубцов, почти горизонтальный и только со слабо выраженной адаксиальной вогнутостью. Самый крупный рубец расположен в центре ряда, с прогрессивно уменьшающимися рубцами по бокам. Такое расположение рубцов точно соответствует их расположению в черешках *Nipaniophyllum*. Сердцевина и кора были развиты в стеблях *Pentoxylon* относительно слабо, и большую часть стебля занимала проводящая система, напоминающая стелу некоторых видов *Medullosa*. Проводящая система состояла из кольца меристел, число которых почти всегда было пять (иногда шесть), чем и объясняется название рода. Ксилема была мезархная. Каждая меристела состояла из первичных и вторичных тканей. Вторичная ткань каждой меристелы характеризовалась очень неравномерной толщиной и на стороне, обращенной к сердцевине, была значительно толще, чем на стороне, обращенной к коре. Иногда, после образования одного или двух колец прироста, деятельность камбия на внешней стороне меристелы прекращалась. В результате такого резко выраженного неравномерного вторичного утолщения меристелы в старых стеблях почти соприкасались в центре и по бокам, разрушая сердцевину и сердцевинные лучи. Вторичная ксилема была плотная, с хорошо выраженными кольцами прироста и однорядными лучами. Радиальные стенки трахеид были снабжены соприкасающимися между собой окаймленными порами; на узких трахеидах окаймленные поры были однорядные и округлые или слегка сплюснутые, но на более широких трахеидах они образовывали два или несколько рядов и были очередными и шестигральными, подобно трахеидам араукариевых и кордаитовых. В сердцевине и коре имелись «склеротические гнезда». Два вида. Юра Индии.

Nipanioxylon Srivistava, 1944. Тип рода — *Nipanioxylon guptai* Srivistava, 1944. Юра Индии. В ископаемом состоянии известны стебли. Род *Nipanioxylon* отличается от *Pentoxylon* большим числом меристел и менее сильно выраженным эндоцентрическим ростом. По мнению Сахни (Sahnii, 1948), *Nipanioxylon guptai* представляет собой возможно лишь другой вид рода *Pentoxylon*. Известен один вид. Юра Индии.

Nipaniophyllum Sahnii, 1948. Тип рода — *Nipaniophyllum raoi* Sahnii, 1948. Юра Индии. Род по органу, установленный для наименования листьев типа *Taeniopteris*,

принадлежащих *Pentoxylaceae*. Листья кожистые, до 7 см длины, обычно менее 1 см ширины, ремневидные, с округлой верхушкой; пластинка очень постепенно суживается к основанию, образуя узкое крыло на черешке около 2 мм ширины у места прикрепления к листовой подушке. Средняя жилка около 1 мм ширины, редко 1,5 мм, состоящая из нескольких параллельных пучков, идущих до верхушки. Боковые жилки отходят под углом около 90°, неветвящиеся или однаждывилчатые, причем ветви развилка нередко вновь соединяются близ края пластинки, образуя петли. Проводящих пучков в черешке и средней жилке от пяти до девяти; строение пучков «диплоксильного» типа, как у черешковых пучков современных цикадовых; все пучки имеют вокруг влагалище из волокнистой ткани, как у современных цикадовых. Кутикула толстая, эпидермальные клетки с волнистыми стенками, устьица приурочены к нижней поверхности листа, глубоко погруженные, неправильно расположенные; побочные клетки крупные, выступающие наружу и нависающие над вестибулом. Структура устьичного аппарата, в принципе, беннеттитового типа, с одной побочной клеткой на каждой стороне, но одна или обе клетки могут впоследствии подвергаться поперечному делению, маскируя тем самым синдетохейльную природу устьица. Известно два вида, один из которых (*N. raoi* Sahnii) постоянно и тесно ассоциирован со стеблями *Pentoxylon sahnii* Sriv. и с шишками типа *Carnoconites compactum* Sriv. По всем данным, листья сидели тесно по спирали на верхушках стеблей *Pentoxylon*. Несколько видов. Юра Индии.

Sahnia Vishnu—Mittre, 1953. Тип рода — *Sahnia nipaniensis* Vishnu—Mittre, 1953; юра Индии. Род по органу, установленный для наименования микростробилы *Pentoxylaceae*. Микростробилы расположены на концах укороченных побегов типа *Pentoxylon Sahnii*, имеющих в диаметре от 1 до 1,5 см. Поверхность побегов, несущих микростробилы, покрыта панцирем из тесно расположенных подушек листовых оснований. Подушки ромбовидные, с 4—9 мезархными проводящими пучками. Промежутки между листовыми подушками заполнены простыми одноклетными волосками, прикрепленными к подушкам. Анатомическое строение побегов также очень сходно со строением *Pentoxylon sahnii*. Молодые микростробилы окружены брактеей. Ось стробила широко конусовидная, 4—5 мм ширины (у основания) и 2—3 мм высоты. Микроспорофиллов около 24,

сросшихся основаниями вокруг оси стробила в дисковидную структуру. Микроспорофиллы 1—1,5 см длины, тонкие, нитевидные, с короткими веточками, расположенными спирально. Микроспорангии на ножках, сидят на концах веточек микроспорофилла по одиночке или группами по 2—4, грушевидные, от 100 до 120 м в высоту и от 60 до 70 м в ширину. Стенка микроспорангия толстая, состоит из слоя удлиненных тонкостенных прямоугольных клеток. Проводящий пучок, войдя в стенку микроспорангия, делится затем на боль-

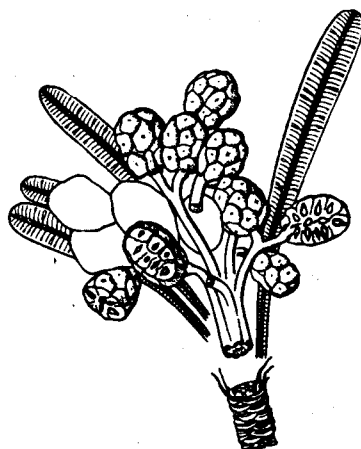


Рис. 32. *Pentoxylon sahnii* Srivastava; реконструкция растения с листьями типа *Taeniopteris* и мегастробилами *Carnoconites*. Н. или ср. юра. Индия (Sahnii, 1948)

шое число радиально расходящихся ветвей. Микроспоры 25—26 м длины и 10—25 м ширины, однобороздные, лодочковидные, с широкой бороздой, постепенно суживающейся к концам. Поверхность микроспор совершенно гладкая. Один вид. Юра Индии.

Carnoconites Srivastava, 1944. Тип рода — *Carnoconites compactum* Srivastava, 1944; юра (серия Раджмахал) Северо-Восточной Индии (горы Раджмахал). Род по органу, установленный для наименования мегастробилы *Pentoxylaceae*. Мегастробилы сидят по несколько в ветвистом верхушечном собрании. Они продолговатые или цилиндрические, от 7 до 30 мм длины и от 4 до 5 мм ширины. Ось мегастробила конусовидная, часто пятиугольная в поперечном разрезе, содержит пять проводящих пучков, образующих круг, от которого отходят по одному пучку к халазальному концу каждого семезачатка. Вокруг оси мегастробила расположены в спиральном порядке многочисленные сидячие семезачатки (рис. 32). В отличие

от мегастробилов беннеттитовых, межсеменные чешуи полностью отсутствуют. Интегумент очень толстый, состоящий из хорошо развитого каменистого и очень толстого наружного мясистого слоя; плотно прилегающие друг к другу мясистыми слоями своих интегументов семезачатки образовывали одну ягодообразную массу, в которую были погружены твердые «косточки». Мегаспорангий до основания свободен от интегумента. Два вида. Юра Индии. Из нижетриасовых отложений южной Ферганы (мадыгенская свита) был описан отпечаток облиственного побега неизвестного растения под названием *Pentoxylon nodosum* Sikstel (Сикстель, 1956). Однако изучение фотографии этого отпечатка приводит к выводу, что сохранность его настолько плоха и сходство с *Pentoxylon* столь отдаленное, что никаких оснований для отнесения его к *Pentoxylaceae*, а тем более для описания нового вида нет.

PHYLLOSPERMIDAE НЕОПРЕДЕЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ¹

I. РОДЫ, ОПИСАННЫЕ ПО ЛИСТЬЯМ

Листья у всех приведенных ниже родов плотные, цельные или чаще простоперистые, с длиной, превышающей ширину, с крепким неразветвленным стержнем. Перышки линейные, ланцетные, овальные, прямоугольные. Строение эпидермы в большинстве случаев неизвестно.

Amuriella Ргупада, 1956. Тип рода — *Amuriella extra* Ргупада, 1956; нижняя часть угленосной толщи (в. юра — н. мел), бассейн р. Буреи, р. Нимакан. Листья парноперистые, более или менее равномерно сегментированные; перышки продолговато-ланцетные, прикрепленные к стержню всей шириной своих оснований; из стержня листа в перышки входит по одной жилке, многократно дихотомирующей, разветвляющейся на большое количество жилок, параллельных краям перышка (рис. 33). Один вид. В. юра — н. мел бассейна р. Буреи.

Bureja Ргупада, 1956. Тип рода — *Bureja rigida* Ргупада, 1956; в. юра бассейна р. Буреи. Листья перистые, крупных или средних размеров; стержень листа покрыт мелкими бородавчатыми выростами;

¹ Составили описания родов: Н. Д. Василевская — *Sphenozamites*; И. В. Васильев — *Amuriella*, *Bureja*, *Heilungia*; И. Н. Сребродольская — *Macrotaeniopteris*, *Nihania*, *Taeniopteris*, *Tanaidia*, *Tanaidocarpidium*, *Tomia*.

перышки очередные или почти супротивные, расположенные под прямым углом к стержню листа и прикрепленные к его бокам всей шириной своих оснований с заметным низбегаем задних краев, продольно-плойчатые, что создает впечатление грубого жилкования; жилки параллельны краям перышек (табл. VII, фиг. 2). Один вид. В. юра бассейна р. Буреи, н. мел Южн. Приморья (оз. Ханка), бассейна р. Лены.

Heilungia Ргупада, 1956. Тип рода — *Pseudoctenis amurensis* Новорозовский, 1912; в. юра бассейна р. Буреи. Листья довольно крупные, простоперистые; перышки прикрепляются к бокам стержня листа почти под прямым углом, широкие, лентовидные, к основанию немного расширенные, на нижнем крае у основания с ушковидным выростом; жилки слегка дихотомирующие; расположенные вблизи краев перышка — слегка расходятся и выходят в края, средние — почти параллельные; первое ветвление жилок происходит почти сразу после выхода из стержня листа, в середине перышка жилки дихотомируют сравнительно редко (рис. 34). Три вида. В. юра — н. мел бассейнов рр. Буреи, Амура и Лены.

Taeniopteris Brongniart, 1828. Тип рода — *Taeniopteris vittata* Brongniart, 1828; ср. юра Англии. Листья простые, черешковые овально-удлиненные или лентовидные, реже языковидные. Листовая пластинка прикреплена к бокам толстого стержня. Жилкование перистое. Боковые жилки многочисленные, отходящие от стержня под прямым или острым углом (табл. VII, фиг. 5, 6), простые или дихотомирующие на разных расстояниях от места ответвления. Известно более 100 видов. Род *Taeniopteris* является искуственной группой видов, включая формы различного систематического положения. Изучение эпидермы у ряда видов этого рода показало их принадлежность к беннеттитовым или цикадовым. Палеозойские виды являются, вероятно, птеридоспермами. В некоторых случаях к этому же роду относят и стерильные листья настоящих папоротников (сем. *Marattiaceae*), имеющих сходный внешний облик и жилкование. С листьями типа *Taeniopteris* связывают стробилы *Williamsosniella*. В. карбон — н. мел; чаще встречается в триасе и юре. Н. пермь Донбасса; триас Таджикистана, Узбекистана, Киргизии, Армении, Памира, Приморья; рэт — лейас Челябинского бассейна; юра Украины, Сев. Кавказа, Грузии, Азербайджана, Туркмении, Казахстана, Таджикистана, Киргизии, Читин-

ской области; в. юра — н. мел бассейна р. Буреи; н. мел Якутии, Приморья. В. карбон Зап. Европы; пермь Зап. Европы, Китая, Кореи, С. Америки; триас Швеции, Франции, Германии, Персии, Сев. Вьетнама, Кореи, Японии, Вост. Гренландии, Ю. Африки, Австралии; юра Зап. Европы, Индии, Китая, Японии, Австралии, С. Америки; мел Германии, Англии, С. Америки.

Macrotaeniopteris Schimper, 1869. Тип рода — *Taeniopteris major* Lindley et Hutton, 1831—1837; ср. юра Англии. Листья типа *Taeniopteris*, но более крупных размеров, черешковые, цельные,

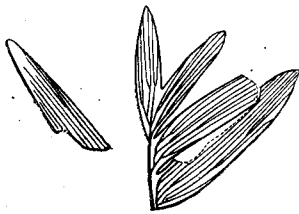


Рис. 33. *Amuriella extra* Ргуп., $\times 1$. Верхушка листа. В юра — н. мел. Бассейн р. Буреи (колл. В. Д. Принады)

цельнокрайние, иногда зубчатые (табл. VI, фиг. 4). В настоящее время к роду *Macrotaeniopteris* относят крупные листья типа *Taeniopteris*, строение эпидермы которых неизвестно. Около 30 видов. Пермь — н. мел. В. триас Памира, Южн. Приморья; юра Украины, Сев. Осетии; н. мел Южн. Приморья; пермь. Китая; в. триас Зап. Европы, Кореи, С. Америки; триас — юра Зап. Европы, Индии, Китая, Японии, С. Америки; н. мел. Японии.

Nikania Ргупада, 1956. Тип рода — *Nikania pectinata* Ргупада, 1956; н. мел Южн. Приморья. Листья перистые. Перышки почти линейные, цельные и цельнокрайние, очередные, прикреплены к стержню всей шириной своего основания, нижний край заметно избегает. Верхушки перышек тупые или закругленные, направленные вверх; верхнее перышко непарное, вытянутое, удлиненно-овальное. Жилкование перышек парал-

лельно-крайнее, жилки непосредственно выходят из стержня пера, дихотомируя у основания и соединяясь редкими анастомозами. Спороношение неизвестно. Один вид (рис. 35). Н. мел Южн. Приморья.

Sphenozamites Brongniart, 1849. Тип рода — *Cyclopteris beani* Lindley et Hutton, 1832; ср. юра Англии. Листья про-

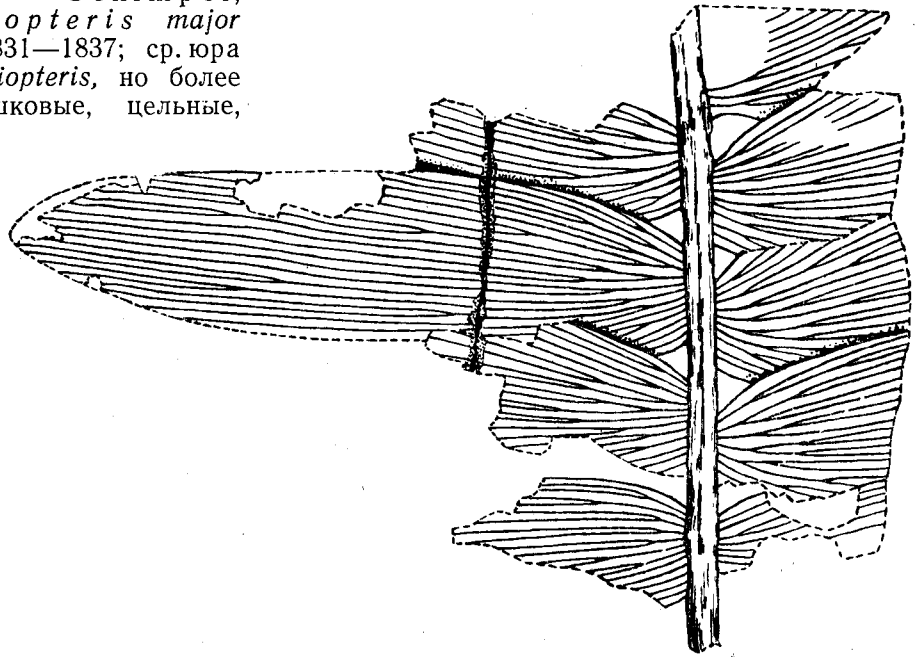


Рис. 34. *Heilungia aldanensis* Samyl., $\times 1$. Часть листа. В. юра. Нижнее течение р. Алдана (колл. В. А. Самылиной)

стоперистые, с толстым стержнем. Перышки крупные, свободно расставленные, прикрепленные к бокам стержня суженным основанием или коротким черешком, чередующиеся или почти противопоставленные, несимметричные, неправильно ромбические, овальные, овально-ромбические, цельнокрайние или зубчатые, в основании клиновидные, более или менее закругленные, в верхушке тупые или острые. Жилкование веерообразное. Жилки многочисленные, расходятся от основания, повторно дихотомируя (рис. 36). Несколько видов. В. триас — юра. В. триас Вост. Урала, Зап. Казахстана. Рэт Аргентины; ср. юра Англии, Италии, Франции; в. юра Франции.

Tomia Srebrodolskaja, 1960. Тип рода — *Tomia radzenkoi* Srebrodolskaja, 1960; н. триас Кузнецкого бассейна. Листья более или менее крупные, просто и парноперистые, несколько неравномерно сегментированные, постепенно сужающиеся к верхушке.

Стержень листа прямой. Сегменты прикреплены к бокам стержня всем основанием под прямым углом; они почти супротивные, продолговатые, обратнотрапецевидные по форме, с широко закругленной верхушкой и низбегающим основанием. Многочисленные тонкие жилки выходят из стержня под острым углом, сразу же разветвляются и, сильно из-

черешка. В черешковидное основание перышка вступает одна жилка, сразу же повторно дихотомирующая; далее жилки следуют почти параллельно друг другу, изредка дихотомируя и выходя в края перышка в средней и верхней части последнего (рис. 37). Несколько видов. В. пермь Кузнецкого и Тунгусского бассейнов.

II. РОДЫ, ОПИСАННЫЕ ПО РЕПРОДУКТИВНЫМ ОРГАНАМ

Tanaidocarpidium Ргунда, 1956.
Тип рода — *Tanaidocarpidium trophyllum* Ргунда, 1956; в. триас Донецкого бассейна. В ископаемом состоянии известны

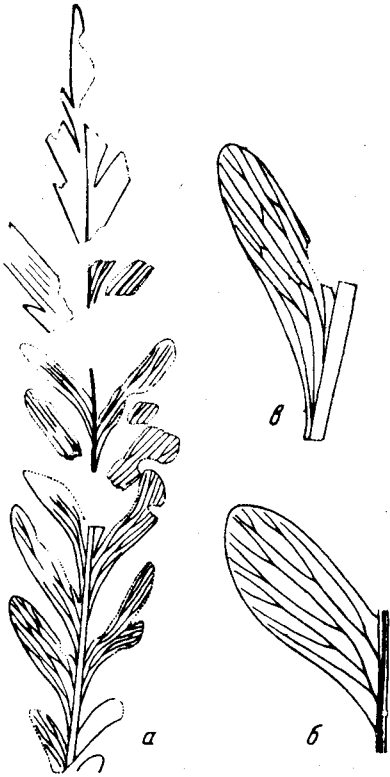


Рис. 35. *Nikania pectinata* Ргун.; а — часть листа, $\times 1$; б и в — отдельные перышки, $\times 2$. Н. мел. Южн. Приморье (колл. В. Д. Принады)

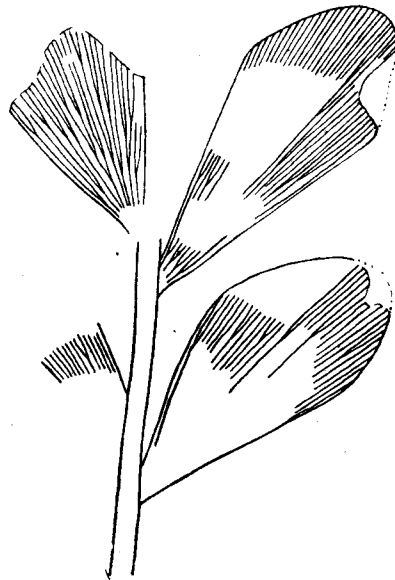


Рис. 36. *Sphenozamites surakaicus* Ргун., $\times 1,5$. Часть листа. В. триас. Южн. Урал, Суракай (колл. В. Д. Принады)

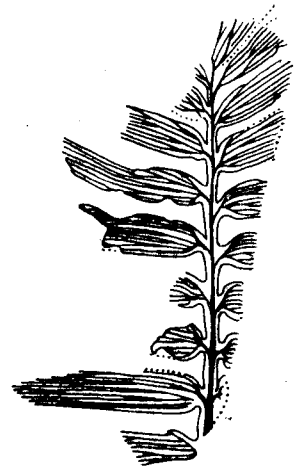


Рис. 37. *Yavorskia mungatica* Radcz., $\times 1$. Часть листа. В. пермь. Кузнецкий бассейн (Радченко, 1955)

гибаясь, следуют далее под прямым углом к стержню, дихотомируя по пути два-три раза; ветви жилок идут параллельно друг другу, крайние выходят в края. Два вида (табл. VII, фиг. 3). Н. триас Кузнецкого бассейна.

Yavorskia Radczenko, 1936. Тип рода — *Yavorskia mungatica* Radczenko, 1936; в. пермь — ерунаковская свита Кузнецкого бассейна. Листья удлиненно-овальные или удлиненно-ланцетные, простопарноперистые; перышки расставленные, линейноланцетные или продолговато-овальные, прикрепляющиеся к стержню листа сильно суженным основанием, несколько оттянутым наподобие

мегаспорофиллы. Мегаспорофилл небольших размеров, состоит из черешка и трех стерильных листовидных пластинок ланцетной формы с редкими параллельными жилками. Средняя наиболее широкая пластинка выходит прямо из черешка, боковые пластинки более узкие, отходят от черешка под некоторым углом к средней. В основании средней пластинки находится углубление, в котором располагался один семезачаток (рис. 38). Один вид. В. триас бассейна р. Донца (окрестности дер. Гарожовки).

Tanaidia Ргунда, 1941. Тип рода — *Tanaidia mirabilis* Ргунда, 1941; рэт Донецкого бассейна. В ископаемом состоянии из-

вестны микроспорофиллы. Микроспорофиллы довольно крупные, перистые, широколанцетные с сужающейся верхушкой. Стержень

Brightonia Harris, *Ctenidium* Heer, *Ctenopteris* Saporta, *Ctenophyllum* Schimper, *Ctenozamites* Nathorst, *Cycadangium*

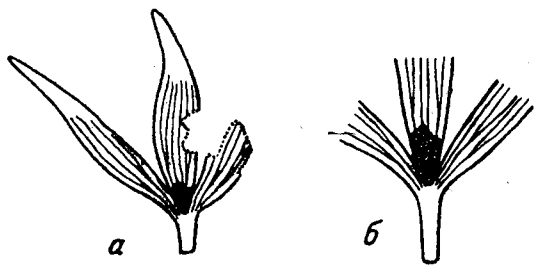


Рис. 38. *Tanaidocarpidium triphyllum* Рупп.; а — мегаспорофилл, $\times 1$; б — приосновная часть мегаспорофилла, в основании средней пластинки видно углубление, в котором располагался семязачаток, $\times 2$. В. триас. Донбасс (колл. В. Д. Принады)

гладкий, почти округлый, утончающийся к верхушке. Боковые стержни линейные, тесно расположенные, отходящие от главного стержня почти под прямым углом, суживающиеся к концам. Микроспорангии расположены в два ряда по обеим сторонам бокового стержня. Микроспорангии многочисленные, мелкие, шаровидные. Споры неизвестны. Два вида (рис. 39). В. триас. Рэт Донецкого бассейна; в. триас Южн. Ферганы (Камыш—Баши).

Кроме того, вне СССР описаны остатки, сближаемые с *Phyllospemidae*, под следующими формальными родовыми названиями:

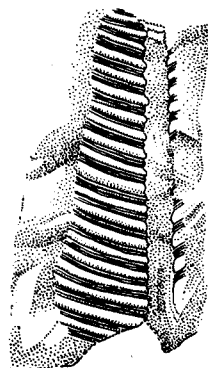


Рис. 39. *Tanaidia mirabilis* Рупп., $\times 1$. Часть микроспорофилла. Рэт. Донбасс (колл. В. Д. Принады)

Ogura, *Cycadella* Ward, *Cycadeocarpus* Dawson, *Cycadeacites* Morris, *Cycadeorachis* Stopes, *Cycadeospermum* Saporta, *Cycadeostrobus* Carruthers, *Cycadeocaulum* Fretzen, *Cycadopsis* Debeg, *Cycadospadix* Schimper, *Cadoxylon* Renault, *Dichotozamites* Berry, *Dionites* Miquel, *Glossozamites* Schimper, *Zamiophyllum* Nathorst, *Zamiopsis* Fontaine, *Zamiostrobus* Endlicher.

ГЕОХРОНОЛОГИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ФОРМАЛЬНЫХ РОДОВ ИЗ ПОДКЛАССА PHYLLOSPERMIDAE

Названия родов	Пермь	Триас	Юра	Мел
<i>Amuriella</i>				—
<i>Bureja</i>				—
<i>Heilungia</i>				—
<i>Macrotaeniopteris</i>				—
<i>Nikania</i>				—
<i>Sphenozamites</i>		—		
<i>Taeniopteris</i>				—
<i>Tanaidia</i>			—	
<i>Tanaidocarpidium</i>			—	
<i>Tomia</i>	—			
<i>Yavorskia</i>	—			

ЛИТЕРАТУРА

- Бобров А. Е. 1962. Сравнительное изучение эпидермы и устьиц листьев семейства *Cuscadaceae*. Бот. журн., № 1.
- Брик М. И. 1952. Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений бассейна р. Илек. Тр. ВСЕГЕИ, стр. 1—115. Госгеолиздат.
- Владимирович В. П. 1958. Первые находки рода *Anthrophyopsis* в верхнетриасовых отложениях СССР. Бот. журн., № 12, стр. 1761—1762.
- Криштофович А. Н. 1914. Юрские растения с р. Тырмы Амурской области. Тр. Геол. музея АН, т. VIII, вып. 2, стр. 79—124. — 1937. Меловая флора Сахалина. Тр. Дальневост. филиала АН СССР, стр. 1—103. — 1941 (1945). Палеоботаника. 4-е издание. — 1957. Каталог растений ископаемой флоры СССР, Палеонтология СССР, т. XII (приложение). Криштофович А. Н. и Принада В. Д. 1932. Материалы к мезозойской флоре Уссурийского края. Изв. Всесоюз. Геол.-разв. объедин. (ВГРО), т. 51, вып. 22, стр. 363—374. — 1933. О верхнетриасовой флоре Армении. Тр. Всес. Геол. разв. объединения (ВГРО). Вып. 336, стр. 1—26. Криштофович А. Н. и В. Д. Принада. 1934. Определитель мезозойской флоры СССР. ОНТИ.
- Материалы по палеонтологии (новые семейства и роды), 1956. Нов. серия, вып. 12, стр. 1—355.
- Нейбург М. Ф. 1932. О находке ствола *Cycadeoidea* из Юго-Восточной Монголии. ДАН СССР, 8, стр. 200—201. — Новопокровский И. В. 1912. Материалы к познанию юрской флоры долины р. Тырмы (Амурск. обл.). Геол. иссл. и разв. работы по линии Сиб. ж. д., вып. 32, стр. 1—35.
- Принада В. Д. 1931. Материалы к познанию мезозойской флоры Средней Азии. Тр. Гл. геол. разв. Упр. ВСНХ СССР, вып. 122, стр. 3—56. — 1933. Юрские растения Ткварчельского угленосного бассейна в Закавказье. Тр. Всес. Геол.-разв. объедин. (ВГРО), вып. 261, стр. 1—40. — 1934. Древнемезозойские растения Памира. Таджикская комплексная экспед., 1932, вып. 9, стр. 1—100. — 1938. Материалы к познанию мезозойской флоры бассейна р. Колымы. Мат. по изуч. Колымско-Индигирского края, серия 2 (геология и геоморфология), вып. 13, стр. 1—67. — 1951. Мезозойская флора Восточной Сибири и Забайкалья. Атлас. Тр. Иркутск. Гос. ун-та им. А. А. Жданова, т. VI, вып. 1, серия геол., стр. 1—37. Иркутск.
- Самылина В. А. 1956. Новые цикадофиты из мезозойских отложений р. Алдана. Бот. журн. № 9, стр. 1334—1339. — 1961. Новые данные о нижнемеловой флоре Южного Приморья. Бот. журн., № 5, стр. 634—645. Сикстель Т. А. 1952. Юрская флора каменноугольного месторождения Фан-Ягноб. Тр. Ин-та геологии АН Таджикской ССР, т. II, стр. 1—68. — 1953. Материалы к стратиграфии юрских угленосных отложений Ямана в Туркменской ССР. Тр. Ин-та геол. АН Узбекской ССР, вып. 7. Палеонтология и стратиграфия, сб. 2, стр. 117—154. Ташкент. — 1958. Материалы к стратиграфии юрской толщи каменноугольного месторождения Кок-Янгах. Тр. Ин-та геологии АН Узбекской ССР, вып. 7. Палеонтология и стратиграфия Средней Азии, сб. 2, стр. 69—116. Ташкент. — 1953. Материалы к познанию юрской флоры угольного м-ния Ангрэн. Тр. Ин-та геологии АН Узбекской ССР, вып. 7. Палеонтология и стратиграфия Средней Азии, сб. 2, стр. 41—68. Ташкент. — 1956. Об одной интересной реконструкции ископаемого растения. Тр. Ср. Азиатского гос. ун-та, вып. 82, стр. 113—114. Сребродольская И. Н. 1960. Новые сибирские раннетриасовые цикадофиты. «Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР», т. 1, стр. 81—84, Госгеолтехиздат. Станиславский Ф. И. 1957. Ископаемая флора батско-келловейских отложений Донецкого бассейна и Днепровско-Донецкой впадины. АН УССР. Киев.
- Турутанова-Кетова А. И. 1930. Юрская флора хр. Каратау. — Тр. Геол. музея АН СССР, т. VI, стр. 131—172. — 1931. Материалы к познанию юрской флоры бассейна оз. Иссык-Куль. Тр. Геол. музея АН СССР, т. VIII, стр. 311—356. — 1936. *Otozamites turkestanica* Tur. и *Pseudocycas dubius* sp. nov. из юрских отложений хр. Каратау (Казахстан). Тр. Ин-та геологии АН СССР, т. V, стр. 177—195. — 1961. Williamsoniaceae Советского Союза. Тр. БИН АН СССР, серия VIII. Палеоботаника, вып. 4.
- Ярмоленко А. В. 1939. О лишенных сосудов ископаемых древесинах из мезозоя СССР. Сов. бот., № 6—7, стр. 234—245.
- Тактаджян А. Л. 1956. Высшие растения. Изд. АН СССР. — Тесленко Ю. В. 1959. Некоторые закономерности в распространении цикадофитов в юре Сибири. ДАН СССР, 127 (1), стр. 191—193.
- Abbeema T. van. 1934. Das Transfusionsgewebe in der Blättern der Cycadinae, Ginkgoinae und Coniferae. Rec. Trav. Bot. Neerl., t. 31, pp. 309—390. Andrews H. 1955. Index of generic names of fossil plants, 1820—1950. Geological Survey Bull. 1013. Washington. — 1961. Studies in Paleobotany. New York and London. Arber E. 1919. Remarks on the organization of the cones of *Williamsonia gigas* (L. et H.). Ann. Bot., v. 33, pp. 173—179. Arnold A. 1953. Origin and relationships of the Cycads. Phytomorphology, v. 3, N 1—2, pp. 51—65. — 1947. An introduction to Paleobotany. New York and London.
- Bailey I. W. 1919. Structure, development, and distribution of so-called rims or bars of Sanio. Bot. Gaz., v. 67, pp. 449—468. Berry E. W. 1911. Lower cretaceous. Maryland Geological Survey. Bureau E. 1954. Sur certaines especes homoxylées, vivantes et fossiles, a punctuations aréolées scalariformes de la Nouvelle-Caledonie. Rapp. et communs. huitieme Congr. internat. bot. sec. 2, v. 4—6, pp. 231—232. Paris. Braun A. 1876. Die Frage nach Gymnospermie der Cycadeen erläutert durch die Stellung dieser Familie im Stufengang des Gewächsreichs. Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss., Bd. 40, ss. 289—377. Brongniart A. 1825. Observations sur les végétaux fossiles renfermes dans les grès de Hoerr en Scanie. Ann. Sci. nat., t. 4, pp. 200—224. — 1828. Prodrome d'une histoire de végétaux fossiles. Paris. — 1849. Tableau des genres de végétaux fossiles. Вuckland W. 1828. On the Cycadeoideae, a family of fossil plants found in the Oolite quarries of the Inslde of Portland. Geol. Soc. London Trans., 2d ser., v. 2, pp. 395—401.
- Capellini G. e. Solms-Laubach H. 1892. I tronchi di Bennettitee dei Musei Italiani. Notizie storiche, geologiche, botaniche. Mem. Real. Acad. Sci. Ist. Bologna, ser. 5, t. 2, pp. 161—215. Carruthers W. 1869. On *Beania*, a new genus of cycadean fruit from the Yorkshire Oolites. Geol. Mag., v. 6, pp. 97—99. London. — 1870. On fossil Cycadean stems from secondary rocks of Britain. Trans. Linnean Soc. London, v. 26, pp. 675—708.
- Chamberlain C. J. 1919. The living Cycads. Chicago. — 1941. Gymnosperms (structure and evolution). Chicago. Chrysler M. A. 1932. A new cycadeoid from New Jersey. Amer. Jour. Bot., v. 19, pp. 679—692. Cridland A. A. 1957. *Williamsoniella papillosa*, a new species of Bennettitidalian flower. Ann. Mag. Nat. Hist., v. 10, pp. 383—388.
- Delevoryas T. 1959. Investigations on North American cycadeoids: *Monanthesia*. Amer. Jour. Bot. v. 46, N 9, pp. 657—666. — 1960. Investigations of North American cycadeoids: trunks from Wyoming. Amer. Jour. Bot. v. 47, N 9, pp. 778—786.

Endo S. 1953. A new *Cycadeoidea* from South Sakhalin Kumamoto Jour. Sci. ser. B, N 2, pp. 1—7.

Florin R. 1933. Studien über die Cycadales des Mesozoikums. Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl. 3, ser. V. 12, N 5, ss. 1—134.—1933. Zur Kenntnis der Bennettitaceen-Gattung *Pseudocycas* Nath. Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl., Ser., Bd. 12, N 5, ss. 105—119.—1933. Die Spaltöffnungsapparate der *Williamsonia*, *Williamsoniella* und *Wielandiella*—Blüten (Bennettitales). Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. 25A, 15, ss. 1—20.—1933. Über *Nilssoniopteris glandulosa* sp. nov., eine Bennettitaceae aus der Juraformation Bornholms. Arkiv f. Bot; Kgl. Svenska Vetensk. Akad., Bd. 25 A, 20, ss. 1—19. Fontaine W. 1889. The potomac or younger Mesozoic flora U. S. Geol. Survey, Mon. 15, p. 1—377.

Goepfert H. R. 1844. Über die fossilen Cycadeen überhaupt mit Rücksicht auf die in Schlesien vorkommenden Arten. Übers. d. Arb. und Veränd. d. Schles. Ges. für Vaterf. Kultur. Breslau, ss. 114—144.—1853. Über die gegenwärtigen Verhältnisse d. Palaentologie in Schlesien, so wie über die fossile Cycadeen. Schles. Ges. für Vaterl. Kultur. Breslau. Denkschrift. ss. 251—265. Gothan W., Weyland H. 1954. Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin.—Greguss P. 1957. The leaf epidermis of the Cycads. Acta Biol. v. 3, N 3—4.

Harris T. M. 1932. The fossil flora of Scoresby Sound, east Greenland, Part 2, Description of seed plants incertus sedis, together with a discussion of certain cycadophyte cuticles. Meddelelser om Gronland. Bd. 85, N. 3, pp. 1—112.—1932. The fossil flora of Scoresby Sound, east Greenland, Pt. 3, Caytoniales and Bennettitales om Gronland., Bd. 85, Nr 5, pp. 1—133.—1941. On *Ptilophyllum gracile* sp. nov. Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. 11, vol. 8, p. 132.—1941. Cones of extinct Cycadales from the Jurassic rocks of Yorkshire. Phil. Trans. Royal. Soc. London. v. B. 231, pp. 75—98.—1942. *Wonnacottia*, a new Bennettitalean microsporophyll. Ann. Bot. n. ser., v. 6, pp. 577—592.—1944. A revision of *Williamsoniella*. Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. No 583, v. 231, pp. 313—328.—1954. Mesozoic seed cuticles. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 48, H. 2, pp. 281—291.—Heer O. 1868—1883. Flora fossilis arctica, vol. I—VII. Hollick A. 1936. Tertiary Floras of Alaska. U. S. Geol. Surv., Prof. paper 182, pp. 1—171.—1930. Upper Cretaceous Floras of Alaska. U. S. Geol. Surv. Prof. pap. 159, pp. 1—116. Hsu J. and Bose M. N. 1952. Further information on *Homoxylon rajmahalense* Sahnii. Journ. Ind. Bot. Soc. 31, pp. 1—12.

Jähnichen H. 1956. Über eine bedeutame versteinernte Pflanze aus der Kreidezeit. Dresdn. Wissensch. Museen. ss. 51—86. Johnson L. A. S. 1959. The families of cycads and Zamiaceae of Australia. Proceed Linn. Soc. of New South Wales, v. 84, p. 1, pp. 64—117.

Kershaw E. M. 1912. Structure and development of the ovule of *Bowenia spectabilis*. Ann. Bot., v. 26, pp. 625—641. Knowlton. 1919. A catalogue of the Mesozoic and Cenozoic plants of North America. U. S. Geol. Survey, Bull. 696, pp. 1—815. Krasser F. 1918. Studien über die fertile Region der Cycadophyten aus Lunzer Schichten. Mikrosporophylle und männliche Zapfen. Akad. Wiss. Wien Denkschr., Bd. 94, pp. 489—554. Krausel R. 1948. *Sturiella langeri* nov. gen., nov. sp., eine Bennettitee aus der Trias von Lunz (Nieder Osterreich): Senckenbergiana, Bd. 29, pp. 141—149.—1949. Koniferen und andere Gymnospermen aus der Trias von Lunz, Nieder Osterreich.—Palaentogr. 89. B. Lief. 1—3, pp. 35—83. Stuttgart.—1950. Versunkene Floren. Eine Einführung in die Paläobotanik. Frankfurt am Main.—1953. Ein neues *Dioonitocarpidium* aus der Trias nov Lunz.—Senckenbergiana, 34, N 1/3, pp. 105—108. Frankfurt am Main.—Kryshstofovich A. 1919. On the flower of *Williamsonia* sp. found near Vladivostok

and some alter plants from the Maritime Province of the Asiatic Russia. Journ. Geol. Soc. Tokyo. v. 26, pp. 1—5.—1920. A Cycadean trunk from Hokkaido. Journ. Geol. Soc. Tokyo, v. 27, N 325, pp. 1—8.

Lang W. H. 1900. Studies in the development and morphology of Cycadean sporangia. 11. The ovule of *Stangeria paradoxa*. Ann. Bot., v. 14, pp. 281—306. Langdon L. D.—M. 1920. Stem anatomy of *Dioon spinulosum*. Bot. Gaz., v. 70, pp. 110—125. Lillienstern R. H. 1928. *Dioonites pennaeformis* Schenk. eine fertile Cycadee aus der Lettenkohle. Palaeont. Zeitschr., Bd. 10, pp. 91—107. Berlin. Lindley J. et Hutton W. 1833—1835. The fossil flora of Great Britain, v. 2. Linnell T. 1932. Zur Morphologie und Systematik triassischer Cycadophyten. I. Die Gattung *Sphenozamites* Brongn. Svensk Bot. Tidskr. 26, H. 1—2, p. 241.—1933. Zur Morphologie und Systematik triassischer Cycadophyten. 11. Über *Scytophyllum* Bornem., eine wenig bekannte Cycadophyten—Gattung aus dem Keuper. Svensk Bot. Tidskr. Bd. 27, H. 3, p. 310.

MacBride T. H. 1893. A new cycad. Jova Univ. Lab., Nat. Hist. Bull. v. 2, pp. 391—393.—1894. North American cycads. Proc. Jowa Acad. Sci., v. 1, pt. 4, pp. 62—65. Matte H. 1904. Recherches sur l'appareil libéro-ligneux des Cycadacées. Mem. Soc. Linn. Normandie, t. 22, pp. 1—233. Messeri A. 1932. Il valore ontogenetico e filogenetico del legno centripeto foliare delle Cycadinae. Nuovo Giorn. Bot. Ital., n. s., v. 39, pp. 70—75. Miquel F. A. W. 1851. Over de Rangschikking der fossile Cycadeae. Tijdsch. Wiss. Nat. Wet., v. 4, pp. 205—227. Amsterdam. Morris M. 1888. Remarks upon the recent and fossil Cycadeae. Annals and Mag. Nat. Hist., v. 7, pp. 110—120.

Nathorst A. G. 1878. On floran i Skanes kollörande bildning. I Floran vid Bjuf. Stockholm, Sveriges Geol. Undersökn. Ser. C, N 27, p. 44.—1902. Beiträge zur Kenntnis einiger Mesozoischen Cycadophyten. Handl. Kgl. Svenska Vet. Akad. 36, H. 4, pp. 1—28.—1907. *Pseudocycas*, eine neue Cycadophyten Gattung aus dem cenomanen Kreideablagerungen Grönlands. Handl. Kgl. Svenska Vet. Akad., Bd. 42, N 5, ss. 1—16.—1907. Über *Thaumatopteris Schenki* Nat. Handl. Kgl. Svenska Vet. Akad., Bd. 42, No 3, ss. 1—15.—1909. Über die Gattung *Nilssonia* Brongn. mit besonderer Berücksichtigung schwedischer Arten. Handl. Kgl. Svenska Vet. Akad., Bd. 43, Hafte 12, ss. 1—40.—1909. Palaobotanische Mitteilungen 8: Über *Williamsonia*, *Weilandiella*, *Cycadocephalus* und *Weltrichia*. Handl. Kgl. Svenska Vet. Akad. Bd. 45, N 4, ss. 1—38.—1911. Palaobot. Mitteil. 10. Über die Gattung *Cycadocarpidium* Nathorst nebst einigen Bemerkungen über *Podozamites*. Kgl. Vet. Akad. Handl. Bd. 46, N 8, ss. 1—12.—1911. Neue Beiträge zur Kenntniss der *Williamsonia*—Blüten. Palaobotanische Mitteil. N 9, Handl. Kgl. Svenska Vet. Akad. Bd. 46, N 4, ss. 1—20.—1912. Die Microsporophylle von *Williamsonia*. Ark. f. Bot. Kgl. Svenska Vet. Akad., Bd. 12, N 6, ss. 1—10.

Oldham T. and Morris J. 1863. The fossil flora of the Rajmahal series, Rajmahal hills, Bengal. India. Geol. Surv. Mem. Palaeontologia Indica, ser. 2, pt. 1, p. 1—52. Oischi S. 1940. Mesozoic flora of Japan. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., ser. IV, Geol. and Miner, v. 5, N 24, pp. 123—454.—1950. Illustrated catalogue os East fossil plants, pp. 1—235.

Pilger R. 1926. Cycadaceae. In Engler und Prantl. «Die Natürlichen Pflanzenfamilien», 2 Aufl., Bd. 13, ss. 44—82.

Raciborski M. 1893. *Cycadeoidea niedzwieckii* sp. nov. Nakl. A. U. Krakow.—1894. Flora kopalna ogni-otrwalych glinek Krakowskich. Pamietnika matem.—przyrodniczego. Rao A. R. 1943. The structure and affinities of *Taeniopteris spathulata* McC1. Proc. Natl.

Acad. Sci. India, v. 13, pp. 333—355. Reymann M. 1960. A Cycadeoidean stem from the Western Carpathians. Akad. Umiejtnosci, t. XVIII, str. 1 (143)—101 (243). Acta Palaeobotanica (Krakow), v. 1, N 2, pp. 1—28.

Sahni B. 1932. A petrified *Williamsonia* from the Rajmahal Hills, India. Palaeontologia Indica, n. ser., v. 20, Mem. 3, pp. 1—19.—1932. *Homoxylon rajmahalense* gen. et sp. nov. a fossil angiospermous wood devoid of from the Rajmahal hills, Bihar. Palaeontologia Indica, v. 20 Mem. 2, pp. 1—19.—1948. The Pentoxyleae—a new group of Jurassic gymnosperms from the Rajmahal hills of India. Bot. Gaz., v. 110, pp. 47—80. Saporta G. 1875. Plantes jurassiques. Paleontologie francaise, 2 ser., t. 2. Schimper W. 1870—1872. Traite de palaeontologie vegetale, 11. Schenk A. 1890. Handbuch der Palaeontologie, Abt. 11. Palaeophytologie. München und Leipzig. Schuster J. 1916. *Weltrichia* und die Bennettiales. Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 46, N 11, pp. 1—57.—1932. Cycadaceae. In Engler, Das Pflanzenreich, v. 4, N 1, ss. 1—168. Leipzig. Scott D. H. 1897. The anatomical characters presented by the peduncle of Cycadaceae. Ann. Bot., v. 11, pp. 399—419.—1923. Studies in fossil botany, v. 2. London. Seward A. C. 1895. Catalogue of the mesozoic plants. The Wealden flora, pt. 11.—1900—1904. The jurassic Flora, vol. 1—11. Catalogue of the mesozoic plants. London.—1911. The jurassic Flora of Sutherland. Transac. Roy. Soc. of Edinb., v. 17, pt. IV, pp. 643—711.—1912. A petrified *Williamsonia* from Scotland. Phil. Trans. Roy. Soc. London, v. B 203, pp. 101—126.—1917. Fossil plants, v. 111. Cambridge. Sitholy R. V. and Bose M. N. 1953. *Williamsonia santalensis* sp. nov.—a male fructification from the Rajmahal series, with remarks on the structure of *Ontheanthus polyandra* Ganju. The Palaeobotanist, v. 2, pp. 29—39. Sifton H. B. 1920. Some characters in xylem tissue in Cycads. Bot. Gaz., v. 70, pp. 425—435. Solms—Laubach H. 1890. Die Sprossfolge der *Stangeria* und der übrigen Cycadeen. Bot. Zeit., Bd. 48, ss. 177—187, 193—199, 209—215, 225—230.—1890. Über die Fructification von *Bennettites gibsonianus* Carr. Bot. Zeit., Bd. 48, ss. 789—798, 805—816, 821—833, 843—847. Stopes M. C. 1904. Beiträge zur Kenntniss der Fortpflanzungsorgane der Cycadeen. Flora, Bd. 93, ss. 435—482.—1910. Anatomy of «*Nilssonia orientalis*». Ann. of Bot., vol. 25, N 64, pp. 389—393.—1917. Roots in Bennettites. Ann. of Bot., v. 31, N 122, pp. 257—259.—1918. New Bennettitean cones from the British Cretaceous. Phil. Trans. Roy. Soc. of London, v. 208B, pp. 389—440. Sze H. 1949. Die Mesozoische Flora aus der Hsiangchi Kohlen serie in Westhuph. Palaeontologia Sinica. Ser. A, No 2, pp. 1—71.—1951. Petrified Woods from Northern Manchuria. Science Record, v. 4, N 4, pp. 444—457, Academie Sinica. Peking.

Tanai T. 1960. A Cycadean trunk from Uryu district, Hokkaido, Japan. Jour. of the Faculty of Sci Hokkaido University, series IV, vol. 10, N 3, pp. 545—550. Thomas H. H. 1915. On *Williamsoniella*, a new type of Bennettitalean flower: Royal Soc. London Philos. Trans., v. 207 B, pp. 113—148.—1930. Further observations on the cuticle structure of Mesozoic cycadean fronds. Jour. Linn. Soc. London, v. 48, pp. 389—415. Thomas H. H. and Bancroft N. 1913. One the cuticle of some recent and fossil cycadean fronds. Trans. Linn. Soc. London, ser. 2, v. 48, pp. 155—204.

Vishnu—Mittre. 1953. A male flower of the Pentoxyleae with remarks on the structure of the female cones of the group. The Palaeobotanist, vol. 2, pp. 75—84.—1956. Studies on the fossil flora of Nipania, Rajmahal Series. India—Bennettiales. The Palaeobotanist, vol. 5, N 2, pp. 95—99.

Wallisch K. 1928. *Cycadeoidea polonica*, nowy gatunek z Polski (*Cycadeoidea polonica*, eine neue Art aus Polen). Bull. Ac. Pol. Sc. Ser. B, Krakow. Ward L. F. 1894. Fossil cycadean trunks of North America with a revision of the genus *Cycadeoidea* Buckland. Washington Biol. Soc. Proc., v. 9, pp. 75—88.—1900. Description of a new genus and twenty new species of fossil cycadean trunks, from the Jurassic of Wyoming. Proc. Washington (D. C.) Acad. Sci., v. 1, pp. 253—300.—1900. Elaboration of the fossil cycads in the Yale Museum. Amer. Jour. Sci. ser. 4, N 10, pp. 327—345.—1900. Status of the Mesozoic floras of the United States. First paper: the older Mesozoic. Twentieth Ann. Rep. U. S. Geol. Surv., pt 2, pp. 211—748.—1905. Status of the Mesozoic flora of the United States. Second paper. Mon. U. S. Geol. Surv., 48, pp. 1—616. Wieland G. R. 1899. A study of some American fossil cycads. Amer. Jour. Sci., ser. 4, v. 7, pp. 212—226., pp. 305—308, pp. 383—391; v. 2, pp. 423—436; vol.—32, pp. 133—155; v. 33, pp. 73—91, v. 38, pp. 117—136; v. 46, pp. 645—650.—1906. American fossil cycads. v. 1. Carnegie Inst. Washington Publ. 34, pp. 1—296.—1908. Historic fossil cycads. Amer. Jour. Sci., ser. 4, v. 25, pp. 93—101.—1916. American fossil cycads; v. 2, Taxonomy. Carnegie Inst. Washington Publ. 34, pp. 1—274.—1919. Classification of the Cycadophyta. Amer. Jour. Sci., ser. 4, v. 47, pp. 391—406.—1930. Researches in paleobotany. Carnegie Inst. Washington Year Book, N 29, 1929—1930, pp. 243—247.—1934. Fossil cycads, with special reference to *Raumeria reichenbachiana* Goepfert sp. of the Zwinger of Dresden. Palaeontographica, Bd. 79B, ss. 85—130.—1935. The Cerro Cuadrado petrified forest. Carnegie Inst. Washington.—1936. Twenty-five years of paleobotany, 1910—1935. Brooklyn Bot. Gard. Mem., v. 4, pp. 87—95.—1936. Cycadeoid investigations and field work. Carnegie Inst. Washington Year Book, N 35, 1935—1936, pp. 333—340.—1937. Fossil cycad national monument. Science, v. 85, pp. 287—289.—1941. The Carpathian—Black Hills cycadeoid parallels. Amer. Jour. Sci., v. 239, pp. 523—532.—1942. Cycadeoid types of the Kansas Cretaceous. Amer. Jour. Sci., v. 240, N 3, pp. 192—203. Williamson W. C. 1870. Contributions toward the history of *Zamia gigas* Lindley and Hutton. Trans. Linn. Soc., London, v. 26, pp. 663—674. Wordell W. C. 1898. The comparative anatomy of certain genera of the Cycadaceae. Jour. Linn. Soc. London, Bot., v. 33, pp. 437—457.—1898. The vascular structure of the sporophylls of the Cycadaceae. Ann. Bot., 12, pp. 203—241.—1901. Contributions to the comparative anatomy of the Cycadaceae. Trans. Linn. Soc. London, ser. 2 (Bot.), v. 6, pp. 109—121.—1906. The structure and origin of the Cycadaceae. Ann. Bot., v. 20, pp. 129—159.

Zeiller R. 1903. Flore fossile des gites de charbon du Tonkin. Etudes des gites Mineraux de la France, pp. 1—320, Paris. Zigno A. 1873—1885. Flora fossilis formationis Oolithicae, v. 2, pt. 1, pp. 1—48, 1873; pt. 2—3, pp. 49—120, 1881; pt. 4—5, pp. 121—203, 1885.

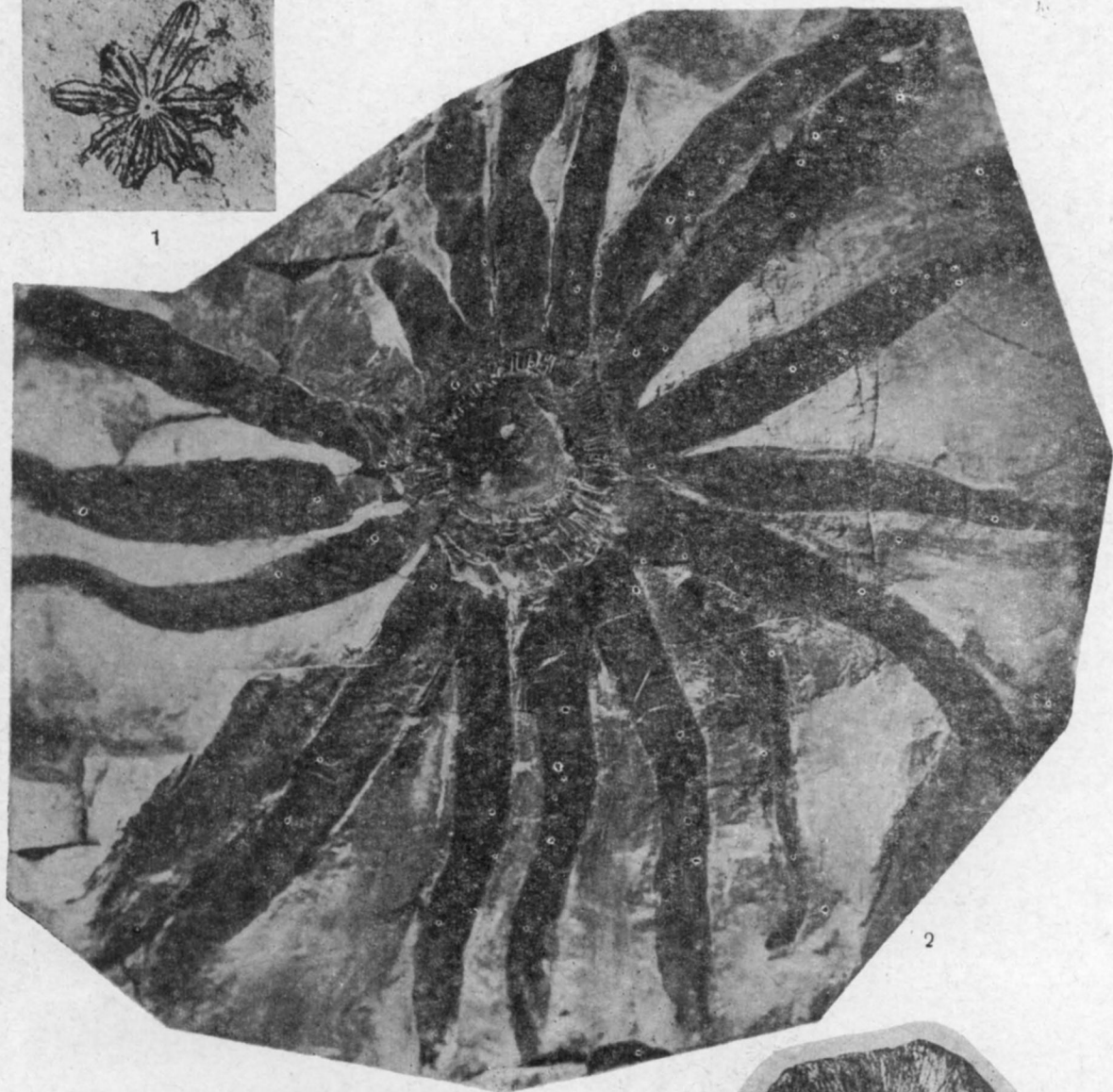
ТАБЛИЦЫ ИЗОБРАЖЕНИЙ
И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

ТАБЛИЦА I

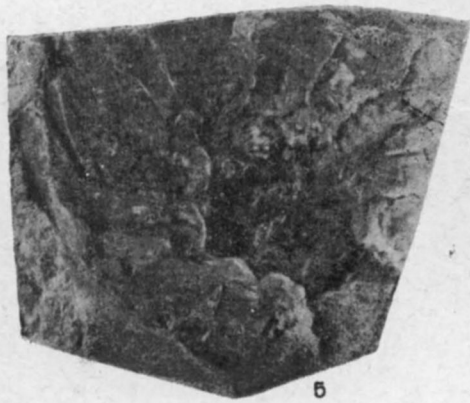
- Фиг. 1. *Wielandiella masculina* (Tur.-Ket.) Tur.-Ket., ×3.
Стробил. В. юра. Каратау (Турутанова-Кетова, 1963).
- Фиг. 2. *Williamsonia pacifica* Krysht., ×1.
Стробил. Н. мел. Ю. Приморье (Криштофович, 1941).
- Фиг. 3. *Williamsonia haydenii* Seward, ×1.
Внешний вид нераспустившегося стробила. Юра, Ср. Азия,
бассейн р. Нарым (колл. В. Д. Принады).
- Фиг. 4. *Williamsonia kazachstanica* Tur.-Ket., ×1.
Стробил. Ср. юра. П-ов Мангышлак (колл. А. И. Турутановой-Кетовой).
- Фиг. 5. *Williamsoniella ferganensis* Brick, ×1.
Базальная часть «гиницея». Н. юра. Ср. Азия, Шураб
(колл. М. И. Брик).



1



2



5



4



3

ТАБЛИЦА II

Фиг. 1. *Sahnioxylon scalariforme* (Sze) Shilk. et Yats.-Khmel.
Древесина. Н. мел. Басс. р. Оленек. 1 — поперечный разрез, ×85; 2 — тангентальный разрез, ×85; 3, 5, 6 — радиальный разрез, показывающий типы поровости трахеид, ×470; 4 — радиальный разрез, показывающий поровость полей перекреста, ×470 (колл. П. И. Глушинского).

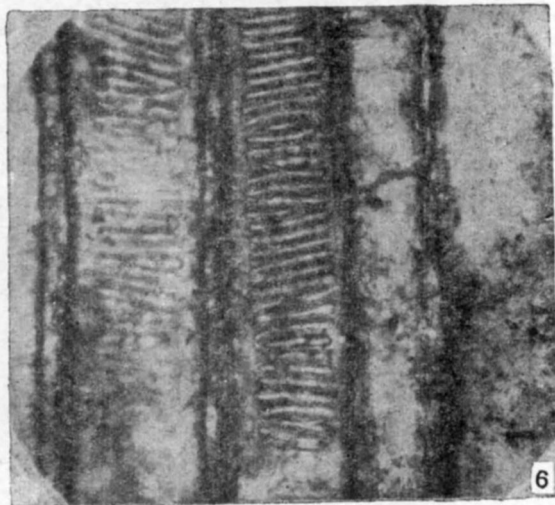
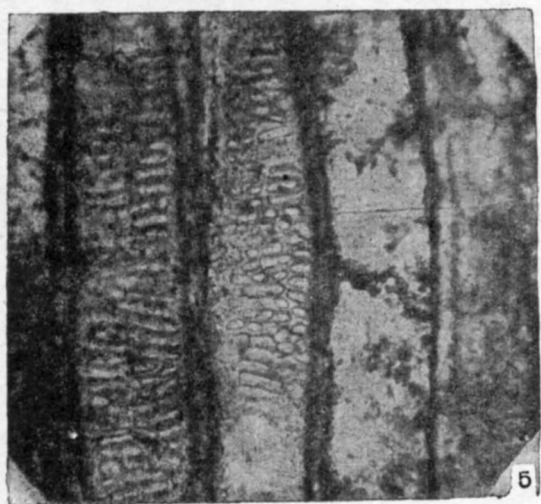
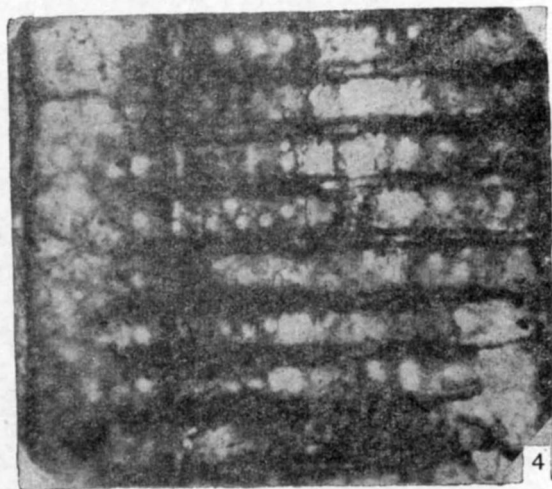
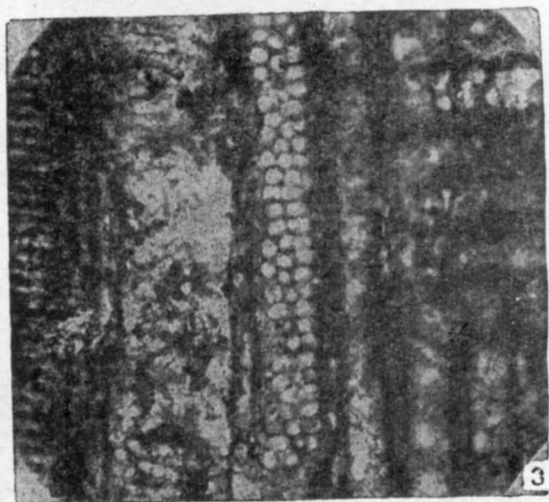
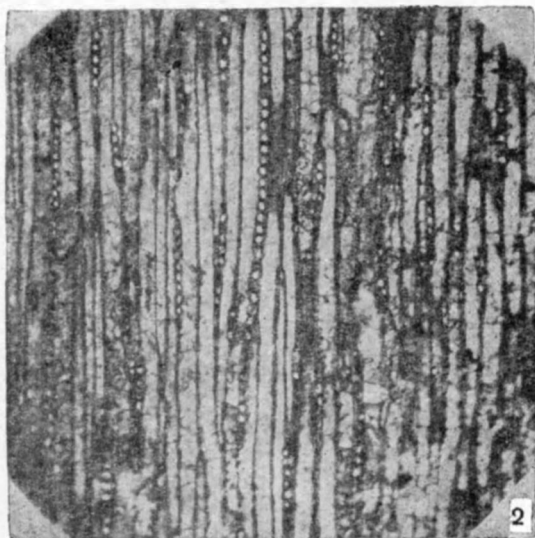
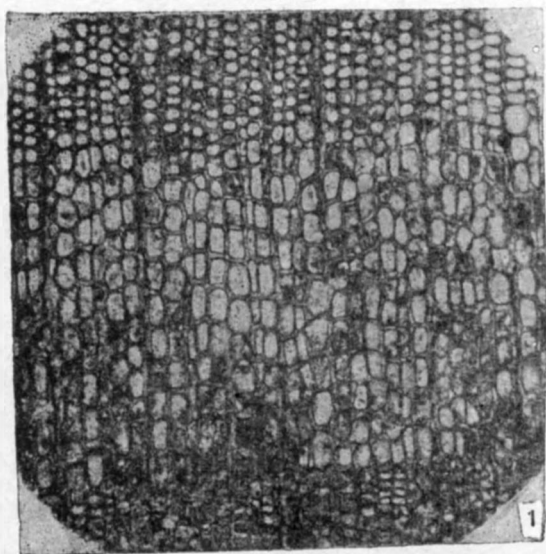


ТАБЛИЦА III

- Фиг. 1. *Anomozamites dentatus* Vassilevsk., $\times 1$.
Лист. Н. юра. Вост. Фергана (колл. Н. Д. Василевской).
- Фиг. 2. *Dictyozamites cordatus* (Krysht.) Prun., $\times 1$.
Отдельное перо. Н. мел. Ю. Приморье (колл. В. Д. Принады).
- Фиг. 3. *Jacutiella amurensis* (Новорокр.) Samyl., $\times 1$.
a — отпечатки листьев; *b* — схематический разрез через лист. Н. мел. Нижнее течение р. Алдана (Самылина, 1956).
- Фиг. 4. *Nilssoniopteris taeniata* Samyl., $\times 300$.
Участок эпидермы нижней поверхности листа. Н. мел. Ю. Приморье (Самылина, 1961).
- Фиг. 5. *Nilssoniopteris ovalis* Samyl., $\times 1$.
Лист. Н. мел. Восточная Сибирь — р. Зап. Градыга (колл. В. А. Самылиной).

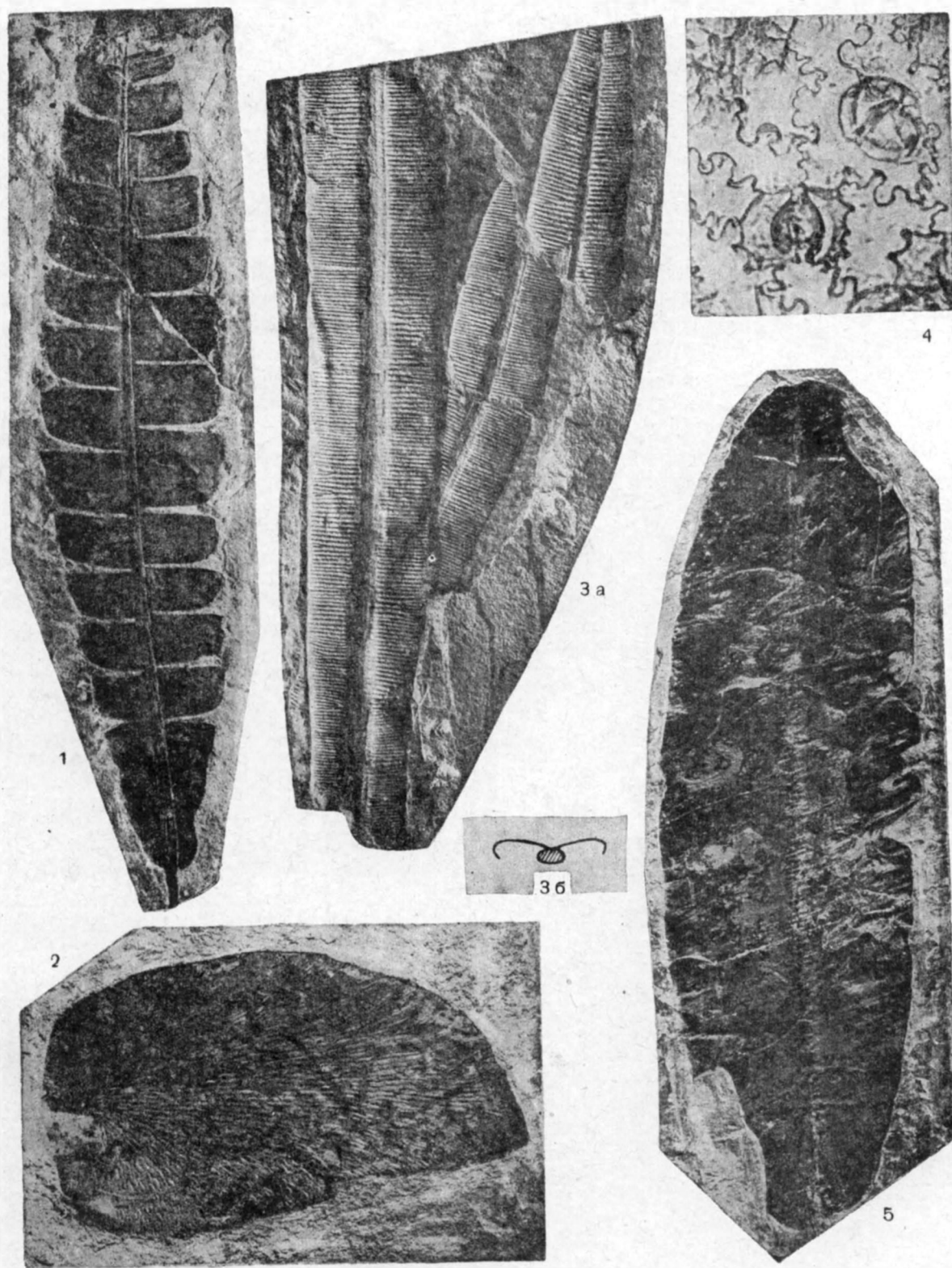
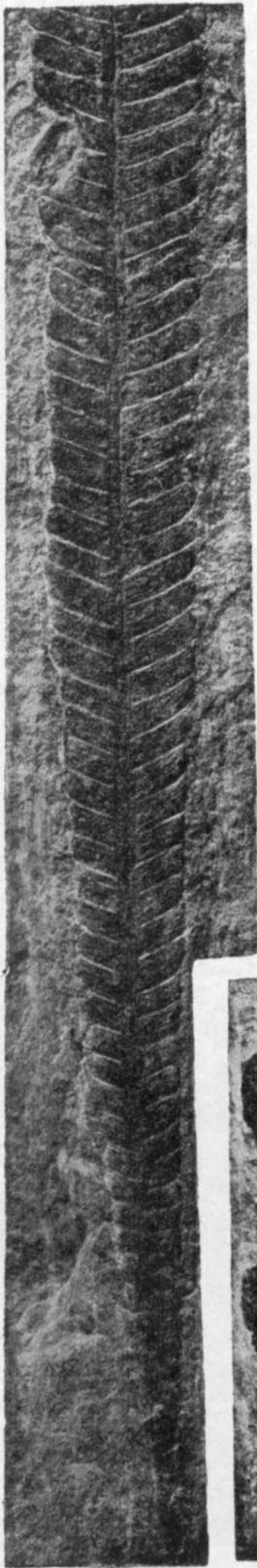


ТАБЛИЦА IV

- Фиг. 1. Реконструкция всего растения *Cycadeoidea marshiana* Ward с распутившимися стробилами; сильно уменьшено. Н. Мел. США (Wettstein, 1933).
- Фиг. 2. *Otozamites turkestanicus* Тур.-Кет., $\times 1$.
Участок крупного листа. В. юра. Ю. Казахстан, с. Михайловка (Турутанова-Кетова, 1930).
- Фиг. 3. *Ptilophyllum cutschense* Morris, $\times 1$.
Нижняя и средняя части листа. В. юра. Ю. Казахстан (Турутанова-Кетова, 1930).



3



2

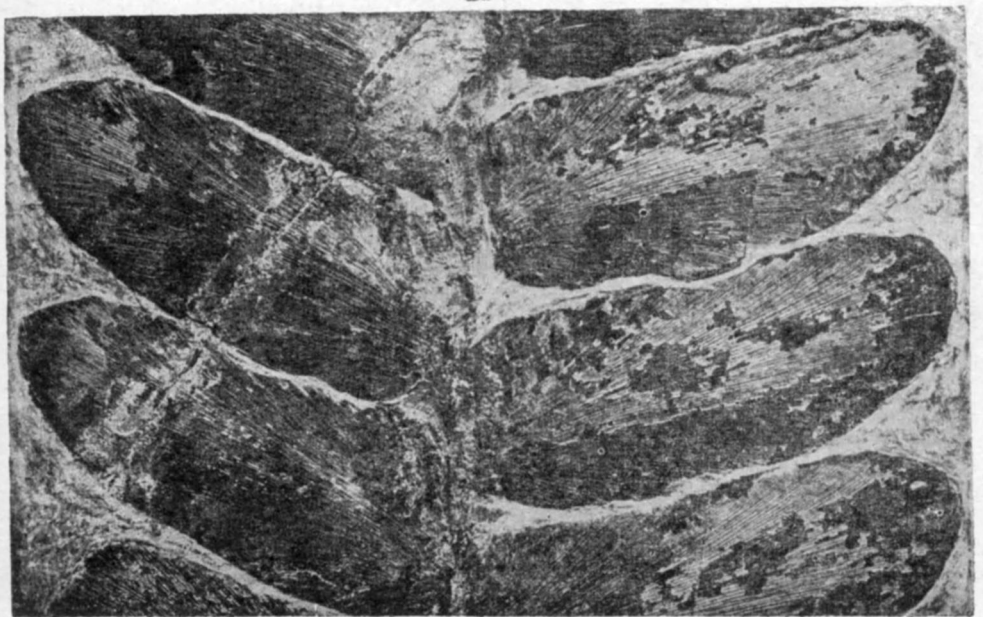
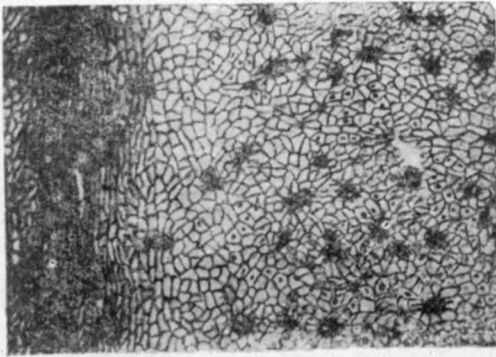
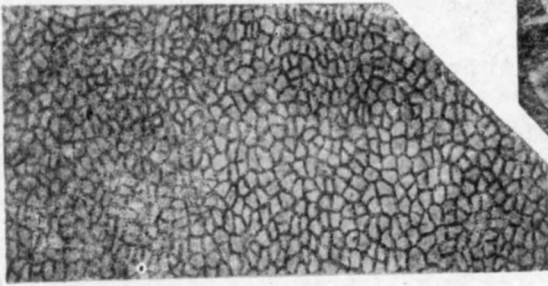


ТАБЛИЦА V

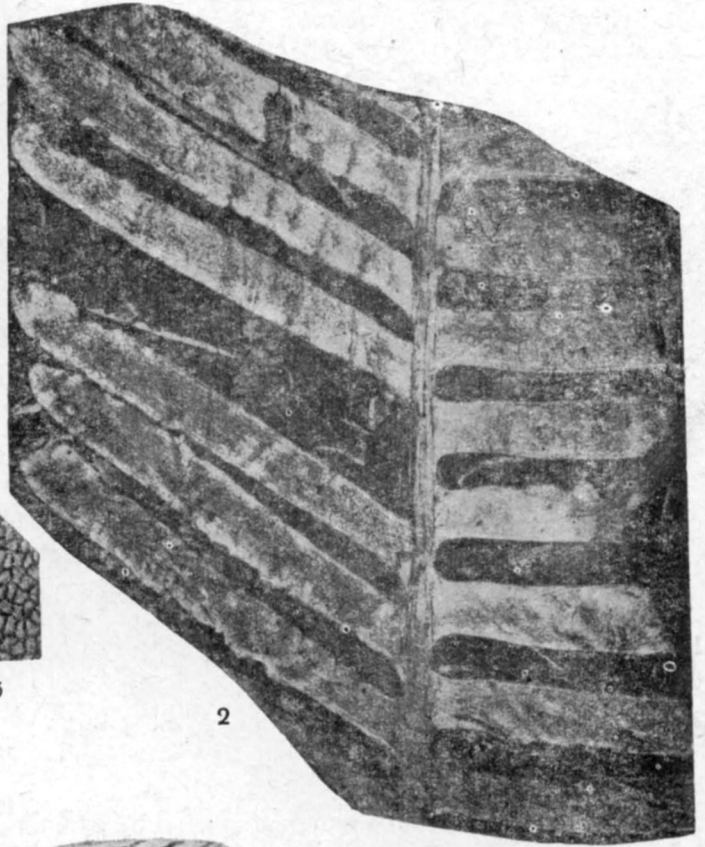
- Фиг. 1. *Doratophyllum nathorstii* Florin
а — эпидерма нижней поверхности листа с устьицами, слева жилка; $\times 50$; б — эпидерма верхней поверхности листа, $\times 50$, Рэт, Швеция (Florin, 1933).
- Фиг. 2. *Pterophyllum andraeanum* Schimper, $\times 1$.
Часть листа. В. триас. Памир (колл. В. Д. Принады).
- Фиг. 3. *Pseudocycas dubia* Tug.-Ket.
Слегка уменьшено. Часть листа. В. юра. Ю. Казахстан, Каратау (Турутанова-Кетова, 1936).
- Фиг. 4. *Pseudocycas* sp.
а — участок эпидермы нижней поверхности листа, виден желобок с устьицами, $\times 20$; б — то же, $\times 80$; в — устьице, $\times 400$. Ср. юра. Зап. Украина, Львовская область (колл. М. П. Долуденко).



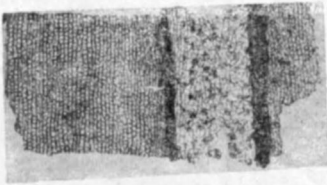
1 a



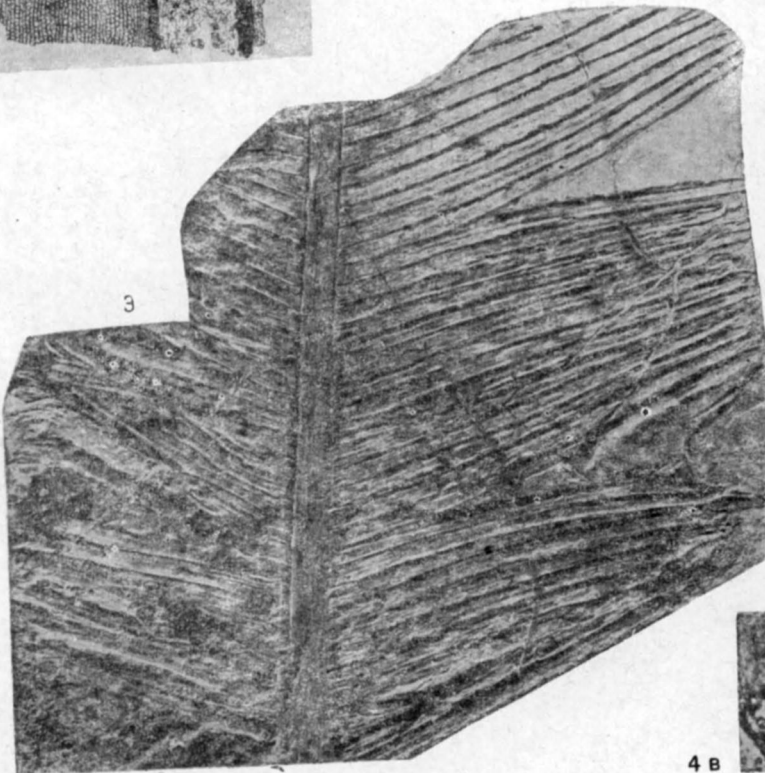
1 b



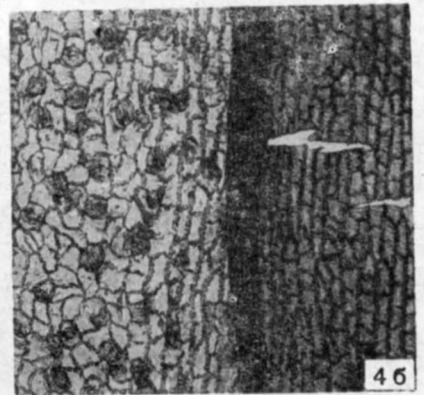
2



4 a



3



4 b



4 b

ТАБЛИЦА VI

- Фиг. 1. *Ctenidiopsis orientalis* Kryshch., $\times 1$.
а — часть листа; б — перышко, показан характер жилкования; н. мел, Ю. Приморье (Криштофович и Принада, 1932).
- Фиг. 2. *Cycadites brevipinnatus* Delle, $\times 1$.
Ср. юра. Закавказье. Ткварчели (колл. Г. В. Делле).
- Фиг. 3. *Doratophyllum nathorstii* Florin, $\times 1$.
Часть листа. Рэт. Швеция (Florin, 1933).
- Фиг. 4. *Macrotaeniopteris virgulata* Zeiller, $\times 1$.
Приосновная часть листа. В. триас. Памир (Принада, 1934).
- Фиг. 5. *Nilssonia jacutica* Samul., $\times 1$.
Цельный лист с зубчатым краем. Н. мел. Якутия, р. Амга (колл. В. А. Самылиной).
- Фиг. 6. *Drepanozamites nilssonii* (Nathorst) Harris, $\times 1$.
Лист. Рэт. Донбасс, р. Сухая Каменка (колл. В. Д. Принады).

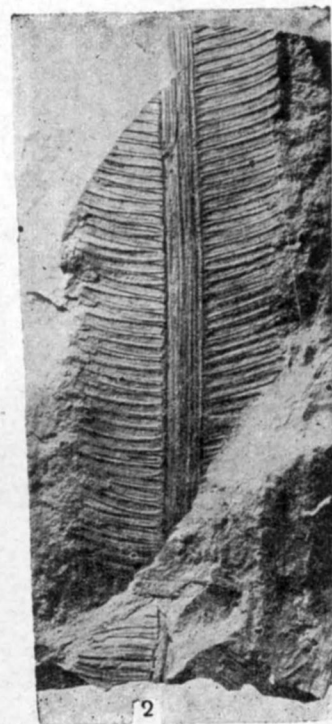
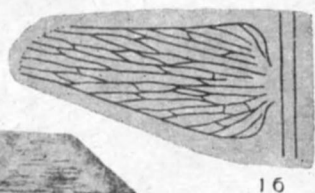
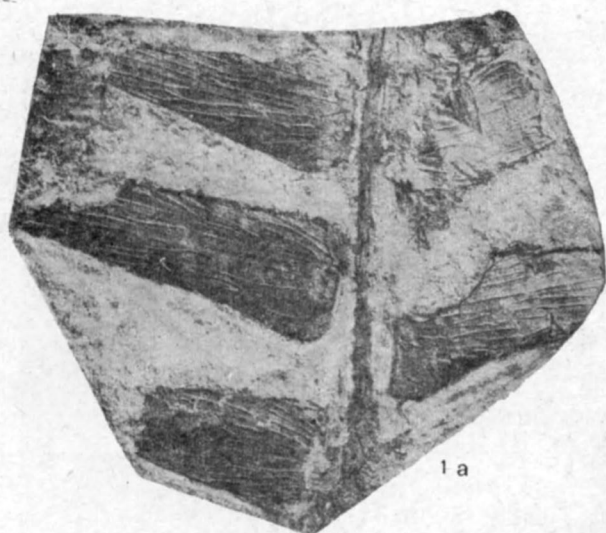
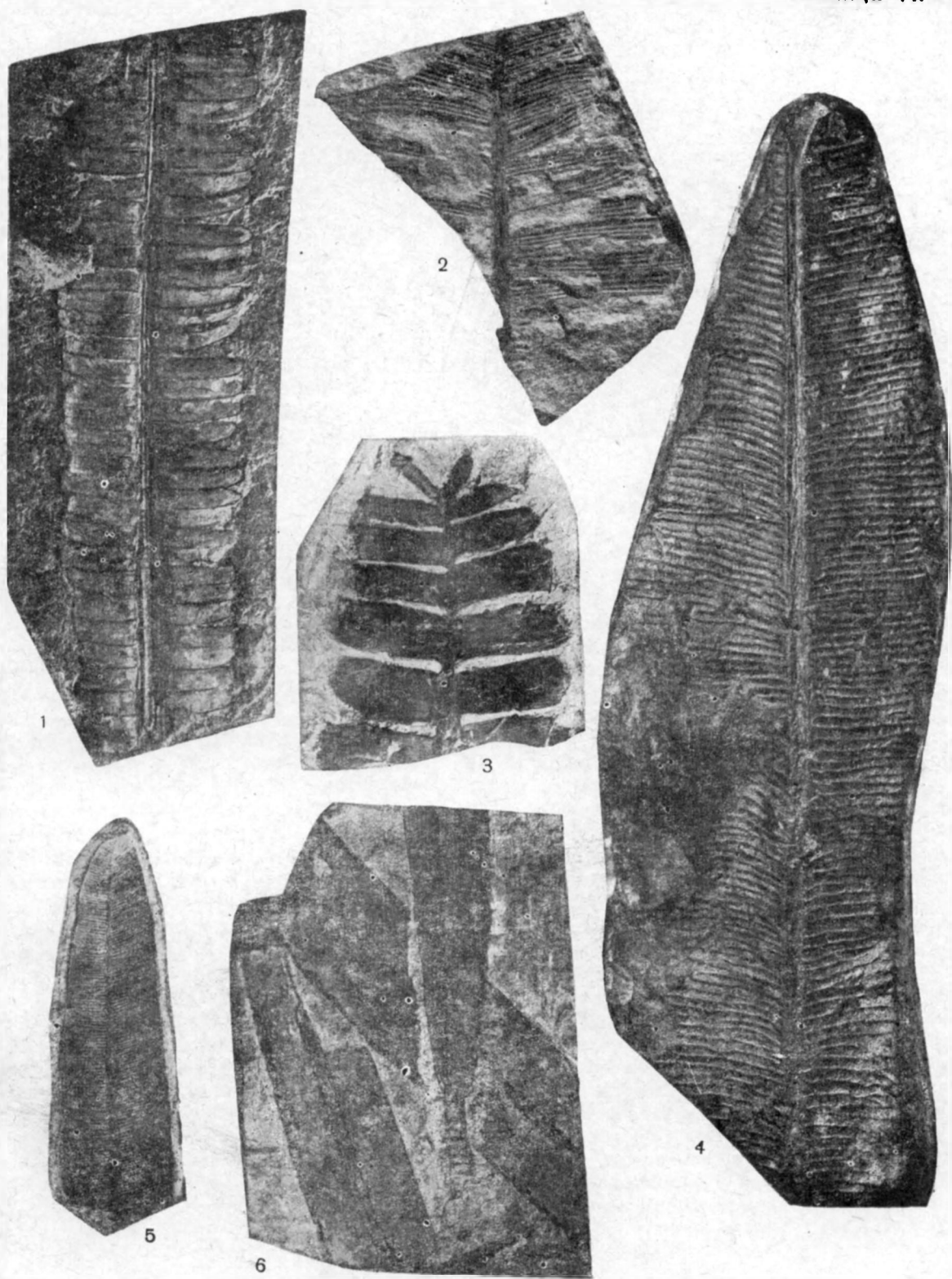


ТАБЛИЦА VII

- Фиг. 1. *Tyrmia tyrmensis* Ргуп., $\times 1$.
Часть листа с неокаймленными перышками. В. юра — н. мел. Бассейн р. Буреи (колл. В. Д. Принады).
- Фиг. 2. *Bureja rigida* Ргуп., $\times 1$.
Лист. В. юра. Бассейн р. Буреи (колл. В. Д. Принады).
- Фиг. 3. *Tomia radczenkoi* S reb r., $\times 1$.
Верхушка листа. Н. триас. Кузнецкий бассейн (Сребродольская, 1960).
- Фиг. 4. *Antrophyopsis crassinervis* Nathorst, $\times 3/4$.
Лист. В. триас. Зап. Памир (Владимирович, 1958).
- Фиг. 5. *Taeniopteris vittata* Вгong п., $\times 1$.
Верхняя часть листа. Юра. Ср. Азия, Ферганский хребет (колл. М. И. Брик).
- Фиг. 6. *Taeniopteris rhitidorhachis* K r y s h t., $\times 1$.
Отпечатки фрагментов нескольких листьев, хорошо видно основание одного из них. Н. мел. Ю. Приморье (колл. В. Д. Принады).



ПОДКЛАСС STACHYOSPERMIDAE (CONIFEROPHYTA)

ПОРЯДОК 1. CORDAITALES. КОРДАИТОВЫЕ¹

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Первые достоверные остатки кордаитовых были описаны уже в начале XIX столетия К. Штернбергом (Sternberg, 1820—1838) и Е. Гермаром (Germar, 1844—1851). В руки этих исследователей попали довольно редкие по сохранности верхушечные облиственные ветви кордаитов, но, как это ни странно, именно это обстоятельство явилось причиной того, что их долгое время сравнивали с пальмами (пучок листьев на верхушке ветви принимали за крупный опахаловидный лист на длинном и толстом черешке). С легкой руки Штернберга подобные остатки относили к установленному им роду *Flabellaria*.

Первый, кто нанес удар по этой укоренившейся точке зрения старых авторов, был чешский палеоботаник А. Корда (Corda, 1845), изучивший строение древесины и эпидермы ветви *Flabellaria borassifolia* Sternb. из каменноугольных отложений Моравии. Корда установил, что это растение по ряду признаков совершенно отлично от пальм, но имеет черты сходства с некоторыми голосеменными, в том числе, с хвойными, а также с ныне живущим родом *Selaginella* (Lycopsida). Основываясь на этом, Корда выделил весь род *Flabellaria* в особое семейство Flabellaria-

сеае, поместив его между плауновыми и голо-семенными, хотя остальные представители этого рода и не были исследованы в отношении их анатомического строения.

Учтя последнее обстоятельство, А. Броньяр (Brongniart, 1849) справедливо отделил *Flabellaria borassifolia* от других видов этого рода, предложив рассматривать его в составе особого нового рода *Pychnophyllum*, который отнес к сем. Noeggerathiaceae. Другой вид кордаита *F. principalis* Germar он по-прежнему относил к пальмам. Лишь Гейниц (Geinitz, 1855) правильно разгадал природу этого растения и отнес его также к кордаитам.

Нововведение Броньяра, как вполне рациональное, было поддержано всеми палеоботаниками, но предложенное им родовое название *Pychnophyllum*, к сожалению, не могло быть удержано, так как несколько ранее оно было использовано для обозначения совершенно другого рода. Поэтому права гражданства получило родовое название *Cordaites*, данное Унгером (Unger, 1850) виду *Flabellaria borassifolia* Sternb. в честь Корда. Характерно, что этот автор относил кордаиты к плауновым, хотя уже все другие исследователи в это время предпочитали видеть в них представителей семенных растений неясного систематического положения.

Большой вклад в понимание вымершей группы кордаитовых внесли французские палеоботаники Гранд-Эри и Рено, изучившие исключительные по сохранности остатки разнообразных кордаитов из каменноугольных отложений Франции. Особое значение имеют исследования Гранд-Эри (Grand'Eury, 1877), которому наука обязана тем, что ему первому удалось связать воедино отдельные части этих

¹ Составлено Г. П. Радченко при участии: Е. М. Андреевой (пыльца) В. П. Владимирович (*Uralophyllum* и *Yuccites*), С. Г. Гореловой (*Noeggerathiopsis*, *Grassinervia*, *Lepreophyllum*), Е. О. Новик (*Cordaites*, *Dorycordaites*, *Artisia* и *Cardiocarpus*) и В. Г. Лепехиной, И. А. Шилкиной и А. А. Яценко-Хмелевского (древесины).

растений, встречающиеся обычно в ископаемом состоянии разрозненно, и воссоздать общий облик этих крупных древовидных голо-семенных конца палеозоя. Гранд-Эри же принадлежит приоритет в вопросе выделения кордаитов в отдельный порядок *Cordaitales* с одним семейством *Cordaitaceae*.

Гранд-Эри подробно исследовал структуру и анатомию листьев кордаитов и обнаружил, что у некоторых из них, отнесенных им к группе видов собственно *Cordaites*, между более толстыми настоящими жилками пробегает по одной или по несколько более тонких жилок, соответствующих полоскам гиподермальной ткани в мезофилле листа. Кроме этой группы, Гранд-Эри различал еще две «самостоятельные группы» видов, характеризующиеся отсутствием промежуточных (или, по выражению Зейлера, ложных) жилок, но различающиеся формой листьев и характером их жилкования: *Dory-Cordaites* и *Poa-Cordaites*. Позднее Р. Зейлер (Zeiler, 1888) возвел все три указанные группы в ранг самостоятельных родов: *Cordaites* Unger, *Dorycordaites* Grand'Eury и *Poacordaites* Grand'Eury.

Гранд-Эри описал отпечатки ветвей и тонких стволов кордаитов, характеризующиеся своеобразными рубцами от опавших листьев, и предложил обозначать их как *Cordai cladus*. Он же доказал, что мало понятные остатки, описанные Штернбергом (Sternberg, 1820—1838) под названием *Artisia*, представляют собой не что иное, как выполнение породой внутренней горизонтально септированной полости крупных стволов кордаитов. Им также впервые описаны корни кордаитов.

Гранд-Эри и Рено (Renault, 1879, 1881) обнаружили в органической связи с облиственными ветвями кордаитов их стробилы. Исследование последних позволило им обнаружить, что у кордаитов были однополые собрания стробил («соцветия»), причем мегастробилы несли небольшие семена типа *Cordaicarpus* и *Samaropsis*. Рено же принадлежат первые подробные исследования древесины кордаитов, строение которых оказалось характерным для рода *Dadoxylon*.

После работ Гранд-Эри, Рено и Зейлера представления о морфологических признаках и классификации кордаитов почти не изменились до настоящего времени. В XX веке появились лишь описания нескольких новых типов древесины, характеризующихся признаками, свойственными древесине настоящих кордаитов. Несколько таких новых типов древесины было описано советским палеоботаником Залесским (*Callixylon* 1911, *Caenoxylon* 1911, *Metacaenoxylon* 1935).

Особую главу в истории изучения кордаитов представляет история развития взглядов на систематическое положение кордаитовых, существовавших в позднем палеозое на территориях Ангариды и Гондваны. Подробно история этих взглядов изложена в работе Радченко (1933). Вкратце она может быть представлена в следующем виде.

Остатки листьев кордаитов, впервые описанные из Сибири Геппертом (Göppert, 1845), а из Австралии — Дана (Dana, 1849) и Бэнбери (Bunbury, 1861), были отнесены к роду *Noeggerathia* и рассматривались как папоротники. Позднее Гейниц (Geinitz, 1871) сибирские листья отнес к *Cycadaceae*, хотя и находил полное сходство в строении эпидермы их жилок со строением эпидермы жилок европейских кордаитов. Шмальгаузен (1879, 1881) предположил, что эти листья являются перышками перистого листа, и на этом основании создал новый род *Rhptozamites*, также относя его к *Cycadaceae*. Однако немного позднее Шмальгаузен (1883) понял свою ошибку и высказал предположение, что все эти листья относятся к кордаитам.

Что касается гондванских кордаитов, то, хотя чешский палеоботаник О. Фейстмантель (Feistmantel, 1879) и выделил их в особый род *Noeggerathiopsis*, но самый род этот он включал в *Cycadaceae* (подсемейство *Noeggerathiopsidae*). В дальнейшем взгляды палеоботаников на систематическое положение рода *Noeggerathiopsis* многократно менялись: одни из них (Zeiler, 1902) считали, что этот род совершенно отличен от *Cordaites*, другие (Arber, 1902; Seward, 1908; White, 1908) не находили никаких отличий *Noeggerathiopsis* от *Cordaites*.

Остатки листьев сибирских кордаитов Залесский (1912) сперва отнес к роду *Cordaites*, найдя у них ложные жилки, но затем в 1917 г. отказался от такого своего вывода, не найдя в этих листьях полосок гиподермальной ткани. С тех пор все листья кордаитов из Сибири принято относить к роду *Noeggerathiopsis*, основываясь, главным образом, на том, что у них отсутствуют ложные жилки. Если мы, однако, вспомним, что такие жилки имеются только у некоторых европейских кордаитов (род *Cordaites*) и отсутствуют у *Dorycordaites* и *Poacordaites*, то станет ясным, что вовсе не этим признаком определяется принадлежность сибирских (и гондванских) кордаитов к сем. *Cordaitaceae*. Теперь уже найдены в Сибири многочисленные остатки облиственных веток *Noeggerathiopsis*, ничем не отличающиеся по своей морфологии от веток *Cordaites* и *Poacordaites*. Чешуевидные листья, очень похожие

на сибирские *Crassinervia* и *Lepeophyllum*, были описаны Гранд Эри из Франции совместно с кордаитами, хотя он и не трактовал их как специализированные листья. Таким образом, по сумме всех имеющихся данных принадлежность *Noeggerathiopsis* к *Cordaitales* не может вызывать никаких сомнений.

Вместе с тем, если признавать достаточными те основания, которые положены в основу выделения родов *Dorycordaites* и *Poacordaites* (а в этих основаниях никто до сих пор не сомневается), то следует признать, что род *Noeggerathiopsis*, охватывающий несколько десятков совершенно различных по морфологии листа и характеру жилкования видов, является, вне всякого сомнения, сборным (искусственным) родом, неравноценным европейским родам.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И МОРФОЛОГИЯ

Все представители порядка являются вымершими; ни один из них не пережил мезозойской эры. Растения, которые можно без больших сомнений отнести к *Cordaitales*, представляли группу форм, являющуюся одной из боковых ветвей эволюции птеридоспермов, с которыми ее тесно связывает как сходство в устройстве семезачатков, так и наличие ряда форм, позволяющих проследить переход древесины семенных папоротников с ее большими трахеидами и довольно широкими лучами в плотную древесину типичных кордаитовых, характеризовавшуюся очень узкими лучами.

подавляющее большинство кордаитовых являлись высокими деревьями, имевшими очень высокие (от многих метров до нескольких десятков метров), но сравнительно тонкие, колоннообразные стебли или стволы, обильно разветвлявшиеся на вершине, т. е. с более или менее раскидистой кроной ветвей. Последние несли тесно расположенные по спирали цельные, сидячие, обычно удлинённые листья, характеризовавшиеся веерным или почти параллельным жилкованием.

Стволы типичных кордаитовых имели более или менее широкую сердцевину, относительно слабо развитую первичную ксилему (первичную древесину), очень толстый слой вторичной ксилемы (вторичной древесины) и хорошо развитую кору. Вторичная ксилема была плотной, с узкими (обычно лишь в одну клетку шириной) лучами. Особенно характерными признаками древесины настоящих, вернее сказать, более подвинутых кордаитовых является

эндархное строение первичной ксилемы, непосредственно переходящей во вторичную ксилему, и наличие в последней трахеид с порами в араукариоидном расположении.

Стробилы кордаитовых всегда были однополые (мужские или женские), однодомные или двудомные. Они имели незначительные размеры и образовывали сережковидные собрания в несколько сантиметров (до 30 см) длиной, располагавшиеся непосредственно на ветвях немного выше места прикрепления листа. Каждый стробил сидел в пазухе кроющей чешуи.

Семезачатки и семена кордаитовых были уплощенные, иногда с двумя симметричными крыловидными выростами. В семенах интегумент был свободен от нуцеллуса; в верхней части последнего находилась пыльцевая камера. Интегумент состоял из двух частей, сросшихся вдоль осевой линии семени по бокам семезачатка.

Пыльцевые зерна кордаитовых характеризовались довольно крупными размерами. в большинстве эллипсоидальными или округлыми очертаниями и сильно кутинизированной экзиной. Последняя образовывала один большой воздушный мешок, окружавший интину и оставивший вокруг нее характерную оторочку с радиально направленными морщинами и складками. Щель разверзания у большинства пыльцевых зерен отсутствует; лишь у немногих форм обнаружена очень короткая трехлучевая щель.

СТЕБЛИ И ПРОВОДЯЩАЯ СИСТЕМА

Кордаитовые были, по-видимому, очень стройные и высокие (до 30 м) деревья, напоминавшие своим внешним обликом некоторые современные хвойные с крупными листьями, особенно род *Agathis* из семейства *Araucariaceae* (рис. 1). Их прямые и сравнительно тонкие (не более 1,5 м в толщину) стволы на значительном протяжении снизу не имели разветвлений, но в самой верхней части несли раскидистую крону крупных ветвей в свою очередь разветвлявшихся. Наружная поверхность неразветвленной части ствола была гладкой. Поверхность более старых ветвей, утерявших листья, несла спирально расположенные, несколько приподнятые поперечно-эллиптические рубцы от опавших листьев; поверхность коры между рубцами была совершенно гладкой.

Корни у кордаитовых были толстые, обильно разветвленные, широко расходящиеся в почти горизонтальном направлении (см.

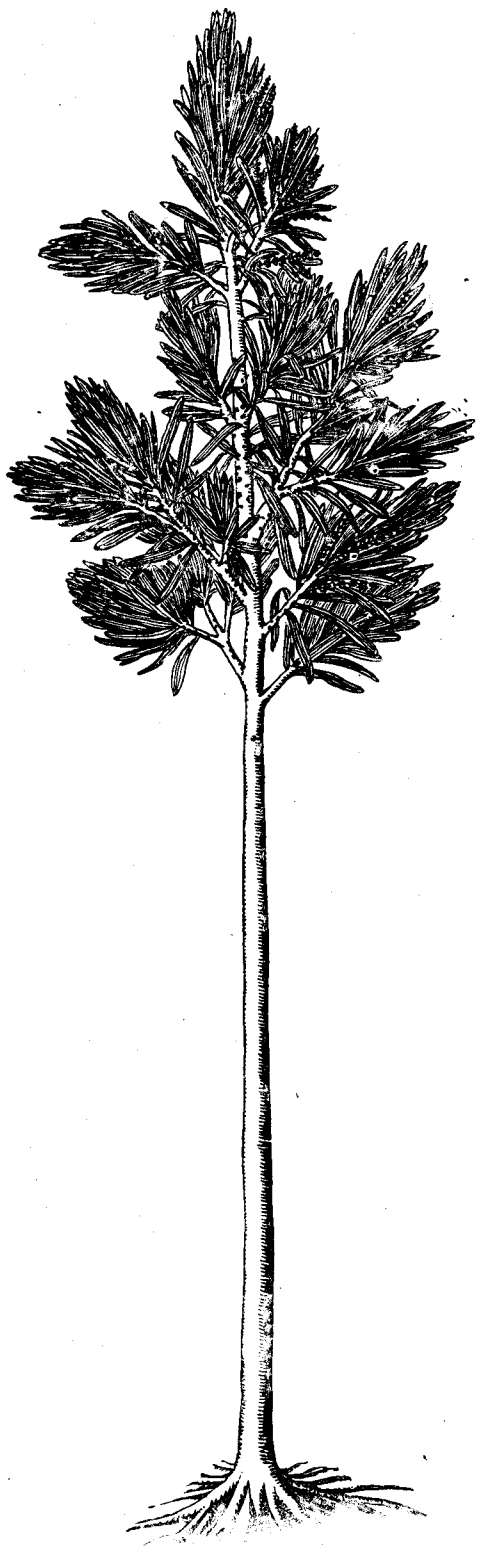


Рис. 1. Реконструкция целого растения *Cordaites* sp., сильно уменьшено (Grand'Eury, 1877)

рис. 1). Остатки подобных корней неоднократно были находимы в пермских отложениях СССР, в том числе и в органической связи со стволами — в естественном их положении, т. е. *in situ*.

Все кордаитовые имели более или менее сильно развитую сердцевину цилиндрической формы, состоящую из паренхимных клеток. У типичных позднепалеозойских кордаитовых, обитавших в тропическом и субтропическом поясе, сердцевина не имела сплошного характера и была разбита на отдельные более или менее горизонтальные диски, как у современных родов *Pterocarya* и *Juglans*. По аналогии с этими покрытосеменными растениями можно предполагать, что такое строение сердцевины являлось следствием очень быстрого удлинения стебля. Остатки подобной септированной сердцевины, частично минерализованной, обычно называют *Artisia* (табл. I, фиг. 8, 9). У данных форм стволы были особенно тонкие. У позднепалеозойских кордаитовых, распространенных в умеренных поясах, в частности, на территории Тунгусской флористической области, сердцевина была сплошной, плотной, несептированной; стволы достигали значительной толщины (до 1—1,5 м), и во вторичной древесине обычно были явно выражены кольца прироста.

В стволах позднедевонских *Callixylon*, которые относят к *Cordaitales* с некоторым сомнением и которые выделяют вместе с родом *Pitya* в наиболее примитивное семейство *Pityaceae*, сердцевина была несептированной, но клетки ее имели тонкие стенки и, очевидно, поэтому иногда резорбировались или подвергались гниению, вследствие чего внутри стеблей возникала более или менее значительная полость. Кольца прироста во вторичной древесине хотя и отсутствовали, но иногда в ней проявлялось подобие слоистости.

Строение древесины у кордаитовых, по-видимому, было довольно разнообразным, и это приводит к тому, что у исследователей, занимающихся изучением анатомических признаков стволов по изолированно встречающимся минерализованным остаткам их, нередко возникают сомнения в правильности отнесения некоторых из них к кордаитовым. Остатки древесин, особенно из числа тех, которые встречаются в верхнедевонских и нижнекаменноугольных отложениях (*Callixylon*), обнаруживают признаки сходства с остатками древесины семенных папоротников из семейства *Salamopityaceae*. С другой стороны, древесина многих подвинутых кордаитовых (*Dadoxylon*) по ряду признаков обнаруживает сходство с древесиной низших хвойных (семейств Ага-

usagiaceae и Lebachiaceae), а древесины типа *Caenoxylon* — даже с древесиной гинкго.

Наиболее древние из числа древесин, относимых к растениям из порядка Cordaitales, например *Callixylon*, обладали еще мезархной первичной ксилемой, но протоксилема у них все же располагалась ближе к внутреннему краю ксилемы, т. е. первичная ксилема у этих растений характеризовалась уже некоторой тенденцией к эндархности. Экзархным строением первичной ксилемы отличались и весьма своеобразные каменноугольные древесины типа *Mesoxylon*, обладавшие септированной, но зубчатой в поперечном сечении сердцевинной.

В процессе эволюции первичная ксилема большинства кордаитовых приобретает эндархное строение. Иными словами, ранее образованные элементы — трахеиды протоксилемы (обычно со спиральными утолщениями и более мелкими просветами) — расположены ближе к сердцевине, а более поздние элементы — трахеиды метаксилемы (с сетчатыми утолщениями) — расположены на периферии, прилегая к трахеидам вторичной ксилемы. Эндархной ксилемой характеризовались наиболее распространенные в среднекаменноугольных, верхнекаменноугольных и пермских отложениях древесины типа *Dadoxylon* и *Mesopitys* (рис. 2).

Первичная ксилема в этих древесинах состояла из кольчатых, спиральных, лестничных и сетчатых трахеид. У *Dadoxylon* она была довольно широкая, цилиндрическая и состояла (в радиальном сечении) из многих и разнообразных элементов, показывающих все переходы от спиральных трахеид протоксилемы к сетчатым и лестничным трахеидам метаксилемы, которые постепенно, путем слияния отдельных полос утолщения, переходят в точечные трахеиды вторичной ксилемы (см. рис. 2). Однако у всех других древесин кордаитовых первичная ксилема не представляла сплошного кольца вокруг сердцевинной. У *Mesopitys* ксилема собрана в отдельные пучки; у *Caenoxylon* и *Mesoxylon* первичная древесина образует зубчатые выступы, вдающиеся в сердцевину; наконец, у примитивного *Callixylon* ксилема расположена в виде отдельных, анастомозирующих тяжей, большей частью, непосредственно прилегающих к вторичной древесине.

Почти во всех древесинах кордаитовых,

кроме *Caenoxylon*, не было резкой границы между первичной и вторичной ксилемой, и они непосредственно переходят одна в другую. У *Caenoxylon* первичная ксилема отделена от вторичной слоями паренхимных клеток.

Вторичная древесина у всех кордаитовых, в отличие от первичной ксилемы, являлась весьма однотипной, принадлежала к араукариоидному типу. Для последнего характерны длинные трахеиды, имеющие на радиальных стенках окаймленные поры, расположенные очень скученно в двух, трех, иногда шести рядах, вследствие чего они имели часто

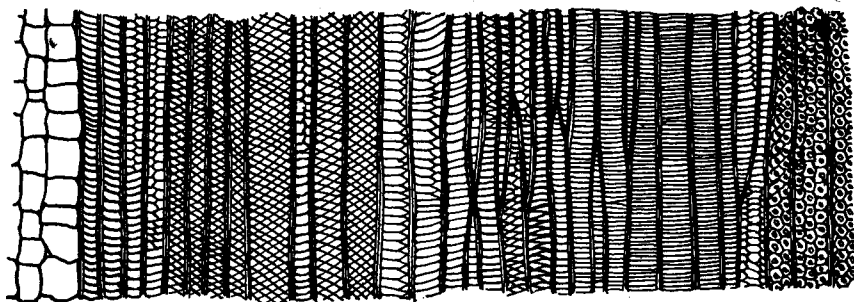


Рис. 2. *Dadoxylon brandlingii* (Lndl. et Hutt.) Seward, $\times 1$. Радиальный разрез стебля, показывающий клетки сердцевинной (слева) и постепенный переход от протоксилемы с узкими спиральными трахеидами через метаксилему с широкими спиральными трахеидами к вторичной ксилеме с точечными трахеидами (Scott, 1912)

шести-, реже — четырехугольные очертания (рис. 3). Окаймления пор при однорядном расположении округлые, иногда четырехуголь-

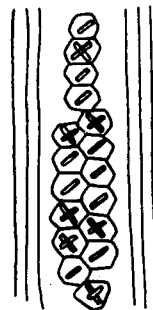


Рис. 3. Схема араукариоидной поровости трахеид кордаитовых (Gothan und Weyland, 1954)

ные, при многорядном — преимущественно шестиугольные. Торус, по-видимому, у всех кордаитовых отсутствовал.

Сердцевинные лучи преимущественно однорядные, реже двурядные; как исключение встречаются пятирядные лучи. По большей

части лучи невысокие: не превышают 12—15 слоев клеток в высоту, но чаще они одно-пяти-слойные. Лишь у некоторых форм *Dadoxylon* обнаружены лучи высотой в 40 слоев клеток.

Поровость полей перекреста обычно купрес-сидного типа, с значительно варьирующим числом пор. Окаймления пор полей пере-

в спиральном порядке, образуя на верхушках ветвей густые метельчатые пучки (рис. 4), которые при особых условиях захоронения представляются в виде плоско распростертых розеток листьев (табл. I, фиг. 1).

Листья кордаитовых были сидячие, цельные, очень редко слабо выемчатые на верхушке

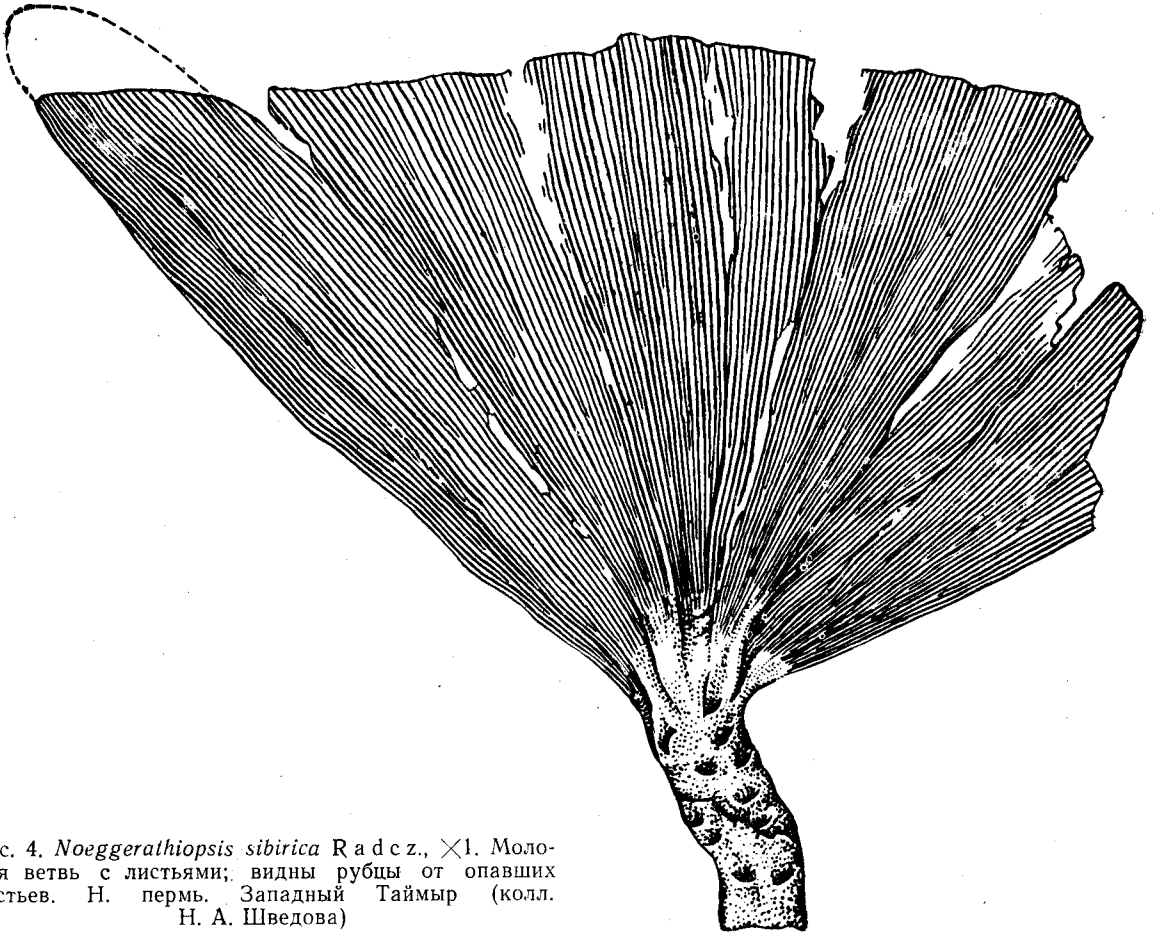


Рис. 4. *Noeggerathopsis sibirica* Radcz., $\times 1$. Молодая ветвь с листьями; видны рубцы от опавших листьев. Н. пермь. Западный Таймыр (колл. Н. А. Шведова)

креста часто бывают плохо выражены и могут представляться простыми.

Строение корней кордаитовых очень сходно со строением таковых у современных хвойных. Обычно корни обнаруживают ясно выраженные кольца прироста, что, как уже указывалось выше, не всегда бывает выражено в древесине кордаитовых.

ЛИСТЬЯ

У всех кордаитовых листья располагались только на более молодых ветвях, сосредотачиваясь, по-видимому, преимущественно на их концах (см. рис. 1). Они сидели очень тесно,

(табл. II, фиг. 6), чаще же с острой или узкозакругленной верхушкой (табл. II, фиг. 2—4; табл. III, фиг. 9)), иногда с полукруглой, треугольной или тупой верхушкой (табл. II, фиг. 1, 5; табл. III, фиг. 10; рис. 5). В подавляющем большинстве листья были удлиненные, с очень длинной, постепенно суживающейся к основанию нижней частью (рис. 6). Они весьма сильно варьировали по величине; у некоторых тунгусских палеозойских форм листья не превышали 3—4 см в длину, тогда как у многих тропических (еврамерийских) кордаитов линейноланцетные или почти линейные листья могли достигать 1 м в длину.

Жилкование листьев было обычно вееро-видным, а именно, в основание листа вступало несколько (от 3 до 10) одинаковых жилок, которые несколько раз дихотомически разветвлялись и расходились под очень острым углом, выходя обычно в края листа близ его верхушки, а у многих тунгусских форм — во



Рис. 5. *Noeggerathioipsis tyrganica* Radcz., $\times 1$. Часть доловидного листа. Ср. карбон. Кузбасс (Радченко, 1955)



Рис. 6. *Noeggerathioipsis subangusta* Zal., $\times 1$. Целый лист. Ср.-верхн. карбон. Кузбасс (Радченко, 1955)

всей верхней части листа (см. табл. II, фиг. 1, 4, 5; рис. 6). Жилки у многих еврамерийских и у некоторых тунгусских кордаитовых расходились по листовой пластинке под столь острым углом, что дихотомирование их было очень редким и жилкование приобрело характер почти параллельного (см. табл. I, фиг. 6; рис. 4 и 5). У очень узких линейных листьев тропических кордаитовых типа *Poa-cordaites* и некоторых *Dorycordaites*, а также у триасовых *Yuccites* жилки не ветвились или ветвились только в основной части листа и несколько сбегались у верхушки последнего; такое жилкование являлось уже типичным параллельным (см. табл. III, фиг. 9; рис. 5).

Листовая пластинка у большинства кордаитовых была плоской как с верхней, так и с нижней ее стороны (не считая выступающих на нижней стороне пластинки жилок). У листьев рода *Cordaites* наблюдаются между настоящими жилками так называемые ложные жилки, значительно более тонкие, чем первые и, вероятно, представляющие собой следы очень узких продольных ребрышек, пробегавших на нижней стороне листовой пластинки между жилками. У некоторых тунгусских кордаитовых на нижней стороне листо-

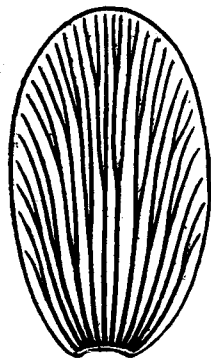


Рис. 7. *Crassinervia kusnetziana* (Chachlov) Neuburg, $\times 1$. Чешуевидный лист. Н. пермь. Кузбасс (Нейбург, 1934)



Рис. 8. *Crassinervia primitiva* Radcz., $\times 1$. Маленький чешуевидный лист. Н. пермь. Кузбасс (Радченко, 1955)

вой пластинки обнаружены между жилками узкие бороздки, а на верхней — такие же узкие ребрышки. По-видимому, листовая пластинка у этих форм была несколько гофрированной. Наличие или отсутствие подобных «ложных жилок» на остатках листьев кордаитовых, по всей вероятности, является мало надежным признаком для их систематики, так как нередко зависит от состояния сохранности этих остатков. Однако частое присутствие «ложных жилок» на остатках листьев тропических *Cordaites* является, по-видимому, важным систематическим их признаком.

Остатки листьев кордаитовых, чрезвычайно широко распространенные в верхнепалеозойских отложениях многих стран, обычно встречаются в виде отпечатков изолированных одиночных листьев. Остатки листьев в соединении с отпечатком несущей их ветви представляют большую редкость. Листья же в непосредственном соединении со стволами, которые могли бы быть изучены анатомически, и вовсе еще не были находимы. Поэтому существующая классификация листьев кордаитовых основывается лишь на тех морфологических признаках, которые можно наблюдать на их отпе-

чатках. Принадлежность определенных типов листьев к стволам с тем или иным строением древесины может пока только угадываться на основании их совместного нахождения в одних и тех же отложениях. При этом учитывается, что некоторые типы древесин полностью отсутствуют в одних отложениях, но широко распространены в других (другого возраста или другой фитогеографической области).

Совместно с остатками листьев кордаитовых во многих странах, но особенно часто в СССР, в области развития умеренной флоры тунгусского типа, встречаются остатки различных чешуевидных листьев и настоящих чешуй. Первые имели различную форму и размеры, однако преобладали среди них небольшие, более или менее ложковидно-выпуклые листья эллиптических, языковидных или яйцевидных очертаний (табл. II, фиг. 7, 8; рис. 7, 8). Жилкование этих листьев не отличалось от жилкования нормальных листьев. Предполагается, что подобные укороченные чешуевидные листья были специализированными листовыми образованиями, выполнявшими функции кроющих, прицветных и пр. чешуй.

Листья кордаитовых были в большинстве кожистые и имели отчетливо ксероморфную структуру. Проводящие пучки (жилки) были концентрические и мезархные. Устьица были продольными полосками на нижней поверхности листа между жилками.

СТРОБИЛЫ

Однополые стробилы кордаитовых были небольшого размера, почковидные, прикрытые черепитчато налегающими друг на друга че-

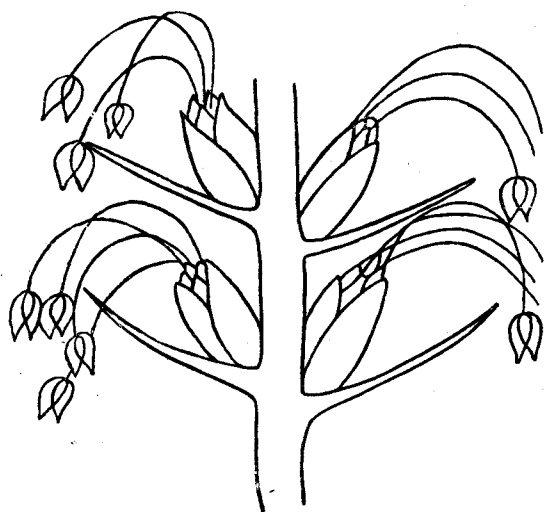


Рис. 9. *Cordaianthus* sp., $\times 1$. Мегастробилы (Florin, 1950)

шуйками, что было одинаково характерно как для микро-, так и для мегастробилов. Каждый стробил представлял собой короткий побег, несущий спирально расположенные на оси

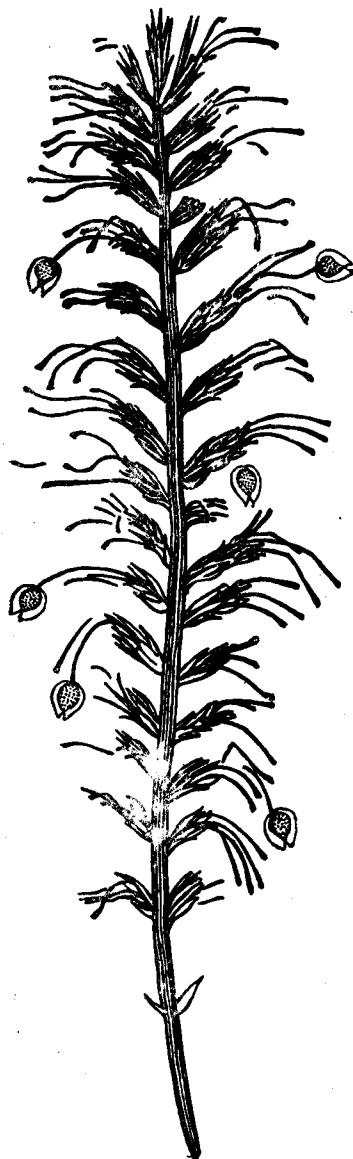


Рис. 10. *Cordaianthus* cf. *pitcairinae* (Lindl. et Hutt.) Re-pault, $\times 1$. Серезжковидное собрание мегастробилов (Berry, 1920)

небольшие редуцированные листья, или чешуйки, и сильно редуцированные фертильные листья — микроспорофиллы в мужских и мегаспорофиллы в женских стробилах. Микроспорангии и семезачатки сидели на концах спорофиллов. Как правило, количество спорофиллов в каждом стробиле было небольшим;

количество стерильных чешуевидных листьев превышало в несколько раз количество спорофиллов. Микро- и мегастробилы образовывали сережковидные собрания («соцветия», или «мегастробилы»), представлявшие тонкую ось, располагавшуюся на ветви обычно немного выше листа и несшую в спиральном порядке многочисленные стробилы (табл. I, фиг. 10;

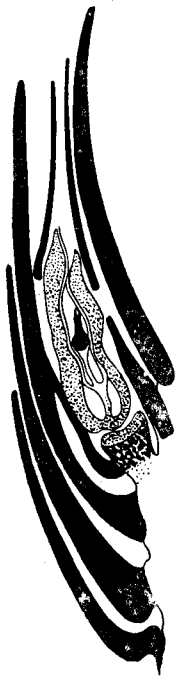


Рис. 11. *Cordiantus williamsonii* Renault, $\times 1$. Продольный разрез через часть мегастробила с крупным семезачатком, окруженным чешуями (Renault, 1879)

рис. 9 и 10). Часто, но не всегда стробилы находились в пазухе кроющей чешуи (см. рис. 9).

Для микростробилов характерно то, что микроспорофиллы были сосредоточены преимущественно в их верхней части, а базальная их часть была образована главным образом стерильными чешуями. Плоские микроспорофиллы имели усеченную или даже выемчатую верхушку и заканчивались пучком из 4—6 длинных цилиндрических микроспорангиев. Последние раскрывались продольной щелью на внутренней стороне. Микроспоры часто прорастали еще перед освобождением из микроспорангия. Наличие у них продольной дистальной борозды давало возможность развитию многоклеточного гаметофита без разрыва оболочки микроспоры. Из большой антери-

диальной клетки гаметофита возникали потенциальные сперматогенные клетки, очевидно, дававшие начало подвижным сперматозоидам.

Мегастробилы по облику сходны с мужскими стробилами, но чаще более короткие и толстые, иногда почти шарообразные. По строению мегаспорофиллов различается два типа мегастробилов. Более примитивным и более ранним является тот, который характеризовался удлиненными, повторно вильчатыми и располагавшимися в верхней части стробила мегаспорофиллами, значительно превосходившими по длине стерильные чешуи и несшими два или несколько верхушечных висячих семезачатка. Более подвинутые и более поздние мегастробилы имели редуцированные — короткие и неветвистые — мегаспорофиллы, спрятанные между чешуями и несшие по одному простоящему семезачатку (рис. 11). Существовало, однако, много мегастробилов промежуточного типа.

ОБОЛОЧКА МИКРОСПОР И ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

Микроспоры кордаитовых характеризовались довольно значительными размерами (45—90 μ), эллиптическими, округло-мно-

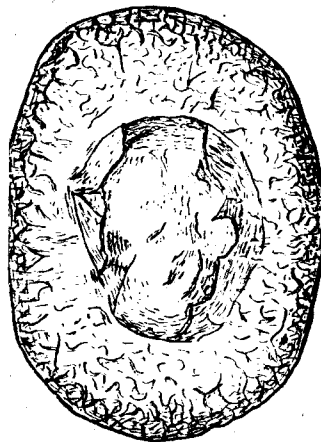


Рис. 12. Микроспора *Cordaites* sp., описанная под названием *Cordaitozonaletes* sp., $\times 800$. Ср. карбон. Зап. Европа (Florin, 1936)

угольными и реже округлыми очертаниями, сильно кутинизированной экзиной и наличием более или менее большого воздушного мешка, образуемого экзиной, который полностью окружал интину, за исключением продольной

борозды на дистальном полюсе споры. Наличие этой борозды давало возможность развитию многоклеточного мужского гаметофита без разрыва экзины.

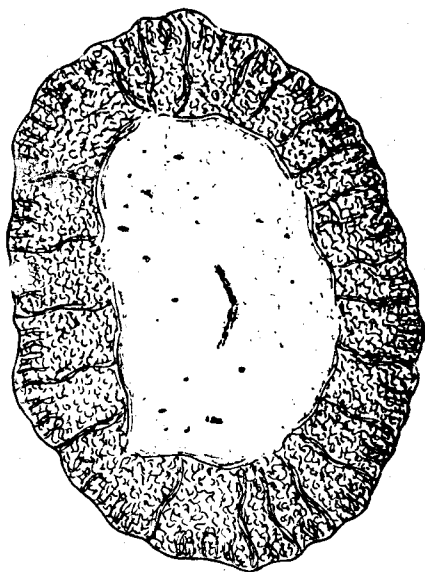


Рис. 13. *Noeggerathiopsisidozonaletes rotatus* Luber, $\times 600$. В. пермь. Кузбасс (колл. Е. М. Андреевой)

Края воздушного мешка при сплющивании микроспоры в процессе ее захоронения образовывали оторочку различной ширины — от

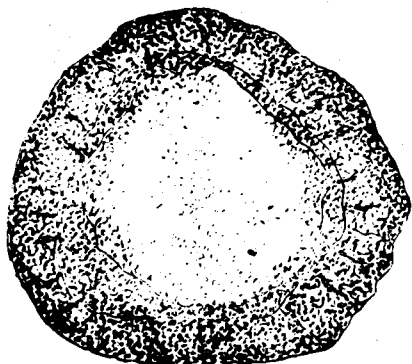


Рис. 14. *Noeggerathiopsisidozonaletes uralensis* Luber, $\times 600$. В. карбон — н. пермь. Тунгусский бассейн (колл. Е. М. Андреевой)

ренево-сетчатая. Оторочка обычно более темная, чем тело микроспоры. Определенной щели разверзания у микроспор кордаитовых не имеется (см. рис. 12, 13, 14); только у редких форм наблюдается очень короткая неполная трехлучевая щель разверзания (рис. 15).

Изолированные пыльцевые зерна кордаитовых очень широко распространены в верхне-

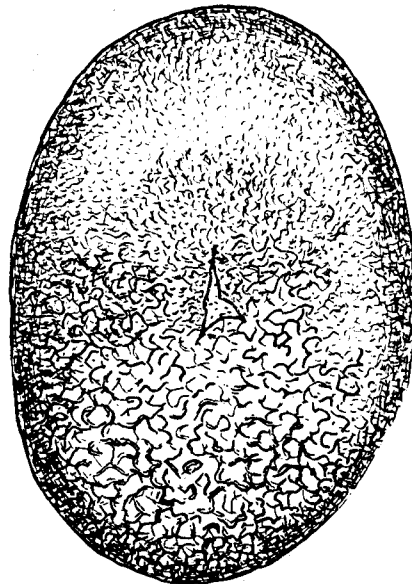


Рис. 15. Микроспора *Cordaites* sp., описанная под названием *Cordaitozonaletes* sp. $\times 800$. Ср. карбон. Зап. Европа (Florin, 1936)

палеозойских и нижнемезозойских отложениях и благодаря их большому морфологическому разнообразию и сравнительно быстрой изменчивости во времени с успехом используются для определения геологического возраста и стратиграфического расчленения заключающих их отложений.

СЕМЕЗАЧАТКИ И СЕМЕНА

Семезачатки у кордаитовых были уплощенные, по краям крылатые. Интегумент был свободен от нуцеллуса, за исключением его основания. Он состоял из двух симметричных частей, сросшихся по медианной линии на боках семезачатка (см. рис. 11). В верхней части нуцеллуса находилась пыльцевая камера. Найденные в ней микроспоры оказались крупнее тех, которые находятся в микроспорангиях, и гаметофитная ткань их оказалась сильно развитой.

В семезачатках кордаитовых до сих пор ни разу не было обнаружено следов образования

$\frac{1}{5}$ до $\frac{1}{2}$ радиуса тела споры (рис. 12, 13). Характерной особенностью микроспор кордаитовых является наличие на оторочке радиально направленных складок и морщин. Экзина иногда гладкая, чаще слабо или отчетливо шагреневая, в области оторочки — шаг-

зародыша, что наводит исследователей на мысль о развитии зародыша у этих растений только после высеивания оплодотворенных семезачатков.

Семена кордаитовых были уплощенные, в большинстве небольшого размера, двусторонне симметричные, располагавшиеся на концах очень длинных и тонких семеносцев (рис. 16). Часть из них не имела крыловидных выростов (см. рис. 16), большинство же имело по краям более или менее широкие и плоские крылья (рис. 17). Микропиле, или пыльцевход,

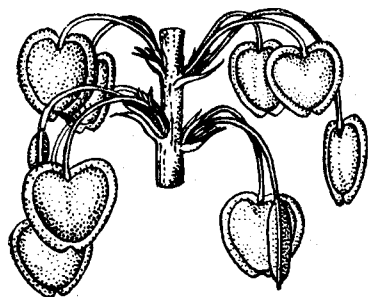


Рис. 16. *Cordaianthus* sp. с семенами, описываемыми как *Cordai-carpon cordai* Geinitz. $\times 1$ (Wettstein, 1935)

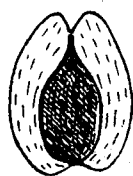


Рис. 17. *Samaropsis mungatica* Neuburg, $\times 1$. Семя. Ср. карбон. Кузбасс (Радченко, 1955)

у семезачатков кордаитовых обычно было не длинным, и поэтому верхушка семян была мало оттянутой. Интегумент окружен плотной кожистой оболочкой, или склеротестой. У семян, лишенных крыловидных выростов, склеротеста была заключена в более или менее мясистую наружную оболочку, или саркотесту.

ЭКОЛОГИЯ, ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Насколько можно судить по условиям захоронения остатков листьев кордаитовых, которые встречаются во всех, без исключения, типах терригенных и даже туфогенных осадков, как в непосредственной близости, так и совершенно независимо от пластов угля, кордаитовые, по всей вероятности, не отличались большой прихотливостью к условиям обитания. Они, очевидно, росли как на болотистых низинах (кордаиты были одними из главных растений — углеобразователей в позднем палеозое), так и на берегах рек и стоячих водоемов (остатки стволов и листьев кордаитовых широко распространены в прибрежных осадках) и, наконец, на возвышенных участках (обилие

обломков стволов и остатков скрученных, разорванных листьев в косослойных песчаниках речного типа).

Листья кордаитовых, как указывалось выше, характеризовались многими чертами ксероморфной структуры. Замечено, что с усилением сухости климата в конце палеозоя и начале мезозоя в Северной Евразии эволюция листьев кордаитовых пошла в направлении заметного уменьшения их величины и сгущения жилок. Этим, очевидно, достигалось значительное уменьшение испаряющей поверхности и усиление подачи воды к листьям.

Потомки палеозойских кордаитов, существовавшие в начале мезозойской эры (*Uralophyllum*, частью *Yuccites*), отличались очень небольшими размерами сильно кожистых листьев и крайне упрощенным жилкованием. Несомненно, все поздние кордаитовые были ксерофитами или гемиксерофитами.

Геологическое значение кордаитовых очень велико. В позднем палеозое они были одними из главных растений-углеобразователей. Широко распространившись в это время по всей земле кордаитовые особенно большую роль играли в формировании растительного покрова на территории Северной Евразии, где их насаждения образовывали своеобразную «кордаитовую тайгу». Остатки листьев и пыльца кордаитовых, очень широко распространенные в верхнепалеозойских отложениях, с успехом используются для определения геологического возраста, стратиграфического расчленения и корреляции разрезов этих отложений.

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ВРЕМЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ

В палеозойское время кордаитовые были настолько широко распространены географически, что их представители, надо думать, жили почти под всеми широтами на всех континентах и островах того времени. Даже наиболее примитивные кордаитовые (*Callixylon*) были распространены на огромных пространствах США, Европы и Сибири.

Значительно сократился ареал распространения кордаитовых в начале мезозойской эры, охвативший, очевидно, лишь часть Северного полушария. В конце триаса последние потомки кордаитовых, очевидно, существовали лишь в отдельных районах Северного полушария — в Приуралье, Восточном Казахстане и Монголии.

Первые остатки стволов кордаитового типа известны уже с верхнего девона, а первые

остатки листьев — из отложений, переходных от верхнего девона к нижнему карбону. В среднем карбоне — поздней перми кордаитовые процветали, к самому концу перми они начали угасать, а в конце триаса исчезли совершенно.

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО PITACEAE KRÄUSEL, 1926

Callixylon Zalesky, 1911. Тип рода — *Dadoxylon trifilievii* Zalesky, 1909; в девон (фамен) Донбасса. В ископаемом состоянии известны только стебли. Первичная ксилема мезархная, но протоксилема расположена ближе к внутреннему краю ксилемы, т. е. последняя имеет некоторую тенденцию к эндархности. Ксилема расположена в виде отдельных, анастомозирующих тяжей, иногда одиноких, реже двойных, большей частью непосредственно прилегающих к вторичной древесине, так что трахеиды ксилемы в этих участках непосредственно переходят в трахеиды древесины. Вторичная древесина араукариоидного типа. Годичные кольца отсутствуют, но нередко отмечается подобие слоистости. Радиальные стенки трахеид большей частью покрыты двумя или тремя короткими рядами пор (табл. I, фиг. 3); некоторые участки стенок иногда свободны от пор; встречаются трахеиды с однорядным расположением овальных, более или менее сплюснутых пор; наблюдаются также одиночные округлые окаймленные поры. Такого же типа одиночные, рассеянные поры довольно обычны на тангентальных стенках трахеид. Сердцевинные лучи узкие, однорядные, часто однослойные или высотой всего в несколько слоев клеток, но иногда до 12 и более слоев; поры на полях перекреста в числе 4—7 (табл. I, фиг. 4). Сердцевина не септированная, клетки ее тонкостенные, часто радиально вытянутые. До 5 видов. В девон. Фамен Донецкого бассейна, Урала и Минусинской котловины (тубинская свита). Во всем в девоне США.

Кроме описанного рода, из нижнекаменноугольных отложений Шотландии описан еще род *Pitus* Witham (1833)¹, относимый к тому же семейству. Оба рода охарактеризованы лишь со стороны внутреннего строения их стеблей и поэтому принадлежность этого семейства к Cordaitales является пока сомнительной.

¹ Первоначальное название рода, данное ему Уитхэмом, было *Pitus*, но оно было впоследствии исправлено Унгером (Unger, 1842) на *Pityus*.

СЕМЕЙСТВО CORDAITACEAE GRAND 'EURY, 1887*

К данному семейству относятся наиболее типичные представители порядка Cordaitales, хорошо известные как по отпечаткам листьев, так и спороносных органов. Минерализованные стволы и корни, допускающие изучение их внутреннего строения, пока еще не найдены в связи с листьями, и их относят к Cordaitaceae более или менее предположительно. Отдельные части растений описываются под различными названиями. Древесина кордаитовых приводится под названием *Dadoxylon* Endl., *Mesopitys* Zal., *Mesoxylon* D. Scott et Maslen, корни — под названием *Amyelon* Williams., собрания стробиллов как *Cordaitanthus* Grand'Eury, листья — под названием *Cordaites*, *Dorycordaites* Ung., *Noeggerathiosis* Feistm. и др., семена — как *Cordaicarpon* (*Cordaicarpus*) Geinitz, *Cardiocarpon* (*Cardiocarpus*) Brongn. и *Samaropsis* Goerr., наконец, пыльцевые зерна, когда они встречаются изолированно, приводят под названием *Cordaitozonales* Luber и *Noeggerathiosidozonales* Luber.

Первые представители семейства отмечены уже в низах карбона, последние — в самых верхах перми. Расцвет семейства приходился на ср. и в. карбон и н. пермь.

Cordaites Unger, 1850. Тип рода — *Flabellaria borassifolia* Sternberg, 1823; ср. карбон Германии. В ископаемом состоянии известны листья, отливки сердцевин ствола и семена. Листья сидячие, цельные, длинные и узкие, ланцетные или вытянуто-лопатовидные в очертании, цельнокрайние, на верхушке тупые или коротко заостренные, очень постепенно суживающиеся книзу, с довольно широким основанием (см. табл. I, фиг. 6; рис. 1). Жилки отчетливые, прямые или слегка волнистоизогнутые, очень слабо расходящиеся веерообразно, почти параллельные краям листа в нижней его части. Между жилками наблюдаются так называемые ложные жилки; они очень тонкие, расположены в различном числе между каждой парой настоящих жилок. Остатки септированной сердцевин ствола, частично минерализованные, известны под названием *Artisia* (см. ниже). Семена *Cordaites* описываются под названием *Samaropsis*, *Cordaicarpon*, *Cardiocarpon* (см. ниже). Пять видов. Намюр — пермь. Намюр и башкирский ярус Львовско-Брестской впадины; намюр,

* Крейзел (Kräusel in Engler und Prantl, 1926) автором семейства Cordaitaceae считает Энглера (Engler, 1887). Но в действительности это семейство было установлено еще Гранд-Эри в 1887 г. под названием Cordaitées.

весь ср. карбон Днепровско-Донецкой впадины; намюр — н. пермь Донбасса; московский ярус северного сектора Б. Донбасса; тепловская свита среднего Поволжья; башкирский и московский ярусы Северного Кавказа; намюр — ср. карбон (карагандинская свита) Караганды; намюр — в. карбон (острогская и нижнебалахонская свиты) Кузбасса. Ср. карбон Польши, Франции, Бельгии, Болгарии; ср. и в. карбон Англии, Германии, Турции (Эрегли); в. карбон — н. пермь Китая; ср. и в. карбон США и Канады.

Dorycordaites Grand'Eury, 1877. Тип рода — *Noeggerathia palmaeformis* Goerger, 1852; ср. карбон Германии. В ископаемом состоянии известны листья, собрания мегастробилов и семена. Листья очень длинные, ланцетные или линейноланцетные, на верхушке приостренные, располагались как на верхушке ствола, так и на ветвях. Жилки тонкие, густо расположенные, многочисленные, одинаковые, параллельные краю листа, изредка дихотомирующие под очень острым углом, слегка сбегающиеся у верхушки. Собрания мегастробилов известны под названием *Cordaianthus*, семена — под названием *Samaropsis* (см. ниже). Один вид. Ср. — в. карбон. Башкирский ярус Львовско-Брестской и Днепровско-Донецкой впадин; ср. — в. карбон Донбасса. Ср. карбон Англии, Франции; ср. — в. карбон Германии и Турции (Эрегли).

Artisia Sternberg, 1838. Тип рода — *Sternbergia transversa* Artis, 1825; ср. карбон Англии. Формальный род, в который включают остатки (ядра) септированной сердцевины стволов *Cordaites*. Частично минерализованные ядра сердцевинной полости этих стволов имеют форму цилиндров или призм, разделенных поперечными или несколько косо ориентированными бороздками на многочисленные кольцевидные полосы, напоминая своим общим обликом стопку монет. Внутренний цилиндр окружен сплошным цилиндром минерализованной древесины с тонкой продольной штриховкой на изломе. Величина ядер и детали их поверхностной структуры не имеют значения видовых признаков, так как отображают лишь случайный характер поперечных разрывов сердцевины при росте ствола и степень сохранности остатков поперечных перегородок (табл. I, фиг. 8—9). Три вида. Намюр — н. пермь. Намюр Львовско-Брестской и Днепровско-Донецкой впадин; н. — ср. карбон Донбасса; тепловская свита среднего Поволжья; ср. — в. карбон (нижнебалахонская свита) Кузбасса. Ср. карбон Бельгии; ср. — в. карбон Германии и Англии.

Cordaianthus Grand'Eury, 1877. Тип рода — *Cordaianthus gemmifer* Grand'Eury, 1877; ср. карбон Франции. Формальное родовое название, под которым описывают собрания микро- и мегастробилов кордаитов. Собрания однополые до 30 см длины и состоят из продольно-струйчатой или слегка ребристой, более или менее тонкой длинной оси, на которой расположены в чередуемом или почти супротивном порядке небольшие микро- и мегастробилы (в мужских собраниях) или мегастробилы (в женских собраниях) — см. табл. I, фиг. 10; рис. 9, 10. Микро- и мегастробилы состоят из толстой и короткой оси, несущей многочисленные спирально расположенные микроспорофиллы и стерильные чешуи. Стерильные чешуи приурочены главным образом к базальной части стробила, в то время как микроспорофиллы сидят преимущественно выше по оси. Микроспорофиллы на верхушке усеченные или выемчатые и заканчиваются пучком из 4—6 цилиндрических прямостоячих микроспорангиев. Микроспорангии более или менее сросшиеся у основания. Они раскрывались продольной щелью. Микроспоры довольно большие, 45—70 (до 90) м в диаметре, эллипсоидальные, с одним большим воздушным мешком и продольной бороздой на дистальном полюсе. Тело микроспоры округлое с тонкой экзиной. Ширина оторочки воздушного мешка составляет $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{2}$ радиуса тела зерна. Экзина оторочки шагреново-сетчатая, темнее, чем на теле. Трехлучевая щель на проксимальном полюсе встречается редко, с очень короткими лучами (см. рис. 15, 12). Мегастробилы яйцевидные и состоят из толстой оси, на которой в спиральном порядке сидят многочисленные ланцетные стерильные чешуи и расположенные выше несколько мегаспорофиллов. Мегаспорофиллы вильчатые или невилчатые и несут на верхушке по одному, по два или несколько семезачатков. Семезачатки уплощенные, по краям крылатые. Интегумент сростается с нуцеллусом лишь у основания. В верхней части нуцеллуса имеется пыльцевая камера. В микропилярной части женского гаметофита образуется два архегония. Около 16 видов. Намюр — пермь. Намюр — низы ср. карбона Львовско-Брестской впадины; ср. карбон Донбасса. Ср. карбон Франции, Бельгии, Канады; ср. — в. карбон Англии, Германии; в. карбон — пермь Китая.

Noeggerathia Feistmantel, 1879. Тип рода — *Noeggerathia*? (*Cyclopteris*?) *hislopii* Wipf, 1861; нижняя гондвана Центральной Индии, Нагпур. В ископаемом состоянии встречаются листья. Листья цель-

ные, сидячие, удлинённые, в очертании от вытянуто-лопатовидных до ланцетных, постепенно суживающиеся к основанию и значительно быстрее к верхушке. Жилкование более или менее отчетливо веерное (см. табл. I, фиг. 1; табл. II, фиг. 1—6; рис. 4, 5). Из основания листа в листовую пластинку вступает несколько одинаковых жилок, которые многократно вильчато делятся, расходятся веерообразно и оканчиваются в краях листа, начиная с нижней трети его. Жилки у разных видов могут быть и тонкие и толстые, прямые или слегка отогнутые в стороны, заметно утолщающиеся к основанию листа. «Ложные жилки» отсутствуют. Скорее всего сборный род. Древесина, по-видимому, типа *Dadoxylon*, *Mesopitys*, *Metacaenoxylon*. Более 40 видов. Н. карбон — в. пермь. Н. карбон Минусинского (верхи минусинской серии), Кузнецкого (острогская свита), Карагандинского бассейнов; в. карбон и пермь Западного Приуралья, Печоры, Пай-Хоя, Таймыра, Тунгусского, Минусинского, Кузнецкого, Горловского, Карагандинского бассейнов, Восточный Казахстан, Тува и Северо-Восток СССР; пермь Дальнего Востока (Приморье) и Монголии. Карбон — пермь Гондваны.

Crassinervia Neuburg, 1934. Тип рода — *Cardiopteris* (?) *kusnetzkiensis* Chachlov, 1931; нижняя пермь (верхнебалахонская свита) Кузбасса. В ископаемом состоянии известны листья. Листья цельные, сидячие, продолговатые, с широким основанием, в очертании широко-овальной, вытянуто-овальной или широко-языковидной формы, прикреплявшиеся к побегу почти всем основанием. Линия отрыва листа от побега обычно дугообразно вогнутая. Жилкование веерное. Жилки резкие, дихотомирующие, оканчиваются в краях листа почти по всей его длине, за исключением приосновной части, вовсе лишенной жилок. Жилки от основания листа к верхушке заметно утончаются (см. табл. II, фиг. 7, 8; рис. 7, 8). По-видимому, специализированные листья кордантовых. До 20 видов. Ср. карбон — в. пермь Кузнецкого, Минусинского, Печорского, Тунгусского и Таймырского бассейнов, Восточного Казахстана, Забайкалья, Дальнего Востока (Приморья) и Северо-Востока СССР.

Leporphyllum Zalesky, 1933. Тип рода — *Trigonocarpus actaeonelloides* Geinitz, 1871; пермь Кузбасса. Листья чешуевидные, ложковидно-выпуклоизогнутые, яйцевидной, треугольной или ланцетной формы, прикреплялись к побегу средней частью своих широких оснований. Наибольшая ширина че-

шуй (листа) приходится на приосновную его часть. Жилкование веерное. Из основания в листовую пластинку вступает несколько тонких и мало отчетливых жилок, которые сразу же начинают дихотомировать; в верхней части листа вблизи края жилки более или менее заметно отгибаются назад. Края чешуй часто бывают на отпечатке сильно подвернуты. До 15 видов (табл. II, фиг. 9). Пермь Кузбасса, Тунгусского и Печорского бассейнов, Таймыра, Забайкалья, Дальнего Востока (Приморье). Н. пермь Монголии.

РОДЫ, СВЯЗЫВАЕМЫЕ С СЕМЕЙСТВОМ CORDAITACEAE

Dadoxylon Endlicher, 1847. Тип рода — *Pinites withamii* Lindley et Hutton, 1831; карбон Шотландии. Формальный род, к которому относят древесины, предположительно считаемые древесиной кордаитовых. Первичная ксилема непосредственно переходит во вторичную, в большинстве случаев типично эндархного строения (т. е. ранее образованные элементы в основном со спиральными утолщениями и с более мелкими просветами расположены ближе к сердцевине, а более поздние, с сетчатыми утолщениями на периферии, прилегают к элементам древесины). Ксилема обычно широкая, характеризуется постепенными переходами от спиральных трахеид протоксилемы к сетчатым и лестничным элементам метаксилемы. Последние постепенно переходят путем слияния отдельных полос утолщений в точечные трахеиды древесины (см. рис. 2). Древесина состоит из трахеид, клеток лучей и у некоторых видов также из клеток древесинной паренхимы. Смоляные ходы, лучевые трахеиды и кольца прироста отсутствуют. У некоторых видов встречается довольно отчетливая сезонная слоистость. Трахеиды с округлыми окаймленными порами на радиальных стенках, в однорядном и многорядном расположении, которые встречаются совместно. Количество рядов пор от одного до шести, редко превосходит четыре. Окаймления пор трахеид при однорядном расположении округлые, иногда четырехугольные, при многорядном — преимущественно шестиугольные. Поры либо покрывают всю радиальную стенку трахеиды, либо оставляют участки, лишенные пор. Тангентальные стенки трахеид, как правило, лишены пор. Торус определенно отсутствует. Сердцевинные лучи чаще одно- и двурядные, реже до пятирядных, причем двурядные и выше могут встречаться в разном количестве — от 1—2 до 50 и более процентов от общего количества лучей. Высота их варьирует у различных видов; иногда лучи

очень низкие, одно- и двухслойные, у других видов до 40 слоев клеток в высоту. Клетки лучей на тангентальном сечении иногда отчетливо вытянутые по вертикальной оси дерева, но иногда более или менее квадратные. Горизонтальные и поперечные стенки клеток лучей всегда гладкие. Поровость полей перекреста купрессоидного типа, но окаймления пор полей перекреста часто бывают плохо выражены (разрушены?), и поры могут представляться простыми. Число пор варьирует у разных видов (от одной-двух до десяти пор на поле перекреста). Клетки древесинной паренхимы с гладкими стенками. Характерно, что многие палеозойские виды *Dadoxylon* характеризуются меньшим количеством рядов пор, чем современные араукариевые, у которых их количество достигает пяти. Под названием *Dadoxylon* описывалось очень значительное количество древесины. Принято наименование *Dadoxylon* применять к палеозойским древесинам (предполагая их связь с кордаитовыми), а древесины с аналогичным строением из мезозойских отложений называть *Araucarioxylon*, т. е. связывать их скорее с хвойными. Однако существует очень много совершенно бесспорных находок в пермских породах древесины хвойных. Для карбона достоверные остатки древесины хвойных очень редки, поэтому каменноугольные древесины, отвечающие диагнозу рода *Dadoxylon*, могут быть без особых сомнений отождествлены с кордаитовыми. В общем же применение стратиграфического принципа к установлению систематического положения тех или иных древесины представляется крайне натянутым. К сожалению, мы до сих пор не знаем сколько-нибудь достоверных признаков, отличающих древесины низших хвойных от древесины некоторых кордаитовых. Многие дадоксилон описывались лишь на основании признаков вторичной древесины, так как в большинстве исследованных образцы представляют собой обломки древесины, лишенные сердцевины. В этих случаях всегда существует опасность — спутать древесину типа *Dadoxylon*, которая характеризуется эндархной ксилемой, с древесиной типа *Mesoxylon* или *Pitys*, связи которых с кордаитовыми представляются несколько сомнительными. Все эти оговорки необходимо было сделать, так как древесина типа *Dadoxylon* является весьма обычной в палеозойских отложениях и имеет стратиграфическое значение. Более 50 видов, синонимика которых, однако, очень запутана. В. девон — пермь. Карбон Кузбасса, Минбасса, Тунгусского бассейна, Сев.-Вост. Казахстана. Пермь: Пермской области, Свердловской области, Башкирской АССР,

Коми АССР, Восточного Казахстана, Кузнецкого, Минусинского и Тунгусского бассейнов (табл. II, фиг. 10—13). Девон—пермь Америки, Зап. Европы, Азии.

Mesoxylon Scott et Maslen, 1910. Тип рода — *Poroxylon sutcliffei* Scott, 1909; карбон Англии. В ископаемом состоянии известна древесина. Первичная ксилема экзархна, неправильных зубчатых очертаний; ее зубцы вдаются в сердцевину. Экзархная ксилема, состоящая из спиральных и лестничных трахеид, переходит в эндархную ксилему, которая смыкается с древесиной (вторичной древесиной). Последняя араукариодного типа. Годичные кольца отсутствуют или очень плохо выражены. Радиальная поровость трахеид двух- и трехрядная; сердцевинные лучи узкие, однорядные, поровость полей перекреста купрессоидная. Сердцевина септированная (типа *Artisia*). Своеобразное строение ксилемы хорошо отличает *Mesoxylon* от тех видов *Dadoxylon*, для которых строение ксилемы могло быть установлено. Однако нет уверенности, что эта древесина действительно является остатком растения, принадлежащего группе Cordaitales, хотя наличие септированной сердцевины делает это предположение довольно вероятным. Более пяти видов. Карбон. Ср. карбон Донбасса. Н. и ср. карбон Англии.

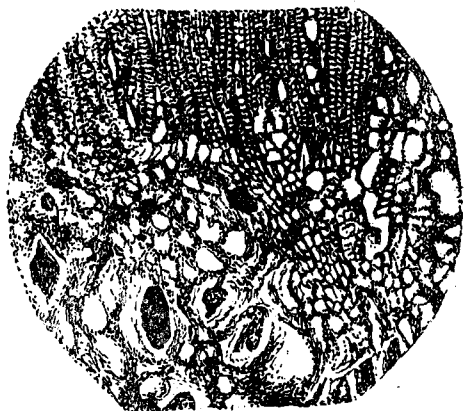


Рис. 18. *Caenoxylon scottii* Zal., $\times 42$. Поперечный разрез; виден участок сердцевинки и пучок первичной ксилемы, отделенной от сердцевинки паренхимными клетками. Н. пермь. Западное Приуралье (Залесский, 1935)

Caenoxylon Zalesky, 1911. Тип рода — *Caenoxylon scottii* Zalesky, 1911; н. пермь (артинский ярус) Зап. Приуралья. В ископаемом состоянии известна древесина. Первичная ксилема эндархна, большей частью, отделена

от вторичной слоями паренхимных клеток. Ксилема образует отдельные зубчатые выступы, вдающиеся в сердцевину, причем иногда на продолжении зубцов встречаются отдельные пучки ксилемы, часто расположенные на довольно значительном расстоянии от ее основного массива; такие пучки часто анастомозируют и иногда сливаются с основным массивом ксилемы. Вторичная ксилема араукариоидного типа; годовичные кольца большей частью хорошо выражены и прослеживаются по всей окружности ствола. Радиальные стенки трахейд с одно- или двурядной поровостью; поры

однорядные, невысокие, одно-пятислойные. Поры полей перекреста не изучены. Листовой след двойной; каждый пучок состоит из многочисленных мелких пучков (рис. 20, 21). Серд-

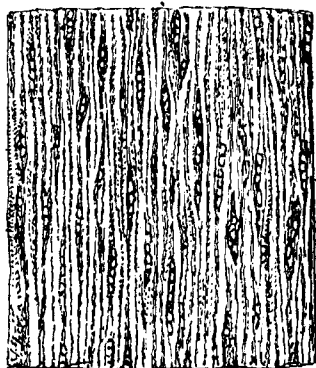


Рис. 19. *Caenoxylon scottii* Z al., $\times 42$. Тангентальный разрез. Н. пермь. Западное Приуралье (Залесский, 1935)

иногда сплюснутые, при двурядной поровости преимущественно шестиугольные. Сердцевинные лучи однорядные, не превышающие в высоту 15 слоев клеток; поры на полях перекреста главным образом овальные, в числе двух-семи на поле (см. рис. 18, 19). Сердцевина несептированная, гетерогенная, состоящая из паренхимных клеток, к которым приmeshиваются в центральной части крупные каменные клетки. На периферии сердцевины бывают иногда заметны извилистые полосы меристематической ткани. Один вид. Пермь. Н. пермь Зап. Приуралья.

Metacaenoxylon Zalesky, 1935. Тип рода — *Metacaenoxylon carpentieri* Z al., 1935; пермь Кузбасса. В ископаемом состоянии известна древесина. Первичная ксилема эндархная, состоит из трахейд с лестничными утолщениями, образует зубчатые выступы, вдающиеся в сердцевину; не разделена на мелкие анастомозирующие пучки. Вторичная ксилема араукариоидного типа, годовичные слои плохо выражены. Радиальные стенки трахейд несут два-три ряда плотно сомкнутых окаймленных пор. Сердцевинные лучи узкие,

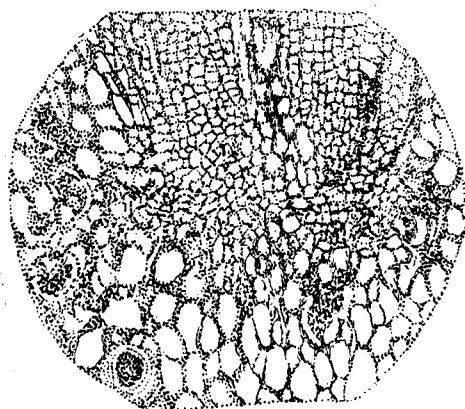


Рис. 20. *Metacaenoxylon carpentieri* Z al., $\times 42$. Поперечный разрез древесины. В. пермь. Кузбасс (Залесский, 1935)

цевина септированная, из паренхимных тонкостенных клеток, среди которых встречаются редкие толстостенные клетки с темным содержанием. Один вид, Пермь. В. пермь Кузбасса.

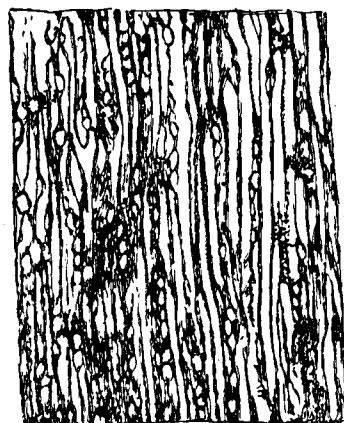


Рис. 21. *Metacaenoxylon carpentieri* Z al., $\times 200$. Тангентальный разрез. В. пермь. Кузбасс (Залесский, 1935)

Mesopitys Zalesky, 1911. Тип рода — *Araucarites tchihatcheffianus* Goerpert, 1845; в. пермь Кузбасса. В ископаемом состоянии известна древесина. Первичная ксилема эндархна, но иногда также, по-видимому, встречается экзархная ксилема. Ксилема не представляет сплошного кольца, но собрана в отдельные пучки, часто очень незначитель-

ных размеров и представленных (на поперечном срезе) всего несколькими трахеидами. Вторичная ксилема араукариоидного типа; годовичные кольца хорошо выражены (табл. III, фиг. 7). Поздняя древесина представлена несколькими слоями более или менее сплюснутых трахеид с узкими полосками. На радиальных стенках трахеид поры в одно-трехрядном расположении, большей частью шестиугольные. Сердцевинные лучи многочисленные, в основном, однорядные, реже двурядные, преимущественно трех-четырёхслойные, но иногда более высокие; поры на полях перекреста в количестве 7—10 на поле, овальные или косые, простые (или с разрушенным окаймлением). Сердцевина несептированная, в очертании вытянутая, состоящая из тонкостенных паренхимных клеток с небольшим количеством клеток с утолщенными оболочками. Один вид. Пермь Кузбасса (кольчугинская серия).

*Cordaicarpon*¹ Geinitz, 1862, 1888. Тип рода — *Cordaicarpon cordai* Geinitz, 1862; в карбон Саксонии. Формальный род, установленный для наименования семян кордаитовых. Семена небольшие, плоские (в поперечном сечении эллиптические или чечевицеобразные), округло-овальной или реже овально-яйцевидной формы, узко закругленные или приостренные на верхушке, с гладкой поверхностью, имеющие обычно в основании небольшую вырезку (рубчик от прикрепления семени к семеносцу). Часто посередине семени замечается продольный киль. По всей периферии семя окружено плоским и узким килем (см. рис. 16). Принадлежность некоторых из этих семян к кордаитовым доказана нахождением во Франции остатков *C. cordai* (Geinitz) Zeiller на мегастробилах *Cordaianthus*, находившихся в непосредственном соединении с облиственной ветвью *Cordaites principalis* (Gertner) Geinitz. Более 20 видов. Намюр — в. пермь. Намюр — в. карбон Донбасса и Караганды (карагандинская и долинская свиты); ср. карбон — в. пермь Кузбасса (алыкаевская подсвита, ерунаковская свита), Минусинского, Тунгусского и Таймырского бассейнов, Дальнего Востока. Ср. карбон Бельгии, Канады, Франции; ср. — в. карбон Англии, Германии; в. карбон — н. пермь Китая.

Cardiocarpon Brongniart, 1828 (*Cardiocarpus* Brongniart, 1881). Тип

¹ Название *Cordaicarpon*, данное автором рода, было впоследствии изменено на *Cordaicarpus*, что, однако, противоречит правилам ботанической номенклатуры.

рода — *Cardiocarpon drupaceus* Brongniart, 1828; ср. карбон Франции. Формальный и, несомненно, сборный род, в который включают семена, предположительно относящиеся к кордаитовым. Семена уплощенные, в поперечном сечении чечевицеобразные, обратнойцевидного, округлого или почти почковидного очертания, с отчетливо оттянутой, хотя и короткой, верхушкой и сердцевидно выемчатым основанием. Более или менее твердая склеротеста облечена в мясистую саркотесту, которая образует уплощенный ободок (оторочку) вокруг семени. На поверхности семени в отпечатках наблюдаются тонкие концентрические, изогнутые по форме более или менее выпуклого тела семени, бороздки и морщинки. Более 15 видов. Н. карбон — в. пермь. Ср. карбон Донбасса и Караганды (верхняя часть карагандинской свиты); намюр — в. пермь Кузбасса (острогская — ерунаковская свиты), Тунгусского бассейна и Дальнего Востока; в. визе — в. карбон Минусинской котловины (верхи минусинской серии — побережная свита). Ср. карбон Франции, Бельгии, Канады; ср. — в. карбон Англии.

Samaropsis Goepfert, 1864. Тип рода — *Samaropsis ulmiformis* Goepfert, 1864; пермь Чехословакии. Формальный и, несомненно, сборный род, в который помещают семена, вероятно, различных голосеменных; позднепалеозойские представители этого рода предположительно относятся к кордаитовым на том основании, что один вид их — *Samaropsis pitcarinae* (Lindley et Hutton) Zeiller — найден во Франции в непосредственной связи со стробилами *Dorycordaites* Zeiller. Семена самых различных размеров, но в большинстве небольшие, сплюснутые, в поперечном сечении чечевицеобразные, в очертании овальные, продолговато-овальные или яйцевидные, с острой, более или менее оттянутой верхушкой и выемчатым основанием (см. рис. 17). Поверхность семени гладкая или несет тонкие морщинки. Семена окружены симметричными крыловидными перепончатыми выростами наружной оболочки самой различной формы и ширины; выросты эти прерываются близ места прикрепления семени и у его верхушки. Поверхность выростов гладкая или с тонкими штрихами. Более 60 видов, из них 10 — из мезозойских отложений. Намюр — триас. Палеозой. Намюр — башкирский ярус, Львовско-Брестской впадины; ср. — в. карбон Донбасса; башкирский ярус Северного Кавказа; намюр — ср. карбон (карагандинская свита) Караганды; ср. карбон — в. пермь (нижнебалахонская — ерунаковская

свиты) Кузбасса и Тунгусского бассейнов; в. карбон (верхи хакасской — низы аршановской свиты) Минусинского бассейна; пермь Западного Приуралья, Печорского и Таймырского бассейнов, Восточного Казахстана, Дальнего Востока (Приморья), Северо-Востока СССР. Н. карбон Шпицбергена; ср. карбон Бельгии, Польши, Канады; ср. — в. карбон Англии, Германии, Болгарии; в. карбон — н. пермь Чехословакии, Китая, Кореи. Мезозой. Триас. Н. триас Южн. Ферганы (Мадыген); в. триас Вост. склона Урала рэт—лейас Вост. склона Урала, Сев.-Зап. Казахстана.

Cordaitozonales Luber, 1956. Тип рода — *Zonotrilletes verus* Sadkova, 1941 (Любер и Вальц, 1941); ср. — в. карбон Кендерлыка. Изолированно встречающиеся пыльцевые зерна такого же типа, как микроспоры *Cordaitanthus* (см. выше). Пыльцевые зерна диаметр 40—70 м, округло-овальных очертаний; трехлучевая щель отсутствует. Оторочка широкая, равная и больше диаметра тела. Экзина тела тонкая, гладкая или шагреневая-сетчатая (см. рис. 12, 15). У некоторых форм по краю оторочки имеется узкий ободок (см. рис. 15), или край оторочки имеет фестончатость (см. рис. 12). До 10 видов. Ср. карбон — в. пермь. Ср. — в. карбон Донбасса, Караганды, Кузбасса, Минусинского и Тунгусского бассейнов; пермь Печоры, Таймыра, Тунгусского, Минусинского и Кузнецкого бассейнов, Зап. склона Урала. Ср. — в. карбон Франции, Германии.

Noeggerathiopsidozonales Luber, 1956. Тип рода — *Zonales rotatus* Luber, 1941; карбон Кузбасса. Изолированные пыльцевые зерна, диаметром 30—70 м, в очертании округло-треугольные; трехлучевая щель лишь у некоторых редких форм, лучи короткие. Экзина на теле гладкая или шагреневая, на оторочке — точно-шагреневая, шагреневая, реже гладкая, всегда смята радиальными складками (см. рис. 13, 14). До 10 видов. Ср. карбон — в. пермь на всей территории распространения флоры тунгусского типа (Северная Евразия).

РОДЫ, СБЛИЖАЕМЫЕ С СЕМЕЙСТВОМ CORDAITACEAE

Uralophyllum Kryshthofovich et Prynada, 1933. Тип рода — *Uralophyllum krascheninnikovii* Kryshthofovich et Prynada, 1933; рэт Челябинского бассейна (Вост. Урал). В ископаемом состоянии известны облиственные побеги, листья. Листья расположены спирально, очень маленькие, ло-

патовидные, с тупо закругленной верхушкой, к основанию клиновидно-суженные. Жилки немногочисленные, простые или редко дихотомирующие под острым углом, слабо расходящиеся по пластинке и выходящие в края листа, начиная с его верхней половины. Клетки эпидермы почти прямоугольные, вытянутые в длину, со следами трихотомных образований. Стенки клеток прямые с четковидными утол-



Рис. 22. *Uralophyllum krascheninnikovii* Kryshth. et Pryn., $\times 1$. Побег и отдельные листья. В. триас. Вост. склон Урала (Криштофович и Принада, 1934)

щениями; устьица редкие, неопределенно ориентированные; замыкающие клетки удлиненно-овальные, погруженные; углубление устьица окружено четырьмя-пятью дополнительными клетками, стенки которых кутинизированные, прямые, без каких-либо выростов (рис. 22). Два вида. Рэт — н. лейас. Рэт Челябинского, Богословского и Веселовского месторождений Вост. Урала; рэт — н. лейас Бурлукского месторождения Казахстана.

Yuccites Schimper et Mougeot, 1844 (*Pelourdea* Seward, 1917). Тип рода — *Yuccites vogesiacus* Schimper et Mougeot, 1844; триас Вогез. В ископаемом состоянии известны облиственные побеги, листья. Листья расположены на побеге спирально, сидячие, крупные, удлиненные, линейноланцетные или ланцетные, цельные. Верхушка листа закругленная или приостренная, основание суженное с мозолевидным утолщением в месте прикрепления. Жилки параллельные краям листа, изредка дихотомирующие, краевые жилки выходят в края суживающейся верхней части листа, средние — сближаются

между собой и доходят до верхушки. Эпидерма состоит из удлиненных клеток с прямыми стенками; кутикулярные сосочки и волоски отсутствуют; устьица моноциклические, ориентированные по длине листа. Некоторые авторы относили род *Yuccites* к Coniferales на основании встреченных совместно, но не в органической связи с листьями *Yuccites* мужских и женских шишек типа Coniferales. Р. Флорин (Florin, 1936), изучивший кутикулу листьев некоторых *Yuccites*, также считает, что имеется больше оснований для отнесения данного рода к Coniferales, чем к Cordaitales. Триас. Н. триас Кузбасса (мальцевская свита), Забайкалье, кейпер Суракая, в. кейпер Памира, бассейна р. Илек (курашасайская свита), рэт — лейас Вост. Казахстана. Триас Вогез, н. кейпер Англии, рэт Швеции, Тонкина (ошибочно описан как *Noeggerathiopsis hislopi* Вунбугу), н. триас Центр. Монголии. *Taxopitys* Kräusel, 1928. Тип рода — *Taxopitys africana* Kräusel, 1928. В. карбон

Юго-Западной Африки. В ископаемом состоянии известна древесина. Годичные кольца выражены отчетливо, широкие. Древесина состоит из трахейд и лучевой паренхимы. Древесинная паренхима отсутствует. Поровость трахейд араукариодная, многорядная (от одного до пяти рядов). Пory тесно сомкнуты, резко пяти-шестиугольные, с перекрещивающимися отверстиями. Характерной особенностью является наличие, наряду с порами, спиральных утолщений в трахеидах. Лучи однорядные, иногда местами двурядные. Высота лучей от 1 до 18 слоев клеток. Пory на полях перекреста многочисленные (до девяти), крупные, окаймленные, с овальными, косо расположенными отверстиями, иногда перекрещивающимися. В сущности, пory на полях перекреста почти не отличаются от таковых на стенках трахейд (табл. II, фиг. 14, 15; табл. III, фиг. 1—3). Два вида. В. карбон Верхоянья, р. Кан у г. Канска, Караганды, Ср. Азии. В. карбон Юго-Западной Африки.

ЛИТЕРАТУРА

Брик М. И. 1952. Ископаемая флора и стратиграфия нижнепалеозойских отложений бассейна р. Илек. Тр. ВСЕГЕИ. Л.

Залесский М. Д. 1909. Сообщение о новой форме *Dadoxylon* с пучками первичной ксилемы вокруг сердцевинки из верхнедевонских осадков Донецкого бассейна. Бюлл. МОИП, т. 23, стр. 1—5. — 1911. *Études paléobotaniques, part. 1. Structure du rameau du Lepidodendron obovatum*. Sternberg et Note préliminaire sur le *Caenoxylon scotti*, nov. gen. et sp. Отд. изд. Петроград. — 1911. Изучение анатомии *Dadoxylon tchihatcheffii* Гоерперт. Тр. Геол. ком., нов. серия, вып. 68, стр. 1—29. — 1912. О *Cordaites aequalis* Гоерперт sp. из Сибири и о тождестве его с *Noeggerathiopsis hislopi* Вунбугу sp. флоры Гондваны. Тр. Геол. Ком., нов. серия, вып. 86, стр. 1—43. — 1917. О *Noeggerathiopsis aequalis* Гоерр., листьях *Mesopitys tchihatcheffii* (Гоерр.) Зал. Изв. АН СССР, VI серия, т. 11, стр. 1391—1400. — 1923. О новых представителях родов *Arthropitys* и *Mesoxylon* из Донецкого каменноугольного бассейна. Вестн. Моск. горной акад., т. 2, № 1, стр. 73—77. — 1926. К палеозойской флоре Ангарской серии. Изв. Геол. Ком., т. 14, № 5, стр. 591—594. — 1930. О присутствии в Верхоянском хребте нижнепермских осадков. Изв. АН СССР, отд. физ.-мат. наук, сер. VII, № 3, стр. 217—222. — 1931. О *Noeggerathiopsis candalepensis* sp. nov., характерном кордаите кольчугинской свиты угленосных отложений Кузнецкого бассейна. Изв. АН СССР, ОМЕН, стр. 711—714. — 1934. Каменноугольная флора Северного Кавказа. ОНТИ. — 1934. Sur quelques végétaux fossiles nouveaux du terrain houiller du Donetz. Изв. АН СССР, сер. VII, отд. матем. и естеств. наук, стр. 1105—1117. — 1934. Observations sur les végétaux permien du bassin de la Petchora. 1. Изв. АН СССР, № 2—3, стр. 241—290. — Sur quelques végétaux fossiles nouveaux des terrains carbonifère et permien du bassin du Donetz. — Залесский М. Д. и Чиркова Е. Ф. 1931. О составе материнского ве-

щества углей Кузнецкого бассейна. Изв. АН СССР, № 2, стр. 269—276. — 1938. Ископаемая флора среднего отдела каменноугольных отложений Донецкого бассейна. Тр. ЦНИГРИ, вып. 98, ОНТИ.

Криштофович А. Н. 1957. Палеоботаника. Изд. 4-е. Л. — Криштофович А. Н. и Принада В. Д. 1934. Определитель мезозойской флоры СССР. Гос. научно-техн. горно-геол. нефт. изд. Ленинград—Москва—Новосибирск.

Нейбург М. Ф. 1934. Исследования по стратиграфии угленосных отложений Кузнецкого бассейна в 1930—1931 гг. Тр. Всесоюз. геол.-разв. объедин., вып. 348. Л. — 1948. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна, АН СССР, Палеонтология СССР, т. 12, ч. 3, вып. 2. — Новик Е. О. 1951. Кордаиты и семена каменноугольных отложений Донецкого бассейна. Тр. Ин-та геол. наук АН УССР, серия страт. и палеонтол., вып. 4. — 1952. Каменноугольная флора Европейской части СССР, АН СССР, Палеонтология СССР, нов. серия, вып. 1, стр. 394—416. — 1954. Каменноугольная флора восточной части Донецкого бассейна. Тр. Ин-та геол. наук АН УССР, серия стратигр. и палеонтол., вып. 7, стр. 108—117.

Принада В. Д. 1934. Древнемезозойские растения Памира. Тадж. Компл. эксп. АН СССР 1932 г., вып. 9.

Радченко Г. П. 1934. Материалы к познанию палеозойской флоры Кузнецкого бассейна. Мат. по геол. Зап.-Сиб. края, № 3, Томск. — 1955. Руководящие формы верхнепалеозойской флоры Саяно-Алтайской области. Атлас руков. форм ископ. фауны и флоры Сибири, т. 2, стр. 42—153. Госгеолтехиздат, — 1956. Руководящие формы ископаемых растений угленосных отложений Кузнецкого бассейна. Атлас руков. форм ископ. флоры и фауны перм. отлож. Кузн. басс., стр. 110—206. М.—Л.—Радченко Г. П. и Шведов Н. А. 1940. Верхнепалеозойская флора угленосных отложений западной части бассейна р. Нижней

Тунгуски. Тр. Аркт. ин-та, т. 157. Изд. ГУСМП.—Радченко М. И. 1954. Нижнекаменноугольная флора карагандинской свиты Карагандинского бассейна. Изд. АН Казахской ССР, Алма-Ата.

Сухов С. В. 1959. Новые виды верхнепалеозойских растений в отложениях ильинской и кузнецкой свит Кузбасса. Тр. СНИИГГИМС, вып. 2. Новосибирск.

Турутанова-Кетова А. И. 1950. Некоторые юрские семена и цветки голосеменных из Средней Азии и Южного Казахстана. Вопр. палеонтол., т. 1, стр. 273—347. Изд. Ленингр. ун-та.

Чиркова Е. Ф. 1931. О генезисе некоторых пермских углей. Природа, № 3, стр. 255—270.—1933. К стратиграфии угленосных отложений Кузнецкого бассейна и о *Noeggerathopsis theodori* sp. nov., характерном кордаите Томской свиты. Мат. Центр. н.-и. геол.-разв. ин-та. Палеонт. и стратигр., вып. 2, стр. 33—42.

Шведов Н. А. 1950. Пермская флора Западного Таймыра. Тр. научно-исслед. ин-та геол. Арктики, т. 7, Л.—Шилкина И. А. 1960. Древесина кордаитового (*Taxopitys arctica* sp. nov.) из верхнего карбона Восточной Сибири. Палеонт. журнал, № 3, стр. 123—126.

Andrews H. N. 1942. Contributions to our knowledge of American Carboniferous floras. I. *Scleropteris*, gen. nov., *Mesoxylon* and *Amyelon*. Ann. Missouri Bot. Gard., v. 29, pp. 1—34.—Andrews H. N. Jr. and C. J. Felix. 1952. The gametophyte of *Cardiocarpus spinatus* Graham. Ann. Missouri Bot. Gard., v. 39, pp. 127—135.—Arber E. A. N. 1905. Catalogue of the fossil plants of the Glossopteris flora. London.—1909. On the affinities of the triassic plant *Yuccites vogesiacus*. Geol. Mag., Decade V, v. 6. London.—Arnold C. A. 1929. On the radial pitting in *Callixylon*. Amer. Journ. Bot., v. 16, pp. 391—393.—1930. The genus *Callixylon* from the Upper Devonian of central and western New York. Papers Michigan Acad. Sci Arts Letters, v. 11, pp. 1—50.—1931. On *Callixylon newberryi* (Dawson) Elkins et Wieland. Univ. Michigan, Contrib. Mus. Paleont., v. 3, pp. 207—232.—1931. Cordaitan wood from the Pennsylvanian of Michigan and Ohio. Bot. Gaz., v. 91, pp. 77—87.—1934. *Callixylon whiteanum* sp. nov. from the Woodford chert of Oklahoma. Bot. Gaz., v. 96, pp. 180—185.—1938—1948. Paleozoic seedds. I—II. Bot. Rev., v. 4, pp. 205—234; v. 14, pp. 450—472.

Bailey I. W. 1925. Some salient lines of specialization in tracheary pitting. I. Gymnospermae. Ann. Bot., v. 39, pp. 587—598.—Baxter R. W. 1959. A new cordaitan stem with paired axillary branches. Amer. Journ. Bot., v. 46, N 3, pp. 163—169.—Baxter R. W. and E. A. Roth. 1953. The Coal Age flora of Kansas. IV. *Calamopitys kansanum*, a new species from the Pennsylvanian of Kansas. Trans. Kansas Acad. Sci., v. 56, N 2, pp. 220—226.—Beck C. B. 1953. A new root species of *Callixylon*. Amer. Journ. Bot., v. 40, № 4, pp. 226—233.—Bell W. A. 1938. Fossil flora of Sydney coal field Nova Scotia. Geol. Surv. Canada Mem. 215, Ottawa.—Berry E. W. 1920. Paleobotany: a sketch of the origin and evolution of floras. Smithsonian Report for 1918. Washington.—Bertrand C. E. 1911. Le bourgeon femelle de Cordaites, d'après les préparations de Bernard Renault. Bull. Soc. Sci. Nancy, t. 58, pp. 1—59.—Bertrand C. E. et Renault B. 1884—1887. Recherches sur les *Poroxyloids*. Arch. Bot. du Nord France, t. 2, pp. 243—389.—1889. Les *Poroxyloids*. Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun, t. 2, pp. 5—60.—Brandshaw E. J. and B. Sahni. 1925. A fossil tree in the Lower Gondwanas near Asansol. Rec. Geol. Surv. Ind., v. 58, pp. 75—79. Brongniart A. 1849. Tableau des genres des végétaux fossiles considérés sous le point de vue de leur classification botanique et de leur distribution géologique. Dictionnaire universel d'histoire natu-

relle, t. XIII. Paris.—1874. Etudes sur les graines fossiles trouvées a l'état silicifié dans le terrain houiller de Saint-Etienne. Ann. Sc. Nat., Bot., t. 20, N 5, pp. 234—260, Paris.—Bureau M. E. 1913—1914. Bassin de la basse Loire. Fasc. 2. Description des flores fossiles. Etudes des Gites Minéraux de la France, atlas.—1913, texte—1914, Paris.

Carpentier A. 1946. Inflorescence et graines de Cordaitées trouvées dans le Westphalien du Nord de la France. Ann. Soc. Sci. Brux., ser. 11, t. 9, pp. 73—78.—1952. Notes de paleobotanique Rev. Gén. Bot., t. 59, pp. 421—427. Carruthers W. 1872. Notes on some fossil plants. Geol. Mag., v. 9, N 2. Chiarugi A. 1928. *Dadoxylon aegyptiacum* Unger primo campione dell' gorests pietrificale de Fezzan. Nuova Gior. Bot. Ital., N. S., v. 35, pp. 403—409.—Crookall R. 1929. Coal Measure plants. London.

Darrah W. C. 1938. The embryo of Cordaites. Amer. Journ. Bot., v. 25. Suppl.—1940. The fossil flora of Iowa coal balls. III. *Cordaianthus*. Bot. Mus. Leaflet. Harvard Univ., v. 8, N 1, pp. 1—20.—1941. Studies of American coal balls. Amer. Journ. Sci., v. 239, pp. 33—53.—1941. Fossil embryos in Iowa coal balls. Chronica Bot., v. 6. Waltham, Mass.—Dawson W. 1866. On the conditions of the deposition of coal more especially as illustrated by the coal formation of Nova Scotia and New Brunswick. Quart. Journ. Geol. Soc., v. 22, London.—Delevoryas T. 1953. A new male cordaitan fructification from the Kansas Carboniferous. Amer. Journ. Bot., v. 40, pp. 144—150.

Elkins M. G. and G. R. Wieland. 1914. Cordaitan wood from the Indiana black shale. Amer. Journ. Sci., v. 188, pp. 65—78. Emberger L. 1942. Sur les Pteridospermées et les Cordaitales. Bull. Soc. Bot. France, t. 89. Endlicher St. 1847. Synopsis Coniferarum. Ettlingshausen C. 1852. Die Steinkohlenflora von Stradonitz in Böhmen. Abhandl. k. k. geol. Reisanst., Bd. 1, Abt. 5, N 4, Phyto-Paläontologie, Wien.

Feistmantel O. 1878. Palaeozoische und mesozoische Flora des östlichen Australiens. Palaeontographica, suppl. III, Lief. 3, H. 2—3.—1879. The fossil flora of the Gondwana system. Palaeont. Indica, ser. 12, vol. 3.—1880. Note on the fossil genera *Noeggerathia* Sternb., *Noeggerathopsis* Fstm. and *Rhizozamites* Schm. in palaeozoic and secondary rocks of Europe, Asia and Australia. Rec. Geol. Surv. of India, v. XIII, part 1. Kalkutta.—Florin R. 1936. Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land, nebst Erörterungen über vermeintliche Cordaitales mesozoischen Alters. II. Allgemeiner Teil. Palaeontographica, Bd. 82, Abt. B, Lief. 1—4, ss. 1—72. Stuttgart.—1936. On the structure of the pollen grains in the Cordaitales. Svensk Bot. Tidskr., v. 30, pp. 624—651.—1939. The morphology of the female fructification in Cordaites and conifers of Paleozoic age. Bot. Not., pp. 547—565.—1950. On female reproductive organs in the Cordaitinae. Acta Horti Berg., Bd. 15, N 6, pp. 111—134.—1951. Evolution in Cordaitales and Coniferales. Acta Horti Berg., Bd. 15, pp. 285—388. Frentzen K. 1931. Studien über die fossilen Hölzer der Sammelgattung *Dadoxylon* Endl. I. Abh.-Heidelberger Akad. Wiss. Mat. Nat., Bd. 16, ss. 1—93; Bd. 19, ss. 5—51.—1931. Die palaeogeographische Bedeutung des Auftretens von Zuwachszonen bei Hölzern der Sammelgattung *Dadoxylon*. Centralbl. Mineral., Bd. 11, ss. 617—624.—Fry W. L. 1955. Notes on the generic name for Cordaitan cones. Bull. Torrey Bot. Club, v. 82, N. 6, pp. 486—490. Geinitz H. B. 1855. Die Versteinerungen der Steinkohlenformation in Sachsen. Leipzig. Goepfert H. R. in Tchihatcheff P. 1845. Voyage scientifique dans l'Altai Oriental et les parties adjacentes de la frontiere de Chine. Paris.—1852. Fossil Flora der Übergangsbirges. Nova Acta Leopoldina, Bd. 22,

- ss. 1—299. Gordon W. 1935. The genus *Pityx* With a m. emend. Trans. Roy. Soc. Edinb., v. 58, N 2, pp. 279—311.
- Gothan W. 1912. Über einige permo-carbonische Pflanzen von der unteren Tunguska (Sibirien). Zeitschr. Deutsch. geol. Gesellsch., Bd. 63, Heft IV. Berlin.
- Gothan W. und H. C. Sze 1933. Über fossile Hölzer aus China. Mem. Nat. Res. Inst. Geol. Acad. Sinica, v. 13, pp. 87—103.
- Gothan W. und Weyland H. 1954. Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin. Grambast L. 1960. Etude d'un *Dadoxylon* permien du Congo belge et remarques sur les *Dadoxylon* permo-carbonifères des territoires à flore de Gondwana. Ann. du Musée Royal du Congo Belge. Science Geol., t. 30, N 7, pp. 1—22.
- Grand'Eury C. 1877. Mémoire sur la flore carbonifère du département de la Loire et du Centre de la France. Mém. Acad. Sci. Inst. France, t. 24, pp. 1—345.
- Halle T. G. 1927. Paleozoic plants from Central Shansi. Geol. Survey China, Palaeontologia Sinica, ser. A, v. 2, fasc. 1, pp. 1—316.
- Hirmer M. 1932. Zur Kenntnis der strukturbietenden Rests des jüngeren Paläozoikums. I. Über einen fertilen Spross von Cordaiten—verwandschaft (*Gothania westfalica*). Palaeontographica, Bd. 77, ss. 121—140.
- Hoskins J. T. and A. T. Cross. 1951. The structure and classification of four plants from the New Albany shale. Amer. Midl. Nat., v. 46, pp. 684—716.
- Hsü J. and M. N. Bosé. 1952. On a new Cordaitan stem, *Cordaites sahnii*, from Central Shansi, China. Palaeobotanist, v. 1, pp. 241—244.
- Jeffrey E. C. 1917. The anatomy of woody plants. Chicago.
- Kern E. M. and Andrews H. N. 1946. Some petrified seeds from Jowa. Ann. Missouri Bot. Gard., v. 33, pp. 291—306.
- Knowlton F. H. 1889. A revision of the genus *Araucarioxylon* of Kraus, with compiled Descriptions and Partial synonymy of the Species.—Proc. U. S. Nat. Mus., v. 12, pp. 601—617.
- Kräusel R. 1928. Fossile Pflanzenreste aus der Karruformation Deutsch-Südwestafrikas. Beitr. zur geol. Erforsch. deutsch. Schutzgebiete, H. 20, pp. 17—54.
- Lanteaume M. 1950. *Dadoxylon (Araucarioxylon) Boureaui* n. sp., bois silicifié mésozoïque de Nouvelle—Caledonie. Bull. Soc. Geol. Fr., ser. 5, t. 20, pp. 33—38.
- Ledran C. 1958. Sur la nervation de quelques feuilles de Cordaites. Bull. Soc. Géol. France, t. 8, N 1—5, pp. 39—44. — 1960 (1961). Sur les cuticules de Cordaitales. Bull. Soc. Géol. France, t. 2, N 5, pp. 653—656.
- Lignier O. 1913. Differentiation des tissus dans le bourgeon végétatif du *Cordaites linquatus* B. Ren. Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 9, t. 17, pp. 233—254.
- Lindley J. and W. Hutton. 1831—1837. The fossil flora of Great Britain; or figures and descriptions of the vegetable remains found in a fossil state in this country. v. 1—3. London.
- Mägdefrau K. 1958. Die Kieselhölzer im obersten Oberkarbon des Kyffhäusergebirges. Ber. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 71, N 3, ss. 133—142.
- Maniero J. 1944. *Dadoxylon whitei* sp. n. Bol. Fac. Fil. Sc. Ltr. Univ. S. Paulo, 45, Geol., N 1, pp. 107—112, et Revista Inst. Ad. Lutz., t. 4, pp. 212—214. — 1945. Sobre a estrutura de *Dadoxylon derbyi* Oliveira. Bol. Fac. Fil. Ci. Ltr. Univ. S. Paulo, 50, Geol., N 2, pp. 133—138. — 1946. Contribuicao ao estudo de *Dadoxylon nummularium* white. Dep. Nac. Produc. Min. Div. Geol. Miner., Notas prelim. et Estudos, N 35, pp. 1—8. — 1951. *Parataxopitys brasiliensis* gen. n., sp. nov. Madeira nova do Permiano inferior. An. Acad. Brasil. Cienc., v. 23, pp. 105—112.
- Maslen A. J. 1930. The structure of *Mesoxylon platypodium* and *Mesoxylodes* Ann. Bot., v. 44, pp. 503—533.
- Oliveira E. 1936. *Dadoxylon derbyi* sp. n. Serv. Geol. Miner. Notas prelim. et estudos, N 1, p. 1.
- Penhallow, D. P. 1900. Notes on American species of *Dadoxylon*. Trans. Roy. Soc. Canada, v. 6, pp. 51—97.
- Pierce R. L. and J. W. Hall. 1953. *Premnoxylon*, a new Cordaitan axis. Phytomorphology, v. 3, N 4, pp. 384—391.
- Rau W. 1934. *Dadoxylon (Araucarioxylon) butiense* n. sp. Ein Beitrag zur Entwicklung der Holzstruktur der Palaeozoischen koniferen Rio Grande do sul's. Rev. Sudamer. Bot., v. 1, N 6, pp. 1—4.
- Reed F. D. 1946. On *Cardiocarpon* and some associated plant fragments from Jowa coal fields. Bot. Gaz., v. 108, pp. 51—64.
- Reed F. D. and Sandoe M. T. 1951. *Cordaites affinis*: a new species of Cordaitan leaf from American coal fields. Bull. Torrey. Bot. Club, v. 78, pp. 449—457.
- Renault B. 1879. Structure comparée de quelques tiges de la flore Carbonifère. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat., 2, sér., t. 2, pp. 213—348. — 1896. Bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinac, flore fossile, pt. 1, text. Etudes des gites minéraux de la France, fasc. 3, atlas, 1893, Paris.
- Renault B. et Zeillér R. 1888. Etudes sur le terrain houiller de Commentry—flore fossile, pt. 1, Bull. Soc. industrie min. St. Etienne, t. 2, pp. 1—366. — 1890. Etudes sur le terrain houiller de Commentry—Flore fossile, pt. 2. Bull. Soc. industrie min. St. Etienne, t. 4, pp. 369—742. — Roth E. A. 1955. The anatomy and modes of preservation of the genus *Cardiocarpus spinatus* Graham. Univ. Kansas Sci. Bull., v. 37, pp. 151—174.
- Sahni B. 1933. *Dadoxylon Zaleskyi*, a new species of Cordaitan Trees from the lower Gondwanas of India. Rec. Geol. Surv. India, v. 66, pp. 414—429.
- Sahni B. et Singh T. C. H. 1926. On some specimens of *Dadoxylon arberi* Sew. from New South Wales and Queensland. J. Indian Bot. Soc., v. 5, pp. 103—112.
- Schimper W. P. et Mougeot A. 1844. Monographie des plantes fossiles du grès bigarre de la chaîne des Vosges. Leipzig. Schmalhausen J. 1879. Beiträge zur Jura-Flora Russlands. Mém. Akad. Imp. Sci. Spt., VII ser., t. XXVII, N 4. Pétersbourg. — 1883. Nachträge zur Jura-Flora des Kohlenbassins von Kusnezsk am Altai. Bull. Acad. Imp. Sci. Spt., t. XI, liv. 5. Pétersbourg.
- Schoute J. C. 1925. La nature morphologique du bourgeon féminin de Cordaites. Rec. Trav. Bot. Neerl., t. 12, pp. 113—127.
- Scott D. H. 1912. The structure of *Mesoxylon lomaxi* and *M. poroxylodes*. Ann. Bot., v. 26, pp. 1011—1030. — 1918. The structure of *Mesoxylon multi-zame*. Ann. Bot., v. 32, pp. 437—457. — 1919. On the fertile shoots of *Mesoxylon* and allied genus. Ann. Bot., v. 33, pp. 1—21. — 1923. Studies in fossil botany, 3d ed., v. 2. London. Scott D. H. and A. J. Maslen. 1910. On *Mesoxylon*, a new genus of Cordaitales. Ann. Bot., v. 24, pp. 236—239.
- Seward A. C. 1903. Fossil floras of Cape colony. Ann. South Afr. Museum, v. IV, p. 1. — 1917. Fossil plants. v. 3. Cambridge. Seward A. C. and Sahni B. 1920. Indian Gondwana plants: a revision. Palaeont. Indica, N. S., v. 7, N 1, pp. 1—54.
- Singh E. N. 1953. *Dadoxylon sahnii* sp. nov. from the Olive Shales of Salt Range (W. Punjab, Pakistan). Proc. 40th Indian Sci. Congr., p. 3, p. 25.
- Stockmans F. 1939—La flore paléozoïque du bassin houiller de Kaiping (Chine). Ouvrage édité par le Patrimoine du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique. Stopes M. C. 1903. On the leaf structure of Cordaites. New Phytol., v. 2, pp. 91—98.
- Surange K. R. et Sah S. C. D. 1956. Studies in the Glossopteris Flora of India. — 7 — *Dadoxylon jhariense* sp. nov. from the Jharia Coalfield, Bihar. The Palaeobot., v. 5, N 2, pp. 100—103.
- Suryanarayana K. 1955. *Dadoxylon rajmahalense* Sahni from the Coastal Gondwanas of India. Palaeobotanist, v. 4, pp. 89—90.
- Sze H. C. 1946. A fossil wood from Ninghsia. Bull. Geol. Soc. China, v. 26, pp. 101—104.
- Traverse A. 1950. The primary vascular body of *Mesoxylon thompsonii*, a new American Cordaitalean. Amer. Jour. Bot., v. 37, N 4, pp. 318—325.

Unger F. 1850. Genera et species plantarum fossilium. Vienna.

Wathon J. 1956. *Rhexoxylon* and *Dadoxylon* from the Lower shire Region of Nyasaland and Portuguese East Africa. Colon. Geol. and Min. Res., v. 6, pp. 159—168. Wills L. 1914. Plant cuticles from Coal Measures of Britain. Geol. Mag. dec. VI, v. 1, N 603, pp. 385—390. Wilson L. R. and Johnston A. W. 1940. A new species of Cordaites from the Pennsylvanian strata of Iowa. Bull. Torrey Bot. Club, v. 67, pp. 117—120. Witham H. T. 1833. The internal structure of fossil

vegetables found in the Carboniferous and Oolitic deposits of Great Britain. Edinburgh.

Zeiller R. 1880. Vegetaux fossiles du terrain houiller de la France. Extrait du tome IV de l'explication de la carte geologique de la France, Paris. — 1886—1888. Flore fossile du bassin houiller de Valenciennes. In «Etudes de Gites Mineraux de la France». Paris. — 1900. Element de paleobotanique. Paris. — 1902. Nouvelles observations sur la flore fossile du bassin de Kousnetz (Sibirie). C. R. Acad. Sci, Paris, t. 134, pp. 887—891. Paris.

ПОРЯДОК 2. GINKGOALES¹

ОБЩАЯ ЧАСТЬ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Первые упоминания в литературе об ископаемых гинкговых относятся к 20—40 годам XIX в. Из остатков гинкговых описывались преимущественно листья и реже репродуктивные органы. Последние в очень редких случаях известны были в органической связи с вегетативными частями растений, и основанием для отнесения их к тому или иному виду являлось совместное нахождение их с листьями данного вида в одних слоях и некоторое сходство в общем устройстве с соответствующими органами современного вида *Ginkgo biloba*.

В течение многих лет мезозойские гинкговые рассматривались как папоротники вследствие сходства их листьев по форме и жилкованию с листьями некоторых представителей этой группы растений, а иногда их относили даже к водорослям. Они описывались под названиями *Cyclopteris* Броньяром (Brongniart, 1828), Линдли и Хаттоном (Lindley et Hutton, 1831—1833), Дункером (Dunker, 1846), Унгером (Unger, 1850); *Adiantites* — Геппертом (Goepfert, 1836); *Fucoides* — Броньяром (Brongniart, 1829) или выделялись А. Брауном (Braun, 1843), а затем Шенком (Schenk, 1867), Геером (Heer, 1874) и др. в особый род *Baiera*, который также включали в папоротники. И только листья третичных и верхнемеловых гинкговых, очень близкие листьям живущего вида, называли по имени последнего *Salisburia* (Unger, 1850) или, более правильно, *Ginkgo* (Heer, 1868, 1874).

Сомнение в принадлежности к папоротникам мезозойских гинкговых, в частности юрского вида *Cyclopteris digitata*, было впервые высказано Линдли и Хаттоном (Lindley et Hutton, 1831—1833, стр. 180), которые указывали на необычные для папоротников плотную текстуру и неправильную лопастность

листьев этого вида. И только Геер в 1876 г. (Heer, 1876a) на основании изучения листьев хорошей сохранности из мезозойских отложений мыса Богемана на Шпицбергене установил несколько видов, которые определенно отнес к *Ginkgo* и поместил в группу Taxineae, куда включил также и *Baiera longifolia* (*Sphenobaiera longifolia*). В качестве оснований для отнесения этих листьев к роду *Ginkgo* Геер указывает: кожистость листьев, постепенное сужение пластинки листа в черешок, форму черешка с продольной бороздкой на верхней стороне, неправильную лопастность пластинки и тонкие поперечные морщинки на поверхности листьев. Он указывал также на присутствие семян и стробилов, которые по его мнению походили на таковые современного вида. Геер (Heer, 1876b), отмечая, что *Ginkgo biloba* вместе с ископаемыми видами образуют особую группу гинкговых или салисбуриевых семейства тиссовых, включает в нее *Ginkgo*, *Baiera*, *Trichopitys*, *Phoenicopsis*, *Czekanowskia* и *Dicranophyllum*.

В 1881 г. Геером была опубликована первая сводная работа, посвященная описанию истории гинкговых. В начале автор останавливается на характеристике семейства тиссовых, куда еще включает в дополнение к ранее перечисленным шести родам *Feildenia* и *Rhipidopsis*, затем приводит все известные виды восьми родов с указанием их геологического возраста и географического распространения. Подчеркивая наиболее широкое развитие этой группы растений в юре, Геер заключает, что предковые формы ее существовали еще в карбоне. По его мнению, салисбуриевые по строению листьев и семян примыкают к кордаитовым. Энглер и Прантль (Engler und Prantl, 1889) также рассматривали гинкговые среди хвойных, но одни роды: *Ginkgo*, *Baiera*, *Czekanowskia*, *Phoenicopsis* и *Vesquea* считали несомненно принадлежащими семейству Taxaceae, а другие — *Ginkgophyllum*, *Rhipidopsis*, *Trichopitys*, *Feildenia* и *Psugmophyllum* выделяли как хвойные сомнительного положения. Таким образом, в течение многих лет ископае-

¹ Составила Н. Д. Василевская при участии Н. А. Шведова (роды *Rhipidopsis* и *Meristophyllum*) и Э. Н. Кара-Мурза (пыльца).

мые гинкговые и их живущего потомка включали в хвойные и рассматривали как изолированную группу семейства Тахасеае.

Позже были получены новые данные, указывающие на изолированное положение *Ginkgo biloba* среди современных голосеменных. Самым убедительным фактом явилось открытие японским ботаником (Hirase, 1897) подвижных сперматозоидов типа цикадовых у *Ginkgo biloba*, которые существенно отличали это растение от хвойных, у которых мужские генеративные клетки всегда неподвижны.

В 1897 г. Энглер и Прантль установили порядок Ginkgoales с одним семейством Ginkgoaceae и распределили все известные роды между этим семейством и группой возможных гинкговых, подобно тому, как это сделано было ими раньше (1889).

Дальнейшие исследования расширяют знания о гинкговых в отношении их морфологического разнообразия и географического распространения; появляются работы, освещающие анатомическое строение листьев отдельных представителей этой группы растений. Среди авторов, занимавшихся изучением эпидермы листьев, следует назвать Натгорста (Nathorst, 1906 и 1919), Томаса (Thomas, 1913), Готана (Gothan, 1914).

В период 20—30-х годов выходит ряд руководств по палеоботанике и ботанике: Сюрда (1919), Потонье (Potonié, 1921), Крейзеля (Kräusel, 1926), Пильгера (Pilger, 1926), Ветштейна (Wettstein, 1933), определитель Криштофовича и Принады (1934), в которых в специальных разделах суммированы данные по ископаемому и современному гинкговому. Почти все исследователи считали *Ginkgo* и *Baiera* несомненными представителями Ginkgoales, а в число вероятных или предполагаемых гинкговых включали *Ginkgodium*, *Eretmophyllum*, *Czekanowskia*, *Torellia* (*Feildenia*), *Phoenicopsis*. Такие роды, как *Rhipidopsis*, *Trichopitys*, *Dicranophyllum* и другие, связывали обычно с гинкговыми, но считали систематическое положение их неустановленным. Сюрд (Seward, 1919) для всех ископаемых листьев *Ginkgo* в отличие их от листьев современного вида, дал новое родовое название *Ginkgoites*, которое, однако, не было принято всеми палеоботаниками.

Изучение кутикулы листьев гинкговых постепенно приобретает все большее значение. Наибольшие достижения в этой области достигнуты Харрисом (Harris, 1931, 1935), Принадой (1928), Оиши (Oishi, 1930, 1933) и Флорином (Florin, 1936a, в). Харрис на основании изучения эпидермы установил новый род *Hartzia* и высказал предположения о возможной связи

некоторых изолированных репродуктивных органов с листьями тех или иных родов гинкговых.

Особенно следует отметить работы шведского палеоботаника Флорина (Florin, 1936, а, б), внесшие очень много в понимание анатомического строения гинкговых и их систематического положения. В этих работах обобщены все данные по микроскопическому изучению гинкговых, дано обстоятельное, подробнее чем когда бы то ни было раньше, описание эпидермы отдельных ископаемых представителей этой группы растений и сравнение их с современными, для которых Флорин детально изучил морфологию и анатомию побегов и листьев. Для ископаемых листьев *Ginkgo* Флорин сохраняет то же родовое название *Ginkgo*, но принимает также и *Ginkgoites*, ограничивая его в объеме; затем он разделяет гетерогенную группу листьев, описывавшуюся предшествующими исследователями как *Baiera*, на собственно *Baiera* и *Sphenobaiera*, выделяет также *Torellia* и *Pseudotorellia* и, кроме того, устанавливает по анатомическим признакам несколько новых родов, по внешним признакам неотличимых от *Phoenicopsis*. Проанализировав все роды, относимые различными авторами к гинкговому, и исключив все более или менее сомнительные, Флорин оставляет следующие роды как представители Ginkgoales в ископаемой флоре от нижнепермского до верхнеплиоценового возраста: *Ginkgo*, *Ginkgoites* Seward emend. Florin, *Ginkgodium* Yokoyama, *Baiera* Braun emend. Florin, *Sphenobaiera* Florin, *Czekanowskia* Heer, *Hartzia* Harris, *Arctobaiera* Florin, *Eretmophyllum* Thomas, *Stephenophyllum* Florin, *Windwardia* Florin, *Culgoweria* Florin, *Torellia* Heer, *Pseudotorellia* Florin и *Phoenicopsis* Heer.

Флорин дал таблицу родовых определений гинкговых, которая является первой и единственной схемой систематики этой сложной группы растений. Эта таблица, построенная на основании внешней морфологии листьев и строения их эпидермы, далеко несовершенна, что сознавал сам автор, уже тогда отмечая недостаточное знание отдельных видов. Основная трудность использования ее состоит в том, что в случае непригодности ископаемого материала для микроскопического исследования не всегда уверенно можно отнести тот или иной вид к определенной группе.

Например, для того чтобы найти место отдельных видов *Eretmophyllum* в данной таблице, необходимо знание строения эпидермы листьев этих видов; также только по эпидерме можно отличить *Torellia* от *Pseudoto-*

rellia и т. п. Кроме того, исследования последних лет показали, что должны быть внесены поправки и в характеристику рода *Sphenobaiera*: количество жилок для листьев этого рода Флорин указывает более четырех, а недавно установлена форма (Самылина, 1956), у которой листья имеют только одну жилку. Несмотря, однако, на недостатки, классификация Флорина представляет большой шаг вперед к познанию гинкговых. Большого внимания заслуживает статья советского исследователя Шапаренко (1936) «Ближайшие предки *Ginkgo biloba* L.», где автор, критически пересмотрев *Ginkgo adiantoides* и другие виды гинкго, дает картину развития этого рода в различные геологические эпохи. Первые появления *Ginkgo adiantoides* Шапаренко устанавливает в верхнеюрских отложениях (судя по последним данным возраст отложений нижнемеловой — Н. В.) в формах, уже достаточно четко выраженных.

В дальнейшем появляется ряд ценных работ, освещающих некоторые вопросы познания репродуктивных органов гинкговых. Так, Крейзель (Kräusel, 1943) описал микростробил *Sphenobaiera*, найденный в органической связи с листьями. В этой же статье он обосновывает, по данным кутикулярного анализа, выделение нового рода *Glossophyllum*. Флорин (Florin, 1949) исследовал большой литературный и каменный материал и доказал принадлежность к гинкговым пермского *Trichopitys heteromorpha*, в мегастробилах которого он видит предковые формы мегастробиллов *Ginkgo*. Проанализировав различные толкования «женского цветка» гинкго, Флорин рассматривает его как полностью фертильный дихотомически разветвленный спорангиальный пучок (синтелом), несущий терминальные семезачатки, не имеющие отношения к листьям. Харрис (Harris, 1951) в своей статье, посвященной ревизии рода *Leptostrobus*, приводит данные в подтверждение ранее высказанного им взгляда о связи мегастробиллов *Leptostrobus* с листьями *Czekanowskia*. Допуская эту связь, он высказывает сомнение в правильности отнесения *Czekanowskia* к *Ginkgoales* вследствие значительного отличия мегастробиллов *Leptostrobus* от соответствующего органа *Ginkgo*. Взгляд Харриса нелезья, однако, считать доказанным до тех пор, пока описываемые стробилы и листья не будут найдены на одном растении. Из работ последнего десятилетия следует указать работу М. Ф. Нейбург (1948), где автор включает *Ginkgophyllum*, *Dicranophyllum* и *Rhipidopsis* в «роды неопределенного систематического положения, возможно, относящиеся к *Ginkgoales*», статьи

Эмберже (Emberger, 1949, 1954), освещающие вопросы положения гинкго и гинкговых среди других групп растений, а также статью Бэкстера и Хартман (Baxter, Hartman, 1954), в которой описана из каменноугольных отложений Канзаса древесина, сходная с древесиной современного *Ginkgo* и предположительно связываемая с листьями рода *Dichophyllum*, возможно, примитивного предка *Ginkgo*.

В 1958 г. вышла небольшая статья Е. Дорфа (Dorf, 1958), кратко освещающая геологическую историю гинкговых. Дорф принимает полностью таблицу определения гинкговых, данную в 1936 г. Флорином, и вносит в нее небольшие дополнения. Он включает в группу гинкговых с бесчерешковыми листьями род *Furcifolium* (установленный Крейзелем в 1943 г.), помещая его между родами *Sphenobaiera* и *Czekanowskia*, и добавляет третью группу гинкговых, характеризующихся тем, что их листья или вегетативные побеги разделяются на очень узкие сегменты с одной жилкой (или жилкование вообще не сохраняется). Интересно отметить, что Дорф, приводя таблицу распределения родов гинкговых в геологическом прошлом, в число бесспорных родов семейства включает: *Ginkgo*, *Ginkgoites*, *Ginkgodium*, *Baiera*, *Sphenobaiera*, *Furcifolium*, *Czekanowskia*, *Hartzia*, *Arctobaiera*, *Phoenicopsis*, *Culgoweria*, *Windwardia*, *Eretmophyllum*, *Glossophyllum*, *Stephenophyllum*, *Torellia*, *Pseudotorellia*, *Trichopitys* и только один род — *Dichophyllum* ставит со знаком вопроса.

Среди последних работ советских исследователей особо следует отметить монографию М. Ф. Нейбург (1960) по пермским плауновым и гинкговым Печорского бассейна, где автор подробно останавливается на вопросах методов изучения, терминологии, классификации и объема порядка гинкговых и доказывает на основании анатомического изучения принадлежности к этому порядку рода *Phylladoderma*. В самое последнее время появилось несколько небольших статей и работ (Василевская, 1959, 1960; Вахрамеев и Долуденко, 1961; Делле, 1959 и др.), пополняющих наши знания в отношении геологического распространения и анатомического строения отдельных представителей гинкговых.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И МОРФОЛОГИЯ

Единственный представитель гинкговых в современной флоре — *Ginkgo biloba* представляет собой большое дерево, достигающее 30 м и более высоты, с мощным ветвистым стволом; в молодости *Ginkgo* имеет пирами-

дальнюю форму с главным стволом, несущим многочисленные боковые ветви, отходящие под острым или почти прямым углом, а у более старых деревьев крона сильно ветвистая и раскидистая. *Ginkgo* имеет побеги двух родов: длинные, несущие на конце почку и покрытые редкими очередными листьями, и короткие побеги, образующиеся на длинных, покрытые налегающими друг на друга чешуйками и несущие на верхушке пучок сближенных листьев. Стробилы однополые, микро- и мегастробилы находятся на разных особях и помещаются на верхушке коротких побегов. Опыление происходит на дереве, а оплодотворение подвижными сперматозоидами — в опавшей семяпочке.

Стебель и проводящая система. По анатомическому строению стебля *Ginkgo* обнаруживает большое сходство с хвойными. Ствол его обладает способностью ко вторичному росту при помощи постоянного слоя камбия. Вторичная древесина образует массивный цилиндр, составляющий основную массу стебля, сердцевина маленькая, и коровый слой развит сравнительно слабее, чем у цикадовых, и похож по строению на кору *Pinus* и *Abies*. Кольца прироста выражены довольно хорошо. Древесинная паренхима отсутствует. Проводящий цилиндр стебля *Ginkgo* представляет собой эндархную эвстелу. Протоксилама состоит исключительно из спиральных элементов, которых гораздо больше в коротких побегах, чем в длинных. Спиральные элементы окружены непосредственно трахеидами с окаймленными порами. Вторичная ксилема состоит из трахеид, имеющих на своих радиальных стенках один или два ряда окаймленных пор, которые более или менее разбросаны. Лучи, образованные паренхимными клетками, развиты слабее, чем у хвойных. Проводящие пучки черешка эндархные, с протоксилемой из спиральных элементов.

В различных органах *Ginkgo* очень обильны секреторные клетки и полости, сравнимые со слизевыми ходами цикадовых или со смоляными каналами хвойных. Полости образуются из групп секреторных клеток, которые сливаются в одну массу, но не образуют удлиненных каналов как у хвойных. В отличие от последних они являются «лизигенными», т. е. образуются в результате растворения массы клеток, в то время как у хвойных смоляные каналы представляют собой удлиненные межклетные пространства, в которых выделяется смола. Смоляные полости находятся в сердцевине, в первичной коре, в корне, черешке и в пластинке листа, в семени и его ножке, но отсутствуют во вторичной коре. У хвойных

в сердцевине нет совершенно смоляных каналов.

Короткие и длинные побеги *Ginkgo* имеют различные поперечные разрезы. В длинном побеге сравнительно слабо развита сердцевина и кора, древесина тверже и меньшее количество смоляных полостей. У короткого побега древесина значительно мягче, а сердцевина и кора развиты лучше, и, таким образом, поперечный разрез его больше напоминает таковой ствола цикадовых.

Среди ископаемых древесин есть сходные по строению с древесинами гинкго, однако, достоверно древесины гинкговых в ископаемом состоянии неизвестны. По-видимому, в большинстве их относят к хвойным, так как имеется очень мало данных, которые позволили бы четко их характеризовать и отличать от древесин хвойных.

Л и с т ь я гинкговых в изобилии встречаются в ископаемом состоянии. По форме их можно разделить на две основные группы: 1) листья черешковые и 2) листья без отчетливого черешка. Первые имеют более или менее длинный тонкий черешок и пластинку от полукруглого (редко почти совсем округлого) до широкотреугольного очертания. Пластинка может быть цельная с волнистым или выемчатым краем, надрезана или разделена более или менее глубоко на две или несколько лопастей, от овальных до узко- и ланцетноклиновидных, или разделена очень глубоко, входящим до основания, вырезом на две половины (первичные доли или лопасти), которые повторно делятся от одного до нескольких раз на узкие параллельно-крайние доли (*Baiera*). Верхушки лопастей закругленные или усеченные. Эти листья опадают поодиночке.

У современного вида *Ginkgo biloba* на коротких побегах листья имеют волнистый изрезанный верхний край, а на длинных — большей частью двухлопастные. Листья на молодых побегах, особенно проростках, и на молодых деревьях более глубоколопастные, — две первичные лопасти их разделены каждая на две — три вторичные лопасти с клиновидно заостренными основаниями, чем на старых ветвях и деревьях, где листья слегка лопастные и обладают почковидным основанием (рис. 23).

Листья второй группы не имеют ясно выраженного черешка, они постепенно клинообразно суживаются к своему основанию; в очертании они более или менее узкотреугольные, языковидные или почти линейные; цельные или более или менее глубоко повторно вильчатые разделены на более или менее узкие доли, иногда нитевидные (*Czekanowskia*). Верхушки

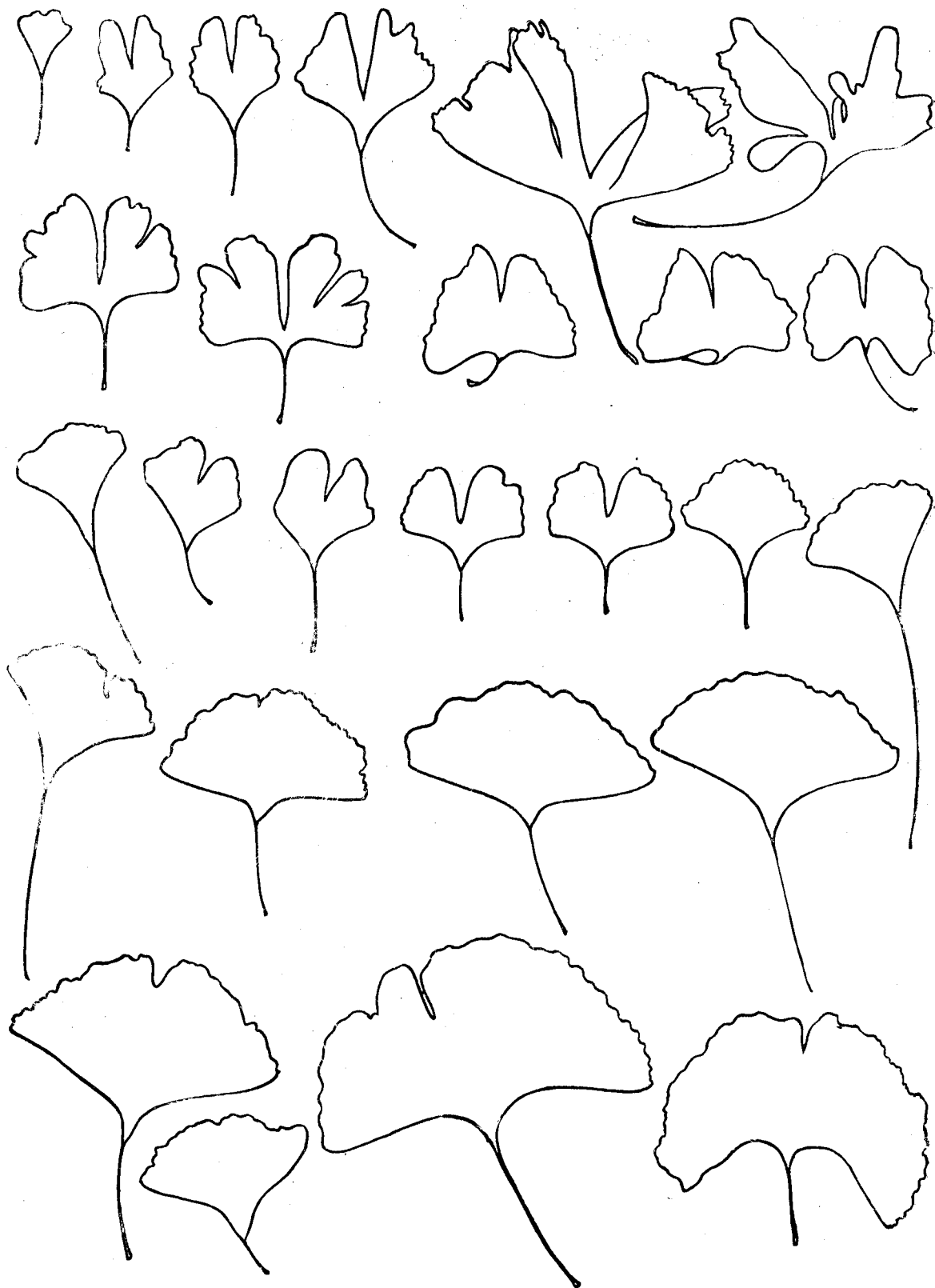


Рис. 23. *Ginkgo biloba* L. Листья первого и второго рядов (сверху) принадлежат однолетнему растению; листья третьего и четвертого рядов — молодой ветке взрослого экземпляра; листья последнего ряда — взрослому растению (Шапаренко, 1936)

лопастей и цельных линейных листьев закругленные, суженные или реже усеченные. Эти листья опадают поодиночке или пучками вместе с укороченным побегом.

пластинкой жилки расходятся веерообразно (рис. 24, *e*), и жилкование их сходно с жилкованием листьев современных папоротников *Trichomanes* и *Adiantum*; в линейных листьях

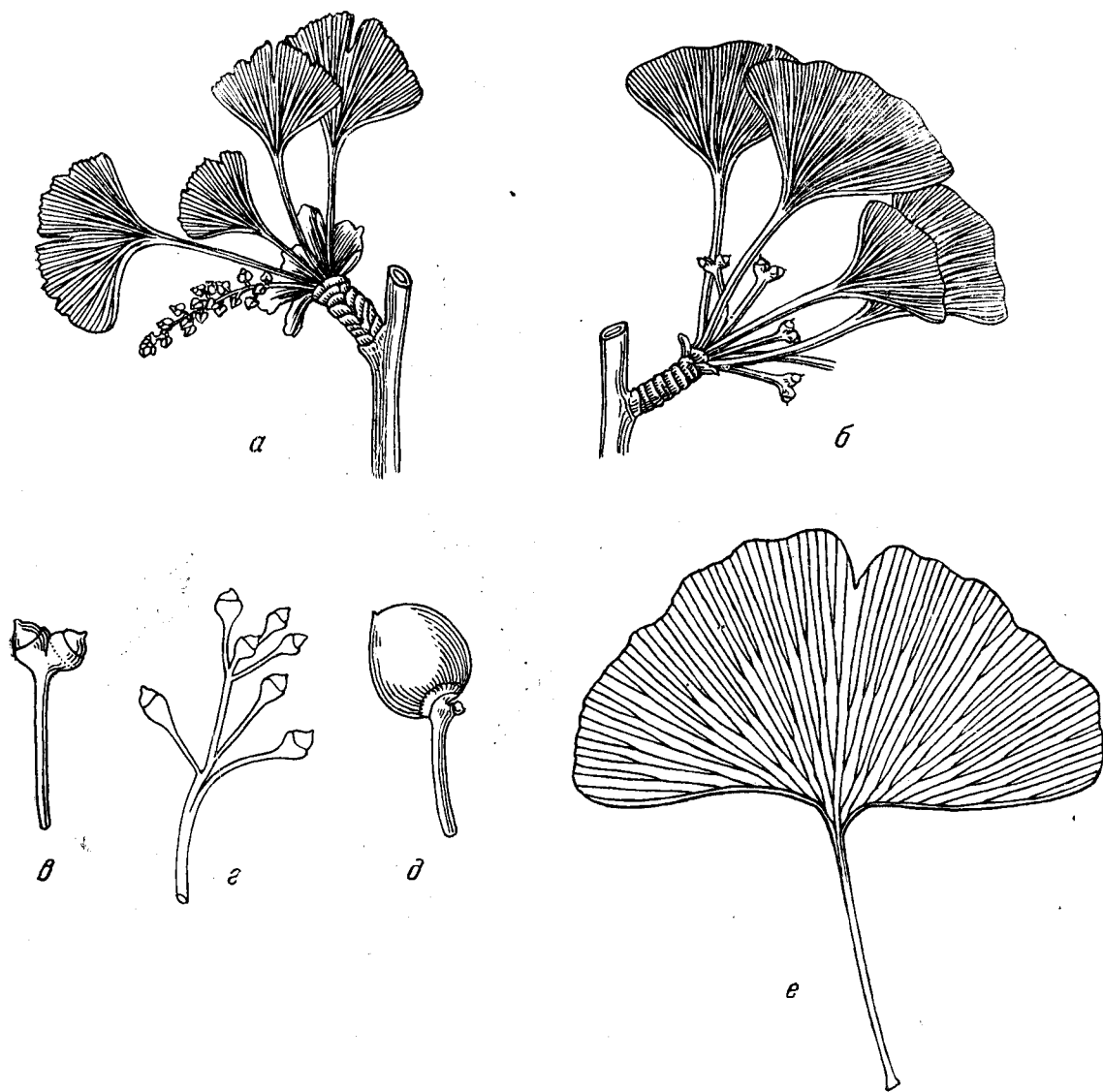


Рис. 24. *Ginkgo biloba* L.: *a* — короткий побег с листьями и микростробилом, $\times 1/2$; *b* — короткий побег с листьями и мегастробилами; *в* — мегастробил с двумя семязачатками, $\times 2$ (Pilger, 1926); *г* — мегастробил с семью семязачатками (Sprecher, 1907); *д* — семя (Pilger, 1926); *e* — лист

Жилкование листьев всех гинкговых построено по одному плану: жилки расходятся от основания листа по его пластинке, повторно дихотомируя, и оканчиваются в верхушке его или в верхушках лопастей, иногда немного сближаясь, но не соединяясь и никогда не выходят в края. В листьях с полуокруглой

жилки дихотомируют в основании, а далее — параллельно-крайние, и в дихотомически расщепленных клиновидных листьях жилки дихотомируют в нижней части листа и ветвятся далее в соответствии с расщеплением листа на доли; в конечных долях жилки более или менее параллельные.

Среди гинкговых наблюдаются формы как с двойным листовым следом, так и с одним. Два листовых следа свойственны современному *Ginkgo biloba* и мезозойским (триасовым) формам — *Ginkgo lunzensis* и *Glossophyllum*. Простой листовой след известен у палеозойских гинкговых (*Phylladoderma*) и у мезозойских (*Czekanowskia* и *Sphenobaiera*). Считают, что у Ginkgoales простой листовой след является более примитивным, чем двойной.

В листьях *Ginkgo biloba* и некоторых ископаемых видов этого рода имеются многочисленные секреторные каналы в виде темных линий 1—5 мм длиной, которые начинаются у развилки жилок и тянутся посередине между жилками. У других представителей гинкговых они также наблюдаются (*Eretmophyllum*) или совсем отсутствуют (*Sphenobaiera*, *Windwardia* и др.).

Листья гинкговых сохраняются часто в виде фитолейм (мумификаций), что позволяет изучить строение их эпидермы. Положение жилок на обеих поверхностях листовой пластинки отчетливо определяется удлинненно-прямоугольными или веретенообразными клетками; участки эпидермы между жилками имеют клетки более короткие и полигональные, часто изодиаметричные в очертании. Стенки клеток эпидермы извилистые у большинства видов или прямые у меньшего числа форм. В центре клетки обычно присутствует срединный сосочек (papilla), но может его и не быть; чаще сосочки имеются на побочных клетках и на соседних с ними клетках эпидермы. Сосочки различаются по форме, зависящей от формы клетки, — более или менее округлые, вытянутые, продолговатые и по величине — более или менее крупные, занимающие большую или меньшую часть поверхности клетки.

Устьица гинкговых относятся к гаплогейльному типу, т. е. материнская клетка устьица делится продольной перегородкой на две замыкающие клетки, и побочные клетки представлены соседними клетками эпидермы, возникшими независимо от материнской клетки устьица. Гаплогейльные устьица могут быть построены моноциклически, т. е. устьице окружено одним рядом или циклом сопровождающих клеток, или амфициклически, когда таких клеток обычно два ряда или цикла (полностью или не полностью дициклические). Оба эти типа встречаются смешанно, но преобладает амфициклический.

Устьица могут присутствовать как на обеих поверхностях листьев (амфистомные листья), так и на одной, нижней, его поверхности (гипостомные листья). Амфистомные листья преоб-

ладают, причем в них большее количество устьиц наблюдается на нижней стороне, чем на верхней. Устьица располагаются полосами, более или менее отчетливо обозначенными продольными единичными рядами (*Czekanowskia*, *Phoenicopsis*) или без отчетливого разделения на ряды, причем на одной стороне листа они могут быть расположены единичными рядами, а на другой — полосами. В полосах устьица могут размещаться более или менее густо и быть различно ориентированными устьичной щелью по отношению к соседним жилкам. У одних форм гинкговых наблюдается значительное отличие между более широкими полосами с устьицами и короткими широкими беспорядочно ориентированными клетками эпидермы, с одной стороны, и более узкими продольными зонами, лишенными устьиц с удлиненными одинаково ориентированными клетками, с другой стороны. У других форм это различие исчезает за счет расчленения устьичных полос на отдельные продольные ряды устьиц. Замыкающие клетки устьиц обычно овальные или веретеновидные в очертании, немного погружены ниже общей поверхности эпидермы. Побочные клетки в количестве четырех-семи несколько возвышаются над общей поверхностью эпидермы и изогнуты дугообразно над замыкающими клетками; стенки их, особенно наружные, более кутинизированы по сравнению со стенками соседних клеток эпидермы, они могут иметь выросты, обращенные в сторону устьичной щели; иногда побочные клетки почти неотличимы от соседних клеток. В некоторых случаях устьица располагаются близко одно к другому и обладают общими побочными клетками.

Чешуевидные листья, покрывающие основание укороченного побега, имеют треугольную или закругленно-треугольную форму и одну жилку.

Микростробил *Ginkgo* (см. рис. 24а) возникает на верхушке короткого побега в пазухе чешуевидного листа. Он имеет вид сережки и состоит из оси, на которой спирально расположены микроспорофиллы. Микроспорофилл представляет собой тонкую ножку, несущую на верхушке сорус. Сорус состоит из двух, довольно крупных, висячих микроспорангиев. Как исключение у гинкго встречаются сорусы из трех, четырех или даже, чрезвычайно редко, из семи микроспорангиев. Стенки микроспорангия состоят из четырех-семи слоев клеток. Клетки эпидермы здесь тонкостенные и поэтому не играют заметной роли в раскрытии спорангия. Разрыву стенки микроспорангия способствует

слой клеток с полосчатыми утолщениями на стенках, который находится под эпидермой. В микроспорангиях содержатся многочисленные микроспоры. Микроспоры (пыльцевые зерна) однобороздные, эллипсоидальные, 27—32 микронов в длину. Борозда глубокая и широкая. Экина пыльцевого зерна до края борозды мелкошероховатая.

Мегастробил гинкго расположен на укороченном побеге, в пазухе обычного вегетативного листа. Он состоит из двух семезачатков, помещенных на длинной ножке, на утолщенной верхней части ее (в случаях атавистического уродства наблюдались мегастробилы с 7—10 семезачатками и даже с 15). Каждый семезачаток имеет у своего основания кольцеобразный валик (воротничок), который, по-видимому, соответствует куполе семенных папоротников. Из двух семезачатков обычно один развивается в семя. Зрелое семя *Ginkgo* эллипсоидальное, 2—3 см длиной и 1,5 см в поперечнике, имеет толстый покров, состоящий из трех слоев: наружного — мясистого, среднего — одревенелого (каменистого), имеющего два-три, редко четыре продольных ребра, и внутреннего — тонкого, бумагообразного (см. рис. 24б — д).

Репродуктивные органы гинкговых в ископаемом состоянии встречаются сравнительно редко. В большинстве случаев они находятся изолированно от других частей растений и поэтому принадлежность их тем или иным растениям предположительна. Только в двух случаях они были найдены в органической связи с вегетативными частями растений. Так, известны мегастробилы пермского вида *Trichopitys heteromorpha*, которые располагаются на длинных побегах в пазухах тонко дихотомически рассеченных листьев. Они состоят из оси, иногда недостаточно четко обозначенной, несущей распростертые, но, по-видимому, спирально расположенные ветви, на верхушках которых и на конце оси помещаются (по одному) семезачатки; семезачатки обращенные, но атропные и не имеют в основании валика, количество их в мегастробиле три-пять, в отдельных случаях — до 20. Мегастробилы *Trichopitys* можно сравнить с уродливыми «цветками» *Ginkgo biloba*.

Из числа предполагаемых мегастробил ископаемых гинкговых следует отметить также мегастробил *Baiera münsteriana* (Schimper и Schenk, 1890, фиг. 180e; Криштофович, 1941 и др.), представляющий собой пять семезачатков, сидящих терминально на ветвях повторно дихотомически разветвленной оси.

Из микростробил ископаемых гинкговых достоверно известен только микростробил

Sphenobaiera furcata из триасовых отложений Швейцарии (Kräusel, 1943). Он помещается на укороченном (?) побеге и представляет собой ось, разветвленную на черешкоподобные отrostki, которые в свою очередь одна-два раза ветвятся и несут на концах разветвлений пучки из трех-пяти ланцетовидных микроспорангиев. Подобное строение имеют микростробилы, описываемые под названием *Antholithus wettsteinii*, но их предположительно связывают с листьями *Ginkgoites* (Kräusel, 1943a).

Как наиболее вероятные микростробилы гинкговых рассматриваются таковые *Baiera munsteriana*. Они состоят из оси с микроспорофиллами. На конце каждого микроспорофилла помещается сорус из шести-семи микроспорангиев. Раскрытый сорус имеет звездчатую форму. Эти микростробилы связывают с листьями *Baiera* на основании их совместных находок в одних слоях и, таким образом, прямых доказательств их связи нет. Также предположительно связывают микростробилы типа *Ixostrobus* с *Ginkgo* (Heer, 1876b, табл. XI, фиг. I, 9—12) и типа *Sorosaccus* с *Sphenobaiera* (Heer, 1876b, табл. IX, фиг. 8—11); принадлежность последнего к гинкговым наиболее вероятна. Несмотря на то что прямых указаний на связь описанных микростробил с побегами гинкговых нет, о них следует упомянуть, чтобы при дальнейшем изучении флоры обращать особое внимание на подобные остатки.

Семена ископаемых гинкговых почти совсем не изучены. Исследование нескольких семян из нижнемеловых отложений Земли Франца Иосифа (Florin, 1936 a, стр. 116) показывает, что они сходны по виду и по строению наружной эпидермы оболочки с семенами *Ginkgo biloba*; клетки эпидермы боковых поверхностей полигональные, несколько изодиаметричные или немного вытянуты в длину, с прямыми боковыми стенками, снабжены одним-двумя срединными, очень короткими закругленными, до удлинённых, кутикулярными сосочками; устьица на обеих поверхностях, более многочисленные на одной из них, неправильно расположены, гаплохейльного типа, мсноциклические или (не вполне или вполне) амфициклические; замыкающие клетки погружены; побочных клеток четыре-шесть. Обычно к гинкговым относят семена небольшого размера разнообразной формы: округлые, овальные, яйцевидные или удлинённо-эллиптические в очертании, часто с оттянутым в короткий носик передним краем, более или менее выпуклые, до шаровидных, с поверхности гладкие или ребристые. Эти семена по внеш-

нему виду сходны с семенами современного *Ginkgo*, но встречаются они изолированно, одиночно, природа их не доказана и обычно их описывают под формальным названием *Carpolithes* (Турутанова-Кетова, 1950).

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ

Филогенетическая система гинкговых до настоящего времени не разработана. Объясняется это тем, что порядок *Ginkgoales* в современной флоре представлен только одним семейством с одним видом, а в ископаемом состоянии растения этой группы хотя и встречаются очень широко, но преимущественно в виде отпечатков листьев или их фитолейм и очень редко сохраняются их микро- и мегастробилы. Среди большого количества ископаемых листьев только некоторые можно сравнить с листьями современного *Ginkgo* и уверенно назвать их несомненными представителями семейства *Ginkgoaceae*; большинство же листьев более или менее отличны от листьев *Ginkgo*. Разнообразие листьев ископаемых гинкговых и невозможность связать их с определенным типом репродуктивных органов привели к необходимости искусственной классификации *Ginkgoales* на основе морфологии их вегетативных органов. Наиболее удачная попытка классифицировать ископаемые листья гинкговых принадлежит Флорину. Классификация Флорина, построенная на внешнем морфологическом и анатомическом строении листьев, признана почти всеми палеофитологами и используется при определении родов.

Основными признаками, имеющими значение для систематики гинкговых являются: форма листа и степень рассеченности листовой пластинки, характер жилкования, наличие секреторных органов, строение эпидермы и особенно устьичного аппарата. Последний признак возможно использовать только в тех случаях, когда листья сохраняются в виде фитолейм. При этом имеет значение: характер стенок клеток эпидермы, наличие кутинизированных сосочков и их распределение, расположение устьиц на нижней или верхней эпидерме, распределение их и ориентировка по отношению к направлению соседних жилок, форма устьичной щели, количество и расположение побочных клеток и степень кутинизации их наружных стенок по отношению к другим клеткам эпидермы. Такие признаки, как строение проводящего пучка листьев (двойной или простой) и строение и прохождение листового следа в укороченном побеге, также имеют систематическое значение, однако эти призна-

ки, особенно второй, редко удается наблюдать.

По форме листьев ископаемые гинкговые разделяются на две большие группы. Первая группа объединяет растения, листья которых имеют отчетливый черешок и листовую пластинку от веерообразной до широкотреугольной или овальной в очертании. Вторая группа включает растения, характеризующиеся листьями от ширококлиновидной до почти линейной формы, не разделяющимися на отчетливые пластинку и черешок. В первую группу входят только три рода: *Ginkgo* (*Ginkgoites*), *Baiera* и *Ginkgodium*.

Род *Baiera* настолько тесно связан морфологически с родом *Ginkgo*, что его можно считать принадлежащим как и *Ginkgo* семейству *Ginkgoaceae*. Что касается третьего рода — *Ginkgodium*, то следует пока воздержаться от включения его в это семейство, поскольку морфологические особенности и анатомическое строение представителей этого рода изучены недостаточно. Здесь не выделяется род *Ginkgoites* в качестве самостоятельного как это делает Флорин, так как невозможно установить какие-либо четкие признаки, отличающие его от рода *Ginkgo*. Флорин относит к *Ginkgoites* листья, внешне сходные с *Ginkgo*, но для которых неизвестна структура эпидермы или прочие анатомически важные признаки или листья, которые отличаются хотя бы одним из этих признаков от листьев *Ginkgo biloba*. Такое определение является чисто формальным, искусственным, и приводит к тому, что в этот род попадают такие листья, как например *Ginkgo pseudoadiantoides* Holic из верхнемеловых отложений Аляски, которые по форме, расчленению листовой пластинки и жилкованию не отличаются от листьев современного *Ginkgo* и несомненно должны быть отнесены к этому роду, тем более, что существование рода *Ginkgo* доказано в более древних отложениях.

Вторая группа *Ginkgoales*, более обширная и разнородная, охватывает растения, принадлежащие несомненно не одному семейству. Выделить эти семейства и распределить по ним роды в настоящее время не представляется возможным, так как степень изученности отдельных родов различна и взаимоотношения их недостаточно ясны. Среди родов, входящих во вторую группу, можно выделить роды, по своим внешне морфологическим и анатомическим признакам близко стоящие к семейству *Ginkgoaceae*, и роды, принадлежащие *Ginkgoales* ближе неустановленного систематического положения. К родам, сближаемым с *Ginkgoaceae*, кроме *Ginkgodium*, отно-

сим *Sphenobaiera*, *Czekanowskia*, *Phoenicopsis*, *Stephenophyllum*, *Culgoweria*, *Windwardia*, *Arctobaiera*, *Eretmophyllum*, *Hartzia*. По степени расчлененности листовой пластинки эти растения различны: одни имеют листья цельные (*Phoenicopsis*, *Eretmophyllum* и др.), другие — дихотомически разделены на более или менее узкие лопасти (*Sphenobaiera*, *Czekanowskia*) и третьи — в одном пучке содержат листья как цельные, так и лопастные (*Arctobaiera*, *Hartzia*).

К родам Ginkgoales, семейства которых неустановлены, принадлежат: *Torellia*, *Phylladoderma* и *Trichopitys*. Из последних наиболее близок к Ginkgoaceae род *Trichopitys*, судя по организации его мегастробиллов. Можно предположить, что этот род принадлежал семейству, филогенетически предшествовавшему Ginkgoaceae.

Сложность классификации гинкговых состоит в том, что в основу выделения отдельных родов положены неодинаковые критерии. Одни роды установлены на основании анатомического строения листьев, а другие — по внешним морфологическим признакам. В первом случае, следовательно, почти неотличимые по внешнему виду листья попадают в разные роды, а во втором — роды получают в большинстве сборными и искусственными. Наглядным примером в этом отношении являются *Phoenicopsis* и монотипные роды *Stephenophyllum*, *Windwardia* и *Culgoweria*. В тех случаях, когда сохранность материала не позволяет изучить эпидерму, листья последних трех родов внешне невозможно будет отличить от листьев *Phoenicopsis*. Для некоторых видов *Phoenicopsis* также известно строение эпидермы листьев, однако нельзя сказать с уверенностью, что такого же типа эпидерма и у других видов этого рода. О существовании различий в строении эпидермы отдельных видов можно судить, например, по роду *Eretmophyllum*: у одних форм *Eretmophyllum* устьица расположены на нижней стороне листьев, у других — на обеих их сторонах. Различия в строении эпидермы послужили Флорину (Florin, 1936) основанием для разделения рода *Torellia* на собственно *Torellia* и *Pseudotorellia*. Флорин сравнил эпидерму листьев видов *Torellia rigida* из нижнепалеогеновых отложений Шпицбергена и *Feildenia nordenskiöldii* Nath. из нижнего мела Шпицбергена с эпидермой листьев *Torellia ephela* из рэт-лейаса Вост. Гренландии (Harris, 1935) и установил, что устьичный аппарат *T. rigida* более близок по строению к таковому современного *Ginkgo*, чем устьичные аппараты геологически более древних видов. На этом осно-

вании Флорин предложил более древние виды объединить в род *Pseudotorellia*, а для более молодых сохранить — *Torellia*.

Все сказанное свидетельствует о том, что существующие схемы классификации гинкговых являются более или менее предварительными и искусственными.

При дальнейшем изучении гинкговых должен быть более широко применен метод анатомического исследования как вегетативных, так и репродуктивных органов их, с целью выяснения изменчивости отдельных анатомических признаков в пределах рода и вида. Более детальное исследование необходимо также для выяснения систематического положения ряда палеозойских и мезозойских растений: *Rhipidopsis*, *Meristophyllum*, *Ginkgophyllum*, *Euryspatha*, сходных морфологически с гинкговыми, но природа которых совершенно неизвестна и которые рассматриваются в настоящее время как растения, сближаемые с гинкговыми.

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ, ВРЕМЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Предполагают, что одним из примитивных предков гинкго был род *Dichophyllum*, установленный в отложениях верхнего карбона по отпечаткам листьев и остаткам фюзенизированной древесины.

Наиболее древними достоверными представителями гинкговых являются *Trichopitys*, *Sphenobaiera* и *Phylladoderma*. Род *Trichopitys*, представленный пока только одним видом, существовал на очень ограниченной территории Южной Франции в течение нижней перми. Ограниченное распространение имел также род *Phylladoderma*, известный из одного местонахождения верхнепермских отложений бассейна р. Печоры. Род *Sphenobaiera* появился в нижнепермское время; малотипичный представитель его зарегистрирован в отложениях нижней перми Западной Европы (Франция), более характерные формы приводятся из верхней перми Шаньси Китая; по-видимому, к этому же морфологическому типу относятся листья из бардинского яруса (н. пермь) Урала, описанные Залесским (1939) под родовыми названиями *Uralobaiera* и *Biar-tobaiera*, но неотличимые от листьев *Sphenobaiera* по ветвлению пластинки и ее жилкованию. В триасе, особенно в верхнем, а также в рэте *Sphenobaiera* получает более широкое распространение в Северном полушарии; в Зап. Европе, Восточной Гренландии, Швеции, Урале, Тунгусском бассейне, Средней

Азии, Японии и в отдельных формах появляется в Южном полушарии — Южной Африке и Новой Зеландии. В юрское время ареал этого рода еще более расширяется за счет новых территорий Зап. Европы, Закавказья, различных районов азиатского материка (Южн. Казахстан, Иркутский и Буреинский бассейны, Якутия, Монголия, Китай). В течение нижнего мела род *Sphenobaiera* сохраняется на небольшой территории в Зап. Европе, но приурочен, главным образом к арктическим районам и северным и восточным областям Сибири: Южн. Приморье, Якутия, Земля Франца Иосифа, С. Америка, Шпицберген, Зап. Гренландия. В Южном полушарии указываются его отдельные находки в Патагонии. Возможно, что отдельные представители этого рода продолжали свое существование в верхнемеловое время на северо-востоке Сибири. Такой широкий ареал *Sphenobaiera*, т. е. присутствие его в составе очень отдаленных как по времени, так и территории разнообразных флор, вызывает подозрение, что этот род может представлять собой гетерогенную группу, объединяемую в один род только на основании внешнего сходства листьев (Принада, 1944).

Параллельно со *Sphenobaiera* развивался род *Czekanowskia*, появившийся впервые в низах триаса на территории Зап. Сибири (Тунгусский бассейн), а несколько позже переместившийся на Урал. В самом конце триаса он проник в Западную Европу, а начиная с рэта, получил широкое распространение в Северном полушарии, достигнув максимума своего развития в юрскую эпоху на территории Азиатского материка. К нижнему мелу этот род исчезает в Западной Европе и сохраняется на протяжении всей нижнемеловой эпохи на арктических островах — Шпицбергене, Земле Франца Иосифа и в северной и восточной Сибири, т. е. в тех же районах, где и *Sphenobaiera* (Сибирская палеофлористическая область).

Морфологически близкие между собой формы *Ginkgo* (*Ginkgoites*) и *Baiera* возникли одновременно. Отдельные представители их зарегистрированы в верхнетриасовых отложениях Зап. Европы, Южн. Приморья и в Аргентине (*Baiera*). В рэте они представлены несколько шире — в Южн. Приморье, Вьетнаме (Тонкин), Японии, Китае, Южн. Африке, Гренландии, Швеции, а род *Baiera* появился и в Австралии. В течение юрского времени эти роды получают широкое развитие в Северном полушарии, от Англии — на западе до восточных берегов Японии и от о-ва Сардиния, Афганистана, Сев.-Вост. Китая, Индии, Авст-

ралии — на юге до северных окраин евразийского материка — Якутии, Швеции. В нижнем мелу распространение этих родов, особенно *Baiera*, сокращается и наблюдается преимущественное их развитие в северных и северо-восточных районах Азии, на арктических островах, С. Америке. Род *Baiera* в начале верхнего мела вымирает, а *Ginkgo* продолжает существовать до настоящего времени, при постепенном сокращении ареала своего распространения и видового разнообразия. Местонахождения *Ginkgo* в верхнемеловых отложениях известны на Сахалине, в Якутии, Казахстане, на Урале, Анадыре и Аляске, а в палеогеновых и неогеновых в Британской Колумбии, Зап. Гренландии, Шпицбергене, Зап. Европе (до плиоцена), Кавказе (до плиоцена), Башкирии, Южн. Приморье и на Буреи, где этот род дожил до четвертичного времени. Единственный представитель *Ginkgo* в современной флоре известен, по-видимому, только в культурном состоянии.

Близкий к *Ginkgo* по строению листьев род *Ginkgodium* появляется тоже в триасе. Самые ранние находки представителей этого рода относятся к верхнетриасовым отложениям Аргентины (Menendez, 1951); в нижней юре он появляется в Средней Азии, а несколько позже на Украине, в Читинской области и в Японии, где просуществовал до верхней юры. Несколько достоверно принадлежность всех этих разобщенных территориально форм одному виду сказать трудно, так как анатомически они не изучены и сопоставление их основано только на внешних морфологических особенностях листьев, недостаточно четко выраженных.

Среди гинкговых, имеющих простые узкие почти линейные или языковидные листья, более древними являются роды — *Glossophyllum*, известный из верхнего триаса Австрии и предположительно в верхнем триасе — рэте Китая (Сев. Шаньси) и Восточного Таймыра, *Pseudotorellia* и *Phoenicopsis*.

Род *Pseudotorellia*, появившийся в верхнем триасе Восточного Урала и в рэте — лейасе Борнгольма и Вост. Гренландии, в течение юрского времени был широко распространен в Азии и отмечался в Европейской части СССР; в нижнем мелу он был развит в Ленском и Буреинском бассейнах, на островах Шпицбергена, Земле Франца Иосифа и, возможно, Колыме. В палеогене существовала морфологически сходная форма — *Torellia*, зарегистрированная в арктических широтах — на Шпицбергене и Земле Гриннеля. *Phoenicopsis* получил развитие с конца триасового периода и впервые появился в монгугайской

флоре Южн. Приморья, а несколько позже — в рэте Японии, Швеции (одиночные листья), рэто—лейасе Челябинского бассейна. Максимального развития этот род достиг в юрское время на территории Азии, включая на юге Афганистан, Монголию, Китай, Японию, а в нижнемеловую эпоху ареал его смещается к востоку и северо-востоку Азии и на арктические острова — Землю Франца Иосифа, Котельный, Шпицберген. В низах верхнего мела этот род еще продолжает существование в Зап. Гренландии и, по-видимому, на северо-востоке Азии. Особо следует отметить разнообразие морфологического типа *Phoenicopsis* в течение нижнего мела и отчасти верхней юры, проявившееся в анатомически отличных формах *Stephenophyllum*, *Windwardia* и *Culgoweria*. Два первые рода известны только на Земле Франца Иосифа, а третий имел несколько более широкое развитие.

В одно время, но на разных территориях возникли *Eretmophyllum* и *Hartzia*. Более древние формы рода *Eretmophyllum* известны из рэто-лейасовых отложений Вост. Урала, а затем — в юре Афганистана и Зап. Европы (Англия, Сардиния). Род *Hartzia* имел ограниченное распространение в рэте Гренландии.

Таким образом, история геологического развития отдельных представителей порядка Ginkgoales весьма различна, и гинкговые в целом развивались неравномерно: одни роды возникали, другие к этому моменту исчезали или существовали параллельно более или менее длительное время. Первые гинкговые появились, по-видимому, в среднем палеозое, о чем свидетельствует существование в то время растений, морфологически напоминающих гинкговые (*Dichophyllum*), и находки пыльцы типа пыльцы гинкго.

Начало развития достоверных гинкговых относится к нижней перми; с верхнего триаса и рэта происходит быстрое увеличение количества и разнообразия их форм, параллельно с расширением ареалов их распространения. Максимального развития они достигают в юре, а многие из родов сохраняют свое значение и в нижнемеловую эпоху. К началу верхнего мела большинство гинкговых вымирает, и в верхнем мелу, палеогене сохраняется только два рода — *Ginkgo* и *Torellia*. С начала олигоценца остается только один род *Ginkgo*; в конце миоценовой эпохи он, по-видимому, полностью покидает леса С. Америки, а в конце плиоцена и леса Европы, сохраняясь до наших дней только в Восточной Азии. Территории, занимаемые гинкговыми в прошлом, принадлежат в настоящее время к различным климатическим поясам. В основном Ginkgoa-

les были распространены в Северном полушарии, преимущественно в Азии, но отдельные представители их известны и из Южного полушария. В нижнем мелу гинкговые занимали восточные и северо-восточные окраины Азиатского материка и острова Арктики, являясь характерным элементом Сибирской флоры этой эпохи. Особенно большое значение они имели в составе юрских и нижнемеловых флор Иркутского и Ленского бассейнов, Земли Франца Иосифа. Роды *Sphenobaiera*, *Czekanowskia*, *Phoenicopsis* и *Ginkgo* являются характерными элементами сибирской мезозойской флоры, распространенной на обширной территории от Урала до берегов Тихого океана и от Ферганы — на юге до островов Северного Ледовитого океана. Именно здесь они достигали наибольшего разнообразия.

Несмотря на то, что гинкговые имеют довольно четко обозначенные родовые типы, пользовавшиеся широким распространением в прошлом, и включают по сравнению с другими группами растений небольшое число родов, очень трудно наметить пути филогенетического развития этой группы. Несомненно древним типом гинкговых является *Trichopitys*, который обладает примитивной организацией мегастробиллов, имеющих черешковые обращенные, но атропные семезачатки, расположенные терминально на самой оси. Эти мегастробиллы, несущие от 3 до 20 семезачатков, подобны уродливым мегастробилам современного *Ginkgo*, имеющих в исключительных случаях до 10 и даже 15 семезачатков. Сходство в положении и в общем типе мегастробиллов *Trichopitys* и *Ginkgo* позволяет считать первый прототипом второго и рассматривать отличия мегастробила *Ginkgo* как явления вторичного порядка. На этом основании можно предположить, что короткие побеги *Ginkgo* развились из длинных побегов. Эволюция мегастробиллов гинкговых шла, следовательно, в направлении перехода обращенных атропных семезачатков к прямым и в уменьшении числа семезачатков в мегастробиле (у *Ginkgo* до двух).

Микростробиллы гинкговых в процессе эволюционного развития, судя по сопоставлению микростробиллов *Ginkgo* и верхнетриасового вида *Sphenobaiera furcata*, изменялись в отношении упрощения их ветвления и количества микроспорангиев в сорусе. Крейзель (Kräusel, 1943) предполагает, что микростробилы *Sphenobaiera furcata* сидели на укороченных побегах, но одновременно с ними существовали у этого растения и длинные побеги, несущие спирально расположенные листья. Наличие у данного вида укороченных побегов

вполне допустимо, так как таковые неоднократно наблюдались у более поздних (рэтских, нижнемеловых) представителей рода *Sphenobaiera*. Что касается существования длинных побегов у последнего, то данных, подтверждающих это предположение, нет; возможно, что часто находимые изолированные листья принадлежат именно длинным побегам.

Листья *Trichopitys*, подобно их мегастробилам, рассматриваются (Florin, 1949) как исходный тип в развитии листьев как бесчерешковых, так и черешковых и свидетельствуют, таким образом, о том, что гинкговые с бесчерешковыми листьями появились раньше гинкговых с черешковыми листьями. Последнее положение подтверждается и другими родами.

Каким образом шла эволюция внутри отдельных групп гинкговых трудно себе представить, так как листья большинства родов связаны между собой взаимными переходами. Во всяком случае листья *Sphenobaiera* и *Czekanowskia* имели один исходный тип и с ними несомненно были связаны листья *Phoenicopsis*, на что указывает существование таких переходных форм как *Arctobaiera* и *Hartzia*. Являлся ли тип листьев *Trichopitys* исходным для всех черешковых листьев или некоторые из них взяли начало от других предков типа *Dichophyllum* — в настоящее время не доказано.

Вполне возможно, что тонкорассеченные листья *Trichopitys* или *Sphenobaiera* в одной из своих крайних форм дали тип листьев *Baiera*, которые в свою очередь, очень тесно связаны с листьями древних форм *Ginkgo*. С другой стороны, в верхней перми существовали также бесчерешковые, но сравнительно более широкие цельные листья *Phylladoderma*, которые могли при постепенном обособлении листовой пластинки и черешка развиваться в бесчерешковые листья *Ginkgodium*. Листья последнего типа в некоторых формах близко стоят к *Ginkgo*. Прослеживая изменение формы листовой пластинки *Ginkgo* на протяжении геологической истории, вполне определенно можно установить, что геологически более древние виды обладали более рассеченной листовой пластинкой; встречающиеся в юрских отложениях листья с цельной пластинкой носили случайный характер и терялись на фоне листьев с более многочисленными и узкими сегментами. Двуплостные листья *Ginkgo biloba*, прототипом которых были листья *Ginkgo digitata*, вполне сформировались уже в нижнемеловую эпоху в виде *Ginkgo adiantoides* (Шпизберген; низовья Лены), который основное развитие получил в верхнем мелу и третичное время и почти без изменения перешел в современный

вид. Таким образом, как в развитии рода *Ginkgo*, так и всех гинкговых в целом, наблюдается уменьшение лопастности листьев.

Ginkgo biloba не имеет близкого родства с остальными современными голосеменными, что очень затрудняет установление систематического положения гинкговых. С одной стороны, гинкговые обладают такими признаками как дихотомическое жилкование листьев, отсутствие средней жилки, свободный нуцеллус, оплодотворение подвижными сперматозоидами, которые свидетельствуют о большой древности этой группы, а с другой стороны, по организации семян это довольно подвинутая группа в сравнении с кордаитовыми и птеридоспермами. Предполагают, что они развились или как группа, параллельная хвойным из кордаитовых, или произошли непосредственно из семенных папоротников. Гинкговые довольно близки кордаитовым. У обеих групп расположение микроспорангиев и семезачатков вторично верхушечное и возникло из краевого их расположения у семенных папоротников. Обе группы, несомненно, возникли из одного общего ствола, восходящего к семенным папоротникам и развивались во многом параллельно. Двойной листовой след и многие другие анатомо-морфологические признаки сильно сближают между собой семенные папоротники, гинкговые и кордаитовые. У кордаитов и у гинкговых микроспорангии, хотя и образуют сорус, но еще не соединены в синангии. Это показывает, что как те, так и другие произошли от такой группы семенных папоротников, у которых микроспорангии еще не слились в синангии, но у которых уже был мегасинангий (семезачаток). Гинкговые произошли, вероятно, от ствола кордаитовых вскоре после того, как последние отделились от семенных папоротников (Zimmermann, 1930, 1959; Arnold, 1947; Nemejc, 1950; Тахтаджян, 1956; Andrews, 1961).

ЭКОЛОГИЯ, БИОЛОГИЧЕСКОЕ И ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Гинкговые в современной флоре играют ничтожно малую роль, будучи представленными только одним видом, а в прошлые геологические эпохи имели широкое распространение, хотя по сравнению с другими группами растений не отличались большим видовым разнообразием (насчитывается менее 200 видов). В прошлом гинкговые широко были развиты в мезозое, особенно в юре и мелу в Северном полушарии, где они составляли существенную часть лесных формаций. «Именно в Ангариде

возникла своеобразная «гинкговая тайга», но как в Европе, так и в Гондване, она не получила такого широкого развития как в Сибири и Туркестане», — пишет А. Н. Криштофович (1946).

Находки гинкговых, главным образом листьев, приурочены преимущественно к угленосным отложениям. Часто встречаются совместно *Ginkgo*, *Baiera*, *Sphenobaiera*, *Czekanowskia* и *Phoenicopsis* в ассоциации с различными папоротниками, цикадовыми и хвойными, особенно с *Podozamites*. Условия для произрастания гинкговых в мезозое были благоприятными, о чем свидетельствует широкое их распространение и мощное развитие отдельных форм, листья которых достигали значительных размеров.

Наблюдавшаяся у некоторых гинкговых (*Czekanowskia*, *Phoenicopsis*, реже *Sphenobaiera*) способность сбрасывать короткие побеги

с пучками листьев связана была, по-видимому, с периодичностью роста, обусловленной сезонной засухой или, скорее, похолоданием, так как эта периодичность проявлялась в эпоху углеобразования, которое связано всегда с достаточной влажностью климата (Принада, 1944).

Стратиграфическое значение отдельных представителей гинкговых различно. С одной стороны, имеются роды (*Trichopitys*, *Windwardia* и др.), которые имеют очень ограниченное геологическое распространение, а с другой стороны, существуют виды, как например, *Czekanowskia rigida* и *Phoenicopsis angustifolia*, которые встречаются на протяжении один от нижнего триаса, а другой с рэта до конца нижнего мела, или как *Ginkgo digitata*, который зарегистрирован от средней юры до низов верхнего мела. В целом представители гинкговых, обладая в большинстве случаев широ-

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ GINKGOALES

	Кар- бон	Пермь		Триас			Юра			Мел		Пале- оген	Нео- ген	Сов- ремен- ный
	верх- ний	ниж- няя	верх- няя	ниж- ний	сред- ний	верх- ний	ниж- няя	сред- няя	верх- няя	ниж- ний	верх- ний			
<i>Ginkgo</i>														
<i>Baiera</i>														
<i>Ginkgodium</i>														
<i>Sphenobaiera</i>														
<i>Czekanowskia</i>														
<i>Phoenicopsis</i>														
<i>Stephenophyllum</i>														
<i>Culgoweria</i>														
<i>Windwardia</i>														
<i>Arctobaiera</i>														
<i>Eretmophyllum</i>														
<i>Hartzia</i>														
<i>Furcifolium</i>														
<i>Torellia</i>														
<i>Pseudotorellia</i>														
<i>Phylladoderma</i>														
<i>Trichopitys</i>														
<i>Glossophyllum</i>														
<i>Dichophyllum</i> (?)														

ким вертикальным распространением, могут пока что только в незначительной степени использоваться для целей детальной стратиграфии, уступая в этом отношении таким группам растений как папоротники или цикадовые. Это связано со сравнительно простой внешней морфологией листьев гинкговых, не позволяющей выделять дробные виды. Несомненно, что изучение анатомического строения эпидермы позволит в дальнейшем выделить виды с более узким вертикальным распространением. Пыльца гинкговых, на данной стадии ее изученности, для стратиграфии ничего не дает, так как она очень трудно отличима от пыльцы цикадовых и беннеттитовых и совсем неразличима в пределах порядка Ginkgoales.

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО

GINKGOACEAE ENGLER ET PRANTL, 1897

Листопадные деревья с побегами двух типов — короткими и длинными. Листья очередные, одиночные на длинных побегах и пучками на верхушке укороченного побега, покры-

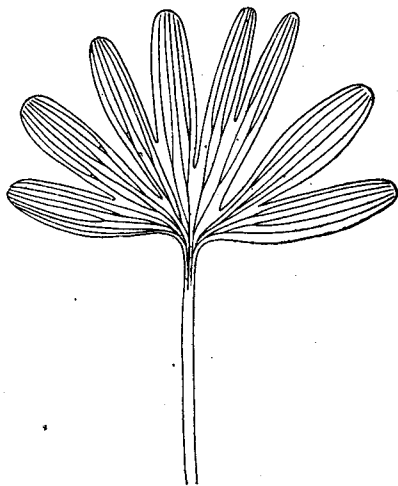


Рис. 25. *Ginkgo sibirica* Heer, $\times 1$. Глубоко-лопастной лист, $\times 1$. Юра, Сибирь (Heer, 1876)

того в основании низовыми чешуевидными листьями. Листья черешковые; пластинка листа веерообразная, ширококлиновидная, цельная, более или менее глубоко лопастная или повторно дихотомически рассеченная на узкие доли. Черешок длинный, тонкий. Жилкование дихотомическое, веерное. Верхняя и нижняя эпидерма различны. Стенки клеток эпидермы прямые или извилистые. Устьица на

обеих сторонах листа или только на нижней, гаплохейльные, моноциклические или амфициклические; замыкающие клетки немного погруженные. Побочных клеток четыре-восемь. Стробилы двудомные. Микроспорофиллы в виде сережки со спирально расположенными на оси микроспорофиллами, состоящими из двух микроспорангиев на ножке. Мегастробилы из двух семезачатков на длинной ножке. Семена эллиптические, овальные. Пыльцевые зерна округлые, однобороздные.

Достоверно известно с в. триаса, наибольшее развитие в юре и н. мелу; с в. мела быстрое угасание; содержит два рода; в современной флоре — один вид.

Ginkgo L., 1771 (*Ginkgoites* Seward, 1919). Тип рода — *Ginkgo biloba* L., 1771; современный. В ископаемом состоянии известны листья, предполагаемые семена; у нескольких видов известна эпидерма. Пластинка листа полукруглая, веерообразная, ширококлиновидная, от цельной с волнистым или выемчатым краем до глубоко повторно лопастной; лопасти овальные, овально-обратноланцетные, треугольные, в верхушке закругленные или усеченные. Жилкование веерное; жилки многократно повторно дихотомирующие, в овальных лопастях дугообразно-параллельные, слегка сближенные в верхушке; иногда между жилками следы секреторных каналов в виде коротких штрихов. Эпидерма нижней и верхней поверхностей более или менее отличны. Клетки эпидермы четырехугольные или полигональные, с сосочками или без них; в устьичных полосах не образуют правильных рядов; стенки клеток на обеих сторонах отчетливо извилистые или прямые, ребристые или без ребер или у эпидермы нижней поверхности прямые, верхней — извилистые, до прямых. Устьица на нижней стороне листа или на обеих, с преобладанием на нижней, в более или менее отчетливо ограниченных широких полосах, неправильно ориентированы. Побочные клетки (4—8) слабо кутинизированы на наружных стенках, более — близ устьичной щели. Микростробилы сережкообразные, состоят из оси, несущей спирально расположенные тонкие ножки с двумя микроспорангиями. Семезачатки по два на длинной ножке, на утолщенной верхней части ее; один развивается в семя. Пыльцевые зерна округлые однобороздные, обычно свертываются по борозде и становятся удлинненными и заостренными на концах (см. рис. 25—27; табл. IV, фиг. 1—4). В триас — ныне. В триас (Монгугай) Южн. Приморья; н. юра Ср. Азии (Южн. Фергана, р. Нарын, оз. Иссык-Куль), Казахстана (Мангыстау,

Чак-пак); бассейн р. Каменка (Украина); юра Крыма, Вост. Сибири и Забайкалья, Амурской области, Якутии; н. мел Земли Франца Иосифа, Якутии, Колымы, Котельного, Южн. Приморья; в. альб Зап. Казахстана; сеноман—турон Сахалина, Анадыря, Казахстана; сенон

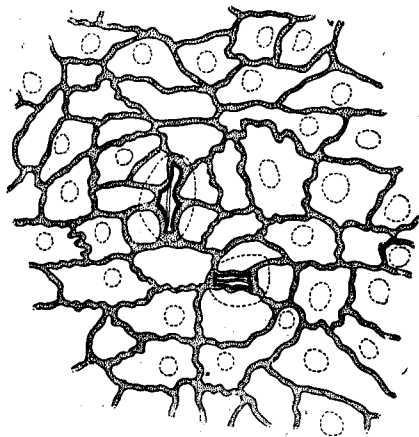


Рис. 26. *Ginkgo polaris* Nath., $\times 300$. Нижняя эпидерма с устьицами. Н. мел, Земля Франца Иосифа (Florin, 1936)

Урала (Лозьва), Колымы; в. мел Якутии, Буреи. Третичные отложения Башкирии (Стерлитамак), р. Буреи, р. Амагу, Южн. Приморья; миоцен Сев. Кавказа, плиоцен Абхазии. В. триас Австрии (Лунц); рэт Вост. Гренландии, Швеции, Японии; рэт—лейас Китая;

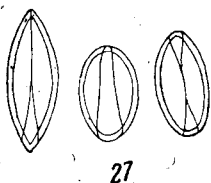


Рис. 27. Типы пыльцевых зерен (микроспор) *Ginkgo*, $\times 400$. В. олигоцен, Воронежская область (колл. Н. А. Болховитиной)

н. лейас Польши; н. юра Кореи; ср. юра Англии, Монголии, Китайской Джунгарии; кимеридж Шотландии; юра Афганистана, Монголии, Китая, Индии (серия Раджмахал), Австралии; юра—нижний мел С. Америки, Аляски (Лисбэрн); в. юра—сенон Японии, н. апт Швеции; н. мел Шпицбергена, Гренландии, Канады, Сев. Германии; в. мел Брит. Колумбии; в. мел—эоцен Аляски; эоцен Англии, олигоцен Брит. Колумбии; миоцен Италии, Штирии; н. плиоцен Франции; в. плиоцен Германии; палеоген Зап. Гренландии, Шпицбер-

гена. Пыльца типа пыльцы гинкго (*Ginkgocadophytus*, *Ginkgoaletes*) встречается в карбоне, перми и триасе единично; в массе в юре, н. мелу, реже в в. мелу и в третичных отложениях. Ср. карбон Донбасса, в. карбон—н. пермь Зап. Казахстана (Индерский район); н. пермь севера Русской платформы, Коми АССР; н.—ср. пермь Сибирской платформы (среднее течение Н. Тунгуски и верховья р. Вилюя); ср. пермь Горьковской области, Сев.-Вост. и Сев. Сибири; триас верховьев р. Вилюя, Зап. Сибири (Тюмень), Зап. Казахстана (р. Эмба), Сев.-Вост. и Сев. Сибири; юра и мел всей территории СССР; третичные отложения бассейна р. Оби, Зап. Сибири (Барабинск), Приморья и Сахалина; палеоген Сев. Казахстана, Предкавказья, Русской платформы, Центральной Якутии, Сев.-Вост. Сибири и Камчатки. Юра и мел Германии. Сов. распр. Монотипный род, известный преимущественно (или исключительно) в культурном состоянии. Некоторые ботаники допускают возможность дикого произрастания гинкго в горах Центрального и Восточного Китая.

Baiera F. Braun, 1843. Тип рода—*Sphaerococcites munsterianus* Presl, 1838; рэт Гер-

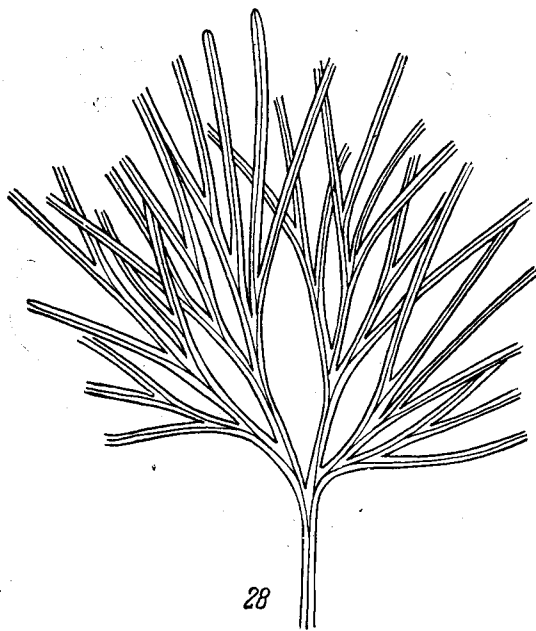


Рис. 28. *Baiera ahnertii* Kryshch., $\times 1$. Лист. Н. юра, Южн. Фергана (колл. М. И. Брик)

мании (Бавария). В ископаемом состоянии известны листья; у нескольких видов изучена эпидерма. Листья черешковые; пластинка листа полукруглая, веерообразная или широко

клиновидная, рассечена до основания на две части, которые повторно дихотомически разделены на многочисленные линейные параллельнокрайние доли; черешок длинный, тонкий. Жилкование дихотомически веерное; жилки дихотомируют в основаниях пластинки и лопастей, в конечных долях от одной до четырех, простые, параллельные. Верхняя и нижняя эпидерма несколько различны. Клетки верхней эпидермы многоугольные, обычно изодиаметричные, часто с округлыми сосочками в центре; положение жилок обозначено нерезкими узкими полосами удлиненных кле-

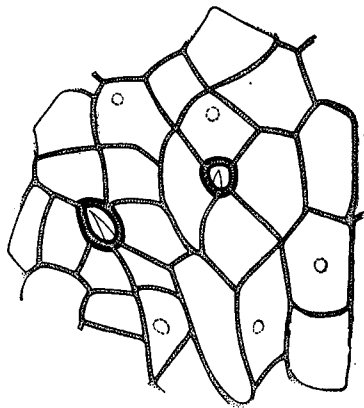


Рис. 29. *Baiera ahnertii* Kryshch., $\times 160$. Эпидерма с устьицами, $\times 160$. В. юра, р. Лена, севернее мыса Джаской, Якутия (колл. В. А. Самылиной)

ток. Клетки нижней эпидермы более вытянутые, расположены рядами, с сосочками или без них; полосы клеток над жилками более широкие. В черешке клетки удлиненные. Стенки клеток эпидермы прямые или извилистые. Устьица мелкие, на обеих сторонах, преобладают на нижней, слегка погружены, расположены беспорядочно; побочных клеток четыре-семь с кутинизированными наружными стенками, более или менее закрывающими замыкающие клетки (рис. 28, 29, табл. V, фиг. 1—3). Около 20 видов. В. триас—в. мел. Н. юра Закавказья (Ткварчели), Ср. Азии (Нарын, Южн. Фергана); н.—ср. юра Казахстана (Мангыстау); ср. юра Иркутского бассейна; юра Казахстана (Каратау), Таннугувы; в. юра—н. мел Буреинского бассейна; н. мел Колымы, Якутии, Южн. Приморья. Вне СССР: в. триас Аргентины; триас Швейцарии; рэт Южн. Африки, Германии, Швеции, Гренландии, Тонкина, Японии, Австралии; рэт—лейас Китая; н. лейас Нюрнберга; н. юра Швеции, Кореи, Китая; н.—ср. юра Японии, Австралии; ср. юра Англии, Сардинии, Ман-

чжурии, Китайской Джунгарии, кимеридж Шотландии; в. юра—н. мел Аляски (Лисбэрн); н. мел Сев. Германии, Японии; сеноман—турон Зап. Гренландии. Указания для перми Кузнецкого бассейна и Франции недостоверны.

РОДЫ, СБЛИЖАЕМЫЕ С СЕМЕЙСТВОМ
GINKGOACEAE

Ginkgodium Yokoyma, 1889. Тип рода—*Ginkgodium nathorstii* Yokoyma, 1889; ср. юра Японии. В ископаемом состоя-

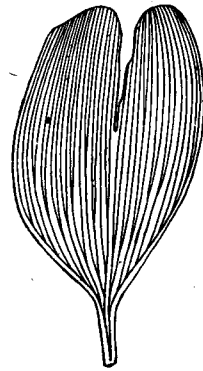


Рис. 30. *Ginkgodium furcinerve* Brück, $\times 1$. Лист. Н. юра, Южн. Фергана (колл. М. И. Брик)

нии известны листья; эпидерма почти не изучена (описана схематично для одного вида). Листья цельные или двулопастные, яйцевидно-вытянутые, удлиненно-овальные; верхушка тупая, закругленно-выемчатая или усеченная; основание—клиновидное, по краям утолщенное, более или менее быстро переходящее в короткий черешок. В черешке проходит одна жилка, которая при вступлении в пластинку листа разделяется на две ветви, отклоняющиеся к краям листа и дихотомирующие на многочисленные более или менее параллельно-дугообразные жилки. Верхняя и нижняя эпидерма различны; устьица на нижней стороне, близки по строению устьицам *Phoenicopsis* и *Czekanowskia* (рис. 30, табл. V, фиг. 4). Четыре вида. В. триас—в. юра. Н. юра Ср. Азии (бассейн Зеравшана, Южн. Фергана), бат бассейна р. Каменки (Украина), юра Читинской области; в. юра Кузнецкого бассейна. В. триас Аргентины, ср. и в. юра Японии.

Sphenobaiera Florin, 1936. Тип рода—*Baiera spectabilis* Nathorst, 1906; рэт Швеции. В ископаемом состоянии изве-

стны укороченные побеги с листьями и отдельные листья, для одного вида — микростробил; у нескольких видов изучена эпидерма. Листья

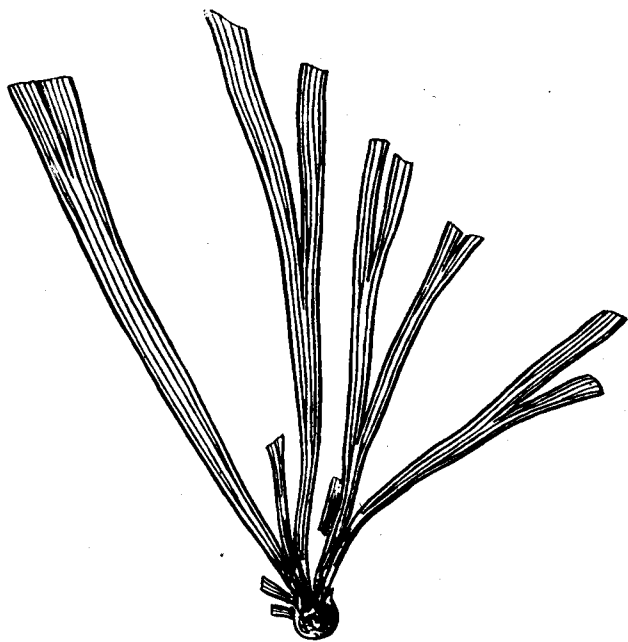


Рис. 31. *Sphenobaiera angustiloba* (Heer) Florin $\times 1$. Пучок листьев на укороченном побеге; верхушки листьев обломаны. Н. мел, Якутия, Булун (Василевская, 1960)

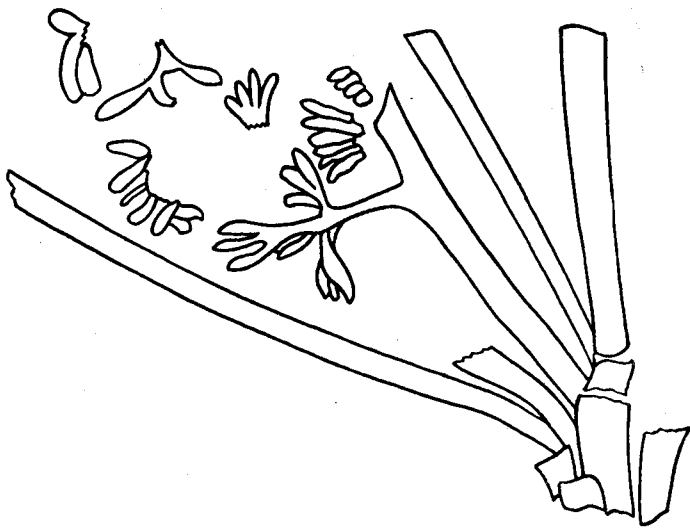


Рис. 32. *Sphenobaiera furcata* (Heer) Florin, $\times 1$. Обрывки пучка (?) листьев и мегастробил. В. триас, Швейцария (Krausel, 1943)

лее или менее глубоко разделенные повторно дихотомически на лопасти. Лопасты суженные к основанию или почти параллельнокрайние, в верхушке закругленные. Жилкование веерообразное; жилки многократно дихотомирующие в основаниях листа и лопастей, в конечных лопастях почти параллельные и слегка сближенные в их верхушках. Клетки эпидермы от четырехугольных до полигональных, с прямыми стенками, со срединными сосочками (бородавочками) или без них, имеют тенденцию располагаться рядами. Устьица на обеих сторонах листа, преобладают на нижней, расположены в пространстве между жилками, всегда ориентированы вдоль листа. Побочных клеток четыре—семь. Для пермского вида *Sphenobaiera furcata* известны микростробилы (Крейзел, 1943). Микростробил представляет

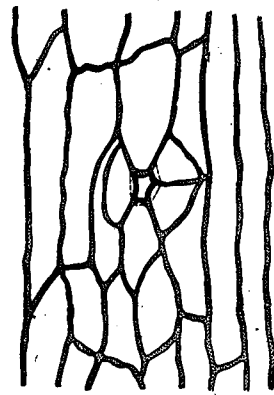


Рис. 33. *Sphenobaiera horniana* Florin, $\times 300$. Н. мел, Земля Франца Иосифа (Florin, 1936)

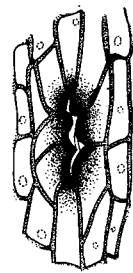


Рис. 34. *Sphenobaiera longifolia* (Pomet) Florin, $\times 160$. Н. мел, Якутия, р. Алдан (Самылина, 1956)

расположены пучком на верхушке укороченного побега, покрытого в основании низовыми чешуевидными листьями, более или менее узкотреугольные, к основанию постепенно суженные, без ясно выраженного черешка, бо-

собой повторно разветвленную ось на черешкоподобные отростки. Последние 1—2 раза ветвятся и несут на концах разветвлений пучки из 3—5 ланцетовидных спорангиев (рис. 31—34, табл. V, фиг. 5, 6; табл. VI, фиг. 1).

Около 20 видов. Н. пермь—н. мел. В. кейпер—рэт Памира; рэт Ср. Азии (Камыш-Баши); рэт—лейас Челябинского бассейна; н. юра Закавказья (Ткварчели), Южн. Казахстана (Чак-пак), Ср. Азии (оз. Иссык-Куль, бассейн Зеравшана и Нарына); ср. юра Иркутского бассейна; в. юра—н. мел Бурейнского бассейна (рр. Верхний Амур, Бурей, Тырма);

ср. юра Иркутского бассейна. В ископаемом состоянии известны пучки листьев; для нескольких видов изучена эпидерма. Листья расположены пучком на укороченном побеге, покрытом в основании низовыми чешуевидными листьями, черепицеобразно налегающими один на другой. Укороченные побеги располагались на длинном побеге (?). Листья

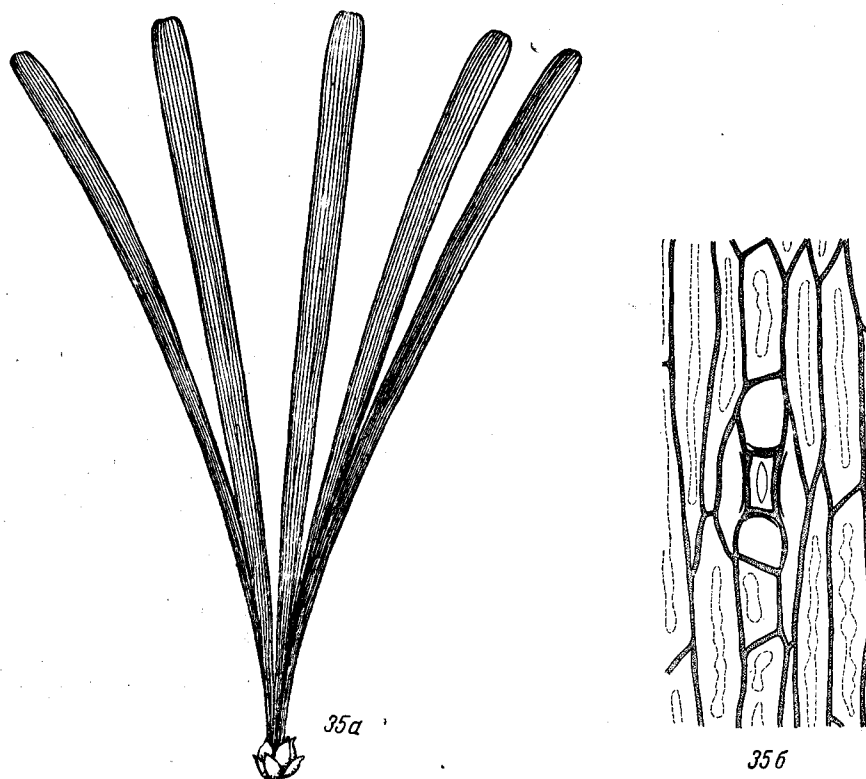


Рис. 35. *Windwardia crookallii* Florin: а—реконструкция укороченного побега с листьями; б—устьице, $\times 300$. Н. мел, Земля Франца Иосифа (Florin, 1936)

юра Танну-Туву; н. мел Земли Франца Иосифа, бассейна р. Лены, Колымы, Южн. Приморья; апт—альб Чулымо-Енисейской депрессии; н. пермь Франции; в. пермь Центральной Шаньси (Китай); пермь Мансфельда, Виргинии; в. триас Швейцарии, Африки, Японии; кейпер—лейас Баварии; рэт Вост. Гренландии, Швеции, Южн. Африки, Японии, Н. Зеландии; н. лейас Германии (Нюрнберг); н. юра Швеции, Польши, Кореи; ср. юра Англии, Сев.-Вост. Китая, Монголии; н. мел С. Америки, Зап. Гренландии, Шпицбергена, Португалии (альб), Сев. Карпат, Патагонии. Указание *Sphenobaiera* для эоцена Чили (Florin, 1940) вызывает сомнение.

Czekanowska Heer, 1876. Тип рода—*Czekanowska rigida* Heer, 1876;

кожистые, клиновидные, повторной дихотомией рассечены под острыми углами на тонкие, до нитевидных, доли, более узкие или почти равные по ширине приосновной части листа. Жилки дихотомизируют в основании и в местах разветвления листа, в конечных долях параллельные, от одной до четырех, обычно одна-две. Низовые листья мелкие, чешуевидные, треугольно-овальные, заостренные на верхушке. Нижняя и верхняя эпидерма сходны; стенки клеток прямые, иногда извилистые. Над жилками клетки узкие, вытянутые, расположены параллельными рядами; между ними полосы клеток более коротких и широких, с устьицами. Устьица округло-овальные открытые, вытянутые вдоль листа; побочные клетки (4—7) несколько утолщены;

боковые стенки побочных клеток, частично нависающих над углублением устьица, извилисты. Кожистые бугорки всегда на побочных клетках и иногда на соседних с устьицами клетках эпидермы. Эпидерма чешуевидных листьев состоит из узких длинных клеток, расположенных рядами, веерообразно расходящимися от основания; устьица редкие (табл. VI, фиг. 2—4). Около 8 видов. Н. триас—н. мел. Н. триас Тунгусского бассейна; в. триас Урала; рэт—лейас Челябинского бассейна; н. юра Южн. Казахстана, Ср. Азии (оз. Иссык-Куль, р. Нарын, бассейн р. Зеравшана); ср. юра Эмбенского и Иркутского бассейнов; бат бассейна р. Каменка (Украина); в. юра Танну-Тувы; в. юра—н. мел Якутии, Амурск. области, н. мел Земли Франца Иосифа, бассейн р. Колымы, Южн. Приморья. Вне СССР: Кейпер—лейас Баварии, рэт Швеции, Польши, Японии; н. лейас Польши; н. юра Швеции, Китая; ср. юра Англии, Сардинии, С.-В. Китая, Китайской Джунгарии; кимеридж Шотландии; н. мел Шпицбергена, Японии. Указание для сеномана Португалии ошибочно.

Phoenicopsis Heer, 1876. Тип рода — *Phoenicopsis angustifolia* Heer, 1876; ср. юра Иркутского бассейна. В ископаемом состоянии известны укороченные побеги с листьями и отдельные листья. Листья расположены пучком на верхушке укороченного побега, покрытого в основании чешуевидными низовыми листьями, черепицеобразно налегающими один на другой. Листья простые, линейные, ланцетно-линейные, на большей части своей длины параллельнокрайние, слегка сужены к закругленной, реже заостренной или иногда зубчатой верхушке и постепенно к основанию; сидячие или неотчетливо черешковые. Жилки тонкие, в основании листа дихотомически разветвленные, далее простые, параллельные, в верхушке слегка сближены. Эпидерма изучена недостаточно; на верхней и нижней сторонах листа более или менее одинакова. Клетки эпидермы вытянутые (в местах жилок) или полигональные, с прямыми или слабо извилистыми стенками, с сосочками или без них. Устьица расположены более или менее беспорядочно на обеих сторонах, с преобладанием на верхней; замыкающие клетки слабо кутинизированы; побочные клетки (4—5) полигональные, с сосочками, значительно утолщены на сторонах, обращенных к устьицу (табл. VII, фиг. 1—3). Около 15 видов. В. триас—в. мел. В. триас Южн. Приморья (Монгугай); рэт—н. юра Челябинского и Серовского районов Вост. Урала; н. юра Кавказа, Ср. Азии

(бассейн рр. Зеравшана и Нарын, оз. Иссык-Куль); ср. юра бассейна р. Илек, Эмбенского и Иркутского бассейнов; юра Сев. Кавказа, Туркмении, Танну-Тувы, Мариинской тайги, Вост. Забайкалья, Кузнецкого бассейна, Читинской области; н. мел Земли Франца Иосифа, о-ва Котельного, Якутии, бассейна р. Колымы, Южн. Приморья; рэт Швеции, Японии; н. юра Китая, Кореи; н.—ср. юра Японии; ср. юра Монголии, С.-В. Китая, Афганистана; юра Китайской Джунгарии; н. мел Шпицбергена; сеноман—турон Гренландии. Указание для в. юры Аляски (мыс Лисбэрн) и юры Америки недопустимы.

Stephanophyllum Florin, 1936. Тип рода — *Desmiophyllum solmsii* Seward, 1919; н. мел Земли Франца Иосифа. В ископаемом состоянии известны неполные пучки листьев и отдельные листья; изучена кутикула. Листья пучкообразно сидящие на укороченных побегах, окруженных в основании одножилковыми недоразвитыми низовыми листьями. Листья цельные, цельнокрайние, почти прямолинейные, на верхушке закругленные, в основании постепенно черешкообразно суженные, с простым листовым следом. Жилки в основании дихотомирующие, выше параллельнокрайние, очень густые. Железки есть, на всем листе и вдоль краев и под жилками. Клетки эпидермы прямостенные. Устьица располагаются на нижней стороне листа полосами между свободными от устьиц продольными участками эпидермы, соответствующими жилкам. Устьица моноциклические или амфициклические (большей частью не вполне дициклические). Замыкающие клетки голосеменного типа (рис. 36). Один вид. Н. мел Земли Франца Иосифа.

Culgoweria Florin, 1936. Тип рода — *Phoenicopsis gunnii* Seward, 1911; кимеридж Шотландии. В ископаемом состоянии известны пучки листьев и отдельные листья; изучена кутикула. Листья собраны пучком на укороченном побеге, окруженном (?) в основании чешуйчатыми низовыми листьями. Листья цельные, длинные, узкие, почти прямолинейные, на верхушке закругленные, к основанию постепенно суженные, в средней части несут около восьми жилок. Клетки эпидермы с прямыми или более или менее извилистыми боковыми стенками, с кутинизированными сосочками, особенно клетки верхней эпидермы; сосочки в зависимости от формы клетки круглые или продолговатые, часто занимающие большую часть поверхности клетки. Устьица почти в одинаковом числе на нижней и верхней сторонах листа, ориентированы по его

длине, расположены продольными единичными рядами, а не полосами, моноцикличные или амфицикличные (в большинстве неполные дицикличные). Побочные клетки (4—6), из ко-

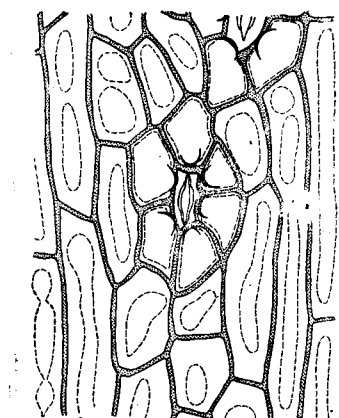


Рис. 36. Устьице *Stephanophyllum solmsii* (Sew.) Florin, $\times 300$. Н. мел, Земля Франца Иосифа (Florin, 1936)

торых две полярные, а остальные боковые, кутиinizированы сильнее остальных клеток эпидермы (рис. 37). Три вида. В. юра—н. мел.

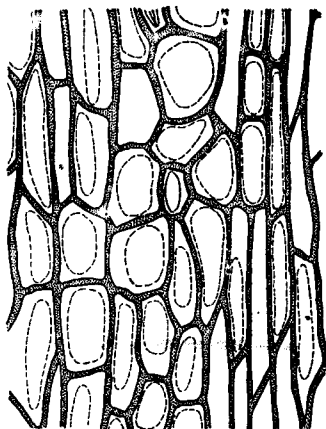


Рис. 37. *Culgoweria gunnii* (Sew.) Florin, $\times 300$. Устьице. В. юра, Сутерланд, Англия, (Florin, 1936)

Кимеридж Шотландии; н. мел Вост. Гренландии и Земли Франца Иосифа.

Windwardia Florin, 1936. Тип рода — *Windwardia crookallii* Florin, 1936; н. мел Земли Франца Иосифа. В ископаемом состоянии известны пучки листьев, отдельные листья; изучена кутикула. Листья собраны пучками на укороченных побегах, окруженных в осно-

вании одножилковыми чешуйчатыми низовыми листьями. Листья почти прямолинейные, цельные, плоские, в верхушке закругленные или срезанные, к основанию постепенно суживающиеся почти черешкообразно, с простым листовым следом. Жилки дихотомически ветвятся и расходятся в нижней части листа, выше — параллельные. Железок нет. Клетки эпидермы с прямыми боковыми стенками. Усть-

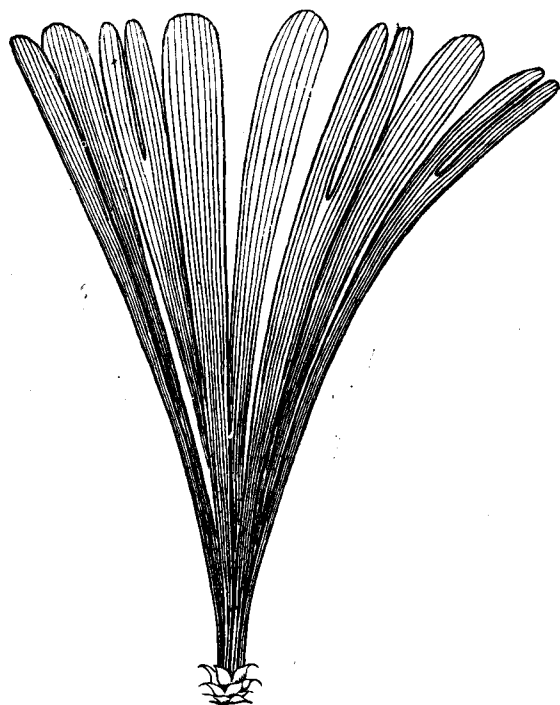
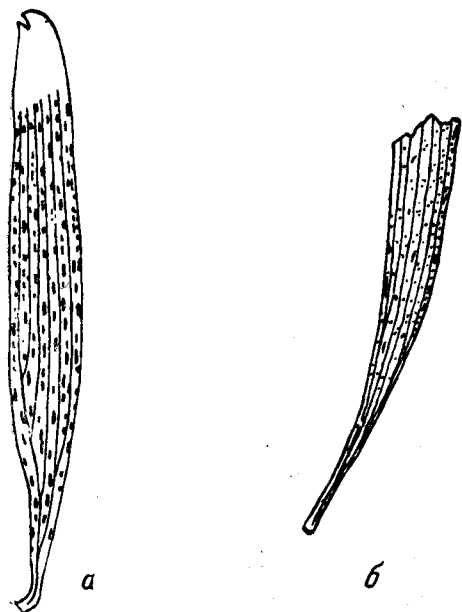


Рис. 38. *Arctobaiera flettii* Florin, $\times 1$. Реконструкция укороченного побега с листьями (Florin, 1936)

ица расположены на обеих сторонах листа: на нижней — тонкими полосами между жилками и вдоль краев листа, на верхней — неправильно проходящими продольными рядами. Устьица моноцикличные или вполне или частично амфицикличные (дицикличные) — см. рис. 35. Один вид. Н. мел Земли Франца Иосифа.

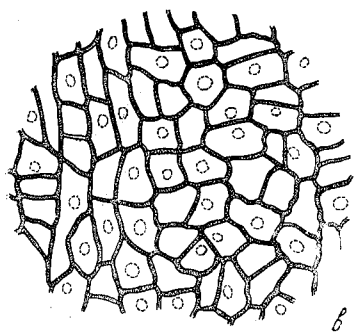
Arctobaiera Florin, 1936. Тип рода — *Arctobaiera flettii* Florin, 1936; н. мел Земли Франца Иосифа. В ископаемом состоянии известны листья, изучена кутикула. Листья собраны пучками на укороченных побегах, в основании окруженных низовыми чешуевидными листьями, линейно-языкообразные, линейно-клиновидные, цельные, закругленные на верхушке или разделенные на две доли; в ос-

новании клинообразно суженные, с простым листовым следом. Жилки в основании листа, повторно дихотомируя, расходятся, выше — почти параллельные. Железок нет. Клетки эпидермы со слабо волнистыми боковыми стенками. Устьица расположены на нижней стороне листьев параллельными полосами



a

b



b

Рис. 39. *Eretmophyllum saighanense* (Sew.) H. Thomas; a — лист, $\times 1$; б — основание листа, $\times 1$; в — эпидерма, $\times 118$. Ср. — в. юра, р. Селета, Казахстан (колл. И. Н. Свешниковой)

между свободными от устьиц продольными участками эпидермы, соответствующими жилкам. Устьица моноциклические или не вполне амфициклические (дициклические) — рис. 38. Один вид. Н. мел Земли Франца Иосифа.

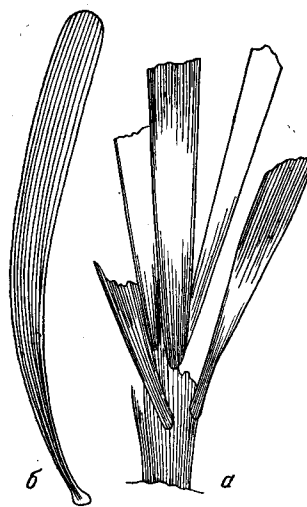
Eretmophyllum H. Thomas, 1913. Тип рода — *Eretmophyllum pubescens* H. Thomas, 1913; ср. юра Англии. В ископаемом состоянии известны листья; изучена кутикула. Листья узколанцетовидные или ланцетно-ли-

нейные, в основании постепенно суженные в черешок, в верхушке закругленные. Жилки редкие, дихотомирующие в основании, выше более или менее параллельные, слегка сходящиеся в верхушке листа; между жилками следы секреторных каналов в виде коротких штрихов. Клетки эпидермы многоугольные или более или менее прямоугольные, удлинённые, с прямыми или слабо извилистыми стенками, с сосочками или без них. Устьица расположены в полосах между жилками на обеих сторонах листа или только на нижней; устьичная щель ориентирована параллельно, косо или перпендикулярно к длине листа; побочные клетки с утолщенными боковыми стенками (рис. 39, табл. VI, фиг. 5). Рэт — в. юра. Рэт — лейас Вост. Урала (Челябинский бассейн); ср. — в. юра Казахстана. Ср. юра Англии, Сардинии; юра Афганистана.

Вне СССР известны листья, описанные как *Hartzia* Harris (1935) из рэта Гренландии.

GINKGOALES БЛИЖЕ НЕУСТАНОВЛЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

Torellia Heeg, 1870. Тип рода — *Torellia rigida* Heeg, 1870; палеогеновые отложения Шпицбергена. В ископаемом состоянии



b

a

Рис. 40. *Torellia rigida* Heeg, $\times 1$: a — участок облиственного побега; б — отдельный лист. Палеоген, Земля Гриннеля (Heeg, 1878)

известны облиственные побеги и отдельные листья; изучена эпидерма. Листья на длинных и коротких побегах; последние с низовыми листьями. Листья кожистые, цельные, линей-

ные, узкоязыковидные, более или менее серповидно изогнутые, в верхушке широко закруглены, к основанию постепенно почти в черешок сужены, в самом основании слегка расширены. Жилки параллельные, дихотомирующие

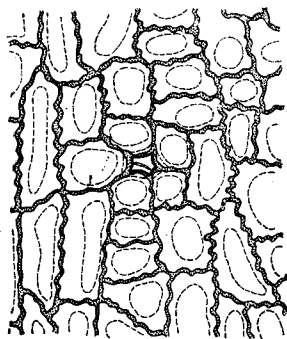


Рис. 41. *Torellia rigida* Heeg, $\times 275$. Устьице. Палеоген, Шпицберген (Florin, 1936)

щие в основании. Устьица на нижней стороне расположены узкими резко ограниченными полосами, разделенными еще более узкими

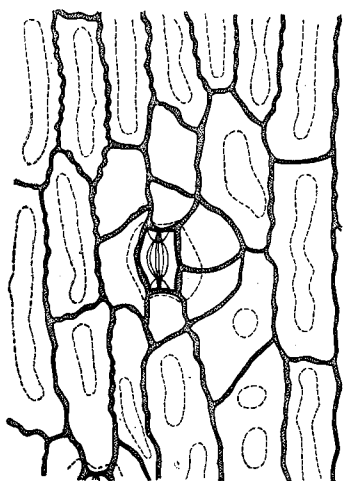


Рис. 42. *Pseudotorellia nordenskiöldii* (Nath.) Florin, $\times 275$. Устьице. Н. мел, Шпицберген (Florin, 1936)

продольными зонами без устьиц. В полосах устьица расположены тесно неправильными рядами и различно направлены, моноцикличные или неполне амфицикличные (дицикличные). Замыкающие клетки погруженные, немного кутинизированы; побочные клетки (4—6) снабжены посредине выпуклостью с сосочками и загнутым над щелью кутикулярным

сосочком. Клетки эпидермы с извилистыми ребристыми боковыми стенками, с кутикулярными сосочками (рис. 40, 41). Один (?) вид. Палеоген Шпицбергена и Земли Гриннеля.

Pseudotorellia Florin, 1936. Тип рода — *Feildenia nordenskiöldii* Nathorst, 1897; н. мел Шпицбергена. В ископаемом состоянии известны листья; изучена эпидерма.

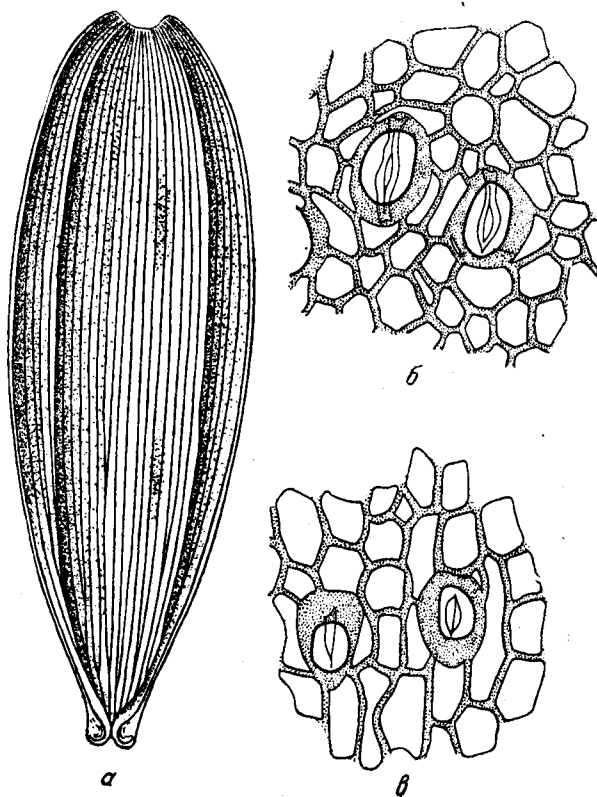


Рис. 43. *Phylladoderma arberi* Zales.: а — реконструкция овального листа, $\times 1/2$; б — эпидерма нижней поверхности листа, $\times 125$; в — эпидерма верхней поверхности листа, $\times 125$. В. пермь, Печорский бассейн (Нейбург, 1960)

Листья кожистые, цельные, от почти линейных до узкоязыковидных, более или менее серповидные, в верхушке широко закругленные, к основанию постепенно почти черешковидно суженные, у самого основания неясно расширенные. Жилки параллельные, дихотомирующие в основании листа. Устьица на нижней стороне, расположены нечетко ограниченными полосами, разделенными более узкими продольными зонами без устьиц. В полосах устьица расположены не тесно короткими продольно направленными рядами или беспорядочно и всегда продольно направлены, моноцикличные или неполне амфицикличные (дицикличные). За-

мыкающие клетки, погруженные, у самой щели более или менее сильно кутинизированы и с сильно кутинизированной боковой стенкой, смежной с боковой побочной клеткой. Побочных клеток 4—6. Клетки эпидермы с очень слабо извилистыми до прямых стенками, часто с более или менее кутинизированными сосочками или бугорками (рис. 42; табл. VI, фиг. 6; табл. VIII, фиг. 1). Девять видов. В. триас—н. мел. В. триас Вост. Урала; ср. юра Самарской Луки, бассейн р. Илек, бассейн р. Эмбы, Мангыстау; бат—келловой бассейна р. Каменки (Украина); в. юра Буреинского бассейна; н. мел (неоком) бассейна р. Лены и Буреинского бассейна, Земли Франца Иосифа; рэт—лейас Вост. Гренландии; вельд Шпицбергена. Сомнительные: н. мел Колымы, юра Аляски (мыс Лисбэрн). Указание для верхнего мела Сахалина (Криштофович и Байковская, 1960) недостоверно.

Phylladoderma Zalesky, 1914. Тип рода — *Phylladoderma arberi* Zalesky, 1914; в. пермь Печорского бассейна. В ископаемом состоянии известны листья, изучена эпидерма. Листья плотные, продолговатые, овальные, вытянуто-овальные, широко ланцетные, обратнояйцевидные, цельнокрайние; основание клиновидно суженное, черешковидное; верхушка более или менее выемчатая. В черешковидной части листа проходит одна жилка, которая перед вступлением в пластинку листа разделяется на две основные ветви, отклоняющиеся к краям листа и дихотомизирующие в нижней части его до семи раз, образуя двустороннесимметричную систему, слегка дугообразных или почти прямых жилок, параллельных краям листа и между собой. Жилки редкие, в верхушке листа сближаются, но не соединяются. У некоторых листьев вдоль края проходит каемка, ограниченная бороздкой, или ребрышком; происхождение ее неясно. Клетки нижней эпидермы в большинстве полигональные, прямостенные, без сосочков. Клетки верхней эпидермы более узкие, вытянутые в длину, неправильно полигональные или прямоугольные, местами между ними наблюдаются секреторные органы лигигенного происхождения. Наружные стенки клеток эпидермы, особенно побочных, сильно

кутинизированы. Устьица моно- или неполо амфициклические, более или менее равномерно распространенные на обеих сторонах листа, в несколько большем количестве на нижней стороне. Устьичная щель прямоугольная, широко овальная или эллиптическая, ориентирована вдоль листа (рис. 43; табл. VIII, фиг. 2). Один вид. В. пермь Печорского бассейна.



Рис. 44. *Trichopitys heteromorpha* Sap.; а — длинный побег с дихотомическими расчлененными листьями и мегастробилами (уменьшено); б — мегастробил с двадцатью семезачатками, $\times 1$. Н. пермь (отэнские слои), Франция (Florin, 1949)

Trichopitys Saporta, 1875. Тип рода — *Trichopitys heteromorpha* Saporta, 1875; н. пермь Южн. Франции. В ископаемом состоянии известны длинные побеги, стерильные и с мегастробилами. Листья расположены спирально на длинных побегах, под острыми или прямыми углами к оси побега, кожистые, суженно-треугольные, клиновидные, неотчетливо черешковые, повторной дихотомией разделены под острыми углами на узкие длинные параллельнокрайние сегменты. Жилкование неясно (вероятно, одна жилка в конечном сегменте). Мегастробилы выходят из пазух листьев, состоят из оси, недостаточно четко обозначенной, несущей две-шесть, редко до 20 ветвей, оканчивающихся каждая одним семезачатком. Семезачатки обращенные, но атропные, слегка уплощенные, лишенные валика, снабжены одним (?) интегументом (рис. 44). Один вид из н. перми Франции. Другие виды из Франции (Сапорта, 1884) и Сибири

(Геер, 1876) недостоверны. Вид *T. vasilkovskyi* из ср. карбона Узбекистана (Сикстель, 1960) существенно отличается от типичного вида и возможно принадлежит новому роду.

ковидные, прямые или серповидно-изогнутые, с наибольшей шириной в средней части, в верхушке закругленные, в нижней части постепенно суживающиеся, почти черешкообразно;

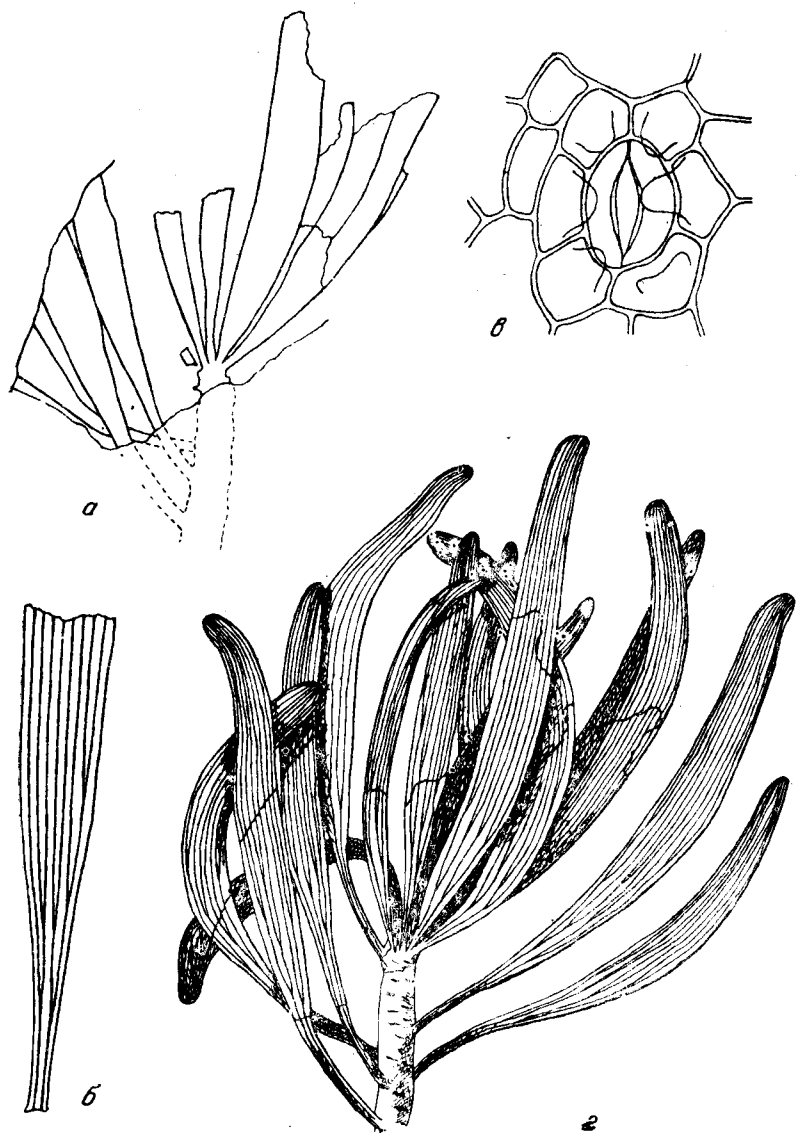


Рис. 45. *Glossophyllum florinii* Kräusel; а — участок побега с листьями, $\times 2/3$; б — нижняя часть листа, $\times 2/3$; в — устьице на нижней поверхности листа; г — реконструкция облиственного побега, $\times 2/3$, ср. кейпер, Австрия (Kräusel, 1943)

Glossophyllum Kräusel, 1943. Тип рода — *Glossophyllum florinii* Kräusel, 1943; ср. кейпер Австрии. В ископаемом состоянии известны верхушки облиственных побегов и отдельные листья; для типичного вида изучена эпидерма. Побеги со спирально расположенными листьями; листья жесткие, кожистые, цельнокрайние, более или менее язы-

ковидные, прямые или серповидно-изогнутые, с наибольшей шириной в средней части, в верхушке закругленные, в нижней части постепенно суживающиеся, почти черешкообразно; в самом основании слегка расширенные. В основании проходят две жилки, в нижней части они дихотомически ветвятся, образуя большое число более или менее параллельных жилок, сближенных в верхушке. Клетки эпидермы с прямыми стенками и округленными кутикулярными сосочками, развитыми в различной степени. Устьица на обеих поверхностях листа. На нижней — больше, образуют узкие более или менее отчетливо ограниченные полосы, разделенные зонами без устьиц; в полосах устьица неравномерно расположены и неправильно ориентированы, однако, часто вытянуты вдоль жилок, одногубые, окружены 1—2 рядами побочных клеток; замыкающие клетки слегка погруженные; побочных клеток четыре-семь, большинство из них с одним кутикулярным сосочком, наклоненным над устьичной щелью. Верхняя поверхность построена сходно, устьиц меньше, их полосы менее отчетливые, они чаще вытянуты в длину по направлению жилок (рис. 45). Один вид достоверный, два недостоверные (со знаком ?). Кейпер — рэт. Ср. кейпер Австрии. Недостоверно — в. триас — рэт Вост. Таймыра (мыс Цветкова). Кейпер — рэт формации Яньчжан Сев. Шаньси (Китай).

Вне СССР известны остатки листьев и древесин, описанные как *Dichophyllum* Elias из в. карбона Канзаса и листьев *Furcifolium* Kräusel из в. юры Болгарии.

ОРГАНОРоды, СБЛИЖАЕМЫЕ С ПОРЯДКОМ GINKGOALES

Rhipidopsis Schmalhausen, 1879. Тип рода — *Rhipidopsis ginkgoides* Schmalh., 1879; в. пермь Урала (р. Оранец в бассейне р. Печоры). В ископаемом состоянии известны листья. Листья округлые или овальные, снабженные более или менее длинным черешком,

достигавшие большой величины, дланевидно рассеченные на клиновидные, веерообразно расположенные доли; последние цельные или с лопастинонадрезанными верхушками, боковые доли обычно меньше средних. Жилки радиально расходящиеся, повторно дихотомизирующие (рис. 46; табл. VII, фиг. 5). Несколько видов. Карбон(?) — н. триас. Пермь Урала, Сибири; н. триас Кузбасса. Вне СССР: в. пермь Китая (Центральная Шаньси), Гондваны (Индия); пермо-карбон Ю. Америки (Аргентина).

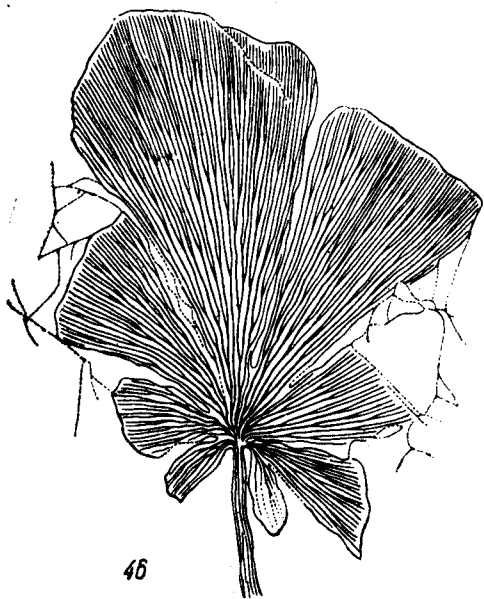


Рис. 46. *Rhipidopsis ginkgoides* Schmalh., $\times 1$. Лист. В. пермь, Урал (Залесский, 1930)

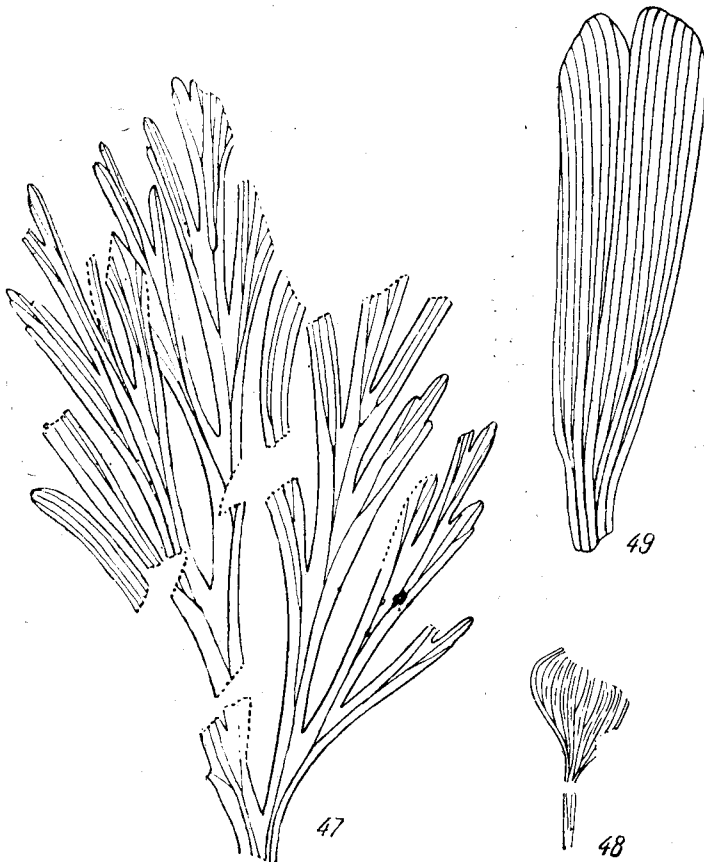


Рис. 47. *Ginkgophyllum vsevolodii* Zaless., $\times 1$. Лист. Ср.—в. карбон (балахонская свита, алыкаевские горизонты) Кузбасс (Нейбург, 1948). Рис. 48. *Euryspatha rarinerovis* Ргуп., $\times 1$. Лист. Юра—н. мел, Буреинский бассейн (Принада, 1956) Рис. 49. *Meristophyllum sojanaeanum* Zaless. Лист, $\times 2$. В. пермь, Урал (Залесский, 1937)

Ginkgophyllum Saporta, 1875. Тип рода — *Ginkgophyllum grasseti* Saporta, 1875; пермь Франции. В ископаемом состоянии известны облиственные побеги и отдельные листья. Листья прикрепляются к побегу в чередующемся порядке, низбегающие, клиновидные, узкотреугольные или веерообразные, повторно разделенные на клиновидные лопасти сегменты, в основании оттянутые в более или менее длинный черешок. Жилки многократно повторно дихотомизирующие и расходящиеся в сегменты и лопасти (рис. 47; табл. VII, фиг. 4). Несколько видов. Ср. карбон—пермь Кузнецкого бассейна. Пермь Франции.

суживающиеся, длинночерешковые. Жилкование веерообразное; жилки редкие, тонкие, дугообразные, дихотомически разветвленные в основании листа, далее параллельно крайние и сильно сближенные у верхушки. Между основными жилками наблюдаются промежуточные, иногда дихотомизирующие, прослеживающиеся не до самой верхушки листа (рис. 48). Один вид. Юра—н. мел Буреинского бассейна.

Meristophyllum Zalessky, 1937. Тип рода — *Meristophyllum sojanaeanum* Zaless., 1937; в. пермь Урала (р. Сояны в бассейне р. Кулой). В ископаемом состоянии

известны листья. Листья клиновидные, постепенно суживающиеся к основанию, с широкозакругленной цельной или надрезанной на две части верхушкой. Жилки веерообразно рас-

ходящиеся от основания, повторно вильчато-делящиеся, выходят окончаниями только в верхний край листа (рис. 49). Два вида. В. пермь Урала.

ЛИТЕРАТУРА

Аксарин А. В., 1955. Устьбалайский комплекс. Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. т. II, стр. 158—178, под ред. Л. Л. Халфина. Госгеолтехиздат.

Беленький Г. А. и Сикстель Т. А., 1952. Находка гинкговых в верхнетретичных отложениях Приташкентских Чулей. ДАН Уз. ССР, т. 5, стр. 14—17.

Василевская Н. Д., 1959. Голосеменные растения из угленосных отложений Сангарского района (Ленский угленосный бассейн). Сб. статей по палеонт. и биостр., вып. 15, изд. ин-та геол. Арктики.—1960. Гинкговые из нижнемеловых отложений низовьев р. Лены (Булунский район Ленского угленосного бассейна). Палеонт. и биостр. Сов. Арктики. Тр. ин-та геол. Арктики, т. 111. Вахрамеев В. А., 1958. Стратиграфия и ископаемая флора юрских и меловых отложений Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба. Регион. стратиграфия СССР, т. 3, М. Вахрамеев В. А. и Долуденко М. П., 1961. Верхнемеловая и нижнемеловая флора Буренского бассейна и ее значение для стратиграфии. Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 54.

Делле Г. В., 1959. Гинкговые (Ginkgoales) из юрских отложений Ткварчельского угленосного бассейна в Закавказье. Бот. журн., т. 44, № 1, стр. 87—91.

Залесский М. Д., 1914. Гондванская флора бассейна р. Печоры. Зап. Уральск. Общ. Любит. Естеств., т. XXXIII, стр. 55—85.—1937. Sur la distinction de l'étage Bardien dans le permien de l'Oural et sur sa flore fossile (о выделении бардинского яруса в пермских отложениях Урала и о его ископаемой флоре). Пробл. палеонт., т. II—III, стр. 37—101.—1939. Végétaux permien du bardien de l'Oural (Пермские растения бардинского яруса Урала). Пробл. палеонт., т. V, стр. 329—374.

Криштофович А. Н., 1910. Юрские растения Уссурийского края. Тр. Геол. Ком., нов. серия, вып. 56.—1927. Отпечатки юрской флоры из Марининской тайги. Изв. Геол. Ком., т. XVI, № 6, стр. 559—560.—1938. Название *Ginkgo* в научной литературе. Бот. журн., т. 23, № 3, стр. 231—233.—1941. Палеоботаника. Госгеолиздат.—1946. Происхождение и развитие мезозойской флоры. Тр. юбилейн. сессии, секция геол.-почв. наук. Изд. Ленингр. гос. ун-та, стр. 95—115.—1957. Палеоботаника. Гостоптехиздат, Л. Криштофович А. Н. и Принада В. Д., 1938. О рэто-лейасовой флоре Челябинского буроугольного бассейна Восточного Урала. Тр. Всес. Геол.-разв. объедин. НКТП СССР, вып. 346.—1934. Определитель мезозойской флоры СССР. ОНТИ—НКТП—СССР, Криштофович А. Н. и Байковская Т. Н., 1960. Меловая флора Сахалина. Изд. АН СССР.

Лебедев И. В., 1955. Терсюкский комплекс. Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири, т. II, стр. 178—180. Госгеолтехиздат. Любер А. А., 1955. Атлас спор и пыльцы палеозойских отложений Казахстана. Изд. АН Каз. ССР.

Нейбург М. Ф., 1936. К стратиграфии и возрасту угленосных отложений Танну-Тувинской народной республики. Тр. Геол. ин-та АН СССР, т. V, стр. 129—160.—1948. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. Палеонтология СССР, т. XII, часть 3, вып. 2.—

1960. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. I, Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 43.

Принада В. Д., 1927. О растительных остатках мезозойских отложений Самарской Луки. Изв. Геол. Ком., т. XVI, № 8, стр. 965—978.—1928. О строении кутикулы у листьев *Phoenicopsis*. Изв. Геол. Ком., т. XVI, стр. 411—418.—1931. Материалы к познанию мезозойской флоры Средней Азии. Тр. Гл. Геол.-разв. упр. ВСНХ СССР, вып. 122.—1934. Юрские растения из бассейна р. Нарын в Средней Азии. Тр. Кирг. компл. экспед. АН СССР, т. I, стр. 215—231.—1933. Юрские растения Ткварчельского угленосного бассейна в Закавказье. Тр. Всесоюзн. Геол.-разв. объедин. НКТП СССР, вып. 261.—1938. Материалы к познанию мезозойской флоры бассейна р. Колымы. Мат. по изуч. Колымско-Индибирского края, серия 2, вып. 13.—1944. О мезозойской флоре Сибири. Мат. по геол. и полезн. ископ. Вост. Сибири, вып. XIX.—1951. Мезозойская флора Восточной Сибири и Забайкалья. Атлас. Тр. Иркутск. Гос. ун-та им. А. А. Жданова.

Самылина В. А., 1956. Эпидермальное строение листьев рода *Sphenobaiera*. ДАН СССР, т. 106, № 3, стр. 537—539. Сикстель Т. А., 1956. Материалы по палеонтологии. Новые семейства и роды ВСЕГЕИ, нов. серия, вып. 12 (Палеонтология), стр. 251—253.—1960. Новый среднекарбонный трихолитис Узбекистана. Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР, ч. I. ВСЕГЕИ, Госгеолтехиздат, Серебродольская И. Н., 1960. Новый раннетриасовый сибирский рипидонсис. Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. ВСЕГЕИ. Госгеолтехиздат.

Тахтаджян А. Л., 1950. Филогенетические основы системы высших растений. Бот. журн., т. XXXV, № 2.—1956. Высшие растения. От псилофитов до хвойных. Изд. АН СССР. Туртуанова-Кетова А. И., 1930. Юрская флора хребта Каратау. Тр. Геол. музея АН СССР, т. V, стр. 131—172.—1931. Материалы к познанию юрской флоры бассейна оз. Иссык-Куль в Киргизской АССР. Тр. Геол. музея АН СССР, т. VIII, стр. 311—356.—1936. Материалы к стратиграфии Чак-Пакского каменноугольного района в Южном Казахстане. Тр. Геол. ин-та, т. V, стр. 85—116.—1950. Некоторые юрские семена и цветки голоосеменных из Средней Азии и Южного Казахстана. Вопросы палеонтологии, т. I, изд. ЛГУ.—1944. Материалы к вопросу о стратиграфии и возрасте угольного месторождения Мангыстау Казахской ССР. Уч. зап. ЛГУ, серия геол.-почв. наук, вып. II, № 70, стр. 67—90.

Хахлов В. А., 1923. Юрская группа *Ginkgoales* Иркутского угленосного бассейна. Изв. Томск. технол. ин-та, т. 44, стр. 1—20.

Шапаренко К. К., 1936. Ближайшие предки *Ginkgo biloba* L., Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия I, вып. 2. Шведов Н. А., 1958. Некоторые представители триасовой флоры Восточного Таймыра. Сб. статей по палеонт. и биостр., вып. 7, изд. ин-та геол. Арктики.

Andrews H. N., 1941. *Dichophyllum moorei* and certain associated seeds. Ann. Mo. Bot. Gar., 28, pp. 375—384. Arnold Ch. A., 1947. An introduction to paleobotany. N.-York a. London.

Baxter R. W., Hartman Emily L., 1954. The coal-age flora of Kansas. A fossil coniferophyte wood. Phytomorphology, 4, N 3, 4, pp. 316—325. Black V. A.,

1929. Drifted plant-beds of the upper estuarine series of Yorkshire. Quart. Journ. Geol. Soc. London, v. LXXXV, N 340, pt. 4, pp. 389—439. Bock W., 1952. New Eastern Triassic Ginkgos. Bull. Wagner Free Inst. Sci., 27 (1), pp. 9—16. Braun C. F. W. in Munster, 1843. Beiträge zur Petrefaktenkunde. Bd. VI. Brongniart A., 1828. Histoire de végétaux fossiles.

Darrah W. C., 1939. Text-book of Paleobotany. Dorf E., 1958. The geological distribution of the Ginkgo family. Bull. Wagner Free Inst. Sci., v. 33, N. I. Dunker W., 1846. Monographie der Norddeutschen Wealdenbildung.

Emberger L., 1944. Les plantes fossiles dans rapports avec végétaux vivants, pp. 359—367. Ginkgoales.—1949. La position systématique de *Ginkgo biloba*. Comptes Rendus, T. 229, N 20, pp. 960—963.—1954. Sur les Ginkgoales et quelques rapprochements avec d'autres groupes systématiques, Svensk Bot. Tidskrift, Bd. 48, H. 2, pp. 361—367. Engler A., 1824, Syllabus der Pflanzenfamilien. Engler A., und Prantl K., 1889. Die natürlichen Pflanzenfamilien. II Teil.—1897. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Nachtrag zu Teil II—IV. s. 19.

Florin R., 1935. The anatomy of the leaves and dwarfshoots in Mesozoic Ginkgohyta. Proc. Zesde Intern. Bot. Congr., vol. II, pp. 235—237.—1936a. Die fossilen Ginkgophyten von Franz—Joseph. Land nebst Erörterungen über vermeintliche Cordaitales mesozoischen Alters I. Spezieller Teil. Palaeontographica, Bd. LXXXI, Abt. B, ss. 71—173.—1936b. Die fossilen Ginkgophyten von Franz—Joseph—Land nebst Erörterungen über vermeintliche Cordaitales mesozoischen Alters. II. Allgemeiner Teil. Palaeontographica, Bd. LXXXII, Abt. B., Lief. 1—4. ss. 1—72.—1940. On the occurrence of the genus *Sphenobaiera* (Ginkgoales) in the tertiary of South Chile. Revista Universitaria, v. XXV, N 3.—1949. The morphology of *Trichoptilus heteromorpha* Saporta, a seed-plant of palaeozoic age, and the evolution of the female flowers in the Ginkgoinae. Acta Horti Bergiani, Bd. XV, N 5, pp. 79—109.

Gardner J. S., 1883—1886. A monograph of the British eocene flora. Vol. II, Gymnospermae. Göppert H. R., 1836. Systema filicum fossilium. Gothan W., 1914. Die unter—liassische (rhätische) Flora der Umgegend von Nürnberg. Abhandl. d. Naturhist. Gesellsch. Nürnberg, Bd. XIX. Gothan W., Weyland H., 1954. Lehrbuch der Paläobotanik, Gouan A., 1812. Description du *Ginkgo biloba*, dit noyer du Japon. Montpellier. Grand'Eury C., 1877. Flore carbonifère du Département de la Loire et du Centre de la France. Mem. Acad. Sci. Inst. Nat. Fr., t. XXIV, N I, pp. 1—345.

Harris T. M., 1926. The Rhaetic flora of Scoresby Sound, East Greenland. Meddelelser om Grønland. LXVIII, pp. 99—109.—1931. Rhaetic floras. Biol. reviews, vol. VI, N. 2, p. 149.—1935. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Meddelelser om Grønland. Bd. 112, N I, pp. 3—50.—1951. The fructification on *Czekanowskia* and its allies. Philos. Transact. Roy. Soc. London., Ser. B, Biol. Sci., N. 628, vol. 235, pp. 483—508. Heer O., 1868. Die fossile flora der Polarländer. Flora fossilis arctica. Bd. I.—1870. Die miocene Flora und Fauna Spitzbergens. Kongl. Svenska Vet.—Akad. Handl., Bd. 8, N. 7.—1874. Die Kreide—Flora der arctischen Zone. Kongl. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 12, N. 6.—1876a. Beiträge zur fossilen Flora Spitzbergens. Kongl. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 14, No. 5.—1876b. Beiträge zur Jura—Flora Ostsibiriens und des Amurlandes. Mém. l'Acad. Imp. Sci. St.—Pet., t. XXII, N. 12.—1877. Flora fossilis Helvetiae. Die vorweltliche Flora der Schweiz.—1878a. Die Miocene Flora des Grinnell—Lands. Flora Foss. Arctica, vol. V.—1878b. Beiträge zur fossilen Flora Sibiriens und des Amurlandes. Mém. Akad. Imp.

Sci. St.—Pet. VII. Ser., Bd. XXV, No. 6.—1881. Zur Geschichte der Ginkgo—artigen Bäume. Engler's Bot. Jahrb., Bd. I, ss. 1—13. Hikita S., 1950. On the new localities and habitat of *Ginkgo biloba* L. in Pliocene Japan. Min. and Geol. 2, p. 231. Hirasé S., 1897. Untersuchungen über das Verhalten des Pollens von *Ginkgo biloba*, Bot. Cent., Bd. XLIX, ss. 33.—1898. Etudes sur la fécondation et l'embryogenie du *Ginkgo biloba*. Journ. College Sci. Imp. Univ. Tokyo, vol. XII, pp. 103—149.

Jeffrey E. C., 1914. Spore conditions in Hibrids and the mutation hypothesis of de vries. Bot. Gaz., vol. LVII, pp. 322—336. Johansson N., 1922. Die rätische Flora der Kohlengruben bei Stabbarp und Scromerga in Schonen.

Kaempfer E., 1712. Amoenitates Exoticae. Lemgoviae. Knowlton F. N., 1914. The jurassic flora from Cape Lisburne Alaska. U. S. Geol. Surv., Prof. Paper 85—D, pp. 39—55. Kräusel R., 1917. Über die Variation der Blattform von *Ginkgo biloba* L. und ihre Bedeutung für die Paläobotanik. Centralblatt f. Mineral., Geol. u. Paläont. No. 3, ss. 63—68.—1926. Fossile Ginkgoaceae und Verwandte in A. Engler und K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien Bd. 13, ss. 109—112.—1943a. Die Ginkgophyten der Trias von Lunz in Nieder—Österreich und von Neue Welt bei Basel. Palaeontographica, Bd. LXXXVII, Abt. B., Lief. 2—6, ss. 59—93.—1943b. *Furcifolium longifolium* (Seward) n. comb., eine Ginkgophyte aus dem Solenhofener Jura. Senckenbergiana, T. 26.

Lawrence G. H. M., 1951. Taxonomy of vascular plants. Leuthardt, 1901. Beiträge zur Kenntnis der Flora und Fauna der Lettenkohe von Neuwelt bei Basel. Eclogae geologicae Helvetiae, Juillet, vol. VII, N 2, ss. 125—128. Lindley et Hutton, 1831—1833. Fossil flora. Linnaeus C. A., 1771. Mantissa plantarum. Holmiae. Lundblad B., 1957. On the presence of the genus *Pseudotorellia* (Ginkgophyta) in the rhaetic of N. W. Skania. Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar, Bd. 79, Hf. 4, pp. 759—765. Lundblad B., 1959. Studies in the Rhaeto—Liassic Floras of Sweden. II: I Ginkgophyta from the Mining District of N. W. Scania. Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl. Fjärde Ser. 6 (2), pp. 1—38. Lundqvist G., 1918. Variationstypen von *Baiera minuta* Nathorst. Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar, Bd. 40, Hf. 5, No 327.

Massalongo A. et Scarabelli G., 1859. Flora senogalliese. Menendez C. A., 1951. La flora mesozoica de la formacion Liantenes. Revista del Instituto nacional de invest. de las ciencias naturales. Ciencias Botánicas. v. 2, No. 3. Menta K. R. et Sud J. D. 1953. On some Ginkgoalean leaf impressions from the Rajmahal Hills. Palaeobotanist, vol. 2, pp. 51—54. Moore R. S., Elias M. K. et Newell N. D., 1936. A «Permian» flora from the Pennsylvanian rocks of Kansas. J. Geology, 44, pp. 1—31.

Nathorst A. G., 1897. Zur mesozoischen Flora Spitzbergens. Kongl. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. 30, No. I.—1899. Fossil plants from Franz Joseph Land. The norwegian North Polar Expedition 1893—1896.—1906. Om några Ginkgoväxter från Kolgrufvorna vid Stabbarp i Skåne. Lunds. Unev. Årsskrift. N. F. Afdeln 2, Bd. 2, No. 8.—1919. *Ginkgo adiantoides* (Unger) Heer im Tertiär Spitzbergens nebst einer kurzen Übersicht der übrigen fossilen Ginkgophyten desselben Landes. Geol. Fören Forhandl., Bd. 41, Hf. 3, ss. 234—248.

Oishi S., 1930. On the cuticles of some fossil Ginkgoacean leaves. Proceed. Imp. Acad., v. VI, No. 3, pp. 109—111.—1933. A study on the cuticles of some mesozoic gymnospermous plants from China and Man-

churia. Sci. reports Tôhoku Imp. Univ., Sendai, Japan. Second ser., Vol. XII, No. 2, pp. 239—252.

Pilger R., 1926. Ginkgoaceae. In A. Engler und Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2 Aufl. Bd. 13, ss. 98—109. Potonie H., 1921. Lehrbuch der Paläobotanik. S. 296—Ginkgophyta. Preslin Sternberg C., 1838. Versuch einer geognostischbotanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Fasc. II.

Renault E. et Zeiller R., 1888—1890. Etudes sur le terrain houiller de Commeny. Flore fossile. Text et atlas. Paris. Russo A., 1955. Il potere germinale nella cellula del soma confermato da *Ginkgo biloba* L. Boll. Accad. Gioenia Sci. Nat. Catania 3 (1), 34—42. Sah S. C. D., 1952. Occurrence of Ginkgoales in the Rajmahal Series of Bihar. Currens Science, India, 21 (5), pp. 129—130. — 1953. On some species of *Ginkgoites* from the Jurassic of Rajmahal Hills, Bihar. The Palaeobotanist 2, pp. 55—58.

Saporta, 1875. Sur la découverte de deux types nouveaux de Conifères dans les schistes permien de Lodève (Hérault). Comptes Rendus, t. LXXX, pp. 1017—1020. — 1884. Plantes jurassiques. Paléontologie française. 2 ser., t. III. Sahni B., 1933. On some abnormal leaves of *Ginkgo*. Journ. Indian Bot. Soc., vol. XII, No. 1, pp. 50—55. Schenk A., 1867. Die fossile Flora der Grenzschichten des Keupers und Lias Franksens. Schimper W. Ph. und Schenk A., 1890. Handbuch der Palaeontologie. II Abt. Palaeophytologie. Schmalhausen I., 1879. Beiträge zur Jura—Flora Russlands, Mem. Akad. Sci., St.—Pet., VII, Ser. XXVII, No. 4,

ss. 1—96. Seward A. C., 1900. Catalogue of the mesozoic plants. The jurassic flora. I.—1911. The jurassic flora of Sutherland. Transact. Royal Soc. Edinburgh, vol. XLVII, pt. IV, pp. 643—709.—1919. Fossil plants, vol. IV.—1926. The cretaceous plant—bearing rocks of Western Greenland. Philos. Transact. Royal Society London, Ser. B., vol. 215, p. 57. Seward A. C. and Gowan J., 1900. The Maidenhair tree (*Ginkgo biloba* L.), Annals of Botany, vol. XIV, No. LIII. Smith J. E., 1797. Characters of a new genus of plants named *Salisburya*. Transact. Linn. Soc., vol. III, pp. 330—332. Sprecher A., 1907. Le *Ginkgo biloba* L. Genève. Sze H. C., 1956. Older mesozoic plants from the Yenchang formation, Northern Shensi. Palaeont. Sinica, N. S. A., No. 5.

Takahashi E., 1954. *Czekanowskia rigida* Heer from the Jehol series, Manchuria. Journ. Geol. Soc. Japan, 60 (701), pp. 96. Thomas H. H., 1913. On some new and rare jurassic plants from York-shire: — *Eretmophyllum*, a new type of Ginkgoalia leaf. Proceed. Camb. Philos. Soc., vol. XVII, pt. III, pp. 256—262.

Unger F., 1950. Genera et species plantarum fossilium. Vindovonae.

Wettstein R., 1933. Handbuch der systematischen Botanik. 4 Aufl., Bd. I.

Yokoyama M., 1889. Jurassic plants from Kaga, Hida and Echizen. Journ. Coll. Sci., Imp. Univ. Tôkyo, vol. III, art. I, pp. 1—66.

Zimmermann W., 1959. Die Phylogenie der Pflanzen. Stuttgart.

ПОРЯДОК 3. CONIFERALES

ОБЩАЯ ЧАСТЬ¹

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Изучение ископаемых остатков хвойных началось с зарождения палеоботаники как научной дисциплины. Еще в трудах Шлотгейма (Schlotheim, 1804) и Штернберга (Sternberg, 1820—1838) и др., посвященных ископаемой флоре Европы, описывались и хвойные как одна из составных частей растительности прошлого. Однако в работе Штернберга *Walchia* приводилась среди плауновых, ряд других хвойных относился к аномальным папоротникам, а роды *Thuites* и *Conites* — даже к двудольным. Лишь в редких случаях палеоботаники того времени ограничивали свои исследования одной какой-либо систематической группой. Такими ранними специальными работами по хвойным были труды двух выдающихся ботаников прошлого — Эндлихера (Endlicher, 1847) и Гепперта (Göerpert, 1850), из которых первый занимался систематикой современных растений, а второй

был профессиональным палеоботаником. Гепперт описал 212 видов хвойных различного возраста, расположив их согласно системе современных представителей. Он указал их географическое распространение и стратиграфическое положение в пределах от каменноугольного периода до современности.

В истории изучения вымерших хвойных сыграли большую роль труды палеоботаников — Шенка (Schenk), Фейстмантеля (Feistmantel), Зольмс-Лаубаха (Solms-Laubach), Натгорста (Nathorst), Шимпера (Schimper) и др. Капитальная работа по палеоботанике Шимпера (Schimper, 1869—1874) явилась ценным справочником для хвойных, в котором приведены описания всех известных к тому времени родов этой группы. В отношении географии и экологии вымерших хвойных особое значение имели работы французского палеоботаника-эволюциониста Г. Сапорта (Saporta, 1872—1891). Этот автор в отличие от большинства своих современников, освещая группы растений, и в частности хвойные, устанавливает связь между обликом и строением хвойных прошлого и средой их обитания.

Описывая ископаемые хвойные под родовыми названиями современных форм, палеоботаники испытывали значительные затруднения вследствие того, что эти растения обычно

¹ Составила А. И. Турутанова-Кетова с участием А. Л. Тахтаджяна (стробилы), А. А. Яценко-Хмельевского и И. А. Шилкиной (древесины), В. В. Зауер (пыльца) и И. Н. Свешниковой (эпидермальное строение листьев).

не укладывались в границы известных таксонов. Остатки хвойных, не укладывающиеся в систему современных родов, описывались под формальными родовыми названиями, основанными на характерных признаках вегетативных или репродуктивных органов. Так, например, название *Brachyphyllum* связано с формой, имеющей короткие чешуевидные листья. В других случаях, усматривая хотя бы отдаленное сходство с ныне живущими, авторы к названию современного рода прибавляли окончание *opsis* (например, *Cephalotaxopsis*), *-ites* (например, *Araucarites*), *-cladus* (например, *Pityocladus*) или *-phyllum* (например, *Pityophyllum*).

Если работы первой половины XIX в. имели характер чисто описательных, в которых приводились формальные сведения об ископаемых остатках хвойных, то к концу XIX в. и началу XX в. палеоботанический материал подвергается новому, более углубленному и, по возможности, всестороннему анализу. Большое значение для углубленного изучения ископаемых хвойных имел монументальный труд английского палеоботаника Сьюарда, в четвертом томе которого детально описаны все известные к тому времени остатки вымерших хвойных (Seward, 1919).

Затруднения, испытываемые палеоботаниками при исследовании изолированных остатков — листьев (хвои) и облиственных побегов, шишек, семян, пыльцы и древесины, побудили к поискам новых путей, к восстановлению связи между разрозненными частями хвойных. Уже в первой четверти XX в. появляется все больше работ, освещающих результаты микроскопического исследования строения эпидермы и устьичного аппарата, дающие ценные результаты. Многочисленные работы Флорина (Florin) и др. имеют большое значение для познания хвойных. Они не только освещают вопросы филогенетических связей, но значительно продвигают и уточняют сведения о происхождении отдельных семейств, их составе, положении в системе и последовательности развития. Такое же значение имеет работа Харриса (Harris), посвященная исследованию мезозойских хвойных Гренландии и Англии. Можно указать и на работы этого направления русских палеоботаников М. И. Брик и И. Н. Свешниковой.

Большой вклад в познание ископаемых древесин хвойных на территории России был сделан К. Е. Мерклиным (1855). Позднее исследования древесин СССР проводились А. В. Ярмоленко. Много работ было посвящено анатомическому исследованию ископаемых древесин Западной Европы и Северной Америки.

В 1949 г. в монографии по древесинам Крейзелъ (Kräusel, 1949) дает новую систему для ископаемых древесин хвойных на основании изучения фактического материала как по современным, так и ископаемым формам.

Общий успех в развитии новых методов исследования сказался, естественно, и на изучении пыльцевых зерен хвойных. Особое значение получило изучение ископаемых семян хвойных наряду с остатками репродуктивных органов других растительных групп. Укажем на работы П. А. Никитина и П. И. Дорофеева — в СССР, Ф. Кирхгеймера в Германии, В. Шафера (Schafer) в Польше и Мики (Miki) в Японии.

Успех изучения любой группы растений зависит в значительной степени от наличия хороших справочников и руководств по современным представителям, к которым в процессе обработки ископаемых приходится постоянно обращаться. Подобными руководствами являются сводные работы: Пильгера (Pilger, 1926), Даллимора и Джексона (Dallimore and Jackson, 1954), Флорина (Florin, 1931), Бейсснера (Beissner, 1930), Чемберлена (Chamberlain, 1935), Госсена (Gausson, 1950—1952) и др.

Накопленный за многие годы палеоботанический материал по хвойным позволил исследователям более углубленно подойти к вопросам систематического положения отдельных родов, семейств, дать монографические описания их, выявить детали строения, происхождения, развития (Bock, 1954; Burlingame, 1915; Harris, 1943; Hirmer und Hörhammer, 1934; Nathorst, 1908, 1911; Jeffrey, 1907, 1908, 1922 и др.).

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И МОРФОЛОГИЯ

ВНЕШНИЙ ВИД И ВЕТВЛЕНИЕ

Хвойные являются деревьями, редко кустарниками (немногие виды можжевельника). Некоторые из них достигают гигантских размеров. Наиболее крупные экземпляры *Sequoia sempervirens* E n d l. имеют более 100 метров в высоту, а диаметр ствола до 6 м. Ветвление у хвойных моноподиальное. У многих из них благодаря сохранению верхушечного побега молодое дерево имеет правильную симметричную форму, которая особенно хорошо выражена у ели (*Picea*) и у араукарии (*Araucaria*). У таких растений ветви располагаются сжатыми спиралями, приближающимися к мутовкам, причем ежегодно образуется лишь

одно кольцо ветвей, что дает возможность легко определить возраст деревьев. Члены последовательных ложных мутовок постепенно укорачиваются по направлению кверху, что придает дереву характерную пирамидальную форму. Боковые же ветви второго и следующих порядков располагаются билатерально, делаясь иногда совершенно плоскими, что придает дереву ярусный характер. У старых деревьев обычно образуется широкая раскидистая крона, состоящая уже не из одной, а из нескольких главных ветвей, что заметно, например, у старых сосен.

У большинства родов хвойных имеются только обыкновенные длинные побеги (ауксбласты). Но у ряда родов, кроме длинных побегов, имеются еще ограниченные в росте укороченные побеги (брахибласты). У сосны, например, пучок обычных зеленых листьев сидит у верхушки укороченного побега, который опадает вместе с листьями. Длинные же побеги сосны несут только чешуевидные листья, в пазухах которых возникают укороченные побеги. У *Cedrus*, *Larix* и *Pseudolarix* имеется такая же дифференциация, но длинные побеги несут у них также зеленые листья. У *Taxodium*, *Metasequoia* и *Glyptostrobus* все побеги — как длинные, так и укороченные — несут зеленые листья.

СТЕБЕЛЬ

В общих чертах анатомическое строение стеблей хвойных относительно довольно однообразно. Оно более всего напоминает строение стебля *Ginkgo* и кордаитовых. Поперечный разрез через стебель хвойного показывает относительно тонкую кору, массивный древесинный цилиндр, а в центре едва выраженную сердцевину. Проводящая система у всех хвойных представляет типичную эндархную эвстелу, но во многих случаях сохраняются следы мезархной ксилемы. Древесина хвойных по объему состоит на 90—95% из трахеид, длина которых чрезвычайно варьирует. В ископаемом состоянии древесина очень хорошо сохраняется, и зачастую остатки ее являются одними из немногих критериев для определения возраста включающих их осадочных толщ. Это обстоятельство позволяет нам далее привести более или менее подробные данные о строении ископаемых остатков древесин.

Для стволов современных и ископаемых хвойных характерно присутствие кольца камбия, действующего в течение многих лет и образующего сплошной, всегда более или менее значительный массив древесины. Деятель-

ность камбия у всех современных хвойных отличается периодичностью, т. е. продолжается в теплое (или влажное) время года и приостанавливается в холодное (или сухое). Слой, образовавшийся в течение одного сезона деятельности камбия, носит обычно название годичного (или годового) слоя или же слоя прироста. Названия эти, впрочем, не являются синонимами, так как слой прироста называют любой слой, образованный действующим без перерыва камбием, независимо от времени образования.

Среди вымерших хвойных встречались как растения с периодически действующим камбием (и, следовательно, с годичной слоистостью в древесине), так и растения, для которых более характерен постоянно действующий камбий (т. е. с древесиной, не расчлененной на отдельные годичные слои). Признак — наличие годичных слоев — в диагностике ископаемых хвойных является весьма существенным, тем более, что имеется довольно тесная корреляция между его выраженностью и временем существования тех или иных видов хвойных. У палеозойских хвойных годичная сезонность в древесине иногда отсутствует, в то время как она почти всегда хорошо заметна у хвойных, обнаруживаемых в более поздних отложениях.

Как известно, выраженность слоев прироста связана с тем, что последние элементы, отлагаемые камбием в конце сезона его деятельности (в условиях умеренных широт в конце лета или в начале осени), отличаются меньшими размерами на поперечном сечении, более толстыми стенками и узкой полостью. Кроме того, они в большей части более или менее значительно уплощены. Эта часть слоя прироста носит название поздней (или — в климатических условиях умеренных широт — летней) древесины. Напротив, древесина, которая начинает откладываться в начале очередного сезона деятельности камбия (в наших условиях весной) и которая, следовательно, непосредственно прилегает к последним элементам поздней древесины прошлого года, характеризуется крупными размерами элементов, их тонкостенностью, большой полостью и полигональными очертаниями на поперечном сечении («ранняя» или «весенняя древесина»). Переход от ранней древесины к поздней в пределах одного и того же слоя прироста часто бывает более или менее постепенный, но переход от поздней древесины одного года (или сезона) к ранней древесине следующего года всегда достаточно отчетлив и при внимательном микроскопическом исследовании выявляется без труда (рис. 50).

У фоссилизованных и субфоссилизованных образцов эта слоистость не всегда различима простым глазом, так как процессы, предшествующие или сопутствующие фоссильзации, часто придают древесине темную окраску, маскирующую различия в расцветке ранней и поздней древесины. Надо учитывать, что годовичные слои в древесине хвойных всегда ориентированы перпендикулярно к лучам и представляют собой более или менее правильную окружность.

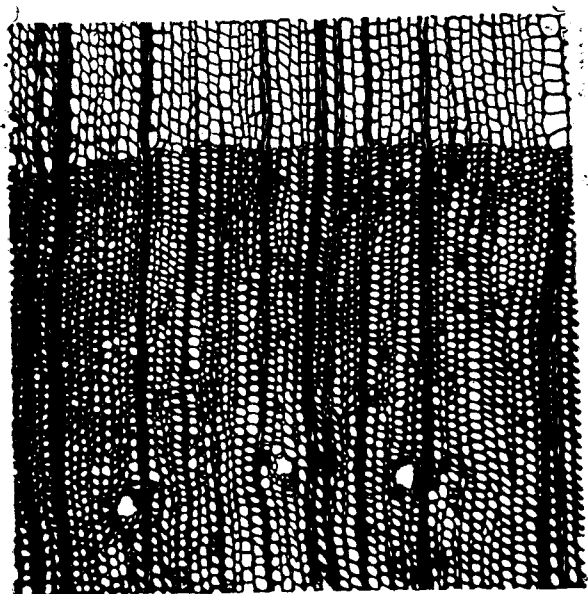


Рис. 50. Годичный слой *Piceoxylon piceoides* Shilk.

В отличие от древесины двудольных, характеризующейся значительным разнообразием клеточных элементов, древесина хвойных отличается крайней простотой строения. В основном она составлена из элементов одного типа — трахеид, более или менее правильные ряды которых пересекаются узкими (однорядными или реже дву- и трехрядными) сердцевинными лучами, составленными из вытянутых в радиальном направлении паренхимных клеток. К этим двум основным элементам древесины хвойных, присутствующим у всех — как современных, так и ископаемых видов этих растений, у некоторых хвойных добавляются еще клетки других типов — это клетки вертикальной (или древесинной) паренхимы, клетки эпителия смоляных ходов и т. н. лучевые трахеиды.

Основной элемент древесины хвойных — трахеиды имеет поры одного структурного типа — округлые окаймленные. Так называемые

лестничные поры (т. е. поры, вытянутые во всю ширину продольной стенки трахеид, наподобие ступеней лестницы) у хвойных никогда в древесине констатированы не были, что является одним из важнейших диагностических признаков древесины этого порядка, отличающим его от большинства папоротникообразных и голосеменных (за исключением кордаитовых и гинкговых). Размер, форма и расположение округлых окаймленных пор, тем не менее, могут варьировать в различных родах, и эти признаки имеют весьма существенное диагностическое значение для разграниче-

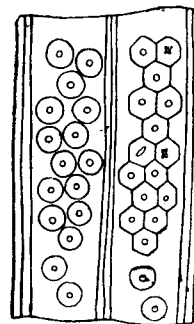


Рис. 51. Араукариоидная поровость

ния отдельных родов или даже семейств хвойных.

Прежде всего следует различать среди хвойных два основных типа расположения пор трахеид (типа поровости): араукариоидный и абиеитоидный. Араукариоидной поровостью называют более или менее тесное, очередное (т. е. в шахматном порядке) расположение на радиальной и реже на тангентальной стенке трахеиды сомкнутых или сближенных пор, имеющих часто отчетливо шестиугольное очертание (рис. 51). Абиеитоидной поровостью называют свободное или сближенное расположение пор, причем в последнем случае поры расположены супротивно (т. е. одна против другой), так что, когда они более или менее тесно сближены, окаймления их имеют четырехугольные очертания (рис. 52). Араукариоидный тип из современных хвойных характерен только для семейства *Araucariaceae*, абиеитоидный — для всех остальных, но среди ископаемых древесин араукариоидный тип встречается довольно часто и, помимо несомненных хвойных, характерен также и для кордаитовых.

Как и большинство признаков строения древесины хвойных, тип поровости подвержен известным колебаниям. Так, поры в араукариоид-

ном расположении могут иногда встречаться в виде отдельных групп наряду с абиетоидной поровостью. Могут быть встречены и некоторые переходные типы поровости. Кроме того, надо учитывать, что тип поровости может быть различен в зрелых стволах, молодых ветках и особенно в корнях. Специальные подсчеты, произведенные Крейзелем (Kräusel, 1949), показали, что, например, у современных кедров наряду с обычной для этого рода абиетоидной поровостью иногда встречаются трахеиды с поровостью, переходной к араукариоидной или даже с типичной араукариоидной поровостью.

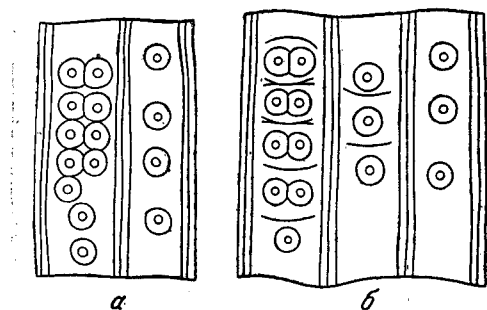


Рис. 52. а — абиетоидная поровость; б — крассулы

В пределах абиетоидного типа расположения пор можно различать однорядность в расположении пор, когда поры встречаются по одной на радиальной стенке, цепочкой — одна под другой и дву- или трехрядное их расположение, когда по ширине стенки встречаются две, три и (очень редко) более поры. Однорядный тип расположения пор наиболее обычен и встречается во всех семействах ныне живущих хвойных, в то время как многорядное расположение пор отмечается более или менее спорадически, преимущественно у представителей семейства сосновых и таксодиевых. При констатации многорядного расположения пор надо учитывать, что небольшие группы (в 2—3 слоя) пор, расположенных в 2—3 вертикальных ряда, довольно обычны у всех хвойных, и расположение пор может быть признано многорядным только в том случае, если оно встречается, если и не у всех или хотя бы большинства трахеид, то по крайней мере достаточно часто и эта многорядность распространяется на значительную длину трахеиды.

Для огромного большинства хвойных, как современных, так и вымерших, характерны изодиаметрические округлые или слегка многоугольные поры. Тем не менее у одной груп-

пы ископаемых хвойных (некоторые «виды» рода *Xenoxylon*) встречаются сильно сплюснутые поры, горизонтальный диаметр которых примерно в два раза превышает вертикальный. Некоторая тенденция к такому сплюсыванию пор отмечается и в древесине современного вида *Sciadopitys verticillata*. Поэтому весьма желательно обращать внимание на этот признак — форму окаймления поры.

Диагностическое значение расположения пор на радиальных и тангентальных стенках ранних трахеид велико, хотя надо сказать, что систематических наблюдений над этим признаком для древесины современных хвойных производилось немного. Напротив, диагностическое значение расположения пор на стенках поздних трахеид весьма существенно. Для семейства сосновых, например, характерно незначительное количество окаймленных пор на тангентальных стенках поздних трахеид или даже их полное отсутствие, в то время как у таксодиевых они весьма обычны. В пределах семейства тиссовых, у *Torreya*, как правило, поры на тангентальных стенках поздних трахеид отсутствуют, тогда как у тисов они вполне обычны.

Как уже отмечалось, признак этот, несмотря на простоту его регистрации, у современных (а тем более у ископаемых) хвойных прослежен относительно плохо. Между тем он может иметь не только диагностическое, но и некоторое филогенетическое значение, так как есть основание полагать, что дифференциация среди трахеид двух типов — тонкостенных ранних и толстостенных поздних — является признаком специализации древесины, связанной с разделением функций водопроведения и механической опоры. Эти две функции, несомненно объединенные у палеозойских хвойных, лиственных сезонной слоистости, постепенно начинают выделяться при появлении слоев прироста. Совершенно очевидно, что наибольшую потребность в водопроводящих путях растение испытывает именно в начале вегетации, когда и образуются широкополостные тонкостенные ранние трахеиды. Это утоньшение стенок ранних трахеид компенсируется образованием в конце слоя прироста толстостенных трахеид с узкой полостью. В трахеидах, лишенных сквозных отверстий для проведения воды («перфораций»), характеризующих собой сосуды покрытосеменных, окаймленные поры играют основную роль в поддержании непрерывного тока воды. Расположение этих пор преимущественно или исключительно на радиальных стенках также, по-видимому, не является случайным, особенно, если учесть, что и в древесине древесных двудольных, име-

ющих перфорации на боковых (а не на поперечных) стенках, эти последние располагаются по преимуществу на радиальных стенках. Нам сейчас не совсем ясно, почему водные нити, подвешенные в трахеидах (или в сосудах), должны контактировать именно в тангентальном направлении (поскольку поры, расположенные на радиальных стенках, создают контакт именно в тангентальном направлении) преимущественно перед радиальным, но в том, что эта особенность существует, сомнений нет.

Расположение пор у поздних трахеид в тангентальном направлении скорее всего вызвано невозможностью в большинстве случаев разместить пору на радиальной стенке щелевидной полости, вытянутой в тангентальном направлении. Но вообще поры у поздних трахеид, в основном приспособленных к несению механических нагрузок, становятся излишними и постепенно атрофируются. Поэтому редукция (если не полная потеря) окаймленных пор у поздних трахеид является прогрессивным признаком, и не случайно, что она констатирована, в частности, у Pinaceae — семейства хвойных, представленного наибольшим числом видов и занимающего наибольшие площади.

Окаймленная пора у большинства хвойных (рис. 53а) отличается наличием особого утолщения в замыкающей пленке поры — т. н. торуса. Это утолщение играет роль своего рода клапана, и при необходимости включения трахеиды из общего водного ложа торус изменяет свое центральное положение и более или менее плотно прилегает к внешнему отверстию поры. Подобное перемещение торуса является, по-видимому, необратимым, и, раз сдвинувшись со своего положения в центре камеры поры и закрыв отверстие поры, торус более уже не возвращается к исходному положению. Окаймленная пора с торусом является весьма совершенным образованием водопроводящего элемента, позволяя растению последовательно выключать из водного тока внутренние участки древесины по мере нарастания новых годичных слоев, осуществляющих в основном функции водопроведения. Тем не менее торус в окаймленных порах некоторых хвойных отсутствует. Так, у современных араукариевых окаймленные поры лишены торуса, и это наряду с формой пор и их расположением является характерной особенностью араукариоидного типа поровости.

Так как разграничение араукариевых или форм, близких к ним, имеет очень большое значение в диагностике ископаемых древесин, то совершенно очевиден интерес этого при-

знака. Однако, к сожалению, наличие торуса даже в препаратах современных древесин иногда устанавливается с трудом. Тем более затруднительна регистрация этого признака на ископаемом материале. Полости окаймленных пор иногда заполняются различными веществами, иногда замыкающая пленка поры, несущая торус, полностью истлевает. По-

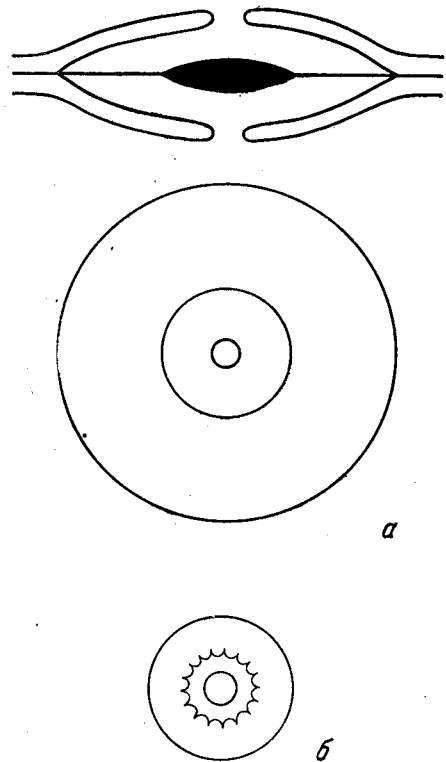


Рис. 53. а — окаймленная пора;
б — торус *Cedrus*

этому часто оказывается совершенно невозможным установить, имелся ли торус в порах у той или иной ископаемой древесины. Тем не менее во многих случаях торус бывает виден, но почему-то палеоксилологи обращают мало внимания на этот признак и относительно редко его упоминают. Следует иметь в виду, что торус лучше всего заметен на тангентальном срезе, где он представляется в виде некоторого утолщения на замыкающей пленке, большей частью сдвинутого к одному из двух внешних отверстий поры. На радиальных шлифах торус виден в виде кружка, расположенного между очертанием окаймления поры и очертанием внутреннего отверстия.

У большинства родов хвойных торус при рассмотрении его с поверхности (на ради-

альном срезе) представляется в виде правильного кружка с ровными краями. У видов рода *Cedrus* торус имеет характерные зубчатые (или бахромчатые) очертания (рис. 53б), торус с такими же очертаниями характерен и для окаймленных пор *Tsuga*, но у кедров все окаймленные поры (или во всяком случае большинство) имеют зубчатый торус, в то время как у *Tsuga* — только некоторые. У сосен и лиственниц торус иногда имеет неправильные очертания, но при этом отдельные выступы края торуса никогда не бывают столь велики, как у кедров. У видов *Dacry-*

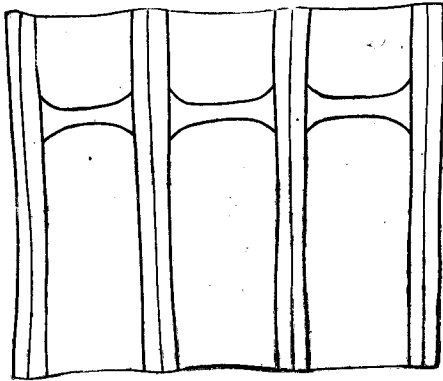


Рис. 54. Трабекулы

dium торус часто имеет два горизонтальных выступа, перпендикулярных длинной оси трахеиды. Эти особенности в строении торуса, иногда довольно хорошо различимые и на ископаемом материале, очень редко привлекаются для диагностики fossilizированных древесин, хотя значение их для разграничения, например, *Cedrus* от близких родов бесспорно.

В древесине некоторых Pinaceae и Taxodiaceae между окаймленными порами наблюдаются своеобразные утолщения, различимые на радиальных срезах в виде более или менее длинных, темных жгутов, обычно довольно хорошо видных на радиальных шлифах. Эти утолщения носят название крассул и в некоторых случаях имеют определенное диагностическое значение. Эти образования очень редки или даже полностью отсутствуют в древесине Cupressaceae и Taxaceae.

К таким же спорадическим образованиям, имеющим вследствие этого ограниченное диагностическое значение, но тем не менее заслуживающим регистрации, относятся т. н. трабекулы, представляющие собой своеобразные поперечные выросты клеточной оболочки через полость трахеиды, в виде балочек (откуда их старое название «балок Санио», по

фамилии автора, впервые описавшего эти образования). Трабекулы можно наблюдать только на радиальных шлифах (рис. 54), так как они всегда располагаются в радиальном направлении и поэтому на тангентальных шлифах очень плохо заметны. На поперечных шлифах трабекулы легко могут быть спутаны с радиальной стенкой трахеиды. Трабекулы встречаются в древесине почти всех хвойных (и в трахеальных элементах древесины некоторых двудольных), но особенно

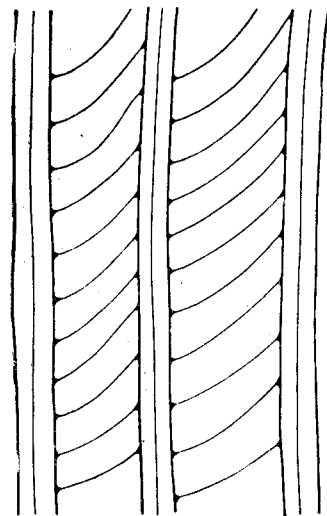


Рис. 55. Спиральные утолщения в трахеидах

обычны в древесине некоторых сосен (*Pinus sylvestris*, *P. resinosa*), для которых в какой-то мере могут служить даже диагностическим признаком.

У большинства хвойных внутренняя поверхность оболочки трахеид совершенно гладкая. Некоторые роды, однако, характеризуются наличием спиральных утолщений — толстых гребней по всей внутренней поверхности клеточных оболочек трахеид или на части этой поверхности (рис. 55). Это по большей части вполне отчетливый признак, имеющий для ряда родов первостепенное диагностическое значение. Спиральные утолщения у тех родов, для которых они являются постоянным признаком, встречаются как в ранних, так и в поздних трахеидах, причем их присутствие в поздних трахеидах — явление гораздо более обычное, чем в ранних трахеидах. Такие спиральные утолщения, например, довольно обычны в древесине *Picea* и *Larix*. Имеет значение также густота спиралей, их направленность и расположение. У *Taxus* (по-видимому,

у всех видов) спирали распределены более или менее равномерно, в то время как у торрей они соединены по 2—3—4 и располагаются группами, иногда на довольно значительном расстоянии друг от друга, оставляя участки стенки, лишенные спиралей.

Спиральные утолщения — важнейший признак для диагностики fossilizированных древесин. При этом следует иметь в виду, что почти у всех хвойных в древесине иногда заметна спиральная штриховатость оболочки трахеид, которая иногда может быть спутана со спиральными утолщениями.

Спиральная штриховатость отмечается, по-видимому, у всех родов хвойных в древесине нижней стороны веток, в так называемой «древесине сжатия», но может быть встречена и в нормальной древесине стволов. Эта штриховатость связана с увеличением размеров фибрилл, слагающих клеточную оболочку трахеальных элементов древесины и обычно неразличимых даже при больших увеличениях. Поэтому диагностическое значение штриховатости для ископаемых древесин пока еще несколько неясно, что, конечно, еще не означает, что этот признак не должен регистрироваться при описании шлифов.

Особым типом утолщения клеточной оболочки трахеид являются т. н. каллитроидные утолщения, представляющие собой тонкие утолщения, по всей поверхности, клеточной оболочки с обеих сторон окаймления поры. У современных древесин этот тип утолщения отмечен у ряда видов *Callitris* (но не у всех, поскольку у *C. macleyana* его нет), некоторых видов *Actinostrobus*, *Pseudolarix* и *Juniperus*, причем иногда встречается у всех или у большинства трахеид, иногда только у немногих. У ископаемых древесин, насколько нам известно, этот признак никогда не описывался, что, может быть, связано не столько с разрушением этих утолщений в процессе fossilizации, сколько с тем, что на него не обращалось достаточного внимания.

Вторым структурным элементом, всегда встречающимся в древесине всех видов хвойных, являются сердцевинные лучи. Количество их, обычно подсчитываемое на 1 мм линейки, расположенной перпендикулярно лучам на поперечном или тангентальном шлифе, по-видимому, особого диагностического значения не имеет. Так, количество их варьирует с возрастом, уменьшаясь в зрелой древесине, а также в одном годичном слое, а по высоте дерева, уменьшаясь по направлению снизу вверх. Тем не менее, есть некоторые указания, что число лучей у сосновых меньше чем у кипарисовых, у этих последних меньше, чем

у таксодиевых и достигает своего максимума у некоторых ногоплодниковых.

У хвойных лучи, как правило, однорядны¹, т. е. по ширине состоят всего из одной клетки. Нередки, однако, и двурядные участки, которые обычно составляют всего один слой, т. е. по высоте луча занимают один ряд. Такие «однослойно-двурядные» лучи могут быть встречены, по-видимому, у всех хвойных, но количество их различно у различных видов,

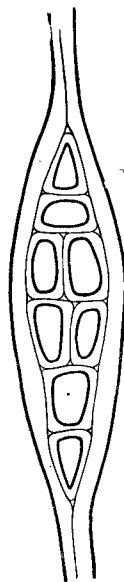


Рис. 56. Двурядный луч

и поэтому наличие таких лучей и их относительное количество (выражаемое в процентах к общему числу лучей, замеренному на тангентальном шлифе) должно обязательно входить в описание ископаемой древесины. Более редкими являются лучи с многослойными двурядными участками (рис. 56), которые среди современных древесин были отмечены только у немногих видов, относящихся к семействам таксодиевых и кипарисовых. Этот признак тем самым является довольно существенным в диагностике.

Высота лучей, определяемая числом клеток («слоистость» лучей), также подвержена колебаниям, как и число лучей, но вообще у хвой-

¹ Отметим, что в анатомии древесины «рядностью лучей» называют ширину лучей, определяемую на поперечном или тангентальном срезе числом рядов составляющих его клеток, а «слоистостью лучей» называют высоту луча, определяемую на радиальном или тангентальном срезе числом слоев составляющих его клеток.

ных лучи невысоки и обычно не превышают 40—60 клеток.

У большинства хвойных лучи состоят только из паренхимных клеток, вытянутых по оси луча и лишенных пор (между двумя клетками луча) или же несущих простые поры. У некоторых видов наряду с нормальными лучевыми клетками в лучах встречаются также и т. н. лучевые трахеиды, т. е. клетки, также более

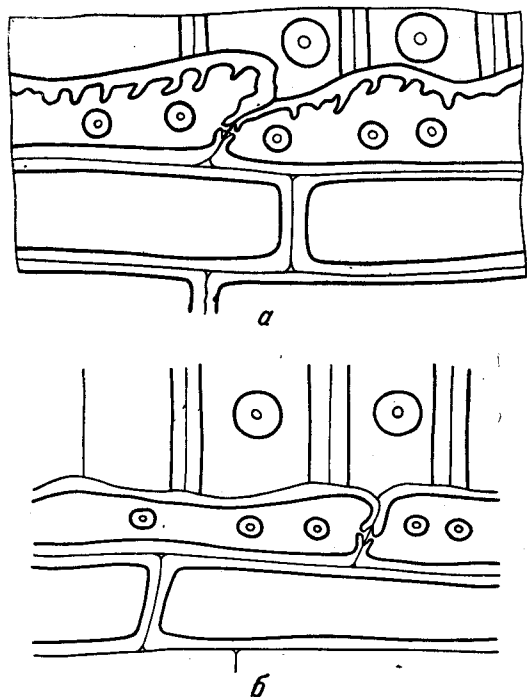


Рис. 57. Лучевые трахеиды: а — с зубчатыми выростами на стенках; б — с гладкими стенками

или менее вытянутые по оси луча, но несущие мелкие окаймленные поры (рис. 57а). Наличие лучевых трахеид и особенности внутреннего края их оболочек являются одним из важнейших диагностических признаков. Лучевые трахеиды распознаются лучше всего на радиальном шлифе, а на двух других шлифах устанавливаются с трудом. Признаком, определяющим лучевые трахеиды, является наличие в клетке окаймленных пор, которые могут быть видны или в разрезе (поры между двумя лучевыми трахеидами) или же сверху (поры между лучевой трахеидой и прилегающей вертикальной трахеидой).

Лучевые трахеиды характеризуют почти все роды семейства сосновых, кроме *Keteleeria*, *Pseudolarix* и *Abies* (у этого последнего рода они иногда наблюдаются в травмированной древесине). Как более или менее постоян-

ный признак лучевые трахеиды были отмечены также у *Chamaecyparis nootkatensis*. Кроме того, отдельные лучевые трахеиды, не составляющие непрерывных слоев, могут быть встречены у многих родов семейства Cupressaceae, а также у *Sequoia* и *Sequoiadendron*.

Вообще лучевые трахеиды у тех родов, для которых они характерны, встречаются в виде более или менее непрерывных слоев по обоим краям луча, причем этих слоев может быть (с каждого края) — один, два, три и даже более. Иногда такие слои лучевых трахеид наблюдаются и в средней части луча. Слои лучевых трахеид могут встречаться во всех лучах или же только в некоторых. Наконец, иногда отмечаются отдельные (по преимуществу, одно- и двухслойные) лучи, состоящие только из лучевых трахеид. Стенки лучевых трахеид на своем внутреннем крае могут нести своеобразные зубчатые выросты, иногда слабые, иногда очень сильно выраженные, сливающиеся между собой (см. рис. 57а). В других случаях зубчатые выросты отсутствуют, но внутренний край оболочки лучевой трахеиды является волнистым. Сильно зубчатые лучевые трахеиды характерны для большинства твердых сосен (подрод *Pinus* или *Diploxyylon*); слабо зубчатые трахеиды обычны у большинства видов *Picea* и иногда наблюдаются у некоторых видов *Larix*; эти утолщения большей частью лучше развиты в поздней древесине и хуже в ранней. Встречаются также и лучевые трахеиды с совершенно гладкими стенками (рис. 57б).

Каждая клетка луча в древесине хвойного соприкасается с двумя (в однорядных лучах и в однорядных участках двурядных лучей) или с одной (в двурядных участках двурядных лучей) трахеидами. Пересечение трахеиды с клеткой луча называется «полем перекреста». На этих полях перекреста, видимых на радиальных шлифах, развиваются поры различных типов, которые имеют основное диагностическое значение при определении древесины хвойных. К сожалению, у ископаемых древесин в полостях клеток лучей часто скапливаются различные вещества — продукты минерализации содержимого клеток лучей, препятствующие рассмотрению особенностей пор на полях перекреста.

Поры на полях перекреста у хвойных могут быть сведены к пяти основным типам (рис. 58). Первый тип — это так называемые купрессоидные поры, представляющие собой мелкие, большей частью, округлые, окаймленные поры, обычно по несколько пор на каждом поле перекреста, с более или менее чечевицеобразными, включенными внутренними отверстиями,

обычно значительно меньше окаймления (рис. 58а). Поры эти несколько напоминают окаймленные поры трахеид, но отличаются от них меньшими размерами и щелевидностью

щелевидными внутренними отверстиями и овальными окаймлениями (рис. 58б). Этот тип поровости может быть спутан с купрессоидным, но его характерной особенностью явля-

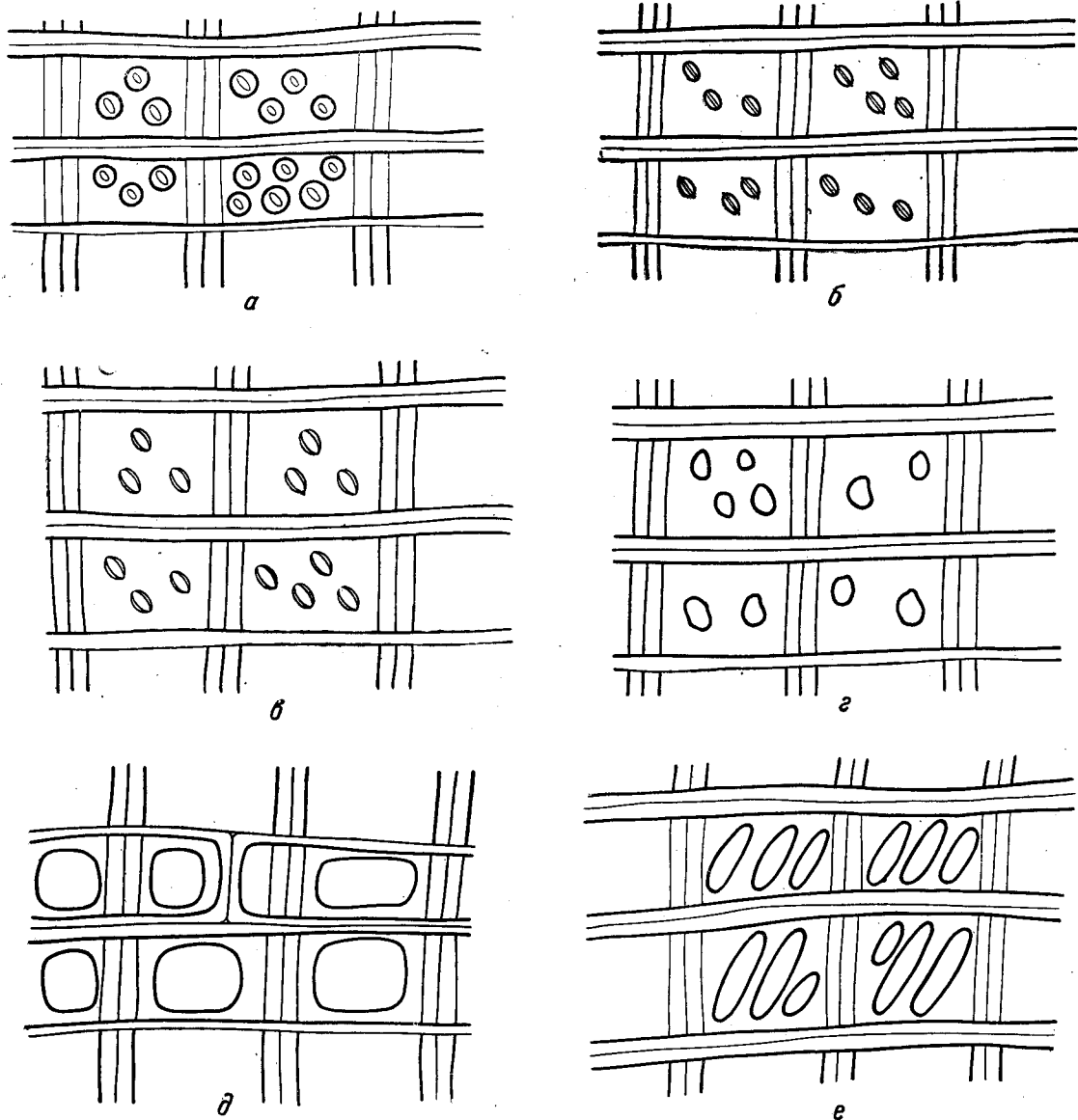


Рис. 58. Поры на полях перекреста: а — купрессоидные; б — пицеоидные; в — таксодиоидные; г — пиноидные; д — оконцовые; е — подокарпоидные

(или чечевицеобразностью) внутреннего отверстия.

Вторым типом поровости будет пицеоидная поровость, при которой на каждом поле перекреста развиваются несколько мелких окаймленных пор с пересекающимися окаймлениями или во всяком случае доходящими до границы окаймления узкими, более или менее

ется именно длинное внутреннее отверстие и общее овальное или линзообразное очертание поры.

Третьим типом поровости является таксодиоидная, под которой понимают мелкие окаймленные поры, также в количестве нескольких на полях перекреста, с крупными внутренними отверстиями, обычно достигающими границ

окаймления и узким, но отчетливым окаймлением (рис. 58*в*). Этот тип пор, по-видимому, является производным от купрессоидного и возникает путем все большего расширения внутреннего отверстия.

Четвертый тип поровости — пиноидный, при котором на поле перекреста заметны несколько более или менее мелких простых пор или пор с плохо выраженным окаймлением, часто неправильных по форме и варьирующих по размерам (рис. 58*г*). Этот тип пор можно рассматривать как дальнейший процесс редукции окаймления и возникновения уже простых пор. Некоторые палеоксилологи выделяют еще «глиптостробоидный» тип поровости, к которому относят поры, характерные для полей перекреста у *Glyptostrobus pensilis*, у которых окаймление может быть обнаружено, но по большей части оно очень плохо заметно. Хотя, действительно, этот тип поровости может считаться переходным между таксодиоидной и пиноидной поровостью, все же обычно его относят к таксодиоидной поровости, так как основной признак последней — наличие окаймления — здесь устанавливается.

Последним, пятым, типом поровости являются оконцовые поры, представляющие собой крупные, более или менее прямоугольные поры без заметного окаймления, расположенные на полях перекреста в числе от одной до трех (рис. 58*д*). В этих порах редукция окаймления уже полностью завершена. К этому же типу крупных, неокaimленных пор относятся и косорасположенные или перпендикулярные поры, встречающиеся по 2—3 на поле перекреста, характерные для некоторых ногоплодников и обозначаемые иногда как «подкарпоидные» поры (рис. 58*е*).

Тип пор на полях перекреста характеризует собой целые роды или группы близких видов. В большинстве случаев виду или даже роду свойственны поры только одного типа, иногда у одного и того же вида в одном и том же луче встречаются поры двух или даже трех типов. Встречаются иногда и переходные формы между различными типами пор. Так, помимо отмеченной выше «глиптостробоидной» поровости, у некоторых видов *Podocarpus* отмечается поровость, переходная между оконцовой и таксодиоидной. Купрессоидные поры характеризуют собой почти все кипарисовые (кроме *Thuja*) и встречаются также у араукариевых, некоторых таксодиевых (*Taiwania* и *Taxodium*), ряда видов *Podocarpus*, *Taxus* и изредка в сочетании с другими видами пор у *Cedrus* и *Tsuga*. Пицеоидные поры в самом типическом своем выражении свойственны *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga* и *Cephalotaxus*.

В сочетании с порами других типов они встречаются также у некоторых *Araucaria*, *Podocarpus* и *Cedrus*. Таксодиоидные поры встречаются у большинства *Taxodiaceae*, многих *Podocarpaceae*, а также у *Abies*, *Cedrus* и *Thuja*, часто в сочетании с порами других типов (преимущественно с купрессоидными порами). Пиноидные поры характеризуют собой многие сосны. Оконцовые поры характерны для многих секций рода *Pinus* и для видов родов *Phyllocladus*, *Dacrydium*, *Sciadopitys* и *Podocarpus*.

Горизонтальные и поперечные (тангентальные) стенки клеток лучей, рассматриваемые на радиальном шлифе, могут отличаться различной толщиной. Как правило, поперечные стенки тоньше горизонтальных. Сравнительная толщина горизонтальных стенок лучей определяется в ранней древесине, причем стенка клетки луча считается тонкой, если она тоньше стенки, прилегающей к лучу трахеиды. Толщина поперечных стенок клеток лучей определяется по толщине горизонтальных стенок. Тонкие горизонтальные стенки характерны для *Araucariaceae*, большинства *Podocarpaceae*, некоторых *Cupressaceae*, родов *Pinus* и *Sciadopitys*, почему этот признак имеет известное диагностическое значение.

Лучевые клетки могут сообщаться друг с другом порами, или поры между ними отсутствуют. Наличие поровости должно фиксироваться отдельно для горизонтальных и поперечных стенок, так как иногда пористые поперечные стенки сочетаются с гладкими горизонтальными и наоборот. Наблюдение над поровостью горизонтальных стенок удобнее вести в поздней древесине, так как в этой части слоя она лучше заметна. Отсутствие поровости на горизонтальных стенках характеризует лучи почти всех ногоплодниковых, араукариевых и некоторых других групп хвойных. Сильно пористые горизонтальные стенки лучей характерны для большинства видов трибы *Abietae* семейства *Pinaceae*, почему этот тип поровости носит название «абиеоидной» (рис. 59*а*). Поперечные стенки клеток лучей часто имеют не столько поры, сколько вздутия, так что стенка приобретает вид четок. Количество таких вздутий (узелков) бывает различным, и это число иногда представляет некоторый диагностический интерес. Сами такие стенки иногда называют не пористыми, но «узелковыми».

Внутренние очертания полости клетки луча, видимой на радиальном шлифе, могут быть совершенно ровными, без каких-либо углублений, но в некоторых случаях в местах соединения поперечной (тангентальной) стенки

луча с горизонтальной образуется более или менее отчетливое углубление, называемое индентурой (рис. 59б). Индентуры были отмечены у отдельных родов и видов во всех семействах хвойных, кроме *Agasagiaceae*. Среди сосновых они плохо выражены или отсутствуют у *Cedrus*, *Keteleeria* и *Pinus* и более или менее отчетливы у представителей других родов. Особое значение они имеют при определении представителей семейств *Cupressaceae* и *Taxodiaceae*.

Помимо трахеид и лучевых клеток, в древесине некоторых хвойных встречаются также и клетки древесинной паренхимы. Древесинная

паренхима представляет собой несколько вытянутые в продольном направлении клетки, имеющие форму более или менее высоких параллелепипедов. Клетки эти собраны в один вертикальный тяж из 5—6 и более клеток, причем крайние клетки такого тяжа часто имеют несколько заостренные концы. Во внешних слоях живого дерева клетки эти живые и содержат пластические вещества или смолу, а в более глубоких слоях они отмирают и содержат только смолу (почему их иногда называют «смоляными клетками»). В современных древесинах клетки древесинной паренхимы хорошо отличаются от трахеид наличием содержимого, почему часто могут быть выявлены и при рассматривании поперечного среза. В ископаемых древесинах полости трахеид часто бывают заполнены различными веществами, образовавшимися при интерилизации, и этот критерий является поэтому совершенно ненадежным. На радиальном и тангентальном шлифах клетки древесинной паренхимы выделяются наличием поперечных перегородок, и этот признак по большей части достаточно отчетлив.

Однако следует иметь в виду, что в результате механической травмы ствола, поражения его морозом или иными внешними воздействиями у всех хвойных может появиться травматическая древесинная паренхима, и в этом случае необходимо констатировать ее отсутствие на нескольких годичных слоях. При этом надо учитывать, что и в древесинах, нормально характеризующихся наличием древесинной паренхимы, ее иногда в одних годичных слоях может быть много, в то время как в других она очень скудна. Древесинная паренхима обычна у большинства представителей *Podocarpaceae*, *Taxodia-*

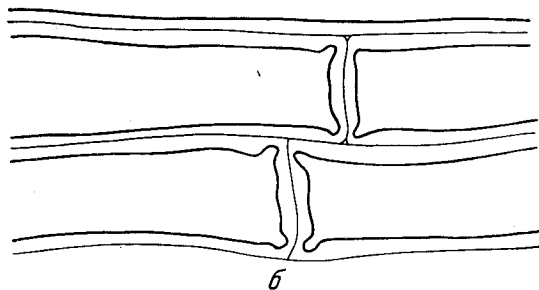
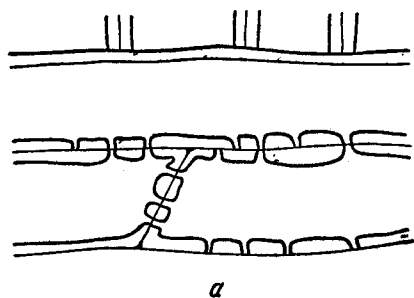


Рис. 59. а — абиетоидная поровость горизонтальных стенок лучей; б — индентуры

паренхима представляет собой несколько вытянутые в продольном направлении клетки, имеющие форму более или менее высоких параллелепипедов. Клетки эти собраны в один вертикальный тяж из 5—6 и более клеток, причем крайние клетки такого тяжа часто имеют несколько заостренные концы. Во внешних слоях живого дерева клетки эти живые и содержат пластические вещества или смолу, а в более глубоких слоях они отмирают и содержат только смолу (почему их иногда называют «смоляными клетками»). В современных древесинах клетки древесинной паренхимы хорошо отличаются от трахеид наличием содержимого, почему часто могут быть выявлены и при рассматривании поперечного среза. В ископаемых древесинах полости трахеид часто бывают заполнены различными веществами, образовавшимися при интерилизации, и этот критерий является поэтому совершенно ненадежным. На радиальном и тангентальном шлифах клетки древесинной паренхимы выделяются наличием поперечных перегородок, и этот признак по большей части достаточно отчетлив.

Древесинная паренхима у некоторых родов и видов постоянно присутствует в заметных количествах, у других в нормальной, не травмированной древесине совершенно отсут-

ствует и, как правило, отсутствует у *Agasagiaceae* и *Taxaceae*. Распределение ее в толще годичного слоя обычно не подчинено строгой закономерности, но она часто встречается только в поздней древесине, по окружности годичного слоя, в виде отдельных разобщенных клеток (например, у многих *Taxodiaceae* и *Cupressaceae*). Для некоторых *Podocarpaceae*, напротив, характерно наличие небольших полосок (на поперечном срезе) из 3—4 рядов расположенных клеток.

Поперечные стенки клеток древесинной паренхимы у хвойных, как правило, лишены пор, но у некоторых родов они имеют такие же вздутия («узелки»), которые характерны и для поперечных стенок веток лучей (рис. 60). Наличие этих «узелков» и их число на поперечной стенке, видимое на тангентальных и радиальных шлифах, имеет иногда (например, в семействе *Taxodiaceae*) довольно большое диагностическое значение.

Последним структурным элементом древесины хвойных, присутствующим у некоторых родов и отсутствующим у других, являются смоляные ходы. Смоляные ходы могут быть вертикальными и в таком случае они проходят по оси ствола в толще трахеид и горизонтальными, заключенными в толще луча. Как

и древесинная паренхима, смоляные ходы могут возникать под влиянием различного рода патологических воздействий и в древесине тех видов, которые нормально лишены

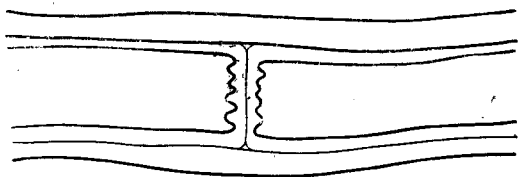


Рис. 60. Узелковые поперечные стенки клеток древесинной паренхимы

их. Поэтому и в этом случае надлежит проверить просмотром ряда годичных слоев, что смоляные ходы представляют собой постоян-

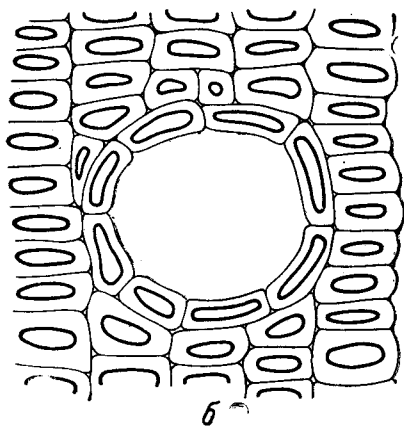
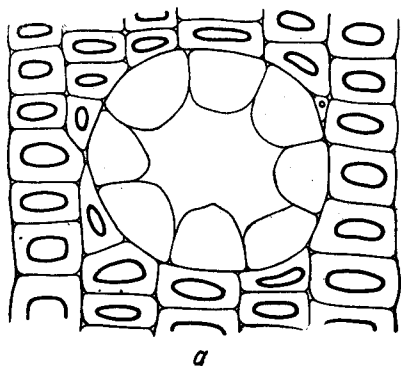


Рис. 61. Смоляной ход: а — с тонкостенным эпителием; б — с толстостенным эпителием

ный признак древесины. Травматические вертикальные смоляные ходы обычно значительно больше размером, чем нормальные, короче их (в продольном направлении) и по преимуществу собраны в группы, расположенные глав-

ным образом в тангентальном направлении.

Нормальные смоляные ходы встречаются только у некоторых родов Pinaceae и отсутствуют у всех остальных хвойных. Для сосновых их наличие и некоторые особенности в их строении являются важнейшим диагностическим признаком.

Как известно, смоляные ходы представляют собой узкие полости, тянущиеся вертикально или горизонтально, выстланные изнутри клетками эпителия, секретирующими смолу, скопляющуюся в ходах. Клетки эпителия могут иметь тонкие оболочки, или оболочки у них утолщены. Тонкостенные клетки эпителия свойственны всем видам *Pinus* (рис. 61а), толстостенные — *Picea*, *Larix* и *Pseudotsuga* (рис. 61б). К сожалению, тонкостенные клетки эпителия, заполненные смолой, плохо сохраняются в ископаемом материале, почему этот признак далеко не всегда может быть использован. Количество клеток эпителия также различно у разных родов — у *Picea* и *Pseudotsuga* их, как правило, немного, от 4 и до 8, реже 10, в то время как у *Larix* число их достигает 14.

В заключение можно отметить, что древесина хвойных может быть отличима от древесины представителей других систематических групп по следующим признакам.

Древесина составляет сплошной массив без включений каких-либо паренхимных тканей, расчлененная или не расчлененная на годичные слои. Основная масса древесины состоит из неперфорированных трахеид, несущих свободные округлые или сомкнутые шестигольные или четырехугольные окаймленные поры. В тех случаях, когда поры в многорядном расположении, число продольных рядов пор по оси трахеиды не превышает четырех. Лучи однорядные, реже с небольшими, одно- и двуслойными двурядными участками, большей частью до 30 слоев клеток в высоту. Помимо клеток лучей и трахеид, в древесине могут быть встречены древесинная паренхима и смоляные ходы, а в лучах могут наблюдаться лучевые трахеиды.

Близкой структурой древесины среди современных и ископаемых растений обладают кордаитовые (типа *Dadoxylon*) и гинкговые (род *Ginkgo*). Разделение некоторых кордаитовых от низших хвойных в настоящее время представляет собой весьма сложную задачу. Можно считать установленным, что формы с трахеидами, несущими пять (и более) продольных рядов окаймленных пор, бесспорно относятся к *Dadoxylon*, но насколько возможно встретить кордаитовые с четырьмя и

тремя рядами пор в трахеидах, еще не ясно. От древесины гинкго древесина хвойных отличается более высокими лучами — большей частью до 20—30 клеток высотой, в то время как у гинкго лучи редко бывают высотой более чем в 8 клеток. Признак этот, однако, подвержен некоторым колебаниям. От остальных групп высших растений древесина хвойных отличается без особого труда — отсутствием сосудов — от гетероксилельных двудольных; узкими однорядными лучами и отсутствием лестничных трахейд — от гомоксилельных двудольных, беннеттитовых и семенных папоротников; сплошным массивом древесины — от папоротников.

ЛИСТЬЯ

Листья хвойных почти всегда цельные, но у некоторых представителей вымершего семейства *Lebachiaceae* вильчатые, а у большинства видов рода *Abies* они более или менее выемчатые на верхушке. Листья хвойных относительно мелкие, гораздо меньшей величины, чем у кордаитовых, но у некоторых видов *Agaschiaceae* и *Podocarpaceae*, особенно у *Agathis australis* и *Podocarpus wallichianus*, они довольно большие (у *Agathis australis* почти до 20 см длины), широкие, напоминающие листья кордаитовых. Игловидные листья *Pinus palustris* достигают 40 см длины и являются самыми длинными среди современных хвойных. У многих хвойных, как например, у сосны, имеется два рода листьев: зеленые фотосинтезирующие и коричневые чешуевидные. У рода *Phyllocladus* из семейства *Podocarpaceae* имеются только рудиментарные чешуевидные листья, а функцию фотосинтеза исполняют плоские, листовидные филлокладии. Листорасположение у хвойных обычно спиральное, за исключением *Cupressaceae*, у которых оно супротивное (перекрестнопарное) или в мутовках по три. Обычно листья хвойных сидячие, но иногда они снабжены коротким черешком. После опадения листья оставляют плоский рубец, как у *Abies*, или «подушечку», как у *Picea*. Подушечка представляет собой выступ коры стебля. Листовые следы хвойных двойные, как у кордаитовых, или же простые (*Cupressaceae*). Узкие листья имеют одну неразветвленную и часто неясную жилку, широкие же — снабжены несколькими параллельными, но у основания дихотомирующими жилками.

Листья хвойных имеют в большинстве случаев ясно выраженное ксероморфное строе-

ние. Они покрыты обычно толстым слоем кутикулы, благодаря чему кутикула часто сохраняется в ископаемом состоянии. Устьица часто глубоко погружены в углубления, которые заполнены зернышками воска (приспособление для уменьшения испарения). Клетки эпидермы относительно мелкие, с обычно прямыми стенками, с устьицами, расположенными беспорядочно или рядами на нижней поверхности листа, реже на верхней. Устьица часто

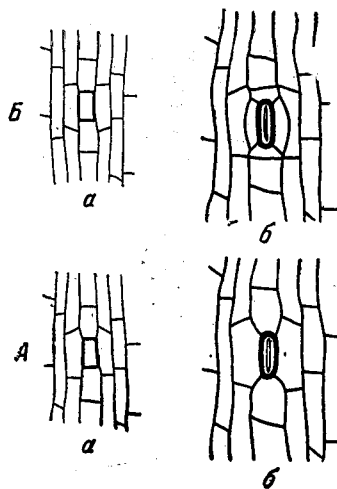


Рис. 62. Схема развития основных типов устьичного аппарата у хвойных (Florin, 1931)

А — моноциклический тип: а — начальная стадия; б — конечная стадия. Б — амфициклический тип: а — начальная стадия; б — конечная стадия

окружены побочными клетками. Замыкающие клетки устьицы могут быть погруженными, находиться на одном уровне с клетками эпидермы или возвышаться над ними. Устьица хвойных гаплогейльного типа. Они делятся Флорином (Florin, 1931, 1951) на два типа — моноциклический (рис. 62А) и амфициклический (рис. 62Б). Моноциклический тип характеризуется тем, что побочные клетки образуются непосредственно из материнских клеток эпидермы без деления последних. В результате замыкающие клетки оказываются окруженными одним рядом побочных клеток. Две или более из этих клеток, расположенные на полюсах, называются полярными побочными клетками, остальные — расположенные по сторонам замыкающих — называются латеральными побочными клетками. У амфициклического типа побочные клетки устьичного

аппарата образуются путем одно- или двукратного деления материнской клетки эпидермы. Этот тип устьиц имеет поэтому наряду с побочными клетками еще окружающие их полностью или частично так называемые вечнозеленые клетки. Большое диагностическое значение имеет не только строение, но также и расположение устьиц. Часто устьица располагаются только на одной (нижней) поверхности листа, такое расположение называется гипостомным, в отличие от амфистомного, при котором устьица имеются как на нижней, так и на верхней поверхностях.

Под эпидермой листьев большинства хвойных развита гиподерма (подкожица) из 1—3 слоев удлиненных толстостенных клеток, благодаря которой листья имеют обычно твердый наружный скелет, придающий им характерную жесткость. У некоторых же листопадных родов, особенно у *Taxodium* и *Metasequoia*, строение листьев более или менее мезоморфное. Мезофилл у плоских листьев обычно дифференцирован на верхнюю палисадную и нижнюю губчатую ткань, но у игловидных листьев состоит в большинстве случаев из более или менее одинаковых клеток; палисадная ткань особенно хорошо развита в больших широких листьях большинства араукариевых и многих видов *Podocarpus*. У многих хвойных в мезофилле имеются крупные смоляные каналы, которые образуют у некоторых родов небольшие желвачки (железки) на нижней поверхности; смоляные каналы проходят вдоль листа и одеты часто кольцом механических клеток.

Проводящий пучок листа делится у широких листьев на несколько расходящихся ветвей. У хвойных с узкими листьями, как *Larix*, *Picea* и *Pinus*, простой или двойной пучок окружен хорошо выраженной эндодермой с полосками Каспари на радиальных стенках ее клеток. Ксилема и флоэма отделены слоем камбия, благодаря деятельности которого проводящий пучок получает вторичный прирост; деятельность камбия заканчивается в первом году жизни листа.

Между эндодермой и проводящими пучками расположена зона так называемой трансфузионной ткани, состоящей частью из мертвых клеток с окаймленными порами и более или менее одревесневшими тонкими стенками, передающих из проводящего пучка воду клеткам мезофилла, частью же из живых клеток, передающих флоэме листа выработанные в мезофилле пластические вещества. Трансфузионная ткань развита больше в листьях ксерофильных хвойных, чем мезофильных.

Стробилы хвойных однополые, однодомные или реже двудомные. Как микростробилы (мужские стробилы), так и мегастробилы (женские стробилы) образуют собрания, или «соцветия» («метастробилы» по терминологии Уилэнда). Морфологически они соответствуют (гомологичны) сережковидным собраниям стробил кордаитовых. Однако у хвойных собрания стробил, а также мегастробилы подверглись редукции и специализировались в разных направлениях, благодаря чему их гомологизация с соответствующими структурами кордаитовых связана с большими трудностями. В результате редукции число стробил в собраниях мегастробил и особенно микростробил нередко сведено до одного. Так, у *Taxus* (тисс) собрание мегастробил состоит лишь из одного мегастробила, а у *Pinus* (сосна) собрание микростробил также сведено к одному микростробилу.

Размеры микростробил очень варьируют, причем самые мелкие наблюдаются у *Juniperus* и *Microbiota*, а самые крупные у *Araucaria*. Микростробилы чаще всего пазушные, но нередко они расположены на верхушках молодых олистневых побегов, как у *Sequoia* и у многих *Cupressaceae*. В большинстве случаев собрания микростробил сведены к одному микростробилу, но у некоторых хвойных сохранились собрания микростробил из нескольких или многих стробил.

Наиболее примитивные собрания микростробил наблюдаются у двух видов *Podocarpus* — *P. spicatus* (Новая Зеландия) и *P. andinus* (Южн. Чили) (Wilde, 1944). Небольшие микростробилы сидят у них в пазухах чешуевидных листьев (брактей) на главной оси «сережки», как у кордаитовых. Ось заканчивается обычно верхушечным микростробилом. У остальных видов рода *Podocarpus* наблюдается постепенная редукция числа микростробил на оси, и, в конце концов, остается лишь один верхушечный. Но в виде рудиментов у основания такого микростробила сохраняются кроющие чешуи исчезнувших микростробил. Этот процесс упрощения в пределах рода *Podocarpus* происходит в результате сокращения междоузлий и связанного с этим исчезновения всех микростробил, за исключением лишь одного верхушечного, который имеет короткую ножку и сохраняет только от четырех до шести остающихся стерильных кроющих чешуй. Примитивные собрания микростробил со многими или несколькими микростробилами сохранились также у древ-

них родов *Sciadopitys*, *Austrotaxus*, *Cephalotaxus* и *Amentotaxus*, но здесь они более видоизмененного типа, чем у *Podocarpus spicatus* и *P. andinus*. У всех же остальных хвойных в результате редукции первоначального сережковидного собрания сохранились лишь одиночные микростробилы. Эти одиночные микростробилы морфологически соответствуют верхушечному микростробилу в «сережках» указанных видов *Podocarpus* и кордаитовых.

Микростробилы хвойных состоят из более или менее короткой оси, на которой расположены довольно сильно редуцированные микроспорофиллы. Расположение микроспорофиллов данного вида такое же, как и расположение его вегетативных листьев. У большинства хвойных оно спиральное, но у *Cupressaceae* они расположены супротивно или в мутовках по три. Форма микроспорофиллов очень различна и характерна для рода. Исходным было радиально-симметричное строение типа кордаитовых и гинкговых. В процессе эволюции из радиально-симметричных микроспорофиллов возникли дорзивентральные микроспорофиллы (Doyle and O'Leary, 1934; Тахтаджян, 1943, 1950; Florin, 1948, 1951). Самый примитивный тип микроспорофилла мы находим у рода *Cephalotaxus* (Worsdell, 1901; Doyle and O'Leary, 1934). От микроспорофиллов типа *Cephalotaxus* произошли щитовидные (пельтатные) микроспорофиллы типа *Nothotaxus* и *Taxus*, где верхушечная часть расширяется и уплощается в явственную щитовидную структуру.

Происхождение пельтатного микроспорофилла, защищающего собой, подобно маленькому щитку, развивающиеся спорангии, было таким же шагом вперед в адаптивной эволюции хвойных, как и возникновение пельтатного спорангиофора у *Sphenophyllales*. Но у обоих этих столь отдаленных в филогенетическом отношении групп с возрастом компактности стробила и уплотнением всех его частей пельтатная форма давала часто начало дорзивентральной, как более экономной с точки зрения занимаемого пространства, более приспособленной к взаимному давлению частей и в этих условиях более эффективно защищающей и снабжающей спорангии. Поэтому в процессе эволюции хвойных исходный радиально-симметричный тип микроспорофилла дал начало дорзивентральному типу.

Дорзивентральный микроспорофилл образовался из пельтатного путем редукции верхних, или брюшных (абаксиальных) микроспороангиев. Этот переход радиально-симметричного типа в дорзивентральный можно просле-

дить, например, в развитии микроспорофиллов *Torreya*, *Larix* и других родов. У *Torreya* микроспорофиллы дорзивентральны и несут на своей нижней (абаксиальной) стороне по четыре микроспороангия, а на верхней стороне вместо спорангиев развита смоляная полость. Смоляная полость микроспорофилла *Torreya taxifolia* формируется онтогенетически в результате недоразвития и срастания трех рудиментарных спорангиев (Coulter and Land, 1905). Дорзивентральные микроспорофиллы некоторых других хвойных также имеют на ранних стадиях развития ясно выраженную щитовидную форму. Изучение истории развития показывает, например, что у *Larix*, наряду с нормально развитыми микроспороангиями, закладывается еще два рудиментарных (Doyle and O'Leary, 1934). Сначала, когда все они более или менее одинаковых размеров, вся структура имеет щитовидную форму. На той стадии развития, когда рудиментарные микроспороангии еще содержат спорогенную ткань, разрез через микроспорофилл очень напоминает щитовидную структуру тисса. Но с полным развитием абаксиального микроспороангия два рудиментарных микроспороангия сливаются и превращаются в смоляную полость, и микроспорофилл становится тем самым дорзивентральным. В онтогенезе также хорошо видно, как с переходом щитовидной структуры в дорзивентральную ее верхушечная часть постепенно разрастается в пластинку. Подобное же явление наблюдается в онтогенезе дорзивентральных микроспорофиллов других хвойных. Эти факты с убедительностью показывают, что дорзивентральные микроспорофиллы хвойных произошли из пельтатного типа. С переходом пельтатного микроспорофилла в дорзивентральный число микроспороангиев на микроспорофилле уменьшается. У *Araucariaceae*, *Taxodiaceae* и *Cupressaceae* их еще много. Так, у *Araucaria cunninghamii* имеется 13 больших микроспороангиев, у *Agathis australis* и особенно у *A. bornensis* число микроспороангиев часто достигает 15. У *Podocarpaceae* и *Pinaceae* в результате редукции число микроспороангиев равняется уже двум.

У дорзивентральных микроспорофиллов их верхушка часто удлиняется и расширяется в пластиночку. В результате микроспороангии оказываются расположенными на абаксиальной стороне этой пластинки. У *Torreya* подобная пластинка еще не развита. Но уже у *Cephalotaxus fortunei* или *Phyllocladus trichomanoides* можно видеть довольно хорошо развитые пластинки. Но особенно хорошо они развиты у *Taxodiaceae* или

у Cupressaceae. Очень хорошо были развиты подобные пластинки у ископаемого хвойного *Stenomischus athrous* из лейаса. Но ламинальное расположение у всех этих хвойных, несомненно, вторично и возникло лишь в результате редукции верхних микроспорангиев и последующего разрастания верхушек микроспорофиллов. Таким образом, у хвойных из вторичнотерминального расположения микроспорангиев возникает вторичноламинальное их расположение. Основой такого воззрения является признание первичности пельтатной структуры и вторичности дорзивентральной.

Такова картина эволюции микроспорангиатных ветвей и микроспорофиллов хвойных, как она вырисовывается в свете последних достижений эволюционной морфологии высших растений. В каком же направлении шла эволюция мегаспорангиатных ветвей хвойных и их мегаспорофиллов? Морфологически мегаспорангиатные ветви вполне соответствуют микроспорангиатным ветвям и являются, подобно последним, продуктом видоизменения «сережек» предковых форм. Наиболее примитивный тип организации мегаспорангиатного «мегастробила» мы находим у двух видов *Podocarpus* — *P. spicatus* и *P. andinus* (Wilde, 1944). У *P. spicatus* главная ось сережковидного собрания мегастробиллов покрыта мелкими, спирально расположенными кроющими чешуями, из которых около восьми верхних несут в своих пазухах по одному единственному сильно редуцированному мегастробилу. Сходное строение имеют фертильные ветви *P. andinus*. У остальных видов этого рода наблюдается процесс редукции числа мегастробиллов на оси «сережки». У *P. amarus* имеются только два-три мегастробила, расположенные близ верхушки оси собрания мегастробиллов и разделенные короткими междуузлиями. Базальная же часть оси обычно голая и обнаруживает рубцы только от двух до трех стерильных брактеев, отделенных от дистальных брактеев широкими междуузлиями. Как и в микроспорангиатных ветвях, в результате редукции в конце концов остается лишь один терминальный или субтерминальный мегастробил.

Но в пределах того же семейства Podocarpaceae наблюдается и другое направление эволюции собрания мегастробиллов. Оно выражается не столько в редукции числа отдельных мегастробиллов, сколько в сокращении междуузлий главной оси и в образовании, таким образом, компактного собрания мегастробиллов, или «шишки». Так, например, у рода *Saxegothaea* нижние кроющие чешуи

главной оси лишились мегастробиллов, верхние же сблизились между собой и образовали маленькую «шишку».

Эти два направления эволюции собрания мегастробиллов мы наблюдаем также в семействах Taxaceae и Cephalotaxaceae. У *Nothotaxus* и *Taxus* в результате редукции числа мегастробиллов получились одиночные односеменные мегастробила, а у *Amentotaxus* и *Cephalotaxus* возникли маленькие шишки. У всех остальных хвойных эволюция шла в сторону возрастания компактности всего собрания мегастробиллов, уменьшение же числа частей играло второстепенную роль. В итоге возникли компактные и плотные шишки, характерные для огромного большинства хвойных.

Каждая шишка состоит из центральной оси, на которой в различном порядке сидят кроющие чешуи, несущие в своих пазухах так называемые «семенные чешуи». Семенные чешуи свободные или сросшиеся с кроющей чешуей. На своей верхней (адаксиальной) стороне семенные чешуи несут семезачатки. Морфологически «семенные чешуи» представляют собой не чешуи и не листовые органы вообще, а укороченные побеги (брахибласты). Они являются сильно видоизмененными и редуцированными мегастробилами. Гомологизация семенной чешуи с мегастробилом является результатом длительных, более чем полустолетних, ее исследований. Вопрос о природе семенной чешуи был долгое время одним из самых спорных вопросов ботанической морфологии. Он обсуждался неоднократно и имеет обширную литературу. История изучения этого загадочного, казалось, образования заслуживает того, чтобы остановиться на ней хотя бы вкратце.

Один из классиков ботаники прошлого столетия Роберт Браун (Brown, 1827) толковал семенную чешую как открытый «плодолистик», возникший в пазухе «прицветника» (брактеи) и несущий голые семезачатки. Но уже Шлейден (Schleiden, 1839) протестовал против идеи возникновения листа («плодолистика») в пазухе другого листа (кроющей чешуи) и предложил рассматривать семенную чешую как аксиальную плаценту («почку»), сидящую в пазухе листа.

Уже давно известны атавистические уродства в шишках хвойных, где имеет место пазушная вегетативная пролиферация. Ненормальное пазушное ветвление очень часто встречается у хвойных, и уже неоднократно описывались случаи, когда вместо семенных чешуй в пазухах кроющих чешуй развивались короткие побеги. Подобные уродства наблю-

дались главным образом у *Larix*, *Tsuga*, *Picea* и *Pinus*. А. Браун (Braun, 1842) был первый, кто использовал тератологический материал для истолкования морфологической природы семенной чешуи хвойных. Основанием для его построений послужили уродливые шишки лиственницы, где брактее превратились в вегетативный лист, а семенная чешуя видоизменилась в короткий побег с двумя листьями. На этом основании он рассматривал семенную чешую как два первых сросшихся листа редуцированного побега. Эти два листа были, по его мнению, расположены вначале поперечно, но затем срослись своими задними («адаксиальными») краями и при основании срослись с верхней поверхностью кроющей чешуи. А. Браун считал шишку хвойных целым «соцветием», а не простым «цветком». Гипотезу А. Брауна дополнял и развивал в дальнейшем целый ряд других авторов вплоть до новейших исследователей.

Если предыдущие авторы основывались в своих выводах главным образом на данных тератологии и внешней морфологии, то знаменитый французский ботаник ван Тигем (Tieghem, 1869) впервые прибегнул к детальному исследованию васкулярной анатомии шишки, ее проводящей системы. Основываясь на самостоятельности проводящих пучков кроющей и семенной чешуи, он считал независимыми и самые эти органы. Проводящий пучок семенной чешуи делится и образует в поперечном разрезе дугу с ксилемой, расположенной на нижней стороне, в то время как в кроющей чешуе расположение ее такое же, как в листе. Дугообразное расположение показывает, по мнению ван Тигема, что пазушная структура есть лист, а не ветвь, а обратная ориентация флоэмы и ксилемы говорит о том, что это есть лист сидячий на задней стороне редуцированной и уплощенной ветви, т. е. между этой последней и осью шишки. Таким образом, семенная чешуя есть не ветка, а первый лист редуцированного пазушного побега. Кроме того, ван Тигем показал, что у *Taxodiaceae*, *Araucariaceae* и *Cupressaceae* имеются обе системы противоположно ориентированных пучков, что доказывает двойную природу их «простой» чешуи.

В 1871 г. Моль (Mohr, 1871) сделал очень любопытное открытие, что лист зонтичной сосны *Sciadopitys verticillata* является по своей природе двойным. Он показал, что два первых листа пазушного побега срослись здесь своими внутренними, или задними краями. В результате такого срастания вентральная поверхность направлена наружу, что говорит о полной вероятности такого же объяснения

для семенной чешуи, если мы примем точку зрения А. Брауна.

Однако в течение последних десятилетий прошлого века наибольшим признанием пользовалась не «теория пазушного брахибласта» А. Брауна, а «лигулярная теория» Сакса—Эйхлера. По мнению Сакса (Sachs, 1868, 1874), автора известного учебника ботаники, выдержавшего много изданий и переведенного также на русский язык, у хвойных нет двойной шишечной чешуи, т. е. нет отдельных кроющих и семенных чешуй. По его мнению, семенная чешуя даже у *Pinaceae* представляет собой вырост (лигулу, плаценту) на брактее, которую он считал «плодолистиком» или спорофиллом. Эту гипотезу принял известный морфолог и систематик Эйхлер (Eichler, 1881, 1882), который считал шишку хвойных простым цветком, а чешую шишки — открытым плодолистиком.

Против теории Сакса—Эйхлера выступил знаменитый чешский морфолог Ладислав Челаковский (Čelakovsky, 1879, 1882, 1884, 1890, 1898, 1900), который развивал дальше идеи Александра Брауна. Его обширные исследования и остроумные построения помогли прочно обосновать взгляды Брауна и способствовали широкому распространению «теории пазушного брахибласта» среди ботаников. Главным аргументом в пользу этой теории служили для него случаи замещения семенной чешуи коротким побегом в аномальных шишках *Larix*, *Pinus*, *Picea* и др. Так, например, еще Штенцель (Stenzel, 1876) описал шишку обыкновенной ели, в которой в пазухе брактее возникла листовая почка, первые два листа которой по консистенции, цвету и форме напоминали больше семенную чешую, чем вегетативные листья. Сам Челаковский посредством детального исследования целой серии уродств обнаружил непрерывные и постепенные переходы между первыми двумя листьями пазушного побега и нормальной семенной чешуей. Он также ясно показал, что у сосны третий передний лист пазушного побега, поворачиваясь на 180°, принимает участие вместе с первой парой листьев в образовании семенной чешуи¹. Веленовский (Velenovsky, 1888, 1909) соглашается с таким истолкованием природы «двойной чешуи» *Pinaceae*, *Cupressaceae*, *Cryptomeria*, *Taxo-*

¹ Веленовский (Velenovsky, 1888) же наблюдал в пролиферированной шишке лиственницы пазушный побег, который нес не только две мясистые поперечные семенные чешуи, но также несколько других подобных листьев, каждый из которых нес на своей нижней поверхности семезачаток.

dium и *Glyptostrobus*, однако возражает, что у *Agathis*, *Araucaria*, *Cunninghamia*, *Sciadopitys*, *Sequoia* и *Athrotaxis* мы имеем дело с простой, а не сложной структурой. Он основывается при этом как на отсутствии, по его мнению, в строении чешуй этих родов явственных следов двойной природы, так и на наблюдавшихся им уродливых «андрогинных» (обоеполюх) шишках, в которых некоторые чешуи несли микроспорангии на нижней и семезачатки на верхней своей поверхности, в то время как на других чешуях, похожих во всех отношениях на обычные микроспорофиллы, семезачатки сидели на их верхней поверхности. Этот факт доказывает, по его мнению, что мы имеем здесь дело с «простой», а не «двойной» чешуей. Уорсделл (Worsdell, 1916) возразил, однако, на это, что в аномальной шишке подобного типа, где условия питания очень сильно нарушены, настоящие мужские чешуйки (микроспорофиллы) могут очень легко стать семеносными, так как мы знаем очень много случаев аномальных тычинок, несущих семезачатки. Кроме того, Веленовский не принял во внимание того факта, что Энгельман (Engelmann, 1882) в Америке нашел пролиферированную шишку *Sequoia*, которая ясно обнаруживает сложную природу чешуи. И так как очень вероятно, что *Sequoia* близко родственна *Taxodium*, то семеносные чешуи у обоих родов должны быть идентичными. У *Taxodium*, *Cryptomeria* и *Glyptostrobus* А. Браун нашел пазушные побеги, заменяющие чешуи. Веленовский был, по мнению Уорсделла, введен в заблуждение крайней интимностью слияния двух чешуй, которой, несомненно, обязана кажущаяся простота двойной чешуи. Кроме того, анатомическая структура чешуи, например, у *Araucaria* с ее верхним рядом перевернутых (инвертированных) проводящих пучков столь сходна со структурой чешуи *Pinaceae*, что вполне очевидно их одинаковое устройство (Worsdell, 1916).

Уорсделл описал интересную аномалию в строении верхушки побега *Pinus thunbergii*, имеющую известное значение для понимания происхождения семенной чешуи. Восемь или девять чешуевидных листьев в нижней половине побега имеют в своих пазухах обычные двулистные короткие побеги (брахибласты). В пазухах же большинства остальных чешуевидных листьев расположены совершенно иного типа брахибласты. Наиболее частой формой аномальной пазушной структуры является изгибающийся наружу, выпуклый мясистый листовидный орган. Часто эта структура снабжена на своей адаксиальной поверхности

ясным выростом, иногда парой таких выростов, которые представляют собой расположенные выше листья пазушного побега, сросшиеся с нижним изогнутым листовидным органом. Уорсделл выяснил на основании анатомического исследования, что этот изогнутый пазушный орган образован двумя поперечно расположенными листьями, сросшимися своими адаксиальными краями. Эти уродливые двойные листовые органы Уорсделл сравнивает с нормальными двойными листьями *Sciadopitys* и случаями аномального срастания листьев у хвойных. Но лучше всего, по его мнению, сравнивать их с семенной чешуей *Pinaceae*, так как способ происхождения обоих совершенно идентичен. В обоих случаях один или два расположенных выше на пазушном побеге листа сливаются с двойным листовым органом. Апофиз (умбо) на адаксиальной стороне семенной чешуи морфологически соответствует выросту в верхней части адаксиальной поверхности мясистой структуры в пазухах чешуевидных листьев аномального побега *Pinus thunbergii*. По мнению Уорсделла, нахождение этой пазушной структуры и способ ее происхождения дает сильную поддержку господствующему взгляду как на происхождение семенной чешуи, так и двойного листа *Sciadopitys*. Этот случай указывает на наличие тенденции среди хвойных к срастанию первых двух листьев пазушного побега своими адаксиальными краями.

Предпринятое А. Имсом (Eames, 1913) исследование проводящей системы семенной чешуи привело его к выводу, что она представляет собой не что иное, как укороченный побег, или брахибласт, расположенный в пазухе стерильной брактеи (кроющей чешуи). Из оси стробила в каждую брактею отходят пучки, ксилема и флоэма которых расположены как в листе. В васкулярном же снабжении семенной чешуи расположение ксилемы и флоэмы обратное. В процессе эволюции двойная природа элементов семенной структуры шишки затемняется в результате упрощения, вызванного слиянием двух чешуй. Но истинная природа этих элементов все же может быть обнаружена присутствием двух серий проводящих пучков — нижней, нормально ориентированной и верхней, с перевернутой ксилемой и флоэмой и наличием двух свободных верхушек на фертильной структуре. Фертильные элементы шишки имеют двойную природу не только у *Pinaceae*, но и у *Araucariaceae*. Простая фертильная чешуя араукариевых обязана своим происхождением полному или почти полному срастанию и сильной редукции. К сходным выводам пришел

Синнотт (Sinnott, 1913). На основании анатомического изучения Синнотт считает чешую сосновых, язычок араукариевых и эпиматиум подокарповых гомологичными образованиями. Они представляют все, по его мнению, остаток пазушного побега. Простые чешуи возникли из сложных путем слияния обеих чешуй или редукции одной части.

На основании своих анатомических исследований Аазе (Aase, 1915) пришла к выводу, что в эволюции шишек хвойных имеются две тенденции: 1) редукция числа чешуй и 2) изменение сложной чешуи во внешне простую путем потери одной части или посредством слияния двух. Упрощение сложной чешуи наиболее сильно у *Athrotaxis selaginoides*, *Agathis* и *Saxegothaea*.

К очень оригинальным выводам пришел шведский ботаник Хагеруп (Hagerup, 1939). Этот исследователь построил всю свою гипотезу исключительно на раннем онтогенезе шишек различных хвойных, который он изучал на многочисленных микротомных сериях. Шишки у исследованных им групп (за исключением Тахасеае и некоторых Супрессеае) представляют собой, по его мнению, «соцветие» или «сережку». Шишки сосны построены так же, как и ее удлинненные побеги. В пазухе чешуи, сидящей на главной оси, помещается короткая боковая ось, соответствующая оси короткого побега. На ней находится три листа, средний из которых является семенной чешуей. Этот короткий трехлистный побег представляет собой «цветок» сосны: у других хвойных «цветок» построен таким же образом, но число листьев у них различное. В уклоняющемся варианте, у можжевельника, шишка представляет уже простой побег.

По Доак (Doak, 1935), ранние стадии онтогенеза семенной чешуи сосны очень напоминают развитие укороченных побегов. Три самые нижние и наиболее правильно расположенные чешуи укороченного побега имеют всегда аналогичным же образом расположенные двойники на семенной чешуе. Открытые автором многочисленные аномальные (обоеполюе) шишки у сосны и лиственницы также приводят его к убеждению о правильности теории брахибласта. Эти атавистические уродства указывают на то, что два латеральных расширения на семенной чешуе представляют собой отдельные мегаспорофиллы и гомологичны латеральным чешуям пучкового влагалища укороченных вегетативных побегов. Анатомические и палеонтологические данные приводят его к выводу, что это толкование применимо как к сосновым, так и к араукариевым и что обе эти группы возникли из

общей анцестральной формы, имевшей такие же семенные чешуи, как и *Voltzia*. У форм, ведших к Рипасеае, центральный спорофилл редуцировался и специализировался. У форм же, которые вели к Агаукариасеае, редуцировались и специализировались два латеральных спорофилла.

Дальнейшим развитием «теории брахибласта» явилось обстоятельное и интересное исследование Мери Уайлд (Wilde, 1944), выполненное в лаборатории Артура Имса под руководством этого выдающегося морфолога. Она исходит из того положения, что семенная чешуя хвойных возникла в результате редукции из ограниченного в росте пазушного побега со спирально расположенными стерильными и фертильными придатками. Семенная чешуя является гомологом элементарного микроствобила мужской ветви. У двух видов *Podocarpus* — *P. spicatus* и *P. andinus* имеются сходные мужские и женские фертильные ветви. Женские фертильные ветви несут спирально расположенные брактей, в пазухах которых находится по одному семезачатку, окруженному «эпиматием» (семенной чешуей). Как мужская, так и женская фертильные ветви этих двух видов состоят, следовательно, из гомологичных фертильных побегов, расположенных в пазухах брактей. На основании анализа этих фактов и сравнения с другими хвойными Уайлд приходит к выводу, что примитивные хвойные обладали сходными мужскими и женскими фертильными ветвями.

Со своеобразным вариантом теории брахибласта выступил В. Циммерманн (Zimmermann, 1930, 1959) в своей книге «Филогения растений». Исходя из очень большой геологической древности хвойных, он приходит к выводу, что шишка хвойных возникла еще на той ступени эволюции высших растений, когда еще не было ясно выраженной дифференциации между осевыми и листовыми органами. Согласно развиваемой им теломной теории все типы спорангиальных пучков могут быть выведены из радиально-симметричных повторно дихотомирующих ветвей псилофитовых с их терминальными спорангиями. По его мнению, семенная чешуя хвойных также является спорангиальным пучком, хотя первоначально она могла состоять как из фертильных, так и из стерильных теломов. Теорию Циммерманна приняли также многие современные авторы, в том числе Флорин (Florin, 1951), который развил и детализировал ее.

Теория брахибласта получила полное подтверждение в данных палеоботаники — в работе Дж. Уолтона (Walton, 1928) и особен-

но в замечательных исследованиях шведского палеоботаника Р. Флорина (Florin, 1939, 1951, 1954). Наиболее примитивными оказались шишки палеозойского хвойного *Lebachia piniiformis* (Schloth.) Florin. Шишка этого чрезвычайно примитивного хвойного несет многочисленные спирально расположенные вильчатые кроющие чешуи, в пазухах которых сидит по одному редуцированному и более или менее радиально-симметричному мегастробилу. Каждый такой мегастробил состоит из короткой оси, на которой сидит несколько стерильных чешуй и один редуцированный чешуевидный мегаспорофилл. Мегастробил лебахии значительно более редуцирован и упрощен, чем мегастробилы кордаитовых, но по сравнению с мегастробилами позднейших хвойных он чрезвычайно примитивен. Он представляет собой архетип семенной чешуи современных хвойных. В отличие от кордаитовых мегастробил рода *Lebachia* обнаруживает, хотя еще слабо выраженное, изменение симметрии в сторону дорзивентральной. Эта тенденция более выражена у близкого к *Lebachia* пермокарбового рода *Ernestiodendron*. Мегастробилы у *Ernestiodendron* уже более или менее уплощенные, с более редуцированной осью, хотя мегаспорофиллов в каждом мегастробиле здесь больше (от 3 до 7). У всех более молодых родов мегастробилы явственно дорзивентральные. У верхнепермского рода *Pseudovoltzia* семенная чешуя состоит из рудиментарной оси, которая несет пять дистальных стерильных чешуй — три более крупные и две более мелкие — и два или три базальных ножковидных мегаспорофилла. Каждый мегаспорофилл снабжен одним терминальным обращенным семезачатком. Пятилопастная семенная чешуя *Pseudovoltzia* представляет собой уплощенный мегастробил, который занимает промежуточное положение между примитивными мегастробилами типа *Lebachia* и *Ernestiodendron* и более упрощенными и редуцированными семенными чешуями позднейших хвойных. По Флорину (Florin, 1951), «Пазушный комплекс *Pseudovoltzia*, несомненно, гомологичен радиально-симметричным цветкам кордаитов и лебахий. По сравнению с ними он характеризуется редукцией, изменением филлотаксиса и инверсией семезачатков. Как и у *Lebachia*, мегаспорофиллы все еще относительно сильно развиты, но вильчатость стерильных чешуй на цветочной оси, заметная у более молодых кордаитов, и бифуркация брактеев, характерная для *Lebachia*, совершенно исчезли у *Pseudovoltzia*. Еще большая редукция мегастробила («женского цветка», по Флорину) наблюдается

у верхнепермского рода *Ullmannia*. Мегастробил ульманнии имеет внешнюю дистальную, широко округлую стерильную часть, состоящую из пяти полностью сросшихся клиновидных чешуй, и внутреннюю проксимальную, фертильную часть, обращенную к оси шишки. Фертильная часть состоит из одного медианного ножковидного мегаспорофилла с крупным, терминальным, но обращенным семезачатком. Таким образом, стерильные чешуи в мегастробиле *Ullmannia* уже полностью слились, и она ушла значительно дальше по пути специализации и редукции чем *Pseudovoltzia*. Таким образом, уже в пермском периоде существовали хвойные с довольно специализированным мегастробилом. Как справедливо указывает Флорин (Florin, 1951), структуру шишки *Ullmannia* было бы трудно понять без сравнения с шишками таких растений, как *Lebachia* и *Pseudovoltzia*. Процесс эволюции мегастробила от *Lebachia* к *Ullmannia* заключался в: 1) редукции оси стробила и числа стерильных чешуй, 2) подавлении передней стороны стробила, приведшем к его дорзивентральной, 3) перемещении оставшихся стерильных чешуй к задней стороне стробила и их срастании в дисковидную структуру и, наконец, 4) инверсии семезачатков.

Ряд дальнейших изменений наблюдается, как это показал Флорин, у мезозойских хвойных. Относительно примитивно строение мегастробил у триасового рода *Voltziopsis* (Вост. Африка). Как и у *Lebachia*, кроющие чешуи вильчатые на верхушке и, по-видимому, свободные от сидящих в их пазухах мегастробиллов. Мегастробилы состоят из узкой базальной части и пяти-шести стерильных, избегающих и только частично сросшихся чешуй. Мегаспорофиллов в каждом мегастробиле, по-видимому, около пяти, ножковидных, несущих терминальные семезачатки. По Флорину (Florin, 1951), мегастробилы *Voltziopsis* напоминают таковые *Pseudovoltzia* по своей дорзивентральной симметрии, хотя число мегаспорофиллов больше, уплощение всего комплекса более выраженное и семезачатки, по-видимому, прямые.

Дальнейшую стадию эволюции мы наблюдаем у триасового рода *Voltzia*. Здесь также стерильная часть каждого мегастробила образована пятью чешуями, но мегаспорофиллы уже почти полностью слились со стерильными чешуями и свободны только на своих загнутых верхушках, несущих висячие семезачатки. К *Voltzia* близок верхнетриасовый и нижнеюрский род *Schizolepis*, у которого мегастробил состоит из трех частично сросшихся стерильных чешуй и трех сросшихся с ними мега-

спорофиллов. Таким образом, как указывает Флорин (Florin, 1951), *Voltzia* и *Schizolepis* показывают, что уже в нижнем мезозое мегаспорофиллы хвойных срастаются со стерильными чешуями в единый пазушный комплекс. В то же время стерильные и фертильные чешуи начинают располагаться таким образом, что первые могут на поверхностный взгляд казаться или выростами спорофиллов или же спорофиллами, несущими семезачатки прямо на их поверхностях. Однако сравнение со строением мегастробиллов более примитивных палеозойских хвойных показывает, что ни одно из этих толкований не может быть принято. Семенные чешуи типа *Voltzia* и *Schizolepis* возникли, по мнению Флорина, из укороченных побегов с перекрестнопарными стерильными чешуями и мегаспорофиллами.

Морфологическое исследование мегастробиллов целого ряда других мезозойских хвойных, как *Swedenborgia*, *Cheirolepidium* (*Cheirolepis*), *Hirmeriella*, *Cycadocarpidium*, *Drepanolepis*, *Palissya* и *Stachyotaxus*, показывает различные пути дальнейшего видоизменения и специализации пазушного фертильного комплекса.

Блестящие палеоморфологические исследования Флорина окончательно подтвердили старую «теорию пазушного брахибласта», которая первоначально носила скорее характер рабочей гипотезы, чем сколько-нибудь разработанной научной теории. Теперь уже нет сомнений в том, что семенная чешуя есть брахибласт, гомологичный отдельному элементарному мегастробилу мегаспорангиатной «сережки» кордаитовых. При этом у примитивных хвойных, так же как у кордаитовых, семезачатки были расположены терминально на верхушках ножковидных мегаспорофиллов. Вслед за Циммерманном Флорин считает, что эти мегаспорофиллы возникли непосредственно из теломных пучков псилофитовых и что поэтому терминальное расположение семезачатков является здесь первичным, а не результатом редукции. Из этого неизбежно следует вывод, что хвойные, кордаитовые и все «стахиоспермы» вообще возникли независимо от остальных голосеменных и возникли, минуя не только стадию семенных папоротников, но даже стадию папоротников. Однако вся совокупность данных морфологии и анатомии современных и вымерших высших растений говорит скорее о том, что голосеменные растения возникли от примитивных разноспоровых папоротников с плоскими дорзивентральными листовидными спорофиллами. Самые древние и примитивные голосеменные растения — семенные папоротники — характеризуются

именно такими спорофиллами. Как микро-, так и мегаспорофиллы семенных папоротников листовидны. Есть много оснований считать голосеменные монофилетической группой, возникшей от какой-то одной группы папоротников. Нам поэтому представляется, что «стахиоспермия» является не наследием псилофитовых, но возникла скорее всего в эволюции семенных папоротников.

В эволюции расположения семезачатков (плацентации) у семенных папоротников существовало два направления: 1) от маргинального (краевого) к ламинальному (поверхностному) и 2) от маргинального к вторично-терминальному. Маргинальное расположение встречается у самых различных семенных папоротников, и притом разного геологического возраста. У наиболее примитивных форм семезачатки сидели по краям неизменных перышек на верхушках боковых или конечных лопастей. У более подвинутых форм спороносные перышки были уже более или менее видоизменены, и в связи с этим расположение семезачатков уже не было маргинальным. В одних случаях оно становится ламинальным, в других же случаях переходит во вторично-терминальное, как у *Lyginopteris oldhamia* и *Aneimites fertilis*. У последнего семезачатки сидели терминально на ножках, соответствующих редуцированным и видоизмененным перышкам. Все эти изменения в расположении семезачатков у семенных папоротников представляют очень большой интерес, так как они дают нам ключ к пониманию происхождения ножковидных мегаспорофиллов беннеттитовых, кордаитовых и гинкговых (Тахтаджян, 1950, 1956).

У подавляющего большинства хвойных в результате возрастающей дорзивентральной мегаспорофиллы и постепенного слияния всех его частей в одну чешуевидную структуру вторично-терминальное расположение семезачатков переходит в ламинальное — семезачатки оказываются на адаксиальной стороне чешуи. Но это уже вторично-ламинальное расположение, которое не имеет ничего общего с первично-ламинальным расположением спорангиев папоротников. Оно здесь тоже продиктовано экологическими требованиями, но возникло совершенно другими путями.

Итак, в эволюции стробиллов у хвойных мы наблюдаем, как микроспорангий занимает постепенно все более ясно выраженное адаксиальное положение и тем самым способствует более легкому освобождению пыльцы, а семезачатки, наоборот, стремятся занять адаксиальное положение и, таким образом, быть в лучших условиях защиты. В обоих случаях

путь эволюции имеет ясно выраженный приспособительный характер.

При занятии семезачатком абаксиального положения на семенной чешуе появляется тенденция к слиянию этой последней с кроющей чешуей. В восходящей серии форм, ведущей от Pinaceae к Taxodiaceae и Cupressaceae, мы можем наблюдать постепенное срастание кроющей и семенной чешуи, конечным результатом которого является обычно доминирование семенной чешуи и почти полное исчезновение брактее и ее проводящей системы. В некоторых только случаях, как у *Athrotaxis* и *Cunninghamia*, доминирует кроющая, а не семенная чешуя, причем последняя редуцируется так сильно, что ее проводящая система бывает представлена только немногими мелкими пучками, иногда только одним (Eames, 1913; Sinnott, 1913). В обоих случаях возникает «простая» фертильная чешуя.

«Простая» фертильная чешуя араукариевых также обязана своим происхождением полному или почти полному срастанию и сильной редукции. В пределах семейства араукариевых можно наблюдать все переходы от форм, у которых шишки имеют явственно двойную природу, к формам с сильно упрощенным фертильным комплексом (Eames, 1913). Среди араукарий особенно выделяется двойной природой своей чешуи *Araucaria bidwillii*. И у рода *Agathis* также встречаются виды, у которых чешуя имеет двойные серии пучков (Eames, 1913). Двойные серии пучков обнаружены также в чешуях мезозойских араукарий (Hollick and Jeffrey, 1909). Имеется также весь ряд переходов от видов *Podocarpus*, имеющих свободные, не сросшиеся между собой кроющие и семенные чешуи, к простой чешуе *Saxegothaea* и *Microcachrys*. Таким образом, в различных филогенетических линиях хвойных происходит срастание кроющей и семенной чешуи, дающее начало единому фертильному комплексу.

ОБОЛОЧКА МИКРОСПОР И ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

Материнские клетки микроспор (микроспороциты) бывают обычно готовы уже осенью и остаются покоящимися всю зиму, а в течение следующей весны каждая делится на четыре микроспоры. При созревании микроспор клетки тапетума расплываются и образуют периплазмодий. На поверхности оболочки микроспор наблюдается более или менее сложный и постоянный для данного вида рисунок, образующийся отчасти из материала

экзины, отчасти из остатка периплазмодия. Микроспоры и пыльцевые зерна хвойных исключительно легки, что способствует их распространению ветром. Количество их очень велико, а иногда исключительно большое.

Оболочка микроспор хвойных обнаруживает более подвинутый тип строения, чем у их предков — кордаитовых. Их очень мелкие размеры и наличие у многих из них воздушных мешков приводят к быстрому их рассеиванию на значительные пространства воздушными токами, а чрезвычайно стойкая оболочка

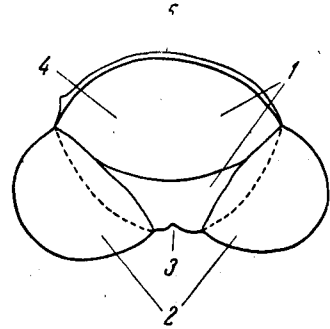


Рис. 63. Основные морфологические элементы пыльцевых зерен хвойных с воздушными мешками:

1 — тело; 2 — воздушные мешки; 3 — борозда; 4 — щит; 5 — гребень

с характерной скульптурой, широко используется для диагностики fossilized останков. Значение их для систематики совершенно бесспорно. Выделение типов оболочки микроспор из осадочных образований при различного рода геологических исследованиях имеет огромное значение не только для стратиграфии, но и для теоретических обоснований вопросов развития флоры и растительности, миграции, состава и распространения растительных комплексов и др. Изучение подобного рода микрофоссилий широко вошло в практику научно-исследовательских учреждений. В связи с этим мы несколько подробнее остановимся далее на характеристике этих образований.

Пыльцевые зерна представителей порядка Coniferales по своей морфологии могут быть разделены на две группы: 1) пыльцевые зерна с воздушными мешками и 2) пыльцевые зерна без воздушных мешков. Пыльцевые зерна с воздушными мешками характерны для семейств Lebachiaceae, Voltziaceae, Podocarpaceae и Pinaceae.

При характеристике пыльцевых зерен с воздушными мешками следует учитывать: общую

форму и очертание пыльцевого зерна, особенности строения тела (центральная часть зерна), борозды, воздушных мешков, щита (или диска), гребня и экзины (см. рис. 63).

Борозда представляет собой наиболее тонкую и эластичную часть экзины дистальной части зерна. Воздушные мешки являются выростами наружного слоя экзины (секзины), расположенные по краям борозды. Они могут прикрепляться к телу несколько выше экваториальной оси — *Picea* — (рис. 64e), на ее уровне (у пыльцы большинства хвойных) или ниже ее (древние хвойные). Часть мешка, прилежащая к борозде, называется дистальной, другая же часть, прилежащая к гребню, — проксимальной. Форма воздушных мешков у пыльцевых зерен хвойных весьма разнообразна, но в основном они могут быть: полушаровидные — по очертаниям равные полуокружности, когда диаметр их основания равен наибольшему диаметру; больше, чем полушаровидные, по очертаниям превышающие полуокружность, когда диаметр их основания меньше их наибольшего диаметра. Структура экзины воздушных мешков сетчатая. Форма, размер ячеек сетки могут быть использованы в систематических целях. У большинства представителей семейства Pinaceae сетка воздушных мешков двойная: крупная, которая обычно выявляется при более низко стоящем тубусе микроскопа, и более мелкая, обнаруживаемая обычно при более высоком положении тубуса микроскопа (иммерсия, $\times 1350$).

Щит (или диск) представляет собой более утолщенную часть экзины на проксимальной стороне пыльцевых зерен хвойных семейств Pinaceae и Podocarpaceae. Структура щита мелко- или крупносетчатая, часто сильно измененная деформацией.

Под гребнем понимается толщина щита (или диска), видимая в оптическом разрезе при экваториальном и боковом положении зерна. Форма гребня у пыльцы различных родов семейства Pinaceae различная: у *Picea* толщина гребня к проксимальным основаниям воздушных мешков постепенно убывает; у многих видов *Pinus*, наоборот, толщина гребня к мешкам увеличивается; у *Abies* толщина гребня, начиная от полюса зерна, постепенно возрастает, а затем вновь убывает к основаниям мешков; у *Cedrus* толщина гребня от полюса зерна к основаниям воздушных мешков не меняется.

Среди пыльцевых зерен семейства Pinaceae, снабженных воздушными мешками, на основании ряда признаков можно выделить два основных типа пыльцевых зерен, причем необ-

ходимо подчеркнуть, что оба эти типа мы находим среди пыльцы рода *Pinus*. К первому типу (рис. 64a—z) принадлежат пыльцевые зерна, имеющие воздушные мешки, по очертаниям превышающие полуокружность, линия

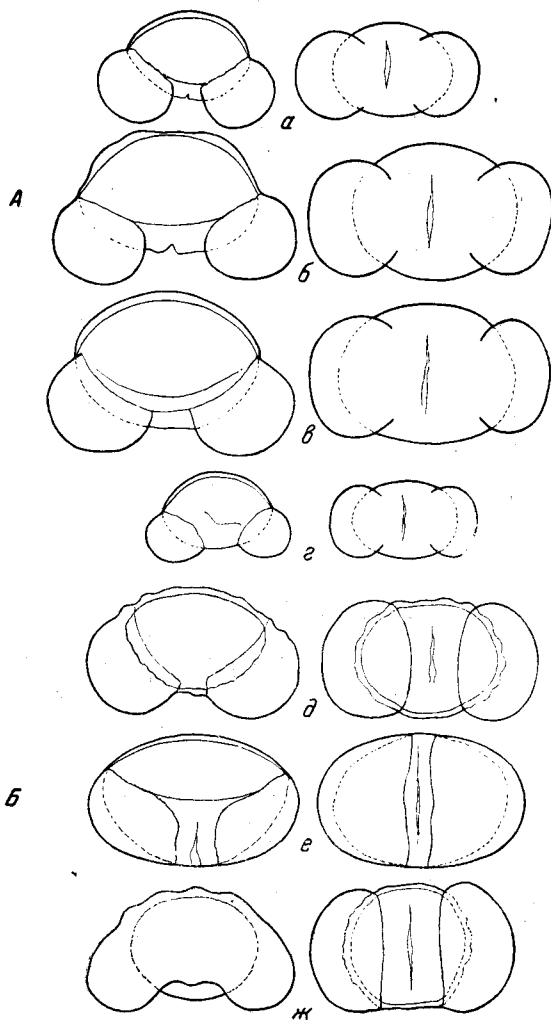


Рис. 64. Два основных типа пыльцевых зерен хвойных с воздушными мешками. А — первый тип (a—г): а — *Pinus* подрода *Pinus* (*Diploxyton*); б — *Abies*; в — *Keteleeria*; г — *Pseudolarix*. Б — второй тип (д—ж): д — *Pinus* подрода *Strobilus* (*Haploxyton*); е — *Picea*; ж — *Cedrus*

прикрепления воздушных мешков к телу зерна меньше их диаметра; при боковом положении зерна контур его не плавно переходит в контур воздушного мешка, а образует с ним угол. С проксимальной и дистальной стороны общий контур зерна образуется в результате пересечения трех окружностей — тела и двух воздушных мешков. Этот тип объединяет

пыльцу различных видов *Pinus*, некоторых секций подрода *Pinus* (*Diploxylon*), пыльцу *Abies*, *Keteleeria* и *Pseudolarix*. Ко второму типу (рис. 64д—ж) относятся пыльцевые зерна, обладающие воздушными мешками, по очертаниям равными полуокружностями; линия прикрепления их к телу совпадает с их диаметром. При боковом положении зерна контур

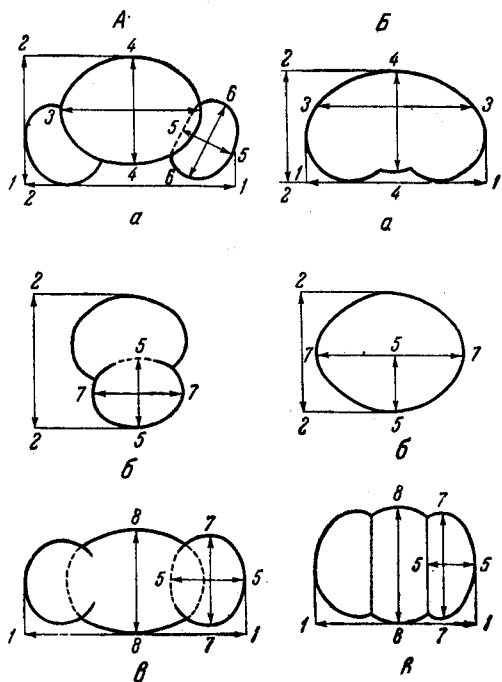


Рис. 65. Схема измерения пыльцевых зерен (по двум типам А и Б) с воздушными мешками

а — экваториальное положение: 1—1 — длина зерна; 2—2 — высота зерна; 3—3 — длина тела; 4—4 — высота тела; 5—5 — высота воздушного мешка; 6—6 — длина воздушного мешка. б — боковое положение: 2—2 — высота зерна; 5—5 — высота воздушного мешка; 7—7 — ширина воздушного мешка. в — продольное положение: 5—5 — высота воздушного мешка; 7—7 — ширина воздушного мешка; 8—8 — ширина тела

тела плавно переходит в контур мешков. С проксимальной и дистальной стороны пыльцевые зерна имеют в очертании овальную форму. Этот тип включает пыльцу *Picea*, ряда видов *Pinus* подрода *Strobus* (*Haploxylon*), *Cedrus*, *Cathaya*.

В соответствии с выделенными двумя типами пыльцевых зерен с воздушными мешками и измерение их производится тоже различно. Способы измерения этих двух типов зерен представлены на прилагаемых схемах (рис. 65). В основу этих схем положена несколько видоизмененная нами методика измерения пыльцевых зерен хвойных, разработанная Эрдтманом (Erdtman, 1952).

Пыльцевые зерна без воздушных мешков встречаются у представителей семейств *Agaricaceae*, *Taxaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Sciadopityaceae*, *Taxodiaceae*, *Cupressaceae* и у представителей семейства *Pinaceae* — *Larix*, *Pseudotsuga* и *Tsuga* (исключение *Tsuga pattoniana*). В характеристике пыльцевых зерен без воздушных мешков следует учитывать: общую форму и очертание зерна, форму и строение борозды, поры, особенности строения оболочки. Измерение пыльцевых зерен без воздушных мешков производится следующим образом: у округлых зерен — их диаметр, у овальных зерен — длинная и короткая оси.

СЕМЕЗАЧАТКИ И СЕМЕНА

Семезачатки хвойных атропные (ортотропные), как у *Taxus*, анатропные, как у *Podocarpus*, или промежуточного типа. Мегаспорангий (нуцеллус) у многих хвойных более или менее свободен от интегумента, по крайней мере, на ранних стадиях развития семезачатка. Совершенно свободен нуцеллус у *Agaricaceae*. Он был свободен также у палеозойских и части мезозойских хвойных.

Семена хвойных очень сильно варьируют по величине и форме. Кожура семени бывает деревянистой, кожистой или перепончатой. Семена некоторых родов снабжены одним большим крыловидным придатком или 2—3 небольшими крыльями. Пленчатое крыло на семенах *Pinaceae* образуется из поверхностной ткани чешуи, которая в процессе созревания семени отделяется от чешуи и остается прикрепленной к семени. Сочный, ярко окрашенный покров семян ряда хвойных способствует их распространению посредством животных, как красная мясистая кровелька *Taxus* или соответствующее ей образование у *Cephalotaxus*.

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ

Для подразделения хвойных на семейства и роды решающее значение имеют такие признаки, как строение микро- и мегастробилов и их собраний, строение микроспорофиллов, строение и число семезачатков, строение женского гаметофита и пр. Очень важным признаком является отдельность или слитность кроющей и семенной чешуи, их строение. В последние десятилетия большое значение приобрели также анатомия древесины и листьев, строение устьичного аппарата и эпи-

дермальных клеток листа и морфология оболочки микроспор и пыльцевых зерен.

При изучении вымерших хвойных исследователь чаще всего имеет дело с отпечатками листьев и целых веточек (часто с шишками), с отдельными шишками и изолированными чешуями, с семенами, пыльцевыми зернами и древесинами. Так как палеоботаник имеет дело с более или менее фрагментарным материалом, то далеко не всегда удается отнести ископаемые остатки к тому или иному естественному роду. Чем моложе ископаемые остатки, тем ближе они в систематическом отношении к современным таксонам и тем, как правило, они имеют лучшую сохранность. Поэтому определение хвойных из кайнозойских отложений значительно легче, чем из более древних отложений. Особенно ценным является материал, полученный при диаспоровом анализе (Дорофеев, 1950, 1951, 1955, 1956). Правда, остатки шишек встречаются чаще всего в виде плоских, деформированных образований, на которых не всегда различаются характерные признаки данного таксона. Но, если нахождение таких остатков сопутствуют листья, то это позволяет подойти к разрешению истинной таксономической природы ископаемого хвойного. В случае сохранения у ископаемых листьев кутикулы, возможно правильное родовое определение растения по характеру эпидермы листа, типу устьичного аппарата, расположению устьиц на листовой пластинке. Надо сказать, что применение метода кутикулярного анализа при исследовании ископаемых побегов и семян используется все с большим успехом и дает вполне надежные результаты в разработке их диагностики и тем самым установлении положения ископаемых форм в филогенетической системе.

На предыдущих страницах были описаны основные признаки, которые могут быть положены в основу определения ископаемых древесин хвойных. При этом мы подчеркивали, что точность определения в значительной мере зависит от условий фоссилзации. К сожалению, однако, это не единственное препятствие к правильному определению ископаемых древесин хвойных. Серьезные затруднения связаны с малой изученностью строения древесин современных хвойных. Для большинства политипных родов нам известно строение далеко не всех видов, и, кроме того, даже у описанных видов приводятся не все признаки. Далее до сих пор в основном изучалось строение ствольной древесины, а мы видели выше, что древесина корня по некоторым признакам, имеющим как раз важное

диагностическое значение, существенно отличается от древесины ствола.

В настоящее время классификация ископаемых древесин хвойных в целом ряде своих деталей является в достаточной степени условной. Эта условность хорошо иллюстрируется тем фактом, что за последние несколько десятилетий система наименований ископаемых древесин хвойных и понимание объема и связей формальных родов, включаемых в эти системы, неоднократно менялись. Так, в 1919 г. Сюрд в своей известной сводной работе «Ископаемые растения» (Seward, 1919) установил 15 «формальных родов», к которым отнес все описанные к этому моменту ископаемые древесины хвойных. Через два года, в 1919 г., Крейзел предложил свою систему классификации этих древесин (Kraussel, 1919), заметно отличающуюся от классификации Сюрда. Через 14 лет был предложен новый список «формальных родов», отличающийся и от списка Сюрда и от списка Крейзеля (Slypper, 1933). Наконец относительно недавно, в 1949 г., Крейзел опубликовал новую монографию об ископаемых древесинах хвойных, в которой довел число «формальных родов» до 25, причем снова изменил не только наименование некоторых из них, но и их диагнозы.

Классификация Крейзеля отнюдь не представляется нам совершенной. Напротив, в некоторых критических примечаниях к отдельным формальным родам мы указываем на ее, по нашему мнению, дефекты. Но автор этой классификации учел все основные данные анатомии современных и ископаемых древесин хвойных, и не его вина, если значение некоторых признаков все еще остается неясным, а связи между строением и систематическим положением растения не всегда расширяваются с достаточной четкостью. Новая классификация ископаемых древесин хвойных может быть создана только в результате новых исследований фактического материала современных и ископаемых форм.

Практически лица, занимающиеся изучением ископаемого материала по хвойным, испытывают значительные трудности в вопросах установления систематического положения изолированных остатков листьев, побегов, древесин и пр. В этих случаях обычно используются установившиеся в палеоботанической литературе чисто формальные названия растений, в которых отображено предполагаемое родство или же сходство данного растения с тем или иным естественным таксоном. Например, в названии *Pityocladus* отражено морфологическое сходство изучаемого растения

с *Pinus* по побегу; *Pityospermum* — близость с *Pinus* по семенам и пр. Для многих из этих названий, однако, еще не доказано родство с формами, имеющими определенное систематическое положение среди современных хвойных. Положение других — по ряду данных (эпидерма, некоторые признаки строения микро- и мегастробиллов и пр.) более или менее уточнено в филогенетической системе. Однако имеются и такие ископаемые, для которых существуют лишь догадки об их родственных связях с определенными естественными таксонами. Все это приводит к установлению сборных морфологических родовых названий то по географическому признаку, например, *Ussuriocladus*, то по характеру листьев, например, — *Brachyphyllum* и др. Наконец, для форм определенного генетического родства с современными к названию рода прибавляется окончание — *ites*, например, *Araucarites*. Введение таких наименований, к сожалению, совершенно неизбежно. Однако по мере накопления новых материалов и совершенствования методов палеоботанических исследований число этих формальных наименований для ископаемого материала будет сокращаться, и в идеале эти искусственные роды в конце концов будут заменены естественными.

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ

Хвойные появились в среднем карбоне, а, по данным палинологов, и раньше, по-видимому, в Северном полушарии, скорее всего, в горах субтропической или тропической зоны, где и теперь обитают их наиболее древние представители. Хвойные конца каменноугольного и начала пермского периодов были представлены двумя группами форм, из которых одна положила начало представителям Северного полушария, другая — Южного. При этом ранние представители хвойных Северного полушария были более обильными и широко распространенными, чем таковые Южного полушария. Первая группа объединяла формы из семейства *Lebachiaceae*; они были наиболее примитивными среди хвойных по их характерным кордаитоподобным мегастробилам. Вторая — южная группа — это растения, близкие к семействам *Araucariaceae* и *Podocarpaceae*.

Переход от карбона к перми и пермь являются наиболее интересной фазой в истории развития хвойных; в это время хвойные сменяли кордаитовые, постепенно вытесняя их благодаря своей более высокой организации. В верхнепермскую эпоху хвойные занимали

уже относительно большие пространства и играли роль основных лесных пород в Северном полушарии. На Ангарском континенте, с которым была связана флора умеренного климата, из хвойных доминировали древние представители семейств: *Podozamitaceae* с их рыхлыми мегастробилами (*Cycadocarpidium*); *Voltziaceae* с *Schizolepis* и *Schwedenborgia* и ранние *Pinaceae* с *Pityophyllum* и *Pityospermum*. В Европе и некоторых районах Азии (на Южном Урале, в Фергане) процветали хвойные ксероморфного облика из семейств *Lebachiaceae* (*Lebachia*, *Walchia*, *Ernestiodendron*), известные только в Северном полушарии, а также *Voltziaceae*, *Araucariaceae* и *Podocarpaceae*. Эти последние встречались тогда в Северном полушарии, что, вероятно, говорит об их северном происхождении. Позднее, уже с мезозоя, *Araucariaceae* и *Podocarpaceae* проникли в Южное полушарие, где получили широкое распространение. По данным пыльцевого анализа нижнетриасовых отложений, исключительное значение в эту эпоху начинают приобретать *Podocarpaceae*, *Podozamitaceae*, *Pinaceae* и *Taxaceae*, тогда как кордаитовые постепенно угасают. В составе растительности верхнего триаса наблюдается (по пыльцевым спектрам) большое развитие хвойных, среди которых появляются современные роды *Pinus*, *Picea* и *Cedrus*. Однако представители древних хвойных сохраняют еще господствующее положение. Так, в районе актюбинского Приуралья для эпохи кейпера характерно широкое развитие хвойных с преобладанием примитивных типов: здесь встречаются представители *Podocarpaceae*, *Araucariaceae*, *Podozamitaceae*, *Pinaceae*.

Как известно, конец каменноугольного периода был критическим моментом в геологической истории. Новая фаза складчатости, которая начала проявляться к этому времени, явилась важным фактором в истории развития растительности. Особые, коренные изменения произошли на Европейском континенте и прилегающих территориях, вызвавшие в растительном покрове угасание старых типов и появление новых. Под влиянием возрастающей сухости в Европе произошла остановка в угленакоплении, и растительность приобрела ксероморфный характер. Еще резче эти условия проявились дальше в цехштейне Европы, когда почти полностью исчезают папоротники и кордаиты и вместе с тем увеличивается значение хвойных. Появляются *Ullmannia* и *Voltzia* — предвестники мезозойских хвойных. Близкими по биологическому облику были пермские флоры С. Америки: Канзаса, Колорадо, Вирджинии, Техаса, Аризоны. Здесь ари-

дизация климата вызвала приток мигрантов из Восточной Азии через Аляску.

Гондванская флора была также очень своеобразного облика, и, вероятно, в связи с влиянием фактора оледенения, в ней отсутствовали представители с обильно рассеченными листьями. Вместе с тем пермские слои Гондваны были представлены угленосными отложениями и наличием в них остатков хвойных ксероморфного облика, как *Voltzia* и *Albertia*.

В конце перми — начале триаса сухая эпоха цехштейна в Европе характеризовалась значительным отступанием моря и субаэральным образованием осадков. Спорадически встречаются растительные комплексы резко ксероморфного характера, связанные с отдельными оазисами, развивающимися в сухом климате раннего и среднего триаса. Ксеротермизация страны и далее не испытывала смягчающего влияния моря — эпохи образования раковистого известняка, в котором сохранились хвойные типа *Pagiophyllum*, и лишь в пестрых песчаниках встречаем *Voltzia* и др., которые с их характерными, еще не срастающимися кроющими и семенными чешуями явились исходной группой для последующих форм. К концу перми — началу триаса приурочивают появление *Podozamitaceae* с их рыхлыми женскими шишками. Однако более широкого распространения в триасе достигли хвойные с компактными шишками и одревеснелыми шишечными чешуями типа современных *Pinaceae*. Эти растения имели широкое распространение в нижнемезозойских отложениях. В позднем триасе появляются роды *Palissya* и *Stachyotaxus* — представители семейства *Palissyaaceae*, отдаленно сближаемого с *Podocarpaceae*. Триасовая флора С. Америки близка к таковой Европы. Нижнетриасовые отложения Аризоны обнаруживают ископаемый лес с массовыми остатками древесины *Araucarioxylon*. На материке Ангариды остатки хвойных в триасе не вполне ясны, лучше известны остатки средне- и позднекейперской флоры — Богословского бассейна, Актюбинска, Суракая и Челябинского бассейна: здесь хвойные представлены *Swedenborgia*, *Voltzia*, *Pagiophyllum*, *Podozamites* и *Cycadocarpidium*, а в мальцевской свите Кузбасса — *Retinosporites* и *Araucarites*. Из поздней перми — раннего триаса в Фергане установлены *Walchia*, *Lebachia*, *Albertia* и *Podozamites*, тогда как из позднего триаса тех же мест известны *Podozamites*, *Cycadocarpidium* и *Pityophyllum*.

Araucariaceae имели, вероятно, наиболее длительную историю развития среди хвойных.

Они появились в палеозое, повсеместно развивались в мезозое, что доказывается наличием в соответствующих отложениях характерных семенных чешуй и древесин. Возникнув в Северном полушарии, где они, по-видимому, редко играли сколько-нибудь значительную роль в растительном покрове, их представители распространились в мезозое и в Южном полушарии. Из мезозойских форм в виде изолированных побегов можно привести широко известные *Araucarites*, а также *Pagiophyllum* и *Brachyphyllum*. В меловом периоде ареал их постепенно сокращался, в палеогене они еще были представлены в северном полушарии, а позднее они отодвинулись к югу.

Верхнетриасовые хвойные Уссурийского края обнаруживают однообразие: здесь мы встречаем *Podozamites* и *Pityophyllum* в большом количестве видов. Разнообразие форм этих родов обнаруживается в гомотаксальных отложениях сопредельных стран — в Японии, Корее и др.

В пыльцевых нижнеюрских комплексах, известных из районов Урала, Казахстана и Восточной Сибири, содержится большое количество древних хвойных наряду с редкими пыльцевыми зернами семейств *Podocarpaceae*, *Pinaceae*, *Araucariaceae*, *Podozamitaceae*.

Несколько позднее, в юрский период, произошло формирование хвойных в их современном многообразии, которое было тогда, вероятно, еще более значительным, так как многие промежуточные формы вымерли. В мезозое образовалось два центра распространения хвойных — в Южном полушарии сосредоточились семейства *Araucariaceae* и *Podocarpaceae*, а в Северном — *Podozamitaceae*, *Pinaceae*, *Taxodiaceae*, *Taxaceae* и *Cupressaceae*. Основными семействами в Северном полушарии в раннем мезозое были *Podozamitaceae* и *Pinaceae*, отчасти *Araucariaceae*, значительно варьирующие по внешнему облику. Так, флора Иркутского бассейна представляет характерный комплекс из *Podozamites*, *Ferganiella*, *Pityophyllum*, *Schizolepis*, *Elatides*, *Elatocladus*, *Brachyphyllum*, *Pagiophyllum* и др. Далее на восток встречаем более молодые флоры, в составе которых из хвойных сохраняют преобладание *Pityophyllum* и *Podozamites*, но при этом надо отметить отсутствие какой-либо преемственности в видовом составе от более древних форм, так как их комплексы совершенно чужды комплексам верхнего триаса Приморья. Бедность хвойными на востоке Азии находится в полной гармонии с общим типом растительности, господствовавшей здесь в раннем мезозое. Однако в средне-позднеюрских — раннемеловых ком-

плексах наблюдается некоторое обогащение новыми типами. Здесь были встречены *Cephalotaxopsis*, *Elatocladus*, *Ussuriocladus*, *Nagelopsis*, *Cyparissidium* и др., правда, в незначительном количестве видов. В составе мезозойской флоры имели место и представители семейства *Cupressaceae*, появление которого нужно относить еще к рэту (*Cyparissidium*), хотя и с некоторым сомнением. Однако уже в среднеюрское время кипарисовые приобретают видное место в растительном покрове. В составе хвойных в позднеюрскую эпоху обнаруживается преобладание представителей с чешуевидными листьями, принадлежащих кипарисовым (*Cupressinocladus* и *Widdringtonites*) и араукариевым (*Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*), особенно в зонах, тяготеющих к южным широтам. В пыльцевых комплексах систематический состав хвойных также очень разнообразен. Кроме ранее приводимых для среднеюрской эпохи, намечается присутствие пыльцы, условно относимой к семейству *Taxodiaceae*. Вместе с тем для верхнеюрского времени в западных районах Союза отмечается присутствие пыльцы кипарисовых, араукариевых и подокарповых в большом количестве и разнообразии форм. В Северной Америке юрские толщи представлены морскими осадками, лишенными остатков растений, в то время как в Европе, особенно во Франции и Испании, наряду с морскими развиты и пресноводные отложения, изобилующие чешуйчатоллистыми хвойными *Cupressinocladus*, *Widdringtonites*, *Brachyphyllum*, *Pagiophyllum* и др. Вместе с этими формами на Гондванском материке изобиловали *Palissya*, *Cheirolepidium*, *Cunninghamites*, *Araucarites*, *Pagiophyllum*, *Cupressinocladus*, *Brachyphyllum*, *Taxites*, редко *Podozamites*. Обилие и многообразие здесь хвойных в период от позднего триаса до раннего мела можно объяснить наличием особо благоприятных условий для их обитания.

Почти повсеместные находки остатков *Podozamitaceae* на материке Ангариды убеждают нас в том, что они были приурочены, главным образом к Северному полушарию, где являлись основной составной частью лесов в мезозойскую эру. Известны их представители также из С. Америки, причем здесь они задержались дольше, чем в Зап. Европе, а на Аляске они были даже встречены в одной ассоциации с двудольными. На Гондване они редки. В Южном полушарии они известны для рэта Аргентины и Чили, триаса и вельда Квинслэнда и юры Новой Зеландии и Австралии (Виктория).

В Антарктике с поздней юры преобладали представители *Araucariaceae* и *Podocarpaceae*, тогда как в Южной Америке подокарповые и отчасти араукариевые обнаруживают явное преобладание уже с рэта и продолжают свое развитие в юрскую и меловую эпохи. Кроме того, в меловое время для Перу и Венесуэлы отмечают присутствие *Cupressaceae*. В Австралии, Новой Зеландии и прилегающих островах мезозойские и третичные слои были относительно богаты остатками хвойных, среди них *Araucarites*, *Pagiophyllum*, *Brachyphyllum*, *Dammarites*, *Elatocladus*, *Palissya*, *Sphenolepidium*, *Torreyites*, *Frenelopsis* и др. Вместе с тем по фактическому материалу видно, что хвойные мезозоя восточного полушария превосходили по составу и численности форм таковые западного полушария.

Меловые хвойные по родовому составу продолжали линию развития юрских комплексов, хотя, судя по фактическому материалу, с юрскими типами сближаются лишь раннемеловые ассоциации, тогда как в поздне-меловое время, в эпоху развития древних покрытосеменных, облик хвойных несколько изменился и в их составе начали уже преобладать *Cephalotaxopsis*, *Sequoia*, *Metasequoia*, *Glyptostrobos*, *Cyparissidium*, *Elatides*, *Araucaria*, *Pinus*, очень редко *Podozamites*. К этому времени подверглись значительному сокращению члены семейства *Podozamitaceae*, из состава которого исчезла полностью уже в поздней юре *Ferganiella*, продолжительность существования которой едва ли выходила за пределы нижней, возможно, средней юры в пределах Ангариды, а *Podozamites*, постепенно теряя свое значение, просуществовал еще до конца мела. Полностью исчезли древние *Voltziaceae* в виде *Schizolepis*, последним прибежищем которых были бассейн р. Алдана, Шпицберген, Сев.-Вост. Китай.

В ранней фазе меловой эпохи достигали, вероятно, максимального развития представители семейства *Sciadopityaceae*, появившиеся в истории Земли уже в верхнем триасе Швеции. К этому же периоду нужно отнести постепенное выпадение из состава флоры рода *Pityophyllum*. Можно предположить, что исчезновение из списков различных растительных комплексов этого формального родового наименования для листьев *Pinaceae* объясняется полной дивергенцией к этому времени представителей последнего семейства на естественные группы, близкие современным, вследствие чего отпадает надобность в употреблении сборного формального рода *Pityophyllum*.

Интересным фактом, относящимся к эпохе верхов сенона, надо считать появление ныне живущих типов хвойных с характерными репродуктивными органами современного типа. Они отмечаются в районах Дальнего Востока, на Бурее, на о-ве Сахалин, Восточном склоне Урала, в Казахстане и др. местах. Надо сказать, что позднемиоценовые хвойные Восточной Азии, обнаруживающие облик современных форм, с трудом поддаются возрастному разграничению, и многие виды хвойных, получившие здесь значение руководящих форм, дали возможность разграничивать позднемиоценовые слои от палеоценовых. История меловой флоры шла по пути постепенного перехода ее в третичную, которая отличалась появлением новых членов комплекса без потери общего облика растительной формации, соответствующей более древней эпохе. Еще в эоцене *Agasagiaceae* и *Podocarpaceae* существовали в Европе и в Северном полушарии вообще, но позднее они распространились в Южном полушарии и резко сократили свое распространение в Северном. В Северном полушарии в это время преобладали *Pinaceae*; они присутствовали в качестве доминантов на Шпицбергене, Земле Франца Иосифа и в других северных районах. *Pinaceae* были известны также среди растительных комплексов более южных широт, например, на Амуре, Бурее, где они играли подчиненную роль. Это обстоятельство, вероятно, надо связывать с тем, что северные широты являются более благоприятными для обитания *Pinaceae*. Продвижение их к югу в меловое время вызвало вместе с тем постепенное оттеснение к югу кипарисовых, которые заняли подчиненное положение. Последние еще в палеогене занимали в Европе более обширную площадь, чем теперь. Известные еще в меловых флорах Южного Урала и Казахстана, а также С. Америки, Франции, Германии, Японии и др. *Frenelopsis* и *Widdringtonites* в третичный период обнаруживали значительное сокращение ареалов.

С начала третичного периода в Северном полушарии широко развиваются типичные *Pinaceae*, среди которых *Pinus* и *Abies* достигли своего максимально широкого распространения в эоцене. Значительную роль в Северном полушарии играли *Taxodiaceae*, которые в меловое и третичное время (особенно в миоцене) были многочисленны; в настоящее время распространение их ограничено Восточной Азией и С. Америкой. Начавшееся после эоцена похолодание заставило хвойные спуститься с гор на равнину; в связи с этим, вероятно, в миоценовых слоях были встречены обильные

их остатки, особенно *Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Tsuga*, *Taxodium*, *Sequoia*, *Metasequoia* и *Glyptostrobus*. В это же время на Шпицбергене присутствовали *Pinus*, *Juniperus* и *Libocedrus*, а в Ирландии *Pinus*, *Picea* и *Sequoia*. Род *Sciadopitys* характерен для третичной растительности Европы. Многие третичные представители хвойных при наступлении четвертичного оледенения вымерли. В то же время в С. Америке и Восточной Азии они сохранились в значительном большинстве представителей благодаря более благоприятным условиям, в частности, — отсутствию широтных горных хребтов, препятствовавших растительности отступать к югу.

Наши знания третичных хвойных Южного полушария очень недостаточны, что, возможно, объясняется тем, что как обитатели горных областей они редко попадали в благоприятные условия захоронения. Весьма вероятно, что многие современные хвойные Южного полушария проникли сюда с севера в течение третичного периода и были связаны своим распространением по преимуществу с бассейном Тихого океана.

Таким образом, в раннем кайнозое среди хвойных происходила географическая радиация родов и видов, тогда как в позднем уже обнаруживается сокращение ареалов, изоляция и постепенное исчезновение форм, в особенности, связанных с Европейским континентом. Каждое семейство хвойных имело свою историю развития, зависящую и вызванную рядом факторов, свойственных определенному отрезку времени и обуславливающих условия окружающей среды. Одни семейства нацело вымерли, другие — находились в стадии угасания: их роды, являясь древними реликтами, обнаруживали ареалы, сокращенные до крайних пределов. В настоящее время насчитывают около 55 родов хвойных, из которых 14 родов связаны с Южным полушарием, а 32 рода — с Северным. Только 8 родов хвойных представлены в обоих полушариях. Главная масса хвойных вокруг Тихоокеанского бассейна занимает главным образом умеренные и субтропические зоны, и только немногие из них заходят в тропики.

В заключение остановимся вкратце на филогении хвойных. Изучение морфологии современных и вымерших представителей хвойных и их геологическая история дают возможность наметить основные линии эволюции порядка. В настоящее время можно считать установленным, что хвойные произошли от каких-то примитивных кордаитовых (Zimmermann, 1930, 1959; Ярмоленко, 1933; Florin, 1938—1945, 1951, 1955; Тахтаджян,

1950, 1956; Яценко-Хмелевский, 1954 и многие другие). Но хвойные, особенно более поздние, значительно более специализированы, чем кордаитовые.

Из всех известных нам вымерших представителей хвойных самым примитивным было установленное Флорином семейство *Lebachia*-сеае, имевшее еще много общего с кордаитовыми. Вероятно, непосредственно от *Lebachia*-сеае произошло близкое к нему семейство *Voltziaceae*. Вероятно, от этого последнего семейства произошли в свою очередь *Podocarpaceae*

личием у *Cephalotaxaceae* в основании семезачатков воротничковидного эпиматия («ариллуса»), а также в отношении некоторых деталей развития зародыша. *Cephalotaxaceae* являются как бы промежуточным звеном между более примитивными *Podocarpaceae*, с одной стороны, и *Taxaceae* — с другой.

Самое обширное среди современных хвойных семейство *Pinaceae* имело, вероятно, прямое происхождение от каких-то предков *Voltziaceae*, у которых еще не произошло полного слияния кроющей и семенной чешуи (рис. 66).

В мезозойское время появилось еще семейство *Taxodiaceae*, которое А. В. Ярмоленко (1933) производит от *Pinaceae*, хотя фактически материал не дает для этого достаточно веских оснований. Отмечается некоторое сходство в строении дорзивентральных микроспорофиллов обоих семейств, но при этом микроспоры таксодиевых отличаются отсутствием воздушных мешков, присущих сосновым. Сходство в структуре древесины ослабляется утратой смоляных ходов во вторичной древесине таксодиевых.

Семейство *Sciadopityaceae* по ряду признаков близко родственно семейству *Taxodiaceae*; первые находки его известны уже в верхнетриасовых слоях Швеции и в юрских слоях Гренландии.

Представители семейства *Cupressaceae* по общему типу строения очень близки и, безусловно, филогенетически связаны с таксодиевыми, особенно, с эндемичным для Тасмании родом *Athrotaxis*, представители которого хранят еще в себе черты строения таксодиевых, но близки и к кипарисовым. Анатомическое строение древесины кипарисовых по типу близко к таксодиевым. По микроспорам *Cupressaceae* также близки к *Cephalotaxaceae*.

Таким образом, используя в исследованиях сравнительно-морфологические и анатомические данные, мы приходим к определенным представлениям о филогенетических связях внутри *Coniferales*, которые иллюстрируются прилагаемой схемой (рис. 67а и б).

ЭКОЛОГИЯ И ТАФНОМИЯ

Современные хвойные занимают видное положение в растительном покрове Земли, особенно, в умеренных и холодных зонах. Так, на обширных пространствах северной Евразии и С. Америки они образуют леса, часто представляющие чистые насаждения одного типа; в странах Средиземноморья, в Гималаях и горах Средней Азии хвойные также многочисленны. В Южном полушарии они

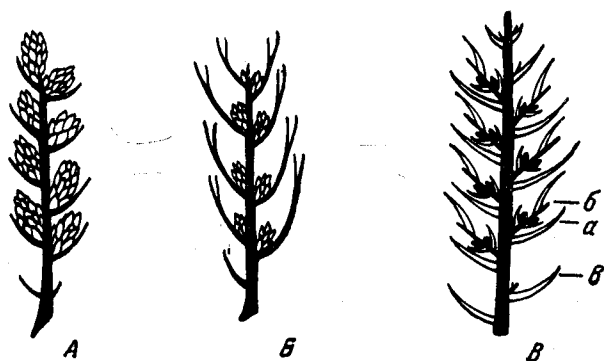


Рис. 66. Схема строения собрания мегастробил хвойных (из Emberger, 1944 по Hagerup). А — женское «соцветие» *Cordaitales*; Б — собрание мегастробил (шишка) *Lebachia*; В — собрание мегастробил (шишка) *Pinaceae*: а — кроющая чешуя; б — мегастробил (семенная чешуя); в — стерильный лист

zamitaceae и *Araucariaceae* и, возможно, также *Podocarpaceae*. К *Podocarpaceae* примыкают близкие между собой вымершие семейства *Cheirolepidiaceae* и *Palissayaceae*. Современные семейства *Cephalotaxaceae* и *Taxaceae* также филогенетически связаны с примитивными представителями *Podocarpaceae*.

Мегастробилы *Taxaceae* наиболее сходны с таковыми *Podocarpaceae* и *Cephalotaxaceae*: они состоят из одного атропного семезачатка, окруженного у основания кровелькой (ариллусом). Кровелька тиссовых морфологически соответствует эпиматию подокарповых и семенной чешуе других хвойных. Наиболее тесные связи тиссовых с подокарповыми устанавливаются через примитивный и эндемичный для Новой Каледонии род подокарповых *Austrotaxis*, у которого сохранились сережковидные микростробилы.

К *Taxaceae* близко примыкают *Cephalotaxaceae*, которые многими систематиками объединяются в одно семейство с *Taxaceae*. Представителей *Cephalotaxaceae* также филогенетически связывают в некоторых отношениях с примитивными *Podocarpaceae*, например, на-

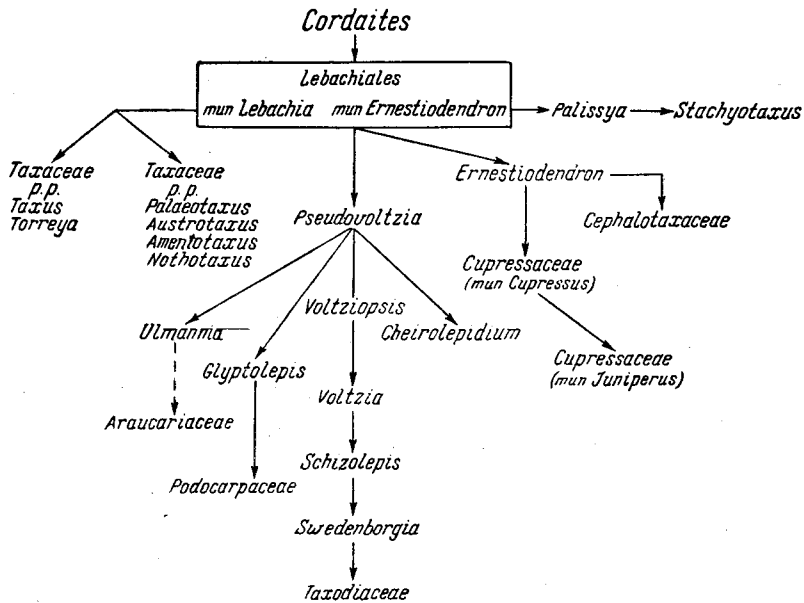
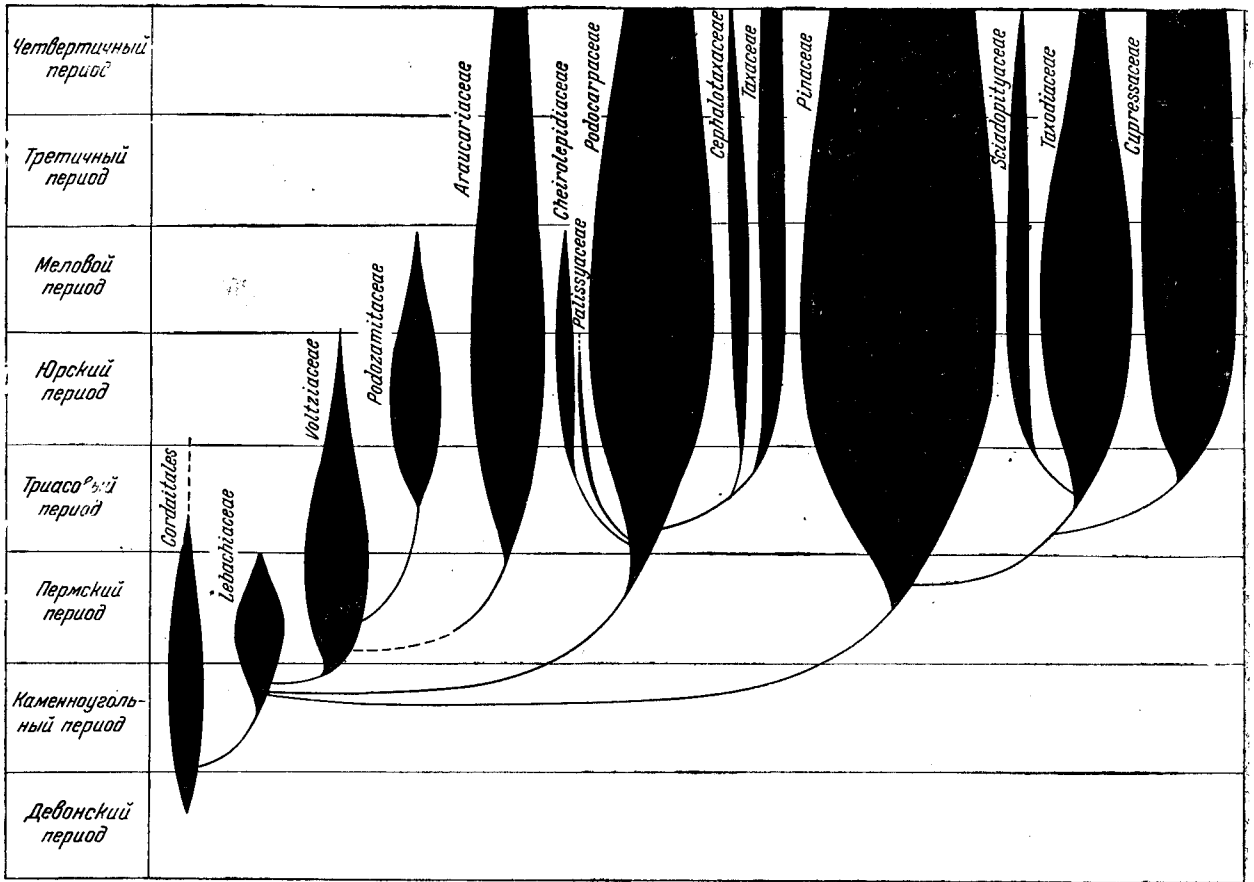


Рис. 67. Схема происхождения семейств хвойных: а — геохронологическая родословная семейств хвойных (ориг.); б — эволюционные связи типов женских шишек хвойных (Emberger, 1960)

обильны главным образом в областях с умеренным климатом. Бросается в глаза, что большинство эндемиков и все реликтовые роды хвойных в настоящее время сосредоточены на территории, окаймляющей бассейн Тихого океана, и лишь немногие, например, *Cedrus*, *Tetraclinis* и др., составляют исключение и отсутствуют здесь.

Ископаемые остатки хвойных, исследованные в отношении их систематической принадлежности и литологического состава пород, вмещающих их остатки, позволяют до некоторой степени судить об условиях обитания в прошлом этих растений, об изменениях условий во времени, а также об отношении исследуемых растений к различным факторам окружающей их среды. В течение геологической истории, несомненно, распределение хвойных и состав их ассоциаций находились в прямой и причинной зависимости от условий существования. На географическое распространение хвойных влияли такие факторы, как положение материков и морей в геологическом прошлом, солнечная радиация, орогенез, протяженность горных хребтов и связанные с ними климатические особенности и др. Наличие климатических зон подтверждается у хвойных существованием годовых колец на остатках ископаемых древесин и отчетливой ксероморфной структурой листьев. Игольчатые, жесткие листья с плотным кутикулярным покровом эпидермы, погруженными устьицами и жилкою в мезофилле листа свидетельствуют об условиях физиологической сухости, тогда как наличие относительно широких, уплощенных листьев с одной или многими выступающими на поверхности листа жилками и относительно нежной кутикулой эпидермы указывают скорее на условия тепло- или холодно-умеренного климата с достаточным количеством влаги и в атмосфере и в почве. Наконец, для выяснения экологической обстановки хвойных в геологическом прошлом имеют значение даже такие малоощутимые признаки, как детали строения эпидермы листьев. Сюда относят различия в расположении устьичных аппаратов на верхней и нижней поверхностях листа, количество устьиц на единицу площади, погруженность замыкающих клеток устьиц и, наконец, наличие выростов кутикулы в виде папилл, служащих защитными приспособлениями от чрезмерного испарения влаги.

Ископаемые остатки хвойных встречаются в различного типа терригенных и даже туфогенных осадках, причем одни представители хвойных преобладали на болотистых почвах

и являлись, по-видимому, углеобразователями, в то время как другие предпочитали условия жизни по берегам реки и стоячих водоемов и даже условия сухих возвышенных участков суши. Так, нахождение остатков *Podozamitaceae*, имеющих рыхлый мегастробил и уплощенные широкие листья, свидетельствует об условиях жизни во влажном климате. Этот же вывод напрашивается для них и по данным литологического характера пород, включающих их остатки. Повсюду, где в мезозойских отложениях обнаружены угленосные толщи, одним из главных компонентов хвойных являются *Podozamitaceae*. Остатки же *Cupressaceae*, как уже было отмечено, являются обитателями обычно более теплых и сухих областей Северного полушария, и они обычно связаны с отложениями, лишенными угленакоплением. *Araucariaceae* также проявляли некоторое тяготение к более южным широтам Северного полушария, встречаясь, однако, чаще в отложениях, связанных с угленакоплением. В результате просмотра большого материала можно наметить явное преобладание в южных широтах представителей кипарисовых и араукариевых, из которых первые обычно знаменовали собою гипсоносные и соленосные фации, а араукариевые, встречаясь и в последних, чаще обнаруживаются в угленосных фациях. Что же касается *Podozamitaceae* и *Pinaceae*, имеющих широко географическое распространение, то они большее разнообразие и количественное преобладание имели в угленосных отложениях и чаще в северных флористических областях, не теряя, однако, связи и с южными. Вообще говоря, вопрос зависимости строения хвойных от условий жизни их ископаемых предков еще далеко не достаточно изучен.

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Хвойные играли важную роль в ландшафте прошлых геологических эпох, особенно в Северном полушарии. В верхнем палеозое, по-видимому, в аридных условиях обитания они возникли, в виде характерного комплекса форм. В мезозое они быстро распространились и в некоторых флористических областях имели значение доминантов, занимая более обширные площади, чем теперь, например, в современной полярной области — Шпицбергене, западной части Гренландии и др. Позднее, в верхнемеловое время, они начали терять свое значение благодаря удачному соперничанью с ними покрытосеменных, кото-

рые оказались более приспособляемыми к различным условиям среды, и они оттеснили хвойные на второй план.

Одни из хвойных — мезофиты — встречаются в отложениях, связанных с угленакоплениями, и являются в них зачастую ценными руководящими формами при определении возраста углей. Однако большая часть хвойных имеет широкое стратиграфическое распространение и не может повлиять на разрешение геологических вопросов. Другая часть хвойных (и их много) — резко выраженные ксерофиты, встречаются обычно в континентальных отложениях, лишенных угленакоплений, но включающих друзы кристаллов гипса, кальция и др. минералов. При относительно большом разнообразии форм обеих групп хвойных и широком географическом распространении они могут оказать большую помощь не только для определения геологического возраста пород, а также для разрешения вопросов палеогеографии и палеоклимата. Они могут иметь значение и при установлении маркирующих горизонтов при корреляции разрезов, а также при оконтуривании площадей распространения различных полезных ископаемых. Вместе с тем остатки хвойных в исследуемых толщах могут послужить критериями для установления генезиса того или иного полезного ископаемого, например, янтаря и копала и др., осветить условия накопления осадочных толщ и жизни некогда существовавшего бассейна. Значение хвойных как источников получения янтаря велико: по последним данным, янтароносные хвойные породы (очевидно, из сосновых) широко произрастали в третичное время в Скандинавии, откуда смолоносные остатки приносились к «янтарному берегу» Калининградской области.

Учитывая большую продуктивность пыльцы у хвойных (особенно у *Pinus*) и ее легкую распространяемость, благодаря наличию у многих воздушных мешков, необходимо особо отметить использование пыльцевых комплексов для целей стратиграфии. Хотя нельзя не отметить, что широкая распространяемость пыльцы снижает ее значение как критерия для стратиграфического расчленения осадочных толщ. Остатки пыльцы обильно и отлично сохраняются в осадочных накоплениях благодаря высокой стойкости их внешней оболочки — экины. Вместе с тем изучение комплексов пыльцы совместно с листовыми формами может быть использовано при разрешении сугубо теоретических проблем — филогенетического развития различных групп хвойных, миграции флор и пр.

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО

LEBACNIAEAE FLORIN, 1938

(WALCHIAEAE)¹

Небольшие деревья, возможно, также кустарники. Ветвление моноподиальное, с правильно чередующимися ложными мутовками боковых горизонтально распростертых ветвей в количестве 5—6 в каждой мутовке; конечные веточки располагались двурядно в одной плоскости. Древесина известна только из нижней перми и по типу строения близка, с одной стороны, к древесине кордаитовых, с другой — араукариевых. Трахеиды с 1—3 рядами тесно расположенных очередных окаймленных пор на радиальных стенках. Вторичная древесина со слабо выраженными кольцами прироста. Древесинная паренхима полностью отсутствует или встречается изредка; смоляные каналы отсутствуют. Сердцевина относительно широкая; сердцевинные лучи обычно однорядные. Листья игльчатые, редуцированные, часто низбегающие, двух типов: 1) вильчатые или цельные, несколько уплощенные листья главной оси и боковых осей первого порядка и 2) цельные, более короткие и игльчатые листья боковых осей последнего порядка. Жилкование представлено одной простой жилкой, дихотомирующей на конце у вильчатых листьев. Стробилы однодомные. Микростробилы расположены на верхушках боковых веточек последнего порядка. На оси стробила в спиральном порядке сидят довольно редуцированные, дорзивентральные микроспорофиллы, несущие на нижней своей поверхности по два микроспорангия. Пыльцевые зерна типа кордаитовых характеризуются наличием сплошного воздушного мешка вокруг овально-округлого тела, на дистальном полюсе мешок прерывается возле борозды прорастания. Женские шишки овальные или цилиндрические, с главной осью, на которой в спиральном порядке были расположены многочисленные, вильчатые, кроющие чешуи. В пазухе кроющей чешуи сидит радиально-симметричный мегастробил. Он состоит из оси, на которой спирально расположены широко низбегающие, стерильные чешуи и один редуцированный чешуевидный мегаспорофилл, который в отличие от стерильных цельных чешуй имеет вильчатую верхушку и располагается в основной или средней части оси, будучи обращенным к главной оси. На верху-

¹ Составила А. И. Турутанова-Кетова с участием Н. А. Болховитиной, описавшей пыльцу.

шке мегаспорофилла помещался обычно один билатеральный, прямой, редко обращенный семезачаток. Семена плоские, с узкими крыльями.

Семейство вымершее, представители известны из в. карбона перми, исключительно в Северном полушарии, в Вестфальской области; они редки в Гондване и в Китае, в области развития пермских флор.

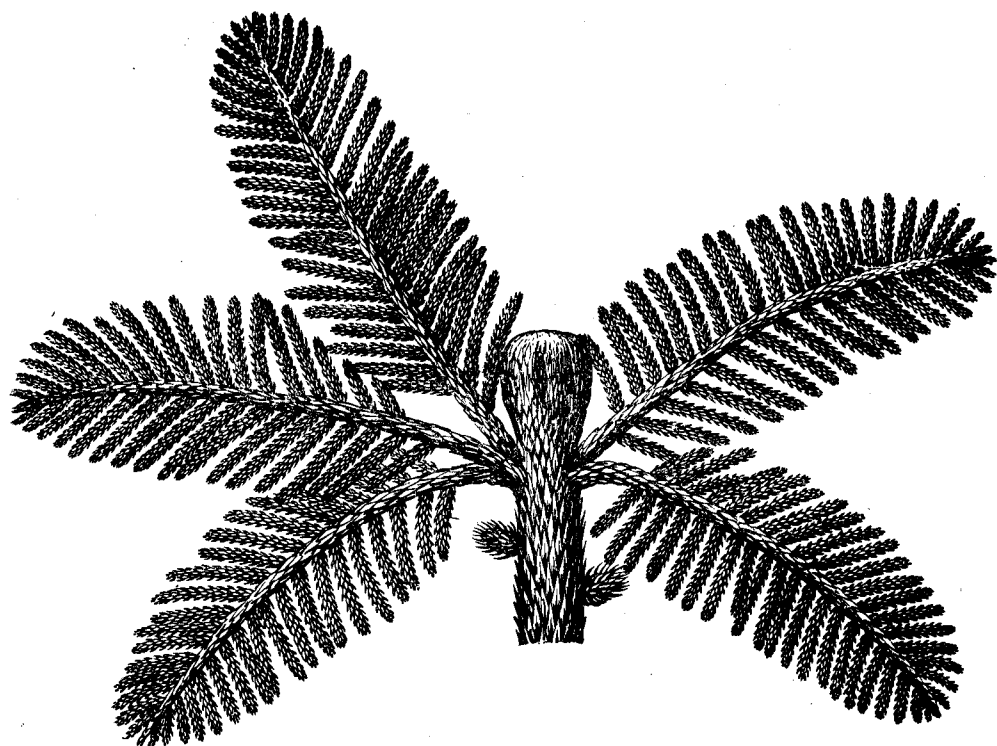
Lebachia Florin, 1938. Тип рода — *Lycopodiolithes piniformis* Schlotheim, 1820; н. пермь Германии. Деревья средней величины. Тонкий, стройный, моноподиально ветвящийся ствол с мутовчато расположенными ветвями первого порядка и двурядно расположенными веточками второго порядка. Последние очередные или противопоставленные, свисающие. Ветви обоих порядков густо покрыты листьями, расположенными спирально. Листья короткокоготчатые, уплощенные, прижатые к оси, с верхушками, отстоящими в стороны. Они избегающие, тригонального или тетрагонального очертания в поперечном сечении, раздвоены у верхушки, исключая листья на веточках последнего порядка, где они цельные. Вероятно, с одной погруженной жилкой и устьицами, расположенными на обеих поверхностях пластинки (амфистомные). Устьица расположены тесно в две полосы на каждой поверхности, причем на нижней поверхности их протяженность несколько ограничена. Клетки эпидермы прямостенные, гладкие; на побочных, которых 10, обнаружены многочисленные одноклеточные папиллы. Микростробилы эллиптического очертания, одиночные, свисающие; на их оси помещаются спирально расположенные, сидячие, черешчатые, редко щитковидные микроспорофиллы. Пыльцевые зерна в очертании овально-округлые, со сплошным воздушным мешком, прерывающимся у дистального полюса бороздою прорастания; экзина тонкозернистая. Женские шишки цилиндрические, веретеновидные или эллиптические, компактные, 5—8 см длиной и 1,5 см в диаметре, торчащие вверх, на концах веточек последнего порядка. Ось шишки деревянистая, со следами прикрепления на ней кроющих чешуй. Последние одревневающие, на конце вильчатые.

В пазухе чешуй расположены более или менее радиально-симметричные мегастробилы с несколько сплюснутыми, короткими осями; они состоят из большого числа (чаще 3—5) широко избегающих чешуй, одни из которых стерильные, располагающиеся главным образом в основании оси мегастробила, другие фертильные, чаще

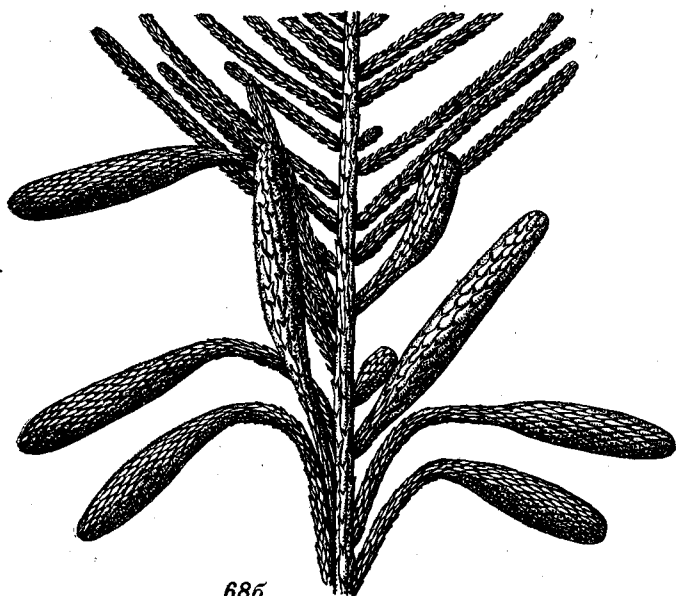
в числе 1—2 на верхушке оси. Мегаспорофиллы на конце раздвоенные и несут каждый по одному конечному, атропному семезачатку. Семя билатерально симметричное, мелкое, овальное, сплошное, с краевым крылом, несущим на верхушке выемку (рис. 68, 69, 70, 71). Род насчитывает до 14 видов. Н. пермь Украины, в. пермь Мадыгена в Фергане, рэт Ср. Азии (Питняк); н. лейас Ср. Азии (Питняк); в. карбон Вост. Канады, Англии, Чехословакии, Саара, Франции, Португалии, Польши, Сев. Африки (стефанский ярус); н. пермь Вост. Гренландии. Новой Мексики, Канады, Канзаса, Аризоны, Техаса, Саара, Англии, Португалии, Норвегии, Германии, Польши, Чехословакии, Испании, Марокко, Италии, Сев. Китая(?).

Ernestiodendron Florin, 1934. Тип рода — *Lycopodiolithes filiciformis* Schlotheim, 1820; карбон — пермь Германии. Деревья умеренной высоты. Листья на веточках последнего порядка жесткие, густо расположенные, но не избегающие, легко опадающие и оставляющие на оси рубцы, линейно-треугольные, с одной погруженной жилкой, выпуклые на спинной стороне, уплощенные на брюшной, к верхушке заостренные. Устьица на обеих поверхностях пластинки листа, ориентированные вдоль жилки и скученные в две продольные полосы, моноциклические или неполно-амфициклические; побочных клеток четыре-восемь, с одной папиллой каждая, из них две — полярные, остальные — боковые; замыкающие клетки погружены и кутинизированы; стенки эпидермальных клеток прямые или слабо волнистые. Женские шишки цилиндрические, рыхлые, с меньшим числом стерильных чешуй, чем у *Lebachia*. Кроющие чешуи спирально расположенные, на концах вильчато раздвоенные. В пазухах кроющих чешуй по одному уплощенному, веерообразному мегастробилу, с уменьшенным числом чешуй, чаще вовсе без стерильных чешуй. Каждый мегастробил состоит из трех-пяти мегаспорофиллов, которые у верхнего конца загибаются и прикрывают один простой или обращенный семезачаток. Семезачаток билатерально-симметричный (рис. 72). Известно до 15 видов. н. пермь Каргалы в Оренбургской обл.; в. карбон Франции, Португалии, Чехословакии; н. пермь Аризоны, Техаса, Англии, Португалии, Франции, Норвегии, Германии, Чехословакии, Польши, Австрии, Китая, Вьетнама.

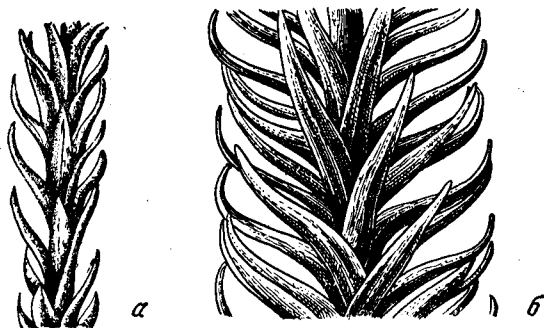
Walchia Sternberg, 1925. Тип рода — *Lycopodiolithes filiciformis* Schlotheim, 1820; карбон — пермь Германии. Род фор-



68a



68b



a

b

Рис. 68. *Lebachia*: а — *Lebachia piniformis* (Schloth.) Florin, реконструкция, $\times 3/5$. Н. пермь (Florin, 1944); б — *Lebachia piniformis* (Schloth.) Florin var. *solmsii* Florin, базальная часть фертильной боковой ветви с торчащими собраниями мегастробилов и поникшими собраниями микростробилами, $\times 2/5$. Н. пермь (Florin, 1944)

Рис. 69. *Lebachia* — части облиственных веток различных видов; карбон — н. пермь (Florin, 1944): а — *L. parvifolia* Florin; б — *L. speciosa* Florin

мальный, объединяет изолированные остатки стерильных, облиственных веток последнего и предпоследнего порядка, относящихся к се-

гранные, едва достигающие 1,5 мм длины и около 0,3 мм ширины. Жилкование листьев в виде одного простого пучка, погруженного

в мезофилл листа. Известно до 11 видов. В. карбон — н. пермь. В. карбон Ферганы (р. Исфайрам), Кузнецкого басс., Урала; пермо-карбон — н. пермь Донбасса (р. Кодема), г. Бахмут, окрестности Симферополя; пермь — обл. Коми, р. Выпь, р. Донец, Урала, (р. Барда), Оренбургской области, Каргалинского рудника, Свердловской области, Сев. Урала (Пай-Хой), Дивьей горы Алтая (Халба), Джунгарского Алатау (близ Алма-Ата); пермь Кузбасса (кольчугинская), Ферганы. Н. карбон юго-вост. Италии. В. карбон вост. Канады, Англии, Франции, Вост. Карпат, Чехословакии, С. Америки

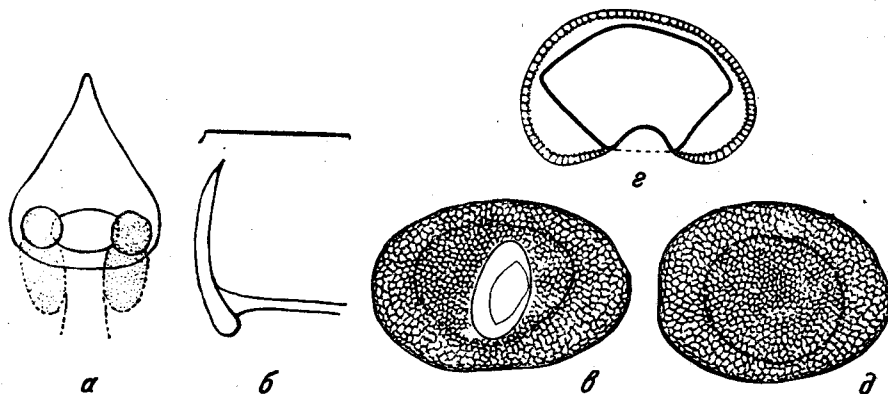


Рис. 70. Микроспорофилл *Lebachia hypnoides* (Brongn.) Florin: а — вид прямо, видно два спорангия; б — вид сбоку, $\times 10$; микроспоры (в, д) *Lebachia piniformis* (Schloth.) Florin, $\times 200$; микроспора (д) *Lebachia hypnoides* (Brongn.) Florin, $\times 330$. В. пермь (Florin, 1949)

мейству *Lebachiaceae*. Относительно тонкий побег предпоследнего порядка несет двурядно расположенные боковые конечные веточки,

Ферганы. Н. карбон юго-вост. Ита-
лии. В. карбон вост. Канады, Англии, Фран-
ции, Вост. Карпат, Чехословакии, С. Америки

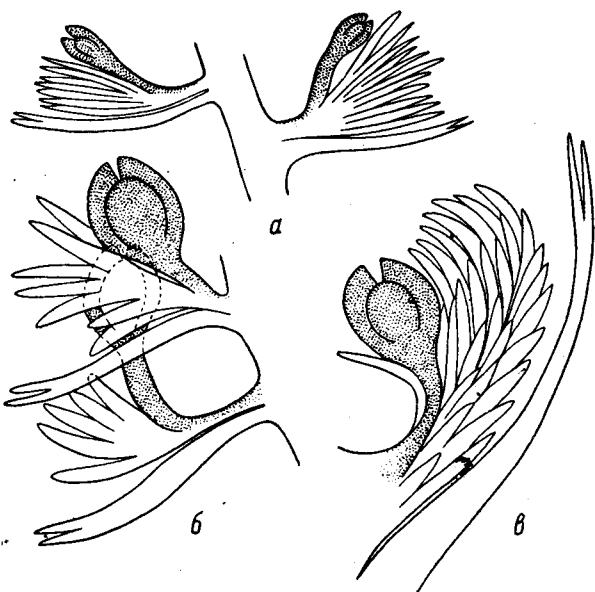


Рис. 71. Мегастробилы *Lebachiaceae*: а — *Lebachia goepertiana* Florin; б — *Lebachia hypnoides* (Brongn.) Florin; в — *Walchiostrobis (Lebachia?) elongatus* Florin, $\times 4$ (Florin, 1944)

отходящие почти под прямым углом. Листья мелкие, жесткие, кожистые, в очертании узколинейные, к верхушке заостренные, серповидно изогнутые или шиловидные, спирально расположенные, сбегающие, четырех-

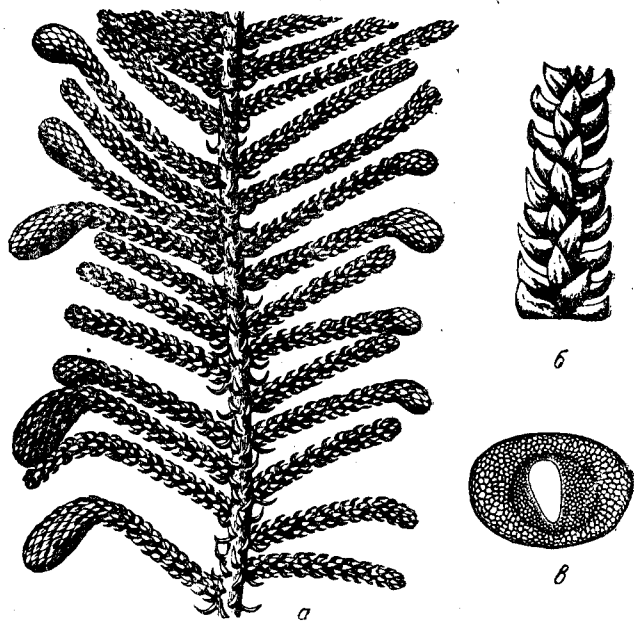


Рис. 72. *Ernestiodendron filiciforme* (Schloth.) Florin: а — ветвь с собраниями микростробил на концах боковых веточек, $\times 4$; б — часть облиственной веточки; в — микроспора, $\times 200$ (Florin, 1944)

(стефанский ярус); н. пермь — Аризоны, Техаса, Швеции, Англии, Франции, Германии, Италии, Марокко, Монгольской Народной Республики (близ оз. Ачит-Нор), Сев. Китая (сер. Шихотзе).

Walchiites Bolchovitina, 1955. Тип рода — *Walchiites gradatus* Bolchovitina, 1955; Нижняя юра Якутска. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Пыльцевые зерна однобороздные, овальные, длиной 90—100μ, шириной — 70—80μ; воздушный мешок окружает тело пыльцевого зерна в виде сплошного чехла. Борозда овальной формы, покрыта более тонкой точечной экзиной, чем все тело пыльцевого зерна. Сетка воздушного мешка мелкая, с радиально вытянутыми и неправильно ромбическими ячейками. По

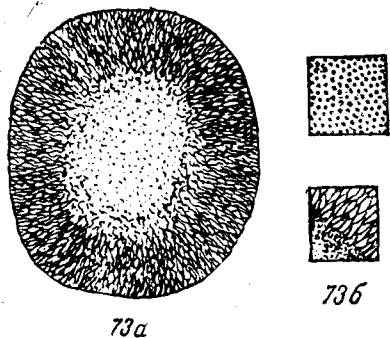


Рис. 73. *Walchiites gradatus* Bolch; а — микроспора, $\times 400$; б — детали микроструктуры экзины. Н. юра, р. Лена, Центральная Якутия (колл. Н. А. Болховитиной)

сходству с пыльцой *Walchianthus*, описанной Флорином (Florin, 1938) из н. перми Германии и Рейссингером (Reissinger, 1950) из лейаса Германии, описанную группу можно отнести к типу *Walchia* (рис. 73). В. пермь — н. юра. В. пермь Кузбасса и верховьев р. Вилюя; триас Сев.-Вост. и Сев. Сибири, верховьев р. Вилюя; н. юра Центральной Якутии (рр. Лена и Вилюй). Карбон Сев.—Зап. Испании, н. перми и юры Германии.

Pseudowalchia Bolchovitina, 1952. Тип рода — *Orbicularia biangulina* Maljajkina, 1949; н. мел Зап. Сибири. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Пыльцевые зерна однобороздные с двумя слабо обособленными воздушными мешками. Длина пыльцевого зерна — 90—80μ; воздушные мешки шириной — 80—100μ; высотой — 20—40μ. Тело пыльцевого зерна округлое или овальное — 50—70 μ. Воздушные мешки более полуокружности сближены в середине зерна. Борозда узкая, щелевидная, у пыльцы одних видов ограничена основаниями воздушных мешков, у пыльцы других видов намечается только утоншением экзины. Сетка одинарная, мелкая. От пыльцы группы *Protopinus*

отличается более четким обособлением воздушных мешков от тела. У пыльцевых зерен *Protopinus* воздушные мешки равны полуокружности, у пыльцевых зерен *Pseudowalchia*

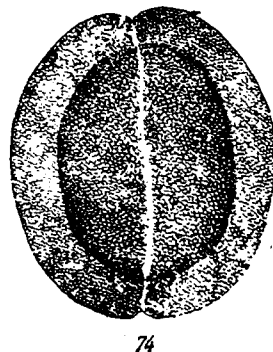


Рис. 74. *Pseudowalchia crocea* Bolch. — микроспора, $\times 400$. Ср. юра, р. Лена, Центральная Якутия (колл. Н. А. Болховитиной)

они более полуокружности (рис. 74). В. триас — н. мел. Триас Сев.-Вост. Сибири, юра и мел Центральной Якутии и Казахстана, ср. юра Донбасса.

СЕМЕЙСТВО VOLTZIACEAE ARNOLD, 1947*

Деревья со спирально расположенными листьями. Листья чешуевидные, мясистые, язычковые, с широким основанием или игольные, узколинейные, уплощенные, спирально или ложно-двурядно расположенные. Вторичная древесина араукариоидного типа. Микростробилы изучены слабо, относительно мелкие, овальные, состоят из чешуевидных, спирально расположенных микроспорофиллов. Женские шишки крупные, рыхлые, с деревянистой осью, со спиральными двумя или более рассеченными или нерассеченными кроющими чешуями, в пазухе которых уплощенные, дорзивентральные мегастробилы. Мегастробилы состоят из 5—6 и больше свободных или более или менее слившихся стерильных чешуй и до 5 семенных чешуй с одним конечным семезачатком каждая. Семейство вымершее. Карбон — н. мел (Алдан).

Voltzia Brongniart, 1828. Тип рода — *Voltzia brevifolia* Brongniart, 1828; пермь (пестрый песчаник) Вогез. В ископае-

* Составила А. И. Турутанова-Кетова с участием В. П. Владимирович (род *Swedenborgia*) и Н. А. Шведова (роды *Bardella*, *Ammatopsis*, *Taxodiella*).

мом состоянии известны облиственные ветви и шишки. Листья часто диморфные, низовые — сравнительно короткие, серповидно

линейные, относительно длинные и широкие, двурядно расположенные, к верхушке пластинки слегка суженные, тупоокругленные; об-



Рис. 75. *Voltzia fraasii* Schultze — облиственные побеги и отдельная ветвь, $\times 2/3$. Кейпер Южной Германии (Kräusel, 1940)

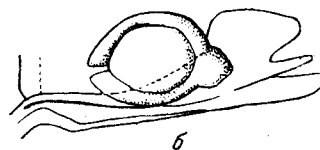
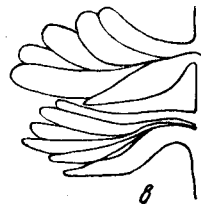
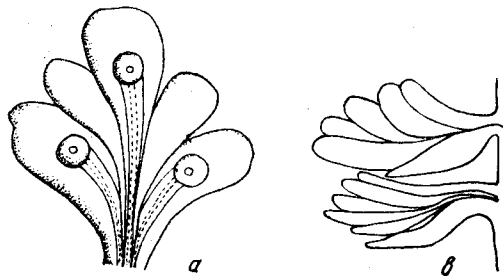


Рис. 76. *Voltzia* sp.: а — мегастробил, видны рубцы от трех семезачатков на семенной чешуе; б — мегастробил в разрезе; в — положение чешуй на оси (Florin, 1944)

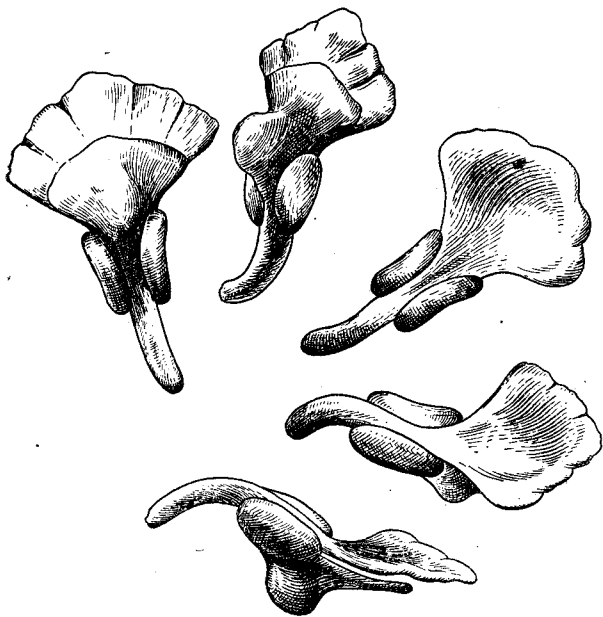


Рис. 77. *Voltzia windsheimensis* Kräusel — шишечная чешуя в различных положениях, реконструкция. Кейпер, Южная Германия (Kräusel, 1949)

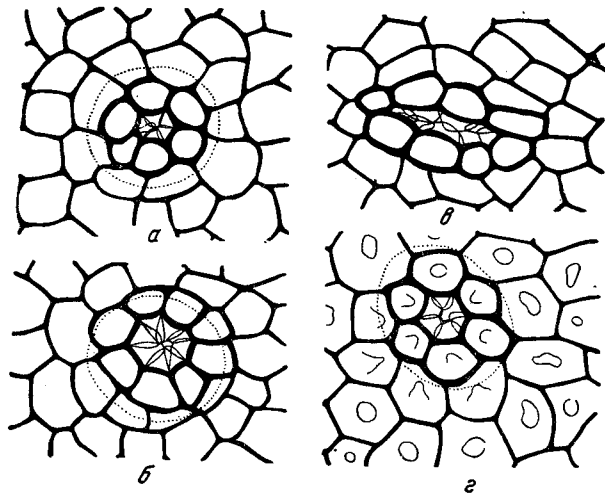


Рис. 78. *Voltzia fraasii* Schultze — эпидерма листьев с устьицами из различных участков побега, $\times 180$ (Kräusel, 1940)

изогнутые, с заостренными верхушками и расширенными основаниями, густо, спирально прикрепленные, но часто двурядно расположенные, избегающие; верховые листья

наруживают 4—5 простых, грубых жилок. Предположительно для рода отмечают наличие мелких овальных микростробиллов, состоящих из чешуевидных, черепитчатых микро-

спорофиллов. Женские шишки крупные, рыхлые, легко распадающиеся на округлоовальные, 6—8 мм длиной и 3—3,5 мм шириной чешуи и с осью в 1 мм толщиной. Семенные чешуи расположены спирально по оси, к которой они прикрепляются широко — клиновидно суженным основанием, слегка оттянутым в черешок. Верхняя часть семенной чешуи расширена и рассечена более или менее глубокими вырезами, иногда глубоко заходящими на три лопасти, причем средняя из них обычно рассечена дополнительно на три-пять частей. Семена в количестве обычно 2—3, редко 5 расположены над черешком чешуи, в нерассеченной ее части. Они сравнительно крупные, 3—4 мм длиной и 2 мм шириной, в очертании овальные, ориентированы по длине чешуи (рис. 75—78). Карбон — триас; карбон Оренбургской области (р. Елань); пермь Русской платформы, Урала (р. Барда), Ср. Азии (Нарын), Татарской АССР (Мамадыш), Оренбургской области (Каргала), Вост.-Казахстанской области (Тарбагатай). В. триас Франции, Португалии, Базеля, Индии, Вост. Африки.

Ullmannia Goerpert, 1850. Тип рода — *Ullmannia bronni* Goerpert, 1850; пермь (цехштейн) Германии (г. Франкенберг). В ископаемом состоянии известны облиственные побеги, шишки и пыльца. Побеги цилиндрические, сравнительно толстые, покрыты относительно мелкими, чешуевидными, спирально расположенными листьями. Листья толстые, мясистые, языковидные, прикреплены к оси широким основанием, будучи сближены между собою. Верхушки листьев тупые или слабо заостренные, 6—8 мм длиной, 3 мм шириной. На листовой пластинке наблюдается тонкая продольная штриховатость поверхности, возможно, связанная с особенностями строения эпидермы. Репродуктивные органы мало исследованы. Пыльца типа кордаитовых. Семенная чешуя цельная, несет один анатропный семезачаток (рис. 79). В. карбон — пермь. В. карбон Урала; н. пермь Кузбасса, пермь — Русской платформы, Урала (р. Барда), Оренбургской области (Каргалинский, Никольский и Кузьминский рудники), Алма-Атинской области, Джунгарского Алатау, Татарской АССР — р. Кама, с. Подбельское, Б. Кияк, Моркваш, Печище; Приморской области, Сучанского

района, р. Малой Сицы. Пермь — Сев. Африки (Атлас), Англии, Франции, Германии, Силезии, Китая, С. Америки, особенно характерен для в. перми Зап. Европы.

РОДЫ, СБЛИЖАЕМЫЕ С СЕМЕЙСТВОМ VOLTZIACEAE

Ammatopsis Zalesky, 1937. Тип рода — *Ammatopsis mira* Zalesky, 1937; пермь (кунгурский ярус), р. Барда на Урале.

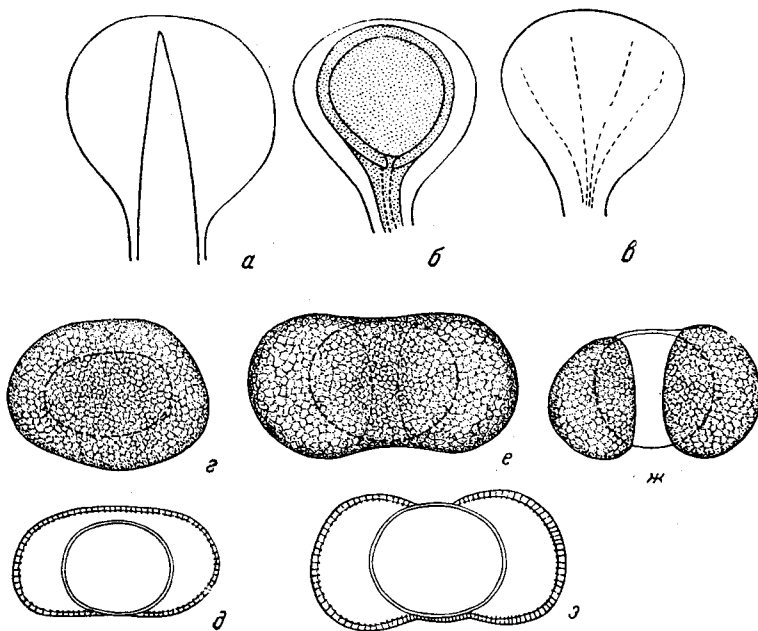


Рис. 79. *Ullmannia bronni* Goerp. — мегаспорофилл: а — вид со стороны кроющей чешуи; б — вид со стороны оси стробила (виден единственный обращенный семезачаток); в — стерильная часть чешуи со скульптурой в виде струек; з—з — пыльцевые зерна, $\times 420$ В. пермь (Florin, 1944)

В ископаемом состоянии известны облиственные побеги. Побеги со спирально расположенными, длинными лентовидными, кожистыми листьями без отчетливо выраженных жилок. Поверхность листьев в отпечатках продольно-струйчатая (рис. 80). Род монотипный. Н. пермь (кунгурский ярус) Урала.

Bardella Zalesky, 1937. Тип рода — *Bardella splendida* Zalesky, 1937; пермь (бардинский ярус) Урала. Известна лишь апикальная часть густооблиственного побега. Листья узкие, значительной длины, в очертании близкие к продолговато-ланцетовидным, вероятно, несколько уплощенные, спирально расположенные, более или менее сильно изогнутые кверху, с одной средней жилкой (рис. 81). Род монотипный. Н. пермь (кунгурский ярус) Урала.

Drepanolepis Nathorst, 1897. Тип рода — *Drepanolepis angustior* Nathorst, 1897; в. юра Шпицбергена (мыс Богемана). В ископаемом состоянии известны лишь очень рыхлые женские шишки и изолированные мегастробилов. На общей, тонкой, изящной оси

(эпиматия) вокруг анатропного семезачатка, расположенного на верхнем ее конце. Женская шишка, вероятно, после созревания семян распадалась, так как изолированные остатки мегастробилов нередки в ископаемом состоянии. Своим внешним видом *Drepanole-*



Рис. 80. *Ammatopsis mira* Zales., пермь (кунгурский ярус), Урал (Залесский, 1937).

спирально располагались мегастробилов. Они имели вид сильно редуцированных образований дорзивентрального строения в виде кроющей вытянутой и укороченной семенной чешуи, с одним анатропным семезачатком. Кроющая чешуя кожистая, плотная, крыловидная, асимметричная, ланцетная, к верхушке быстро суженная и заостренная, к основанию постепенно суживающаяся и низбегающая на ось; к оси шишки она прикреплялась под острым углом, располагаясь к ней уплощенную стороною крыла. Семенная чешуя сильно редуцированная, сохранилась лишь в виде слегка утолщенной оторочки

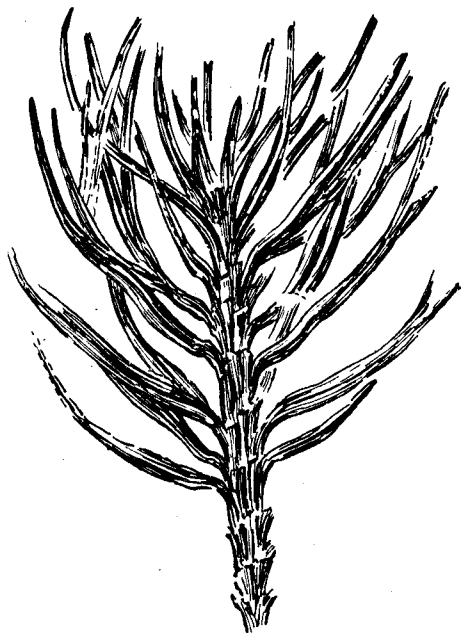


Рис. 81. *Bardella splendida* Zales., пермь (бардинский ярус), Урал (Залесский, 1937)



Рис. 82. *Drepanolepis ferganensis* Tur.-Ket. — рыхлое собрание мегастробилов; юра, Фергана (колл. М. И. Брик).

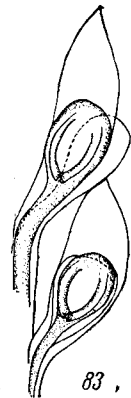


Рис. 83. *Drepanolepis angustior* Nath. — семенная чешуя, $\times 4$; н. мел. (Florin, 1944)

pis напоминали *Voltziopsis*, отчасти *Araucaria*, а более отдаленно *Cheirolepidium*. Наиболее вероятное положение этой формы среди *Voltziaceae* (табл. IX, фиг. 1; рис. 82, 83). Известно до восьми видов. Юра — мел. Н. юра Исык-Куля и Ферганы, ср. юра Ферганы,

Каменки (Харьковская область), в. юра — Полтавской области, Южн. Якутии, юра Кубанской области. В. мел — р. Амура (Цагаян); в. мел Шпицбергена, сеноман Чехословакии.

Schizolepis C. F. W. Braun, 1847. Тип рода — *Schizolepis liassokeyperiana* C. F. W. Braun, 1847; триас (рэт) Германии (Бамберг). Листья цельнокрайние, несколько уплощенные, с одной жилкой. Они игольчатые или линейные, расположены пучком на верхушке укороченного побега. Женская шишка рыхлая, цилиндрическая; на центральной оси помещаются мегастробилы, состоя-

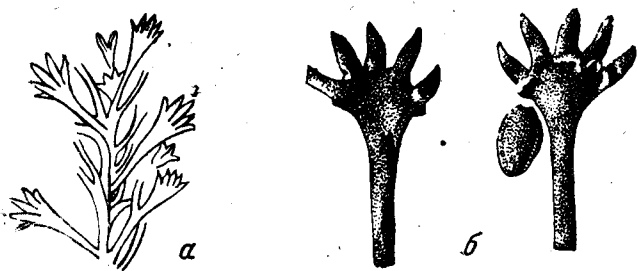


Рис. 84. *Swedenborgia cryptomerides* Nath.; а — рыхлое собрание мегастробил; рэт, Швеция (Nathorst, 1878); б — пятилопастная шишечная чешуя и семя; рэт, Гренландия (Harris, 1935)

щие из трех частично сросшихся стерильных чешуй и трех мегаспорофиллов. Мегастробилы расположены в спиральном порядке, деревенеющие, сидячие или черешковые, овальные или копьевидные и более или менее глубоко продольно надрезанные на две лопасти у верхнего дистального края. Чешуя обычно выпуклая с внешней и вогнутая со стороны, обращенной к оси, где у основания располагались два, редко три обращенных семезачатка. Семена овального или округлого очертания, с гладкою или шагреновою поверхностью. *Schizolepis* рассматривается как вымершая форма, близкая к роду *Voltzia* (табл. IX, фиг. 2—3). В. пермь — н. мел; В. пермь — н. триас Ферганы (Мадыген); юра Ставропольского края, н. юра Каменки (Харьковская область), Южн. Урала (хайбулинская свита), Южн. Казахстана, Кузбасса, Иркутского бассейна, Вост. Забайкалья; н. и ср. юра р. Нарына, Ферганы, бассейна р. Кубани; в. юра хр. Каратау (Южн. Казахстан), Вост. Забайкалья, бассейна р. Буреи, Монголии, Ленский угленосный бассейн; н. мел Алдана. В. триас Швеции, Пенсильвании, Германии, Ирана, Китая; н. юра Англии; в. юра — н. мел Шпицбергена, С.-В. Китая (вельд).

Swedenborgia Nathorst, 1876. Тип рода — *Swedenborgia cryptomerides* Nathorst, 1876, рэт Швеции. В ископаемом состоянии известны части шишек, изолированные чешуи, семена. Шишки цилиндрические, рыхлые, распадающиеся по созреванию семян на отдельные чешуи. Чешуи спирально расположенные, плотные, деревянистые, широко-



Рис. 85. *Taxodiella recticaulis* Zaless.: а — облиственный побег; б — деталь ветви, $\times 2$. Пермь (кунгурский ярус), Урал (Залесский, 1939)

клиновидные, в сторону основания суживаются в длинную толстую ножку, у дистального конца разделяются на три-пять лопастей с верхушками, оттянутыми в короткие, изогнутые острия. На наружной спинной стороне чешуи имеется небольшой пластинчатый вырост в виде выступающего треугольного язычка семенной чешуи. В основании каждой лопасти с внутренней стороны имеется маленькое поперечное вздутие, то в виде валика, то в виде отростка, к которому прикреплялось семя. Семена овальные, обращенные вниз верхушками (табл. IX, фиг. 4—6; рис. 84). В. триас — н. юра. Кейпер бассейна р. Илек в Зап. Казахстане, Богословского

м-ния на Вост. склоне Урала. Кейпер Китая; рэт Японии; рэт — лейас Швеции; лейас Гренландии.

Taxodiella Zalesky, 1939. Тип рода — *Taxodiella recticaulis* Zalesky, 1939; пермь (кунгурский ярус) Урала. Известны только побеги, несущие сильно облиственные, тонкие, направленные вперед конечные веточки. Листья расположены вокруг всей окружности оси веточек по правильной спирали, сближенные, сравнительно короткие, серповидные, линейные, заостренные к верхушкам, уплощенные, с низбегающими основаниями, с одним продольным ребром или бороздкой, соответствующими положению срединной жилки (рис. 85).

СЕМЕЙСТВО PODOZAMITACEAE НЕМЕЦ, 1950*

Деревья или кустарники, с относительно крупными, спирально расположенными листьями. Веточки в среднем около 10—20 см длиной, у основания были окружены оторочкой низовых, чешуевидных листьев. Листья овальные, ланцетные или линейно-ланцетные, сидячие или короткочерешковые, очередные, но расположенные в одной плоскости благо-

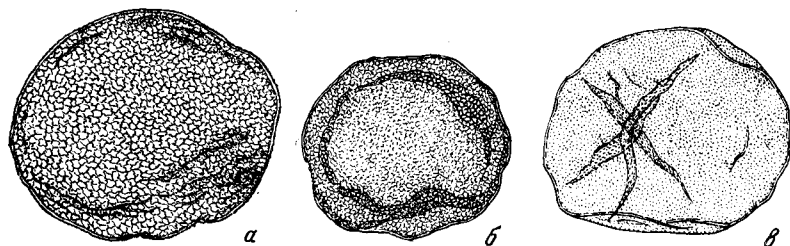


Рис. 86. *Podozamites* sp.: а — пыльцевое зерно с сетчатой экзиной, $\times 400$, в. триас (норийский ярус), Таймырский полуостров (колл. Э. Н. Кара-Мурза); б — пыльцевое зерно с неясно сетчатой скульптурой, $\times 400$, н. мел. (апт—альб), бассейн р. Лены (колл. Э. Н. Кара-Мурза); в — пыльцевое зерно с точечной экзиной, $\times 400$, мел (баррем), Зап. Сибирь — г. Тюмень (Зауер и Мчедлишвили, 1954)

даря изгибанию черешка вокруг своей оси. Жилки многочисленные; в пластинку входили два проводящих пучка, которые дихотомировались в основной части пластинки и расходились по ее поверхности, — у одних форм (*Podozamites*) они сходились у верхушки, следуя параллельно краям пластинки, у других — расходились в края (*Ferganiella*). Эпидерма тонкая. Клетки эпидермы прямостенные, редко слабоизвилистые, причем на нижней

* Составила А. И. Турутанова-Кетова с участием Э. И. Кара-Мурза (пыльца).

поверхности извилистость более отчетливая, чем на верхней. Они прямоугольные, слегка вытянутые, ориентированы в более правильные продольные ряды на нижней поверхности, на верхней — клетки более изодиаметричные, менее правильно расположенные. Устьица только на нижней поверхности, сосредоточены в продольных узких полосах между жилками. Замыкающие клетки лишь слегка погружены и ориентированы поперек длинной оси листа. Устьица моноциклические, обнаруживаются четыре-шесть побочных клеток, из которых две полярные удлиненные, расположены под прямым углом к боковым. Папиллы отсутствуют. Микростробилы неизвестны. Пыльцевые зерна встречаются изолированными в породе; они относительно крупные, однобороздные, округлого или овального очертания. Экзина тонкая, реже плотная, гладкая, тонкосетчатая или точечная, часто смятая в складки (рис. 86). Частые и повсеместные находки пыльцы *Podozamitaceae* говорят о широком их распространении. Женские шишки приводятся в литературе под названием *Cycodocarpidium* (см. ниже). Строение женской шишки, наличие недеревенеющей, листовидной, кроющей чешуи и редуцированной семенной чешуи, не сливающейся с кроющей чешуей, говорят о примитивности этих растений и позволяют рассматривать сем. *Podozamitaceae* близко стоящим и, вероятно, филогенетически связанным с *Voltziaceae*. Семейство вымершее.

Podozamites A. Braun, 1843. Тип рода — *Zamites distans* Presl, 1838; н. лейас Германии (Бавария, Бейреут). В ископаемом состоянии известны облиственные побеги и изолированные листья. Побеги средние или крупные, по-видимому, периодически сбрасываемые. Ось побега пря-

мая, относительно тонкая, на верхнем конце с одним верхушечным листом, иногда раздвоенным у верхушки, в основании с оторочкой из мелких низовых чешуевидных листьев. Листья обычно сидячие или со слабо выраженным черешком, прикреплялись более или менее сильно оттянутыми основаниями косо к оси побега, в спиральном порядке, на одинаковом один от другого расстоянии, в количестве 10—20 на длину побега, около 15—20 см. Листья различного очертания и размера, от широкоовальных до удлиненно-ланцетных, наибольшая ширина обычно в приосновной

части пластинки, в сторону основания суживались резко, к верхушке постепенно; размеры листьев уменьшались к верхушке и основанию побега. Они легко отделялись от стебля, и, возможно, что периодически листья сбрасывались, однако, не исключена возможность существования у этого рода (возможно, и у *Ferganiella*) веткопада. Жилкование дугонервное, жилки параллельны краям листа, от стебля выходили две жилки, которые разветвлялись по несколько раз в основании, а у верхушки сбегались. Проявление жилок на поверхности пластинки связано с толщиной последней, обычно они прослеживаются на обеих сторонах в виде желобков. Кутикула листьев обычно тонкая. Эпидермальные клетки с прямыми стенками, они удлиненные над жилками, изодиаметричные и многоугольные — между ними. Устьица лишь на нижней поверхности пластинки, располагались в полосах между жилками; устьичная щель с двумя полукруглыми замыкающими клетками, несущими кутинизированные утолщения; вокруг устьиц пять-семь побочных клеток. Поверхность кутикулы гладкая, режет с сосочками (папиллами) (табл. IX, фиг. 7—10). Известно около 40 видов. Верхний триас — верхний мел, почти повсеместно.

Область максимального развития *Podozamites* — Ангарида и прилегающие территории Азии, где в течение в. триаса — в. мела представители рода имели широкое распространение. В области Гондваны очень редок. В Европе *Podozamites* также был обнаружен широко в отложениях от в. триаса, но утратил здесь свое значение, по-видимому, раньше, так как в вельде в западноевропейских странах он очень редок. В С. Америке род появился позднее, чем в Европе; он известен в отложениях ср. юры в составе оровильской и орегонской флор США, а также на Аляске и в Гренландии в в. меловых слоях. Известен в сеномане Чехословакии. В Восточной Азии от в. триаса до вельда. В Южном полушарии *Podozamites* известен как в отложениях рэта Аргентины и Чили, в юре Нов. Зеландии, в мезозойских отложениях Австралии — в Квинсленде, так и в более молодых слоях серии Бурум, в нижнем мелу Австралии; в лейасе — Нов. Южн. Уэльса и др. Не был обнаружен в Южн. Африке как в слоях триаса, так и н. мела и в в. юре Земли Грейама.

Cycadocarpidium Nathorst, 1886. Тип рода — *Cycadocarpidium erdmannii* Nathorst, 1886; в. триас (рэт) Швеции (Бьюф). Женские шишки на концах побегов, овально-

удлиненные, рыхлые, кроющиеся чешуи в виде овального или удлиненного листа с параллельно крайними жилками, разветвленными у нижнего конца и собранными у тупой верхушки; внизу чешуи оттянуты в короткий черешок. В основании кроющей чешуи, по бокам черешка небольшие треугольные, пластинчатые, торчащие в стороны, мелкие семенные чешуи в количестве 2—3, редко 4 с одним верхушечным семезачатком на каждой. Семезачатки округлые, овальные или обратнойцевидные, повернуты своими верхними, не-

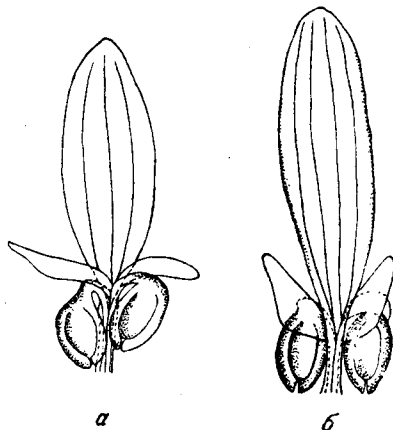


Рис. 87. *Cycadocarpidium erdmannii* Nath. — мегастробил: а — семенная чешуя с внутренней стороны; б — то же с внешней стороны. В. триас (Florin, 1944)

сколько более узкими концами вниз, а противоположными концами подвешены при помощи особых семеносцев к семенным чешуям (табл. X, фиг. 1—3; рис. 87). Известно до восьми видов. В. триас — н. юра¹. Кейпер сев.-зап. части Донбасса (Горажевка), лейас сев.-зап. части Донбасса (Ново-Райское), Богословского и Челябинского бассейнов, Вост. Киргизии (Иссык-Куль и Сон-Куль, р. Нарын), Южн. Приморья; н. лейас Ферганы (Кок-Янгак, Шураб), Черемховского бассейна. В. триас Англии, Японии, Китая, Индокитая; рэт — лейас Гренландии, Швеции.

¹ Ввиду, того, что *Cycadocarpidium* до сих пор известен только из отложений в. триаса — н. юры, а листья *Podozamites*, с которыми его связывают, имеют более широкое стратиграфическое положение, считают, что не все представители последнего рода обладали однообразным типом женской шишки и что шишка *Cycadocarpidium* принадлежала только нижнемезозойским формам, тогда как верхнемезозойские *Podozamites*, очевидно, характеризовались иным типом репродуктивных органов, пока не установленным в органической связи с листьями.

Caveophyllum Migatcheva, 1961. Тип рода — *Caveophyllum guttaeforme* Migatcheva, 1961; средний кейпер Сев.-Зап. Донбасса. В ископаемом состоянии известны только облиственные побеги, до 10 см длины и 0,8—1 см ширины. Ось побега тонкая, неправильно продольно морщинистая, до 4 мм в поперечнике, к основанию утолщается и заканчивается оторочкой из чешуйчатых низовых листочков. Листья яйцевидноовальные или каплевидные, обычно с выемкой на верхушке, к основанию клиновидно суженные, переходящие в короткий черешок; прикреплены к оси по спирали, но расправлены в одной плоскости (ложно двурядное прикрепление). Наибольшей величины листья достигают в средней части, уменьшаясь в размерах к верхушке и основанию побега. Редкие жилки ветвятся у основания и слегка веерно расходятся, средние жилки идут прямо к верхушке, крайние — либо изредка выходят в края, либо слегка загибаются к середине, но никогда не сбегаются вместе, как у *Podozamites*. Строевые эпидермы неизвестно, на нижней поверхности листа наблюдаются ряды точечных углублений, вероятно, выростов эпидермальных клеток. Репродуктивные органы не установлены (табл. X, фиг. 4—5). Известно два вида. Средний кейпер Сев.-Зап. Донбасса, Славянский район Донецкой области, балка Дубовая у с. Стародубовка.

Ferganiella Prynada, 1936. Тип рода — *Ferganiella weberi* Prynada in Neuburg, 1936; лейас Кштут-Зауранского м-ния (бассейн р. Заравшана в Средней Азии). В ископаемом состоянии известны только облиственные укороченные побеги и изолированные листья. Побеги относительно длинные, с тонкою осью и спирально расположенными листьями. Листья различной величины и очертания, — ланцетные, удлиненоланцетные; широколанцетные или почти овальные; они цельнокрайние, с наибольшей шириной в нижней трети пластинки, к основанию резко суживаются в более или менее короткий, плоский черешок и постепенно суживаются к заостренной или притупленной верхушке. Жилкование веерное, из черешка выходят обычно две жилки, которые многократно повторно, дихотомически ветвятся и расходятся в края пластинки, тогда как срединные доходят до верхушки листа; на 5 мм ширины пластинки приходится 10—18 жилок. Репродуктивные органы неизвестны. Установлено около семи видов (табл. X, фиг. 6—7). В. триас — ср. юра. Кейпер Ка-

мыш-Баши и н.—в. лейас Шураба и Сулюкты в Фергане, рэт — н. лейас Восточной Киргизии (Иссык-Куль и Сон-Куль), н. юра Фан-Ягноба, Караганды; ср. юра Ткварчели, Туаркыра, Джунгарии, Эмбы, Иркутского бассейна и Вост. Забайкалья. Юра Тувы и Китая (Сычуань).

СЕМЕЙСТВО

ARAUCARIACEAE STRASBURGER, 1872*

Деревья. Листья ланцетные с несколькими почти параллельными жилками или же шиловидные с одной жилкой, погруженной в мезофилл листа. Расположение листьев спиральное, у *Agathis* на боковых ветках листья двурядные, и иногда супротивные или почти супротивные. Листовые следы двойные. В листе имеются смоляные ходы. Стробилы обычно двудомные, реже однодомные. Микростробилы крупные (иногда до 25 см длины), состоят из многочисленных (5—20) спирально расположенных микроспорофиллов. Микроспорофиллы крупные (некоторые достигают около 1 см длины), расширенные на дистальном конце. Пыльцевые зерна с одной видоизмененной бороздой или безбороздные и безпоровые, округлые, без воздушных мешков, диаметр их 37—150 м. Экзина тонкая и плотная, гладкая, тонкосетчатая, мелкоямчатая, бугорчатая или точечная. Контур пыльцевых зерен мелкоизвилистый, городчатый или ровный. Ямчатая текстура экзины стоит близко к некоторым цикадовым (*Dioon*). Женские шишки крупные, овальные или шаровидные, из большого числа шишечных чешуй, представляющих результат полного срастания кроющей чешуи с семенной. На каждой чешуе по одному обращенному семезачатку, развивающемуся в очень крупное семя. Семезачатки со свободными интегументами. Два рода и около 40 видов, распространенных в Ю. Америке, а также в Юго-Восточной Азии, где они доходят на севере до п-ова Малакка и до Филиппин.

Остатки Агауриасеае известны уже из в. пермских отложений (бассейн рр. Бланзи и Крезе во Франции). В мезозое они были довольно широко распространены по земному шару. Еще в палеогене представители семейства существовали в Северном полушарии. В настоящее время они встречаются почти исключительно в Южном полушарии.

* Составила А. И. Турутанова-Кетова с участием А. А. Яценко-Хмелевского и И. А. Шилкиной (древесина), Н. А. Болховитиной, В. В. Зауер, Э. И. Карамурзы (пыльца), И. В. Васильева (роды *Araucaria* и *Agathis*, последний совместно с В. А. Вахрамеевым).

Agathis Salisbury, 1805 (= *Dammara* Lam., 1786; *Dammarites* Presl, 1833). Тип рода — *Agathis loranthifolia* Salisbury, 1805: современный. В ископаемом состоянии

шей; чешуи шишки некрупные (ширина 8—20 мм), широкотреугольные; внешний край их загнутый, несколько утолщенный, закругленный, с коротким заостренным выступом посе-



Рис. 88. *Agathis macrostachys* Warb.: а — веточка; б — микростробил; в — микроспорофилл; г — женская шишка; д — семенная чешуя с семенем; е — семя в профилном разрезе (по Warburg, из Тахтаджяна, 1956)

известны облиственные побеги, шишки, чешуи, пыльца, семена. Листья кожистые, крупные, с неясно выраженным черешком, супротивные или очередные, расположенные более менее в одной плоскости, эллиптические или широколанцетные, с коротко заостренной верхушкой, цельнокрайние, с многочисленными тонкими почти параллельными жилками, дихотомирующими у основания. Пыльцевые зерна однодистальнобороздные, диаметр 32—40 м, округлые, иногда вогнутые с дистальной стороны. Борозда не всегда заметная, узкая, с выростами экзины по краям. Экзина двухслойная, довольно плотная, мелкобугорчатая. Бугорки мелкие, полушаровидные, густо расположенные. Контур пыльцевых зерен мелковолнистый. Отличаются от пыльцевых зерен *Araucaria* меньшими размерами, более толстой, бугорчатой экзиной и более четко выраженной бороздой. Женские шишки конечные или пазушные, шаровидные. Семенная чешуя полностью срослась с кроу-

рине; основание оттянутое, клиновидное; поверхность чешуй покрыта изогнутыми тонкими ребрышками, сходящимися к основанию и несколько сближающимися у верхнего

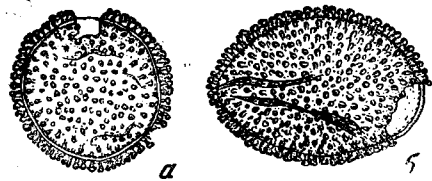


Рис. 89. *Agathis* sp.: а, б — пыльцевое зерно, $\times 700$; ср. юра Зап.-Сибирской низменности, район Тюмени (Зауер и Мчедлишвили, 1950)

края; в основании чешуй иногда сохраняется ямка, в которой помещалось семя. Семена мелкие, с односторонним крылом (рис. 88—89). Н. юра(?) — ныне. Н. мел Южн. Приморья; мел Армении Сахалина, Вост. склона



Рис. 90. *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze — женская шишка и веточка с микростробилом (Тахтаджян, 1955)

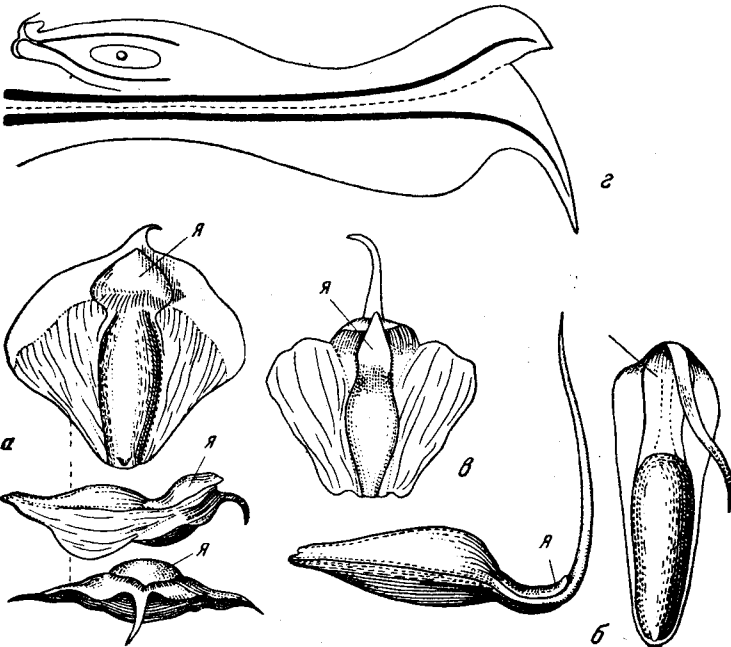


Рис. 91. Мегастробилы араукариевых: а — *Araucaria bidwillii* Hook., семенная чешуя с язычком (я) на верхней стороне; б — *Araucaria araucana* (Molina) C. Koch, то же; в — *Araucaria cunninghamii* Sweet., то же; г — семенная чешуя *Araucaria bidwillii* Hook. в продольном разрезе (а—в — по Pilger; г — по Hirmer, из Тахтаджяна, 1956)

среднего Урала (Каменск, Алапаевск), Вилюйской впадины; в мел Новосибирских о-вов; эоцен Украины; олигоцен Житомирской области. Пыльцевые зерна: юра Казахстана и Зап. Сибири; в. юра Горьковской области; н. мел Северного Урала и Зап. Сибири; палеоген юга Европейской части СССР, Приморья, Сев. Казахстана. Н. юра (лейас) Верхней Силезии (пыльцевые зерна), в. мел Гренландии, особенно широко в мелу С. Америки, Чехословакии, Силезии. Современное распространение: Малайзия, Новая Гвинея, Северная Австралия, Новая Зеландия, Полинезия, Меланезия, на севере до п-ова Малакка и Филиппины (Лусон). Около 20 видов.

Araucaria Jussieu, 1789. Тип рода — *Pinus araucana* Molina, 1782; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные побеги, древесина (*Araucarioxylon*), пыльца, се-

на, шишки. Листья спирально расположенные, сидячие или черешковые, ланцетные, линейноланцетные иногда игловидные, килеватые; жилкование почти параллельное (рис. 90—91). Пыльцевые зерна с одной видоизмененной бороздой, диаметр 37—63μ; в очертании округлые, вследствие смятия эскины — удлиненно-овальные, без воздушных мешков. Настоящая борозда и поры отсутствуют, иногда на месте борозды наблюдается кольцообразное утолщение или щелевидное отверстие, часто уплотненное по краю. Эскина двухслойная; слои не всегда различимы. Эскина тонкая, прозрачная, реже довольно плотная, мелкопочечная, при больших увеличениях (×740) мелкоямчатая, часто смятая в складки и разорванная. Контур пыльцевых зерен неровный, очень мелкозазубренный (рис. 92). Микростробилы обычно пазушные, цилиндрические, больших размеров, состоят из многочисленных микроспорофиллов, расположенных спирально на оси. Микроспорофиллы несут от 6 до 20 микроспорангиев. Женские шишки верхушечные, шаровидные, на коротких побегах. Семенная чешуя почти полностью срослась

с кроющей и свободна от нее лишь на конце: чешуи шишек черепитчато расположенные, обратноклиновидные, с кожистыми крыльями и длинным остроконечием на верхушке. Семезачаток погружен в ткани семенной чешуи и сросшийся с ними. Семена клиновидные, с твердым покровом. В. мел. — ныне; в. мел бассейна р. Буреи, Армении (хр. Даралагезский); эоцен Казахстана и Южного Урала. В. мел Западной Европы и С. Америки, эоцен Англии и Франции, миоцен С. Америки. По пыльце — триас — ныне. Триас — юра Зап. Казахстана; ср. юра — н. мел Западно-Сибирского низменности (Тюмень); в. мел Каменского района, Белоруссии, Украины (Киев); н. и ср. альб северного берега Аральского моря (южная часть п-ва Куланджи); в. мел Каменского района (Богаряк); эоцен Сев. Казахстана, Павлодара, Прииртышья; ср. эоцен Сев. Приаралья; в. эоцен и в. майкоп Сев. Кавказа. Современное распространение: около 12 видов рода *Araucaria* распространены в Новой Гвинее, Восточной Австралии, на о-вах Новая Каледония и Норфолк и в Ю. Америке (рис. 93).

Araucarites Presl, 1838. Тип рода — *Araucarites goeppertii* Presl, 1838; третичные отложения, Тироль (Швейцария). В ископаемом состоянии известны облиственные побеги, изолированная пыльца, микростробилы, шишки и шишечные чешуи. Листья расположены по спирали, ребристые, игловидные, крючковоидно-изогнутые, остроконечные с одной жилкой, или ланцетные и уплощенные, с многими параллельными жилками. В основании они иногда низбегающие, часто диморфные, прижатые к побегу, чешуевидные или отогнутые (рис. 94). Кроющая чешуя обычно полностью срастается с семенной чешуей, образуя единую одревесневшую шишечную чешую. Женские шишки верхушечные, относительно крупные, шаровидные или овальноудлиненные, компактные, со спирально расположенными шишечными чешуями, поставленными к центральной оси под углом, близким прямому. Шишечные чешуи ромбовидные, несут по одному (редко по два) обращенному семезачатку узкоовального очертания. Изолированные чешуи к основанию клиновидно суженные, у верхнего конца обычно усеченные или выемчатые; они состоят из более углощенной, узко треугольной части чешуи, которая постепенно утоньшается к бокам и заканчивается у края пленчатыми крыловидными выростами. Усеченный дистальный край чешуи иногда продолжается в узколинейный срединный языковидный вы-

рост, который обычно наблюдается над верхним концом семени. Семезачаток помещается на нижнем конце чешуи на адаксиальной, обращенной к оси стороне (табл. X, фиг. 8). Пермь — неоген. Пермь Зап. Урала; н. триас Кузбасса (мальцевская свита); н. и ср. триас Вост. Таймыра; в. триас бассейна р. Илека Зап. Казахстана, Кузбасса; н. юра Кавказа, Туркмении, Ферганы, Южн. Урала, ср. юра Гиссарского хр.; в. юра Каратау

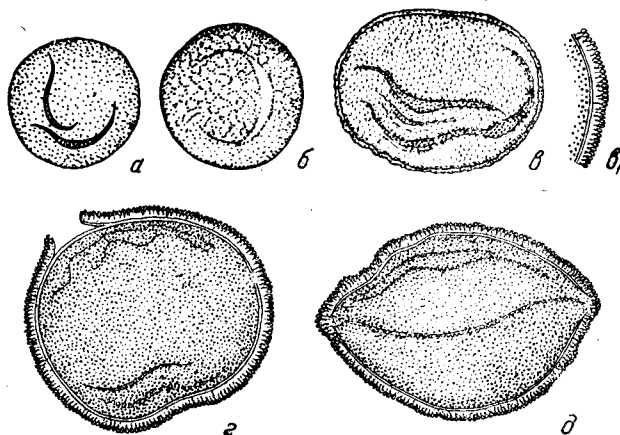


Рис. 92. Пыльцевые зерна: а — *Araucaria* sp., $\times 400$, в. мел (н. и ср. альб) сев. берега Аральского моря (Болховитина, 1953); б — *Araucaria* sp., $\times 400$, в. мел (н. и ср. альб) сев. берега Аральского моря (Болховитина, 1953); в — *Araucaria* sp., $\times 500$; в. юра, Белоруссия, Домановичский район (колл. Э. Н. Карамурза, 1939); г — *Araucaria* sp. — пыльцевое зерно округлого очертания с отслаивающимся внешним слоем экзины, $\times 700$, ср. юра, сев.-вост. окраина Казахского нагорья, правый берег р. Селеты (Зауер, 1956); д — *Araucaria* sp. — пыльцевое зерно эллиптического очертания, с продольной складкой сверху, $\times 400$, ср. юра, сев.-вост. окраина Казахского нагорья, правый берег р. Селеты (Зауер, 1956)

в Южн. Казахстане; в. мел Юго-Вост. Закавказья, Свердловской области (р. Синара), Ср. Урала; эоцен Анадыря, Бадхыза; палеоген Кировоградской и Житомирской областей. Пермь Франции, Тюрингии и Саарбрукена; н. триас Кореи; триас Англии; Германии, ср. триас Аргентины, в. триас (рэт) Вост. Гренландии, Пенсильвании, Патагонии, Индии, Новой Зеландии; н. юра Германии, Новой Зеландии; ср. юра Патагонии, Англии, Германии, Австралии, Италии, Индии; в. юра Шотландии, Земли Грейама, Франции, Португалии, Индии, о-ва Цейлона; мел Австралии (Квинсленда), н. мел С. Америки (Дакоты), Англии, Франции, Португалии, Южн. Африки, Индии (Кэч), Австралии; н. мел Каролины; в. мел — палеоген Сеймури (в Ис-



Рис. 93. Карта распространения родов *Araucaria* и *Agathis*
 Современное распространение (по Тахтаджяну, 1956): 1 — *Agathis*; 2 — *Araucaria*; верхне-
 меловые местонахождения (по Байковской, 1956): 3 — *Agathis*, 4 — *Araucaria*, *Araucarites*

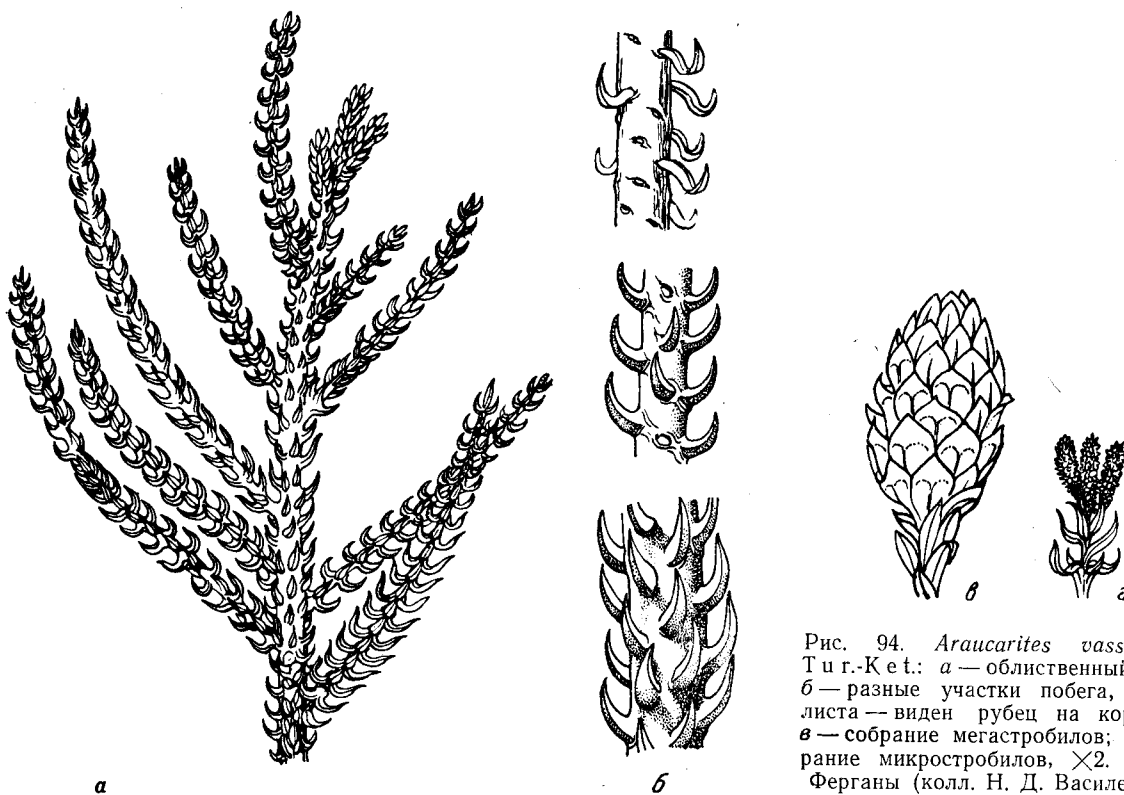


Рис. 94. *Araucarites vassilevskiae*
 Тур.-Кет.: а — облиственный побег; б — разные участки побега, где нет
 листа — виден рубец на коре, $\times 2$; в — собрание мегастробиллов; г — соб-
 рание микростробиллов, $\times 2$. Н. юра
 Ферганы (колл. Н. Д. Василевской)

ландии); эоцен Тироля, Австрии, Югославии, Нов. Зеландии; олигоцен Франции, Чехословакии, Магелланова пролива, Антарктики; неоген Венгрии (оз. Балатон).

гаскара (свита Захотна); триас Франции, триас — юра Австралии.

Brachyphyllum Brongniart, 1828.
Тип рода — *Brachyphyllum mamillare* Brongniart, 1828.

РОДЫ, СБЛИЖАЕМЫЕ С СЕМЕЙСТВОМ ARAUCARIACEAE

Agathopsis Prunada, 1939. Тип рода — *Agathopsis ovalis* Prunada, 1939. н. мел Южн. Приморья (Липовцы). В ископаемом состоянии известны лишь облиственные короткие, боковые побеги с тонкою осью, несущую продольный желобок. Листья кожистые, толстые, плоские, в очертании овальные, с широко округленными верхушками, перетянутыми в черешок основаниями. Черешки короткие, низбегающие на ось укороченного побега, на которой листья расположены двурядно. Имеется ряд параллельных жилок, которые либо совсем не проявляются на поверхности листа, либо видны только в основании пластинки (табл. X, фиг. 9; рис. 95). Род монотипный. Н. мел Приморья.

Albertia Schimper, 1835 (= *Haidingeria* Endlicher, 1847). Тип рода — *Albertia latifolia* Schimper in Voltz, 1835; н. триас Южн. Германии (Вогезы). В ископаемом состоянии встречаются обычно облиственные побеги с относительно толстою, грубою цилиндрическою осью. По-видимому, растение было древовидное, ветви перисто и горизонтально расположенные, крепкие; листья рыхло- и спирально поставленные, прикреплялись объемлющими основаниями, оставляя горизонтальный рубец; в очертании они овальноланцетные, к верхушке приостренные или тупоокругленные, к основанию суженные и слегка низбегающие. Листья грубые, кожистые, до 5 см длиною, к верхушке побега более короткие. Жилкование параллельное; жилки грубые, при побеге к верхушке не разветвлялись. Часто пластинка между жилками обнаруживает неправильную поперечную морщинистость. Микростробилы мелкие, рыхлые, состоят из овальных или удлиненных черепитчато расположенных, чешуевидных микроспорофиллов. Женские шишки крупные, овальные или цилиндрические; чешуи к основанию сужены, в очертании остроовальные, кожистые, тонкоструйчатые с внешней поверхности, по средней линии перегнуты в складку, каждая с одним семезачатком (табл. XI, фиг. 1; рис. 96). Пермь — юра. Н. пермь Ферганы (Мадыген); в. триас Санджарского м-ния. Пермь Индии (серия Ранигандж); н. триас Германии (Эльзас), н. триас Мада-

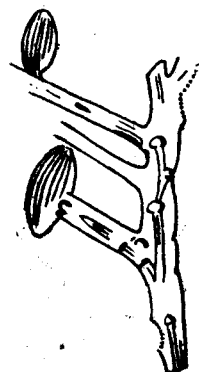


Рис. 95. *Agathopsis ovalis* Prun. — облиственный побег; н. мел, Южное Приморье, район Липовцы (колл. В. Д. Принады)

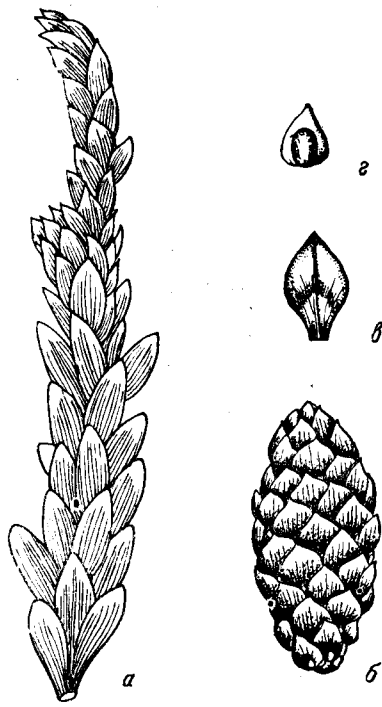


Рис. 96. Реконструкция *Albertia*: а — облиственный побег; б — собрание мегастробиллов; в — семенная чешуя с внешней стороны; г — то же с внутренней стороны (Schimper et Mougeot, 1844)

gniart, 1828; ср. юра (нижний оолит) Англии (Уитби). В ископаемом состоянии известны облиственные побеги, микростробилы, шишки, пыльца. Мощные цилиндрические, конечные, вегетативные побеги ветвились в одной плоскости, под углом около 45—60°

до 3—4 раз; ветви предпоследнего порядка располагались перисто, не обнаруживая, однако, большей правильности (рис. 97). Листья короткие, чешуевидные, мясистые, сравнительно небольшие, спирально расположенные, прижатые к побегу; в очертании они ромбоидальные, с притупленной или слегка приостренной верхушкой, черепитчато налегающие один на другой, с срединным килем вдоль спинной, несколько выгнутой стороны. Молодые веточки относительно тонкие, изящ-

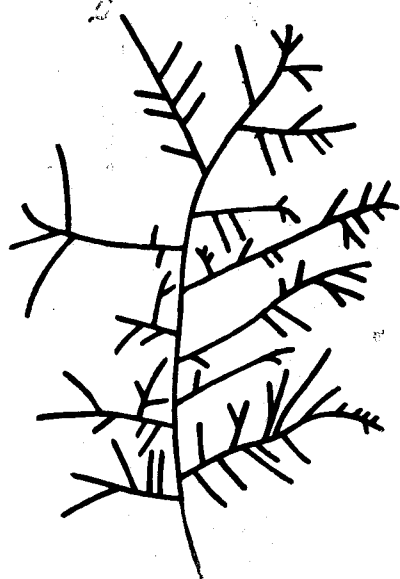


Рис. 97. *Brachyphyllum expansum* (Sternb.) Sew.—схема ветвления, $\times 1/5$; в. юра, Южн. Казахстан, хр. Каратау (Брик, 1925)

ные, изгибающиеся, на конце тупые. На старых участках побега листья щитковидные, с сосцевидным возвышением в центре; раздвинуты один от другого на некоторое расстояние. Строение эпидермы близкое роду *Ragiophyllum*: клетки, прямостенные более или менее изодиаметричные, устьица расположены на обеих поверхностях рядами, сходящимися к верхушке листа, замыкающие клетки погруженные, окружены 4—6 побочными клетками (табл. XI, фиг. 2—3). Микро-стробилы относительно длинные, цилиндрические, состоят из многих черепитчато расположенных микроспорофиллов, под прямым углом к оси, к верхушке расширены в пластинчатое образование; в основании со спинной стороны сидят микроспорангии. Пыльцевые зерна без отчетливо выраженных пор и борозд, одиночные или в тетрадах; длина оси — 20,3—28,4 μ , длина диаметра — 28,4—40,5 μ . В полярном положении округлые, а эквато-

риальном — округло-эллиптические. Экзина двухслойная, с хорошо развитым столбчатым слоем, гладкая, чаще зернистая, утолщенная на проксимальной и более или менее тонкая на дистальной стороне зерна. Пыльцевые зерна снабжены экваториальным поясом —

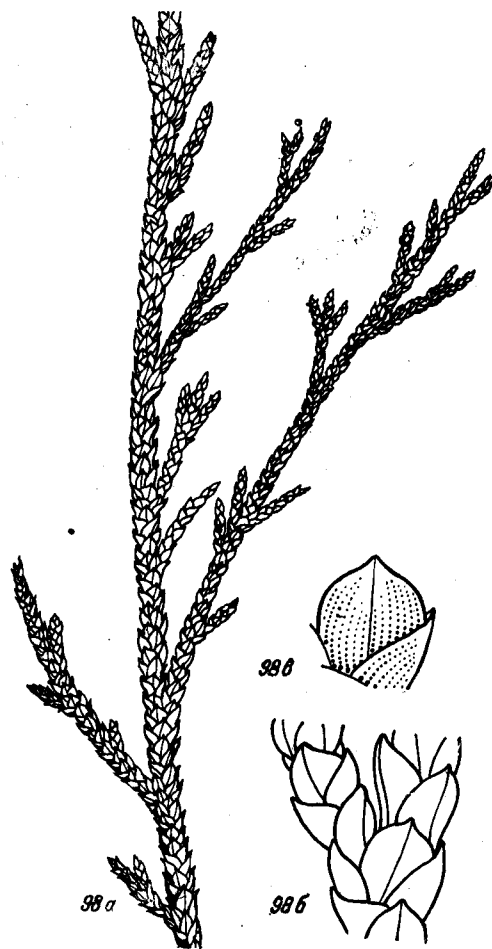


Рис. 98. *Brachyphyllum mamillare* Вгопн.: а — облиственный побег; б — то же, $\times 2$; в — то же, $\times 4$ (видно рядовое расположение устьиц); г — веточка с женской шишкой. В. юра, Южн. Казахстан, хр. Каратау (колл. А. И. Турутановой-Кетовой)

утолщением, параллельно исчерченным и прерывающимся в одном месте (пора?). Некоторые пыльцевые зерна имеют след тетрадного рубца (см. рис. 99). Женские шишки округлые или овальные, средних размеров, со спирально расположенными деревянистыми чешуями в небольшом числе, черепитчато расположенными, ромбоидального очертания; на поверхности иногда с радиально-струйчатой скульптурой. Семена обычно по два-три

(и больше) на чешуе, узкоокрыленные. Систематическое положение *Brachyphyllum* остается до сих пор не вполне ясным, хотя по сходству в строении эпидермы близки к *Ragiophyllum*, а по структуре вторичной древесины, относимой к этому роду, — к представителям из сем. *Agaucariaceae* (Repp, 1947; Florin, 1927, 1958) — табл. XI, фиг. 4—7; рис. 98—99. Пермь — мел. Пермь Русской платформе; в. триас Памира, Индигирки; н., ср. юра Ферганы; ср. и в. юра Харьковской и Полтавской области, Забайкалья, Казахстана; ср.

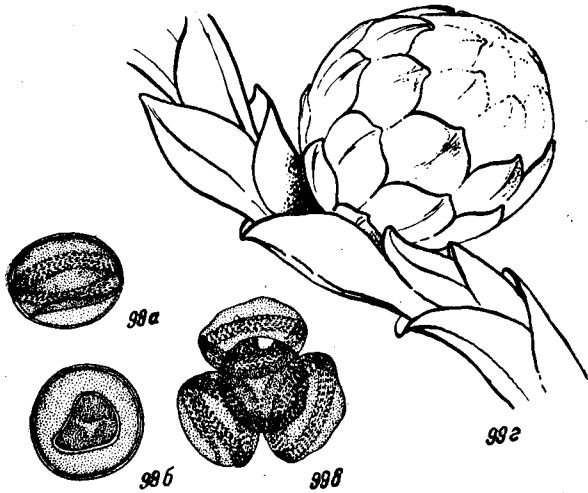


Рис. 99. *Brachyphyllum* sp. — пыльцевые зерна: а — экваториальный пояс, б — дистальная часть, в — тетрада (колл. В. В. Зауер)

юра Ср. Поволжья, бассейна р. Тунгузки, Зап.-Сибирской низменности, Иркутского бассейна; Гиссарский хр.; в. юра Вост. Забайкалья; н. мел Донбасса, Крыма, Армении, бассейна р. Эмбы, Южн. Приморья, Ср. Азии. Н. триас Новой Мексики, Мадагаскара, Австралии; в. триас Бирмы, Нов. Зеландии; триас Пенсильвании; н. юра — в. юра Англии, Индии, Германии (Баварии), Цейлона; ср. юра Англии, Португалии; в. юра Франции, Англии, Шотландии, Германии (Золенгофен), Земля Грэйама, Венесуэлы; н. мел С. Америки (Техас), Франции, Португалии, Гренландии, Исландии, Японии, Индии. Древесина (*Brachyoxylon*) — юра — мел Вост. Азии, С. Америки, Англии.

Elatides Heeg, 1876. Тип рода — *Elatides ovalis* Heeg, 1876; ср. юра Вост. Сибири (Усть-Балей). В ископаемом состоянии встречаются облиственные побеги и женские шишки. Побеги ветвятся, веточки расходятся по спирали в разные стороны. Листья шиловидные, густо расположенные по спирали,

в сечении четырехгранные, серповидно-изогнутые, к верхушке заостренные, вдоль спинной стороны килеватые, прижатые к оси, длиной до 5 мм, шириной до 1,5 мм. Жилка на листе одна, обычно погруженная в мезофилл листа, редко проявляется на поверхности. Женская шишка овальной формы, на конце облиственной веточки, к верхушке заостренная, до 15 мм длины, около 8 мм ширины; шишечные чешуи многочисленные, плоские, тонкие и кожистые, черепитчато и спирально поставленные на оси шишки, с заостренной верхушкой; не обнаруживают разделения на кроющую и семенную чешуи. Чешуи шишки были, по видимому, односеменными. Описание рода было основано на одних изолированных женских шишках, похожих на шишки сосновых, однако, строение шишечных чешуй напоминает араукариевые, с которыми мы их и сближаем. Вместе с тем по листе они близки и к *Elatocladus*, хотя последний должен стоять скорее среди *Podocarpaceae* (табл. XI, фиг. 8—10; табл. XII, фиг. 1; рис. 100). В. триас-вельд. В. триас Богословского м-ния (Урал), н. юра Кузбасса; н. и ср. юра Ферганы; ср. юра Самарской Луки, Иркутской области, Харьковской области (Каменка), Туркмении (Ягман), Караганды; в. юра Харьковской и Полтавской областей; юра Фан-Ягноба; н. мел Южн. Приморья, Алдана. В. триас Швеции и Баварии; юра Аляски, Португалии, Китая и Монголии; ср. юра Англии, Шотландии, Китая; в. юра Шпицбергена н. мел Гренландии, Англии, Сев. Германии, Шпицбергена.

Ragiophyllum Heeg, 1881. Тип рода — *Ragiophyllum circinicum* Saporta, 1881; в. юра Португалии. Род формальный; в ископаемом состоянии известны стерильные облиственные побеги и женские шишки. Побег цилиндрический, разветвленный, конечные боковые веточки очередные, располагаются в одной плоскости с осью предпоследнего порядка. Листья спирально расположенные, треугольные, пирамидальные или шиловидноизогнутые, у основания широкие и низбегающие, к верхушке равномерно-суженные они относительно короткие, но толстые и мясистые с килем на спинной стороне, в сечении треугольные, с боков сплюснутые. На оси они очень тесно поставленные и прижатые, черепитчато налегающие друг на друга, у верхушки отстающие. Приосновные листья у более крупных, старых побегов — пирамидальные или серпообразно изогнутые и более вытянутые, чем у молодых; на боковых веточках они теснее поставлены, косо направлены вперед и лишь слегка загибаются; имеют

5—8 мм длины, 2—4 мм ширины. Побеги обычно стерильные. Женские шишки относительно мелкие, араукариоидного облика, с одним семезачатком на каждой чешуе. Эпидерма листа из изодиаметричных клеток с прямыми стенками. Устьица расположены в ряды

юра Абхазии; н. мел Ю. Приморья. Пермь Франции; н. триас Нью-Мексико (С. Америка); ср. триаса Германии, Италии; рэт —

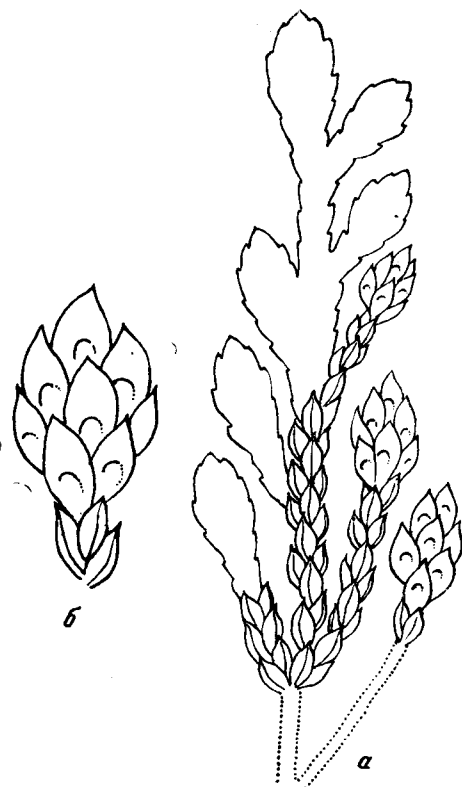


Рис. 100. *Elatides setosa* (J. Phillips) Tur.-Ket. comb. nov.: а — разветвленная верхушка побегов с термальным положением молодых собраний мегастробиллов, $\times 2$; б — изолированная женская шишка, $\times 4$. Н. юра, Зауран, Таджикская ССР (колл. М. И. Брик)

только на нижней поверхности листа; замыкающие клетки несколько погруженные, неправильно ориентированные от продольного до перпендикулярного положения к длинной оси листа и имеют 4—6 побочных клеток (табл. XII, фиг 2; рис. 101, 102). Характер строения вегетативных побегов и эпидермы листьев, а также женских шишек позволяет сблизить представителей этого рода с Агауцагiaceae. Пермь — н. мел. В. триас (рэт) Кугитанга, Туркменской ССР. Н. юра Ферганы, Южн. Урал (хайбуллинская свита); средняя юра Каменки, р. Илека, Зап. Казахстана, Кштута (бассейн р. Зеравшана), Ферганы; в. юра Полтавской обл., Каратау в Южн. Казахстане, Колымы, Алдана, Южн. Приморья;



Рис. 101. *Pagiophyllum peregrinum* Lindl. et Nut. — облиственный побег; в. юра, Южн. Казахстан, хр. Каратау (колл. А. И. Турутановой-Кетовой)

лейас Баварии, Польши, Бирмы; н. юра Англии (Дорсетшир), Борнгольма, Португалии, Индии; ср. юра Англии (Йоркшир), Португа-

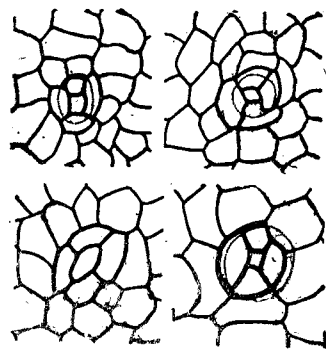


Рис. 102. *Pagiophyllum* sp. — эпидерма с устьицами из различных участков побега, $\times 300$ (Kräusel, 1940)

лии, Афганистана, Индии; в. юра Шотландии, Англии, Франции, Португалии, Германии (Золенгофен), Шпицбергена, Земли Грейама; юра Аляски, Нового Уэлса (серия Тальбра-

гар); н. мел С. Америки (Техас), Зап. Гренландии, Англии, Сев. и Зап. Германии, Португалии, Франции, Индии, Сев.-Вост. Китая (вельд), Австралии (серия Буррум).

Araucarioxylon Kraus, 1870. Тип рода — *Pinites carbonaceum* Witham, 1833. Карбон Англии. Древесина характерного строения, кольца прироста слабо выражены, состоит из трахеид и клеток лучей. Древесинная паренхима, лучевые трахеиды и смоляные ходы отсутствуют. Трахеиды с многоугольными или округлыми порами, в многорядном араукарионидном расположении или однорядные; спиральные утолщения отсутствуют; поры на полях перекреста купрессоидные, крупные, многочисленные¹. Горизонтальные и поперечные стенки лучей гладкие. Иногда может быть встречена древесинная паренхима, обычно с гладкими стенками. Систематические связи *Araucarioxylon* еще далеко не ясны. Некоторые из них связываются с ископаемым родом *Voltzia*, другие — скорее с современными араукариевыми. Однако надо учитывать, что у мезозойских представителей араукарионидная поровость была преобладающим признаком древесины большинства хвойных, в том числе и таких, которые не показывают связей с араукариевыми (табл. XII, фиг. 3—5). Карбон — юра. Юра Армении; юра — н. мел Сибири, Арктики, Ср. Азии. Карбон Англии; триас, юра Африки; мезозойские отложения Европы, Азии.

**СЕМЕЙСТВО CHEIROLEPIDIACEAE
(=CHEIROLEPIDACEAE) HIRMER
UND HÖRHAMMER,² 1934**

Деревья густо покрытые спирально расположенными, кожистыми, чешуевидными листьями, к верхушке — несколько заостренными и оттянутыми, к основанию избегающими и охватывающими побег. Листья обычно мясистые, редко слегка уплощенные, с средней жилкой, погруженной в мезофилл листа. Микростробил на верхушках обыкновенных побегов

¹ Поры на полях перекреста, у современных и, особенно, у ископаемых араукариевых (а также у кордаитовых) отличаются от типических купрессоидных пор, встречающихся во многих семействах хвойных, своими более крупными размерами (кроме, разумеется, оконцовых пор) и округлой или даже многоугольной формой.

² Составила А. И. Турутанова-Кетова.

в виде рыхлой небольшой шишки, с микроспорофиллами в виде щитков, почти под прямым углом к общей оси, со свисающими вдоль стерженьков микроспорангиями. Пыльцевые зерна без воздушных мешков. Женские шишки рыхлые. Семенные чешуи острозубчатые (у *Cheirolepidium*) или цельнокрайние (у *Hirmeriella*), на каждой семенной чешуе два-три и больше семезачатков; обычно они прямые, более или менее сросшиеся с семенной чешуей, а часто даже глубоко погруженные в нее. Это древнее, полностью вымершее

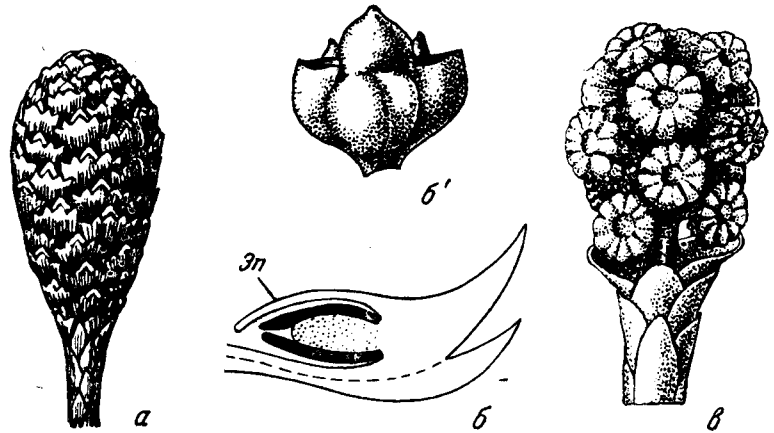


Рис. 103. *Cheirolepidium muensteri* (Schenk) Takht.: а — реконструкция собрания мегастробилов; б — продольный разрез через семенную и кроющую чешую (эп — эпиматиум); б' — семенная чешуя изнутри (видны два семезачатка); в — реконструкция собрания микростробилов (Hirmer und Hörhammer, 1934)

семейство появилось на заре рэтской эпохи. Триас — в. мел.

Cheirolepidium Takhtajan nov., 1956 (= *Cheirolepis* Schimper, 1870, по Boissier). Тип рода — *Brachyphyllum muensteri* Schenk, 1867; в. триас (рэт) Баварии (близ Бейрейта). В ископаемом состоянии сохранились облиственные побеги, микростробилы, шишки и отдельные семенные чешуи. Листья короткие, чешуевидные, слегка изгибающиеся, сидячие, избегающие и охватывающие ось побега. Листья на молодых веточках ромбоидального или яйцевидного очертания, с притупленной верхушкой, до 3 мм длиной, около 2 мм шириной, выпуклые с наружной стороны, вогнутые — с внутренней. Жилкование не проявляется на внешней поверхности листа. Спинная сторона пластинки листа обычно гладкая, без кила. Листья гипостомного строения, продольные ряды устьиц на нижней поверхности листа сбегают в его макушечную часть. Клетки более или менее правильные, прямоугольные,

лишь слегка вытянутые; на стороне, обращенной к оси, эпидерма представлена почти квадратными клетками; стенки клеток прямые. Устьица амфициклического типа строения; замыкающие клетки слегка погруженные. Микростробилы яйцевидные или овальные, мелкие, рыхлые, с 12—16 редуцированными микроспорофиллами, под прямым углом к оси имеют вид щитков со свисающими 10—12 микроспорангиями. Пыльцевые зерна без воздушных мешков. Женские шишки верхушечные, цилиндрические, были, вероятно, распадаясь. Семенные чешуи с шестью острыми лопастями — тремя более крупными с брюшной стороны и тремя более мелкими со спинной стороны (остаточные участки кроющих чешуй). Семена бескрылые (табл. XII, фиг. 6, 7; табл. XIII, фиг. 1—2; рис. 103). В. триас — н. мел. Ср. юра Каменки (Харьковская область), хр. Каратау (Южн. Казахстан); н. мел Южн. Приморья. В. триас С. Америки, Германии, Швеции (Скании), Польши, Австралии; н. юра Борнгольма, Португалии, Швейцарии, Индии, Китая; ср. юра Англии, Индии, в. юра Франции, Португалии; юра Монголии, Китая, Австралии; н. мел Португалии.

Вне СССР известны: *Hirmeriella* H ö g h a m e r, *Indostrobus* S a h n i, *Takliostrobus* S a h n i.

СЕМЕЙСТВО PALISSYACEAE FLORIN, 1958*

Деревья или кустарники; листья варьировали от плоских, линейных, с явной срединной жилкой, до чешуевидных, с более или менее отчетливым килем вдоль спинной стороны пластинки. Обычно листья прикреплялись спирально, но у конечных (возможно опадающих) веточек они сидели в одной плоскости, приобретая ложно-двурядное расположение. На осях, несущих на концах стробилы, обычно наблюдаются чешуевидные листья. Устьица располагались только на нижней стороне пластинки в двух полосах вдоль средней жилки. Они моноциклические, гаплогейльного типа развития. Микростробилы в виде рыхлых, небольших шишек из чешуевидных, слегка выпуклых микроспорофиллов. Собрания мегастробил в виде рыхлых шишек; семенные чешуи редуцируются до простых воротничковидных эпиматиев вокруг оснований семезачатков, помещающихся на кроющей чешуе в количестве 1—6 пар у разных родов. В этом отношении представители семейства Palissyaceae являются более примитивными, чем Podocarpaceae. Они безусловно

примыкают по строению эпидермы листьев и типу строения репродуктивных органов к Podocarpaceae, а габитуально, кроме того, близки к *Dacrydium* и к представителям Cheirolepidiaceae. Имеются все основания ставить это семейство между Cheirolepidiaceae и Podocarpaceae и считать его филогенетически связанными с последними, но более примитивным по строению мегастробил. Семейство вымершее. Триас — н. мел.

Palissya Endlicher, 1847. Тип рода — *Cunninghamites sphenolepidius* F. Braun in Münster, 1843; рэт — н. лейас Зап. Германии (Баварии). В ископаемом состоянии сохраняются крупные мутовчато расположенные ветви с двурядными, чередующимися, облиственными, молодыми, конечными веточками, несущими листья, спирально расположенные, низбегающие, сидячие на листовых подушках. Листья гетероморфные, на стерильных вегетативных побегах; они линейные, к верхушке заостренные, двурядные, уплощенные, с одной жилкой, резко выступающей на нижней поверхности. Фертильные ветви боковые, конечные, с чешуйчатыми более короткими листьями, черепитчато налегающими, прижатыми к побегу с заостренными верхушками. Эпидерма скорее тонкая, без папилл; на верхней поверхности пластинки, удлиненные прямостенные клетки расположены вдоль оси, с косо поставленными поперечными стенками. Эпидерма нижней поверхности из полигональных клеток, со слегка извилистыми стенками. Устьица лишь на нижней поверхности пластинки расположены в две устьичные полосы вдоль средней жилки, гаплогейльные и моноциклические. Микростробилы цилиндрические; микроспорофиллы сидячие, спирально поставленные на оси; они мелкие, чешуйчатые. Собрания мегастробил одиночные, конечные, овально-удлиненные; чешуи семенные несколько длиннее кроющих, с которыми они сростаются не полностью. Кроющие чешуи слегка выпуклые и килеватые со спинной стороны, расположены под широким углом к оси; семенные представлены 5—6 парами семезачатков в особых купулообразных эпиматиях. Семена яйцевидных, с концов — тупо округленные, эпидерма последних из мелких, изодиаметричных клеток с умеренно утолщенными, прямыми стенками (табл. XII, фиг. 8; рис. 104—106).

Н. триас — н. мел. Н. юра Южн. Казахстана, Туркмении; н. мел Южн. Приморья. Н. триас Нью-Мехико (С. Америка); в. триас Нью-Мехико, Пенсильвании, Швеции (Скании), Баварии, Польши, Ирана. Китая,

* Составила А. И. Турутанова-Кетова.

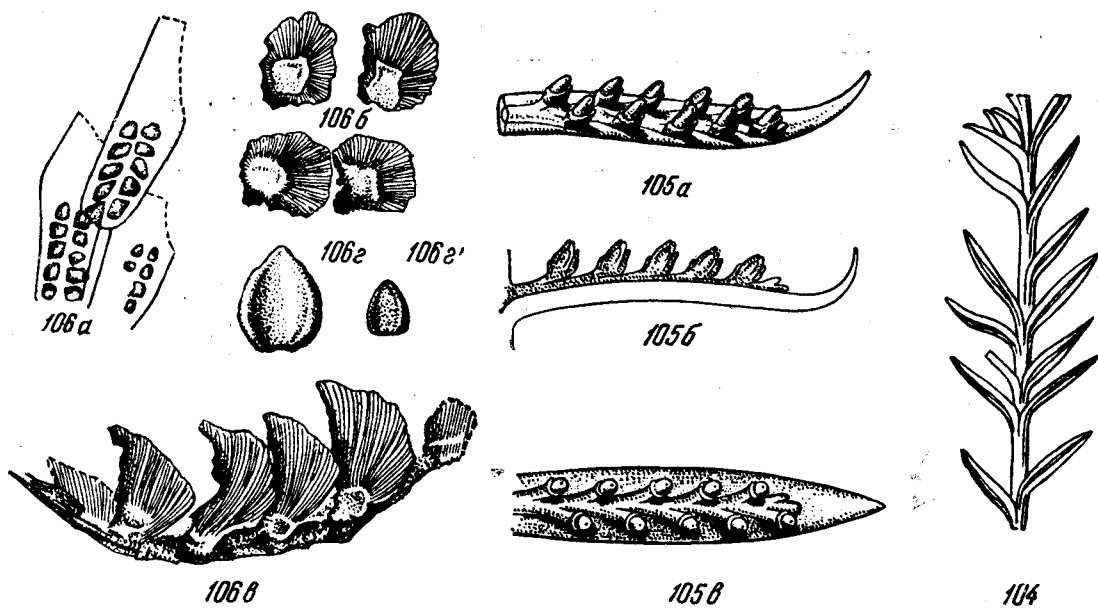


Рис. 104. *Palissya* sp. — облиственный побег; н. юра, Таджикская ССР (колл. М. И. Брик)
 Рис. 105. *Palissya sphenolepis* (F. Вгаун) Nath.: а—в — реконструкция шишечной чешуи в разных положениях, $\times 3,2$ (Florin, 1944)
 Рис. 106. *Palissya sphenolepis* (F. Вгаун) Nath.: а — отпечатки трех семенных чешуй с внутренней стороны, $\times 2$; б — часть средней чешуи предыдущего рисунка, $\times 6$; в — продольный разрез через семенную чешую, $\times 6$; г — г' два семени, из которых левое полностью развито, $\times 5$; Н. юра (н. лейас), Швеция

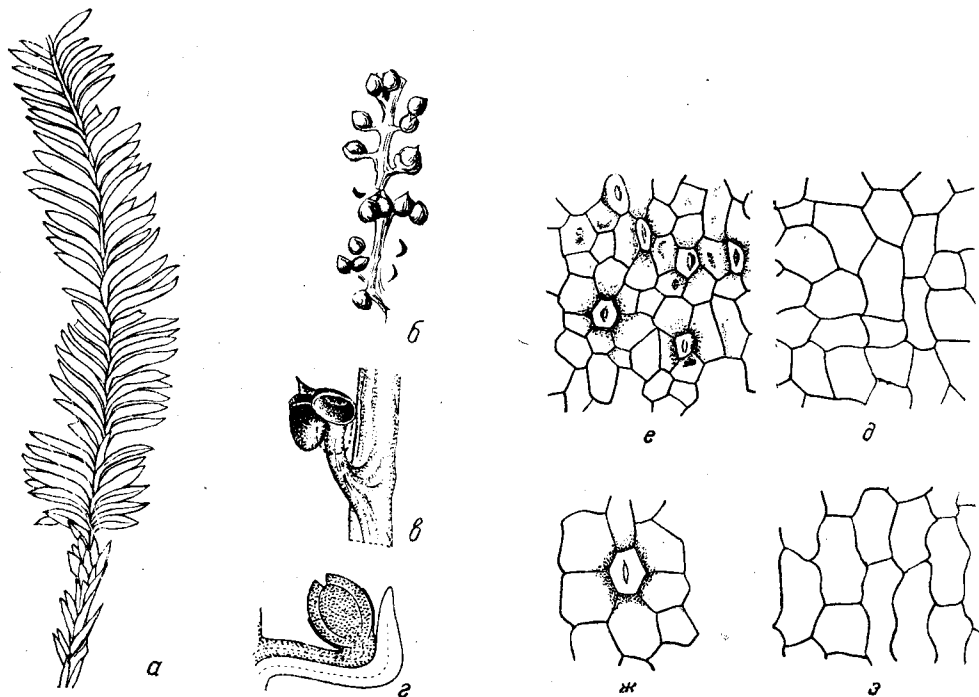


Рис. 107. *Stachyotaxus elegans* Nath.: а — облиственный побег, в. триас (рэт), Швеция (Nathorst, 1908); б — собрание мегастробиллов, в. триас (рэт), Швеция (Nathorst, 1908); в, г — реставрация шишечной чешуи, $\times 2$; д — эпидерма верхней поверхности листа, $\times 400$; е — эпидерма нижней поверхности листа, $\times 400$; ж — изолированное устье; з — удлиненные клетки верхней поверхности над жилкой, $\times 400$ (Harris, 1935)

Индокитай; н. юра Португалии, Китая; ср. юра Португалии, Индии, Австралии; в. юра Португалии, Индии.

Stachyotaxus Nathorst, 1886. Тип рода — *Sargassum septentrionale* Agardh, 1824; рэт Швеции. В ископаемом состоянии встречаются облиственные побеги, микростро-



Рис. 108. *Stachyotaxus kazachstanica* Тур.-Кет. — облиственный побег; ср. юра Южн. Казахстан, хр. Каратау (колл. А. И. Турутановой-Кетовой)

билы и женские шишки с семенами. Побеги обнаруживают диморфную листву; листья на более крупных ветках предпоследнего порядка чешуевидные, прижатые к оси нижней половиной пластинки, спирально расположенные; на боковых, горизонтальных, конечных побегах они линейные или удлинненно-овальные, уплощенные, ложно-двурядно прикрепленные, сидячие, сбегаящие и охватывающие цилиндрическую ось побега; 10—15 мм длиной, 0,7—1,8 мм шириной. Листья с одной средней жилкой. Эпидерма листа из клеток с прямыми стенками, на верхней поверхности пластинки клетки однообразные, ориентированные в продольные ряды; устьица отсутствуют; на ниж-

ней поверхности клетки эпидермы относительно мелкие, устьица моноциклические, сосредоточены в полосах, не образуя определенных рядов. Замыкающие клетки устьица продолговатые, расположены параллельно средней жилке, слабо кутинизированные, побочные клетки имеют лишь слабые утолщения, обращенные к щели устьиц. Микростробилы в виде мелких рыхлых «сережек», микроспорофиллы чешуевидные, верхняя сторона, обращенная к оси, несколько вогнутая, нижняя слегка выпуклая с двумя микроспorangиями (0,7 мм в диаметре). Пыльцевые зерна округлые, бескрылые. Женские шишки прямые, цилиндрические; крепкий стержень 3—10 см длиной несет двурядно, рыхло расположенные, боковые ответвления под прямым углом к стержню; они относительно короткие, толстые, спирально поставленные и заканчиваются приостренными расширениями с двумя углублениями для семезачатков на каждом. Семена округлые или овальные, 3—3,5 мм длиной; нуцеллус свободный в основании — примитивная и редкая черта для современных хвойных. Интегумент обнаруживает эпидерму из изодиаметрических толстостенных клеток (табл. XIII, фиг. 3—4; рис. 107—108). Триас (рэт — в. юра. Н. юра Ферганы, ср. — в. юра Каратау Южно-Казахстанской области. В. триас (рэт) Вост. Гренландии, Швеции (Бьюф); н. юра Индии (Раджмахал); в. юра Шотландии, Земли Грейама.

СЕМЕЙСТВО ПОДОКАРПАСЕАЕ NEGER, 1907*

Деревья и кустарники. Листья очередные или реже супротивные, кожистые, игловидные, чешуевидные, узко- или широколанцетные, с многими или одной жилкой, под которой находится смоляной канал. Есть формы, у которых функция фотосинтеза перешла от листьев к филлокладиям. Микростробилы конечные или пазушные, узкоцилиндрические или сережкообразные с многочисленными спирально расположенными микроспорофиллами дорзивентрального строения, с короткой нитью и 2 микроспorangиями. Пыльцевые зерна (длина 36—178μ) без борозды и без воздушных мешков или однобороздные с 2—6 воздушными мешками. Борозда узкая, длинная, реже короткая или трехугольная, боль-

* Составил В. А. Вахрамеев с участием А. А. Яценко-Хмелевского (описавшего древесину), Н. А. Болховитиной и Э. Н. Кара-Мурза (пыльца), В. П. Владимирович (*Nageiopsis*), И. Н. Свешниковой (листья *Podocarpus*, *Dacrydium*), А. И. Турутановой-Кетовой (*Elatocladus*, *Retinosporites* и *Storgardia*) и И. А. Шилкиной (древесина *Podocarpus*).

шей частью резко очерченная. По морфологии пыльцевые зерна отличаются большим разнообразием. Воздушные мешки, как правило, крупнее тела пыльцевого зерна, а линия прикрепления их короче диаметра. Экзина трехслойная, тонкая или плотная, разнообразной структуры. Гребень не всегда заметен. Собрания мегастробиллов очень разнообразны. У наиболее примитивных представителей на

севернее экватора, где они доходят до Восточно-Африканских гор, Гималаев, Южного Китая и Южной Японии (рис. 109).

В ископаемом состоянии широким распространением пользуется пыльца, очень близкая к пыльце современных представителей рода *Podocarpus*, указываемая уже с перми. Следует полагать, что наиболее древняя пыльца этого типа (пермь — нижний мезо-

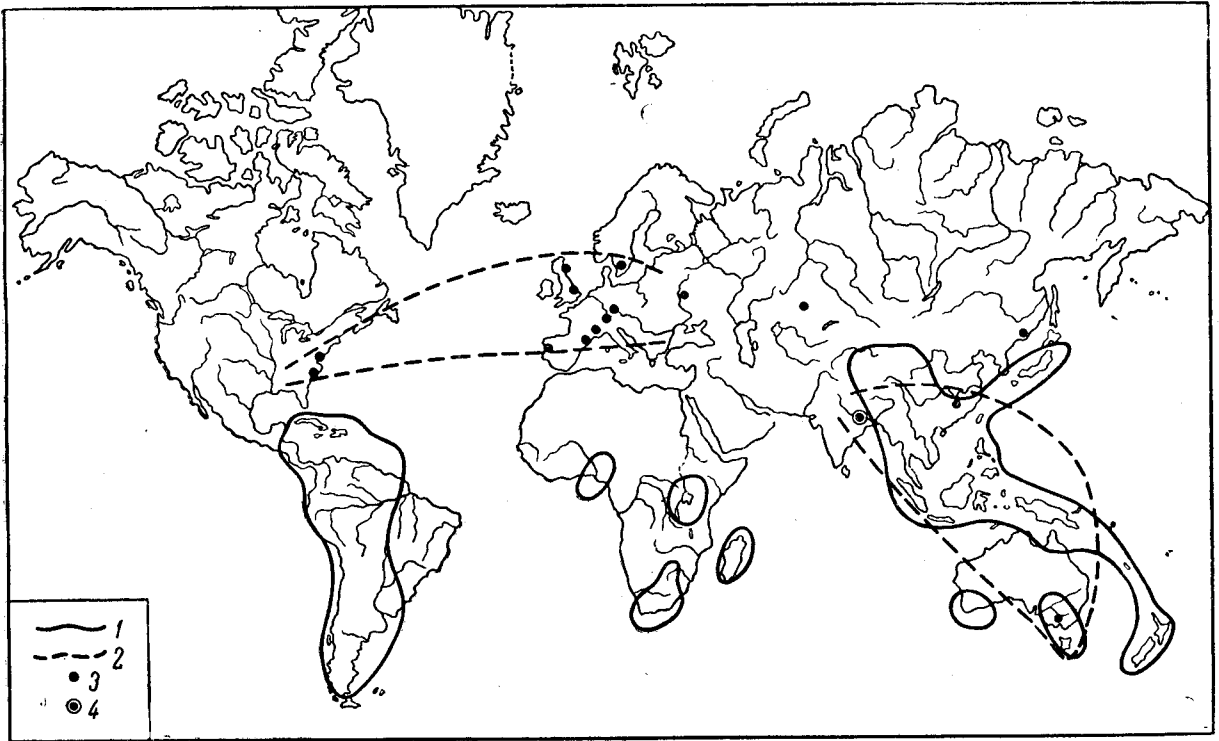


Рис. 109. Карта распространения современных представителей Podocarpaceae и ископаемых Cheirolepidiaceae (Hirmer and Hörhammer, 1934)

1 — современные представители Podocarpaceae; 2 — ископаемые Cheirolepidiaceae; 3—*Cheirolepidium*; 4—*Hirmeriella*

оси собрания, в пазухах кроющих чешуй сидят редуцированные мегастробилы, у других — в процессе редукции число мегастробиллов доходит до одного. Мегастробил подокарповых состоит из одного единственного семезачатка, окруженного сильно видоизмененной семенной чешуей, называемой эпиматием. Последний свободный или срастающийся с интегументом семезачатка. У некоторых подокарповых эволюция приводит к образованию типичной женской шишки, но и здесь наблюдается сокращение числа мегастробиллов. Зародыш с двумя семядолями. Семь-восемь родов и около 130 видов, распространенных, главным образом, в Южном полушарии; лишь немногие виды встречаются

зой), принадлежит не самому роду *Podocarpus*, а каким-то древним представителям семейства Podocarpaceae. С этим семейством связывают отпечатки побегов из мезозоя, описанные под именем *Nageiopsis* из-за внешнего сходства с секцией *Nageia* рода *Podocarpus*, а также отпечатки филлокладиев, известных под именем *Protophyllocladus* из верхнемеловых отложений. Значительное количество пыльцы Podocarpaceae, обнаруживаемой в мезозойских отложениях СССР, заставляет подозревать, что к этому семейству могут относиться и некоторая часть побегов, описываемых из мезозойских отложений под названием *Elatocladus* или *Taxites*. Подтверждением служат исследования Флорина (Florin,

1940), установившего по строению эпидермы, принадлежность рода *Elatocladus* из юры Индии к семейству Podocarpaceae. Древесины *Podocarpxylon* и *Phyllocladoxylon* появля-

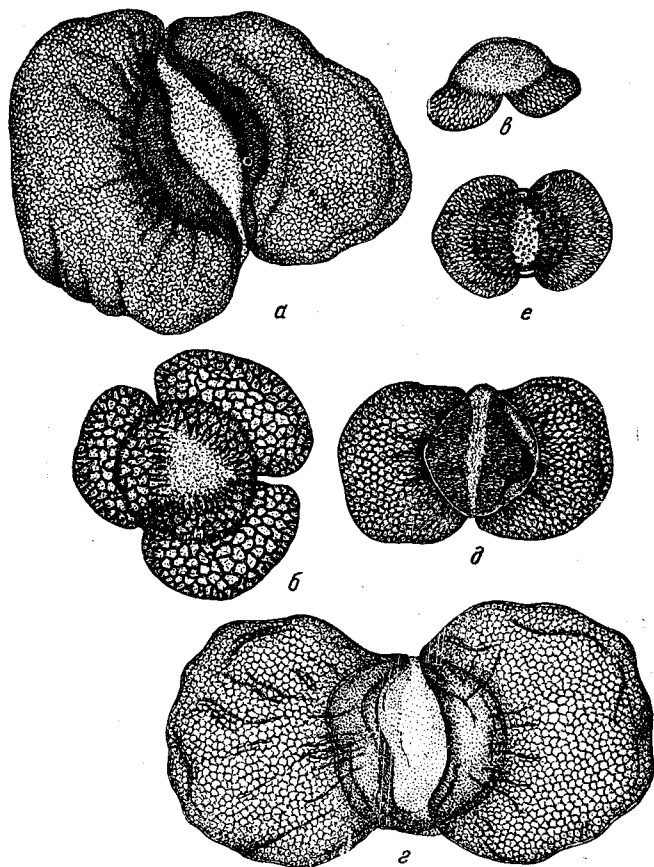


Рис. 110. *Podocarpus* sp.: а — пыльцевое зерно в дистальном положении, видны крупные смятые в складки воздушные мешки, в мел (апт), Анабаро-Хатангское междуречье (Кара-Мурза, 1947); б — пыльцевое зерно с тремя воздушными мешками, $\times 500$, в мел (сеноман), Тургайская впадина (Бойцова, 1955); в — пыльцевое зерно, в боковом положении, $\times 400$, мел (сантон), Анабаро-Хатангское междуречье (Кара-Мурза, 1948); г — крупное пыльцевое зерно с округло-овальным очертанием тела и с точечной скульптурой его экзины, в мел (апт), Анабаро-Хатангское междуречье (Кара-Мурза, 1948); д — пыльцевое зерно, проксимальное положение, $\times 400$, юра (ср. лейас), низовье р. Енисей (Кара-Мурза, 1943); е — пыльцевое зерно с округлым телом и зернистой экзиной на нем, $\times 400$, в юра, Белоруссия — Домановичский район (Кара-Мурза, 1946)

ются с триаса, но особенно широким распространением пользуются в третичных отложениях Южного полушария (до 13 видов). Связь большинства описанных «видов» *Podocarpxylon* с современным родом *Podocarpus* кажется очень вероятной.

Podocarpus L'Heritier, 1807. Тип рода — *Taxus elongata* Ait. 1789; современный. В ископаемом состоянии известны отпечатки облиственных побегов, отдельных листьев (иногда покрытых углистым веществом), древесины и пыльца. Листья супротивные или очередные, линейные или овальноланцетные, прямые или серповидно изогнутые, сидячие или с коротким черешком, иногда с краями завернутыми внутрь, с округлой или острой верхушкой, обычно с одной хорошо выраженной жилкой, реже с несколькими жилками. Листья амфистомные до гипостомных. Устьица расположены на нижней поверхности в двух полосах. Верхняя поверхность листа без устьиц, или имеет малочисленные устьица или последние в двух полосах. Устьица \pm амфициклические (дициклические), состоят из двух замыкающих клеток, слегка погруженных и 4—5 (6) побочных, иногда несущих соочки. Клетки эпидермы разнообразной формы с прямыми или \pm извилистыми стенками. Древесина с отчетливо выраженными годичными слоями. Трахеиды почти все одного диаметра, четырехугольные в очертании. Поровость трахеид однорядная, поры окаймленные, крупные с округлыми включенными отверстиями. Древесинная паренхима диффузная, скудная. Граница годичного слоя извилистая, составлена одним-двумя слоями слегка сплюснутых в радиальном направлении трахеид. Лучи однорядные от 1 до 12 слоев в высоту. Поры на полях перекреста, окончатые, слабоовальные в ранней древесине, таксоидиоидные — в поздней. Все стенки клеток лучей гладкие. Лучевые трахеиды отсутствуют. Крассулы не отмечены. Пыльцевые зерна однобороздные, с 2—3 воздушными мешками, первого типа: длина 36—178 μ , длина тела — 20—79 μ , высота — 20—85 μ , высота воздушных мешков — 15—108 μ , ширина — 22,72 μ . Борозда щелевидная, длинная или короткая и треугольная, большей частью резко очерченная, иногда слабо заметная. Тело округлое, округло-эллиптическое, овальное, ромбическое, в боковом положении трапециевидное. Воздушные мешки полукруглые, продолговатые, часто плоские, равные или превышающие полуокружность, обычно крупнее тела, смыкающиеся у полюсов или свисающие оттянутые; линия прикрепления воздушных мешков к телу большей частью короче диаметра. Экзина трехслойная, слои различаются с трудом. Эктэкзина на теле тонкая, прозрачная, реже плотная, мелкоточечная, гладкая, мелкозернистая, или бугорчатая; на борозде гладкая, точечная или извилистоточечная. Мезэкзина мелкоточечная. Эктэкзина воздуш-

ных мешков тонкая, прозрачная, реже довольно плотная, мелкоточечная, мэээкина крупно- и мелко-тонкосетчатая, извилисто-сетчатая, сетчато-ямчатая, с удлинненными ячейками и радиальными складками вдоль линии прикрепления воздушных мешков к телу. Гребень не всегда выражен, широкий или узкий, внешний контур волнистый или ровный (рис. 110). Пермь — ныне. В триас Зап. Казахстана, юра и мел юга Европейской части СССР, в мел Армении, Урала, Западно-

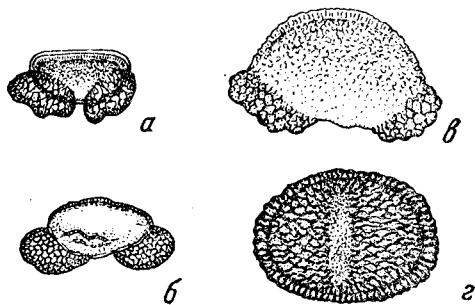


Рис. 111. *Dacrydium* sp.: а — пыльцевое зерно в боковом положении, $\times 400$, третичные отложения, бассейн р. Дона, Воронежская область (Заклинская, 1953); б — пыльцевое зерно в боковом положении, $\times 400$, третичные отложения, бассейн р. Дона, Воронежская область (Заклинская, 1953); в — пыльцевое зерно со слабо выраженными воздушными мешками, $\times 400$, в. мел (н. палеоген), Сев. Казахстан, Павлодарское Прииртышье (Заклинская, 1953); г — пыльцевое зерно, $\times 400$, в. юра, Белоруссия — Домановичский район (Кара-Мурза, 1946)

Сибирской низменности; эоцен Украины (Могильно, Валянцина, Кремьянка), Южного Урала; плиоцен Закавказья (Дуаб); неоген Грузии (Годердзский перевал); третичные отложения Белоруссии, Украины, Сев. Кавказа, Тургайской впадины и Западно-Сибирской низменности. Мел Португалии, Японии; палеоцен Франции (Парижский бассейн); эоцен Ю. Америки (Чили), Германии; олигоцен Чехословакии (Соцка); миоцен Швейцарии и Италии (Сенигаллия); миоцен — плиоцен Новой Зеландии, нерасчлененные третичные отложения Англии, Южн. Африки.

Современное распространение: главным образом в тропических и субтропических областях Южного полушария, но ареал рода пересекает экватор в Африке, Ю. Америке и Юго-Вост. Азии. На севере виды *Podocarpus* достигают Восточно-Африканских гор, Гималаев, Южного Китая и Южной Японии. Более 100 видов.

Dacrydium Soland, 1786. Тип рода — *Dacrydium cupressinum* Soland, 1786; современный. В ископаемом состоянии известны отпечатки облиственных побегов и пыльца. Побеги с билатеральными, спирально расположенными листьями. Листья кожистые, ланцетные до овальноланцетных, \pm серповидно изогнутые, на верхушке острые или с колющим острием, в основании асимметричные, суженные как бы в черешок, далеко избегающий на побег. Средняя жилка выступает на обеих сторонах в виде слабого ребра. Пыльцевые зерна однобороздные, с 2 воздушными мешками, первого типа (длина — 36—55 μ). Тело: длина — 40 μ , ширина — 15—32 μ , высота — 25—38 μ . Воздушные мешки: высота — 15 μ , ширина — 30 μ . Борозда короткая, большей частью незаметная. Тело сфероидально-эллиптическое, овальное, несколько уплощенное с дистальной стороны. Воздушные мешки слабо развитые, большей частью неправильные в очертании, смятые в складки, реже сфероидально-округлые; они сближены на дистальной стороне и прикреплены к телу суженными основаниями. Эскина тела довольно плотная, мелкозернистая, неравномерно-точечная, реже извилисто-мелкосетчатая. Эскина воздушных мешков тонкая, неясно извилисто крупносетчатая. Контур тела и, особенно, воздушных мешков неровный, тонковолнистый. Переход от тела к мешкам плавный, реже между ними наблюдается угол. Гребень узкий, не всегда заметный (рис. 111). С мела. В мел и палеоген Сев. Казахстана; палеоцен Ср. Волги; палеоген Сев. Кавказа. Нерасчлененные третичные отложения Новой Зеландии.

Современное распространение: главным образом, в Австралии, Новой Зеландии, Тасмании и Новой Каледонии, а также на о-ве Фиджи в Новой Гвинее, на Филиппинах, на Целебесе, Борнео, Суматре, на севере доходит до Северного Вьетнама и о-ва Хайнань. Около 20 видов.

РОДЫ, СБЛИЖАЕМЫЕ С СЕМЕЙСТВОМ PODOCARPACEAE

Elatocladus Halle, 1913. Тип рода — *Elatocladus heterophyllus* Halle, 1913; в. юра Земли Грейама. Побеги только стерильные, ветвистые, облиственные. Листья расположены не только на конечных боковых веточках, но и на несущих их более крупных побегах; к основанию веточек они укорочены. Листья до 2 см длиной и 3 мм шириной, линейные или овальноланцетные, прикреплялись к осям боковых веточек широким низбе-

гающим основанием и отгибались кнаружи под углом примерно 90°. Иногда они серпообразно изогнуты, уплощенные, с одной резко проявляющейся на поверхности срединной жилкой. Листья, сидящие на основных веточках, прикреплялись по спирали широкими низбегающими основаниями, к побегу были косо поставленные, кожистые, кверху постепенно суживающиеся в приостренную верхушку, черепитчато налегающие один на другой. Эпидерма

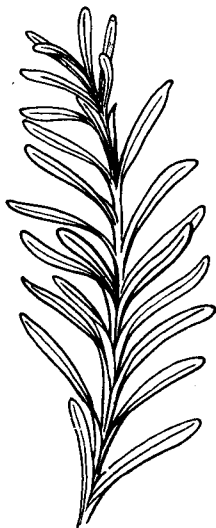


Рис. 112. *Elatocladus* sp. — облиственный побег; ср. юра, хр. Каратау, Южн. Казахстан (колл. А. И. Турутановой-Кетовой)

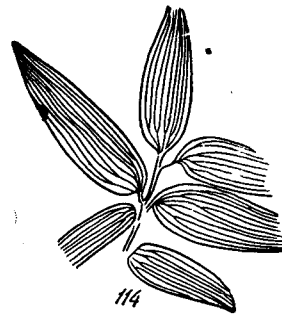
тонкая, из слегка удлиненных, прямоугольных или полигональных клеток с прямыми стенками, а возле срединной жилки слегка извилистыми стенками; обнаруживает наличие двух устьичных зон по обе стороны от срединной жилки лишь на нижней поверхности листа. Устьица ориентированы вдоль листа, замыкающие клетки погруженные, окружены 4—6 побочными клетками (моноциклический тип, иногда случайно неправильно-циклический тип), с сосочками (папиллами), нависающими над замыкающими клетками. Обычно клетки эпидермы, расположенные над жилкою, более вытянуты по длине листа (табл. XIII, фиг. 5—6; рис. 112). Пермь — н. третичные. В. пермь — н. триас Кузбасса (мальцевская свита), н. триас Тунгусского бассейна (корвунчанская свита), в. триас (монгугай) Южн. Приморья; н. юра Ферганы, Сев. Кавказа, Таджикистана (Кштут); ср. юра Караганды, Южн. Казахстана (хр. Каратау), Туркмении (Ягман), Гиссарского хр.; в. юра

Харьковской области, Забайкалья; юр. Нарына; н. мел Ю. Приморья, Сучанского рудника, Нижне-Амурской области, Забайкалья; в. мел Сахалина. Н. триас Кореи (Кобасан); в. триас Вост. Гренландии, Кореи, Японии, Южн. Африки, Нов. Зеландии, Индии; н. юра Борнгольма, Вост. Гренландии, Швеции, Индии (Раджмахал и Кота); ср. юра Англии (Йоркшир), Индии, Японии, Китая, Цейлона; в. юра Франции, Шпицбергена, Индии, Земли Грейама, Кореи, Китая; н. мел Франции, Чехословакии, Кореи,



113

Рис. 113. *Nageiopsis angustifolia* Fontaine — облиственные побеги; н. мел, США — штат Мэриленд (Berry, 1911)



114

Рис. 114. *Nageiopsis ussuriensis* Kryshet et Prun. — облиственный побег; н. мел, Южн. Приморье (колл. В. Д. Принады)

Японии, Индии; в. мел Гренландии, Канады, С. Америки, Германии, Болгарии.

Nageiopsis Fontaine, 1889. Тип рода — *Nageiopsis longifolia* Fontaine, 1889; н. мел США (Фредериксбург). В ископаемом состоянии известны облиственные веточки и листья. Листья двурядные, супротивные или почти супротивные, но прикрепленные спирально, линейноланцетные, постепенно суживающиеся или внезапно закругленные у основания, верхушка острая или слегка притупленная; прикреплены к оси побега суженным основанием или коротким черешком, расширяющимися книзу. Жилки почти параллельные, дихотомирующие у основания, у верхушки немного сближающиеся и затем выходящие в края листа. Восемь видов (рис. 113, 114). Рэт — мел. Н. мел Приморья; в. мел Охотского побережья. Рэт (нарива) и в. юра (тетори) Японии; н. мел Японии (риосеки) и Атлантического побережья США (потомак); в. мел Аляски.

Protophylocladus Berry, 1903. Тип рода — *Salisburia polymorpha* Lesqueur-

е их, 1859; в мел США (Небраска). В ископаемом состоянии известны филлоклады. Филлоклады плотные, от ланцетно-ромбических до удлинненно-ромбических, с обычно слегка закругленной, иногда выемчатой верхушкой и оттянутым клиновидным основанием. Край от цельного до волнистого или слабо надрезанного. Жилкование перистое. Средняя жилка массивная у основания, быстро утончающаяся кверху и исчезающая у самой верхушки. Боковые жилки тонкие, резко выступающие, простые, иногда дихотомирующие у основания, отходящие от средней жилки под острым углом, несколько изогнутые книзу. Около пяти очень близких видов (табл. XIII, фиг. 7—8). В мел В. мел Аляски, Сахалина (Мгач), Японии (Хоккайдо), Гренландии, наиболее широко распространен в США (включая Аляску).

Retinosporites Holden, 1915. Тип рода — *Palissya indica* Feistmantel, 1877; н. юра Индии. Стерильные облиственные побеги с линейноланцетными листьями, спирально прикрепленными, но расправленными в одной плоскости. Листья низбегающие, своими основаниями охватывающие круглый побег; к нижней части побега длина листьев укорачивается, а побег у основания покрывается немногими чешуйчатыми образованиями. Кожистая пластинка листа не обнаруживает срединной жилки, на поверхности наблюдается лишь неправильная, тонкая продольная штриховка. Эпидерма из клеток с прямыми стенками, устьица разбросаны по поверхности лишь на одной (нижней?) стороне пластинки, они погруженные с 6 (редко 4 или 5) окружающими их побочными клетками и удлинненными замыкающими клетками, ориентированными по длине листовой пластинки. Этот род был основан на строении эпидермы и сравниваем с некоторыми современными родами *Cupressaceae*. Вместе с тем морфологические особенности сближают это растение с представителями рода *Acropyle* из семейства *Podocarpaceae* (рис. 115). В. триас — юра. В. триас Кузнецкого бассейна. Н. юра Индии (слой Кота).

Storgaardia Harris, 1935. Тип рода — *Storgaardia spectabilis* Harris, 1935; лейас (слой с *Thaumatopteris*) Вост. Гренландии (залив Скорсби). В ископаемом состоянии известны только неразветвленные, опадающие стерильные побеги, достигающие 20 см и больше в длину с двурядным расположением листьев. Листья линейные или линейноланцетные, обычно противоположенные, реже очередные корот-

кочерешковые, а затем низбегающие, у верхушки острые, до 10 см длиной, 5—10 мм шириной прикреплены к цилиндрической оси под углом 30—90°, будучи

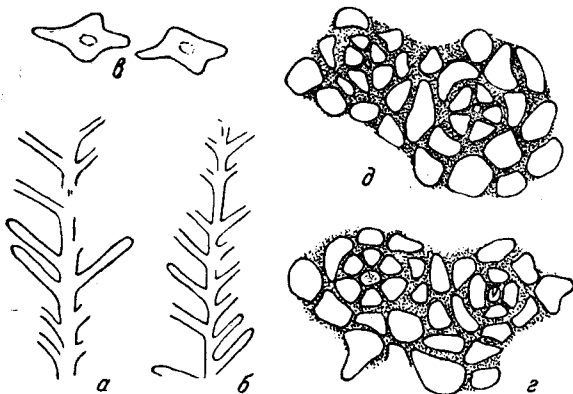


Рис. 115. *Retinosporites sibirica* Neuburg: а—б схематические рисунки с отпечатков побегов; в — очертания поперечного сечения листьев, сильно увеличено; г—д — схема эпидермы листьев с устьицами (сильно увеличено). Триас, р. Томь, Кузбасс (Нейбург, 1936)

расставлены на 1—2 см одна пара от другой. Пластинка тонкая, поперечноморщинистая. Средняя жилка выступающая, на нижней по-

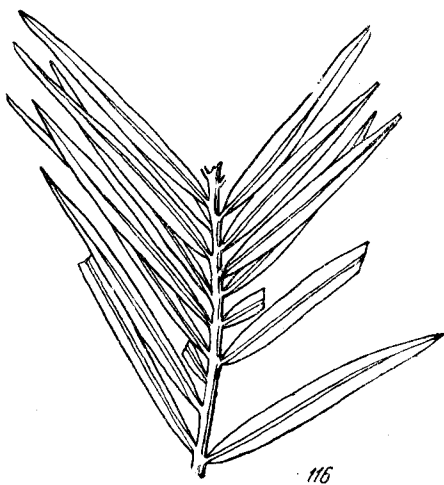


Рис. 116. *Storgaardia* sp. — облиственный побег; ср. юра, хр. Каратау, Южн. Казахстан (колл. А. И. Турутановой-Кетовой)

верхности более резкая, чем на верхней. Эпидерма относительно тонкая, на верхней поверхности листа несколько толще и без устьиц; эпидермальные клетки вытянуты вдоль средней жилки, они обычно прямоугольные, реже квадратные, с прямыми или слегка волни-

стыми стенками. Эпидерма нижней поверхности с устьицами, расположенными в две узкие полосы, до 0,5 мм шириною, по сторонам средней жилки; эпидермальные клетки устьичных полос более мелкие; устьица гаплохейльного типа развития, моноциклические, расположены вдоль средней жилки или неправильными продольными рядами. Замыкающие клетки тонко кутинизированы, ориентированы вдоль средней жилки и окружены 4—8 побочными клетками с сосочками

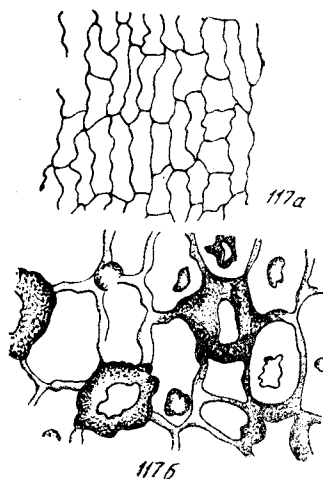


Рис. 117. *Storgardia spectabilis* Harris: а—эпидерма верхней поверхности листа, $\times 100$; б—эпидерма нижней поверхности листа (Harris, 1935)

(см. рис. 117). Это своеобразное хвойное напоминает подрод *Eupodocarpus* по характеру строения листьев и род *Cephalotaxus*— по общему строению эпидермы, однако, у последних амфициклическое, а не моноциклическое строение устьичного аппарата. Род монотипный (табл. XV, фиг. 1; рис. 116—117). Н. и ср. юра. Н. юра (лейас) Восточно-Ферганского бассейна, Тургайского прогиба; ср. юра хр. Каратау Южно-Казахстанской области. В. триас (рэт) Японии (Нарива). Н. юра Вост. Гренландии и Швеции.

Ussuriocladus Kryshstofovich et Prunada, 1934. Тип рода—*Nageiopsis racemosa* Halle, 1934; н. мел (никан), Южное Приморье, Верхне-Суйфунский район. В ископаемом состоянии известны только облиственные побеги. Побеги ветвистые, облиственные боковые веточки почти супротивные, расположенные к оси под острым углом, в одной плоскости. Листья линейные или обратноланцетные, прямые или дугообразные, слегка

асимметричные, с приостренными или тупо закругленными верхушками; к оси побега располагаются почти под прямым углом, несколько дугообразно отогнутые кнаружи. Они кажутся кожистыми, ложно двурядно расставленными и лежащими в одной плоскости с осью; в основании листа низбегающие по побегу и несколько суженные, к оси спирально прикрепленные. У верхушки побега

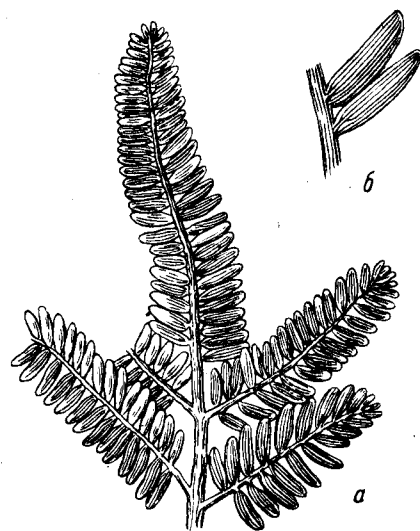


Рис. 118. (а, б) *Ussuriocladus racemosa* (Halle) Krysh. et Prun. — облиственный побег; н. мел (никан), Южн. Приморье (колл. В. Д. Принады)

листья настолько сближенные, что могут частично перекрывать друг друга, самые верхние листья косо направленные вперед, приосновные листья боковых веточек несколько укороченные. Жилкование параллельно-крайнее; жилки многочисленные, сближенные, тонкие. Эпидерма листьев из четырехугольных клеток, расположенных рядами. Стенки клеток с «узелковыми» утолщениями. Устьица только на нижней поверхности в пространстве между жилками, гаплохейльного типа развития, с четырьмя побочными клетками, из которых две — полярные. По мнению В. А. Самылиной, изучавшей кутикулу листьев, этот род сближается с представителями *Podocarpaceae*. Известно до трех видов (табл. XIV, фиг. 1—2; рис. 118). Н. мел (никан) Южн. Приморья; н. мел. (риосеки) Японии.

Protopodocarpus Bolchovitina, 1952. Тип рода—*Protopodocarpus monstrosificalis* Bolchovitina, 1956; н. юра Якутии. В ископаемом состоянии известна только

пыльца. Пыльцевые зерна дистально однобороздные (длина 90—100 μ). Тело пыльцевого зерна овальное или округлое; окруженное на две трети воздушными мешками длиной 68 μ .

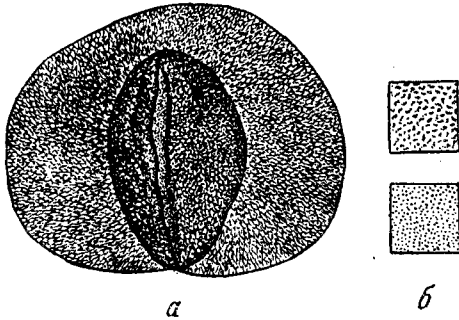


Рис. 119. *Protopodocarpus mollis* Volch.: а — пыльцевое зерно, $\times 400$; б — детали микроскульптуры пыльцевого зерна. Н. юра, Центральная Якутия, р. Лена (колл. Н. А. Болховитиной)

шириной 40 μ . Воздушные мешки: ширина — 70 μ , высота — 45 μ . Борозда узкая. Воздушные мешки равны или более полуокружности. Сетка воздушных мешков мелкая, одинарная, ячейки ее радиально вытянуты. Экзина тела мелкоточечная. Характер сетчатости воздушных мешков, их форма, малый размер тела относительно воздушных мешков сближают эти формы с пыльцой рода *Podocarpus*. Однако, неоформившиеся воздушные мешки, охватывающие тело, позволяют предполагать, что пыльца этого типа является предковой для рода *Podocarpus* и поэтому может быть названа пыльцой *Protopodocarpus*. Между обеими группами можно наметить ряд переходных форм (рис. 119). Юра Сев.-Вост. Сибири и Центр. Якутии.

Pseudopodocarpus Bolchovitina, 1952. Тип рода — *Dipterella tricocca* f. *typica* Malavkina, 1949; н. юра бассейна р. Эмбы. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Пыльцевые зерна дистально однобороздные (длина 78—190 μ), с очень крупными воздушными мешками, охватывающими тело симметрично с двух сторон, смыкающимися на полюсе и раздвинутыми по экватору. Длина тела — 30—95 μ , длина воздушных мешков — 40—85 μ . Тело пыльцевого зерна значительно меньше воздушных мешков,

овальное или округлое. Борозда открытая, равная одной трети или четверти поверхности тела. Воздушные мешки равны или более полуокружности. Сетка их извилистая; при основании воздушных мешков ячейки сетки мельче, ромбически вытянутые. Этот признак, как и форма тела пыльцевого зерна, сближает пыльцу группы *Pseudopodocarpus* с пыльцевыми зернами рода *Podocarpus*, но неоформившиеся воздушные мешки, охватывающие тело со всех сторон, позволяют предполагать, что пыльца этого типа является предковой для рода *Podocarpus*. Между пыльцевыми зернами *Podocarpus* и *Pseudopodocarpus* можно наметить ряд переходных форм как по очертанию тела, так и воздушных мешков, которые сближают их между собой (рис. 120). Триас—юра. Триас и юра Сев.-Вост. и Сев. Сибири, Зап. Казахстана, юра Центр. Якутии, Канско-Ачинского угленосного бассейна и Зап. Казахстана. Н. юра Германии.

Striatopodocarpites Sedova, 1956. Тип рода — *Striatopodocarpites tojmensis* Sedova, 1956; в пермские отложения бассейна р. Сев. Двины. В ископаемом состоянии известны пыльцевые зерна. Они 62,4 μ

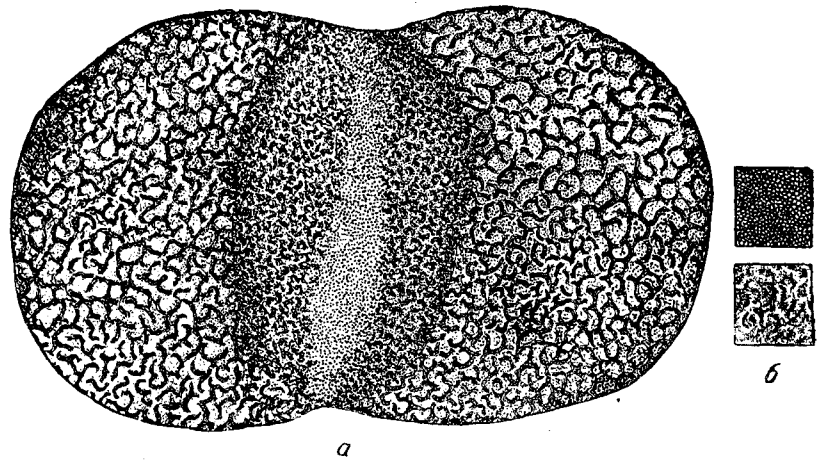


Рис. 120. *Pseudopodocarpus monstratus* Volch.: а — пыльцевое зерно, $\times 400$; б — детали микроскульптуры пыльцевого зерна. Н. юра, Центральная Якутия, р. Синяя (колл. Н. А. Болховитиной)

длины и 22,4 μ высоты, с двумя воздушными мешками. Воздушные мешки значительно больше тела, превышают полуокружность и окружают тело, оставляя свободным лишь небольшую его часть. Тело круглое, экзина ребристая, с мелкою сетчатостью. Последняя на мешках крупная, со слегка вытянутыми ячейками (рис. 121). Пермь Севера Европейской части СССР и Приуралья.

Podocarpoxylon Gothan, 1907. Тип рода — *Podocarpoxylon aparenchymatosum* Gothan, 1908; третичные отложения Антарктики. Древесина состоит из трахеид и клеток лучей; древесинная паренхима редка или отсутствует, смоляные ходы отсутствуют. Трахеиды с округлыми окаймленными порами, преимущественно в однорядном расположении; без спиральных утолщений; поля перекреста с косо расположенными или перпендикулярными («подокарпоидными») порами¹. Горизонтальные и поперечные стенки клеток лучей по преимуществу гладкие. Около 30 видов (табл. XLV, фиг. 3—6). С юры. Н. мел

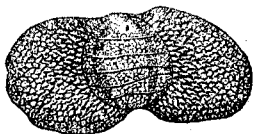


Рис. 121. *Striatopodocarpites tojmensis* Sedova — пыльцевое зерно, $\times 400$; в. пермь, бассейн р. Сев. Двины (колл. М. А. Седовой)

Земли Франца-Иосифа; в. мел, палеоген—неоген Западной Сибири; олигоцен—миоцен Южн. Урала (оз. Смолино). Юра С. Америки, юра — нерасчлененный палеоген—неоген Австралии, Новой Зеландии, южной Азии, мел Вост. Азии; палеоген—неоген Европы, Антарктики.

СЕМЕЙСТВО СЕРНАЛОТАХАСЕАЕ NEGER, 1907*

Небольшие деревья и кустарники с супротивными или мутовчатыми ветвями. Листья кожистые, ланцетные, обычно остроконечные, сверху с продольным углублением, на дне которого срединная жилка, на нижней поверхности с двумя широкими светлыми полосами, занятыми устьицами. Листья очередные, на боковых коротких побегах двурядные. В основании побега многочисленные черепитчато налегающие чешуи. Стробилы обычно двудомные. Собрания микростробилов почти шаровидные, расположенные в пазухах верхних вегетативных листьев прошлогодних побегов, состоят из 6—11 микростробилов, из которых каждый снабжен кроющей чешуей и

¹ Древесина с округлыми оконцовыми порами, характерными для многих современных видов *Podocarpus* обычно не относится к формальному роду *Podocarpoxylon* и описывается как *Podocarpus* (для третичных отложений).

* Составила А. И. Турутанова-Кетова с участием И. В. Васильева (*Cephalotaxus*).

состоит из 7—12 более или менее радиально-симметричных микроспорофиллов с 2—5 микроспорангиями на каждом. Пыльцевые зерна шаровидные, лишенные воздушных мешков, с редуцированной бороздой. Собрания мегастробилов в виде небольших шишек, упрощенного и редуцированного строения, располагаются по 1—3 при основании побегов прошлого года, в пазухах чешуевидных ли-

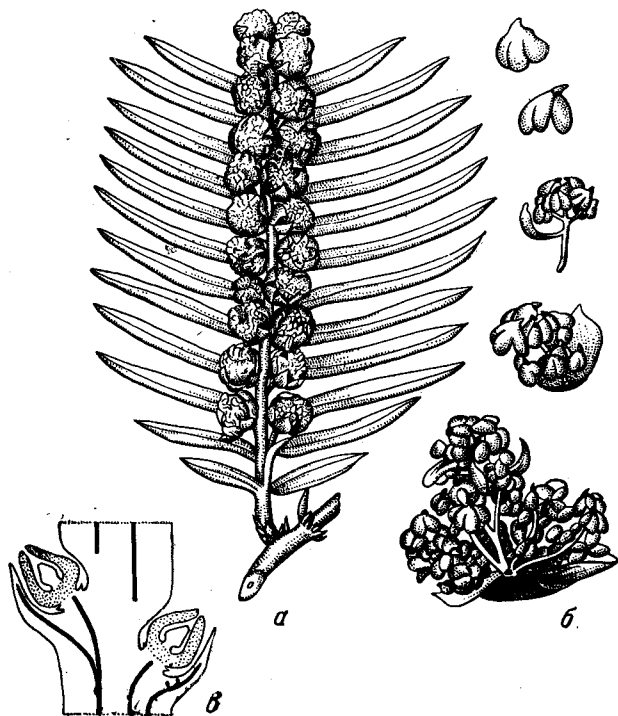


Рис. 122. *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc.: а — ветвь с микростробилами; б — собрание микростробилов (по Pilger из Тахтаджяна, 1956); в — мегастробилы, схематическое изображение продольного разреза (по Е. Sinnott из Тахтаджяна, 1956)

стьев. Шишка состоит из 3—4 супротивных пар утолщенных при основании чешуй, с двухсеменным мегастробилом в пазухе каждой чешуи. Мегастробил состоит из двух семезачатков, снабженных у основания воротничковидным эпиматием (соответствующим половине семенной чешуи). Семезачаток со свободным нуцеллусом. В семействе в настоящее время один род *Cephalotaxus*. С юры до современности.

Cephalotaxus Siebold et Zuccarini, 1842. Тип рода — *Cephalotaxus drupacea* Siebold et Zuccarini, 1845; современный. В ископаемом состоянии найдены облиственные побеги и семена. Листья спиральные или двурядные, линейные, кожистые,

заостренные, сверху с продольным углублением, снизу с двумя широкими устьичными полосками и выступающей средней жилкой. Эпидерма из прямостенных многоугольных клеток на верхней поверхности листа или несколько удлиненных клеток с извилистыми стенками на нижней поверхности пластинки. Устьица с погруженными замыкающими клетками, обычно с 4 побочными клетками, из которых две полярные. Семена яйцевидные, костянквидные, с мясистым внешним покровом. Известно семь видов, распространенных в Восточной Азии от Гималаев до Японии (табл. XV, фиг. 2—4; рис. 122). Н. мел — ныне. Н. мел р. Алдана (ниже устья с р. Тыры); в. мел — н. эоцен зап. побережья Камчатки; ср. — в. олигоцен Павлодарского Прииртышья. Эоцен — олигоцен С. Америки; миоцен — плиоцен Зап. Европы и Японии.

Современное распространение: Ассам, Сев. Вьетнам, Центр. и Вост. Китай, о Тайвань, Корея и Япония. Шесть видов.

Cephalotaxopsis Fontaine¹, 1889. Тип рода — *Cephalotaxopsis magnifolia* Fontaine, 1889; н. мел (потомак), Атлантическое побережье С. Америки (Фредериксбург). В ископаемом состоянии известны облиственные ветви. Боковые веточки, двурядно и очередно расположенные, густо облиственные, в очертании удлиненно-овальные, так как к верхушке и основанию длина листьев на веточке убывает, лишь незначительные приосновные участки осей остаются необлиственными, с оторочкой из чешуй. Листья кожистые, линейноланцетные или линейноэллиптические, к верхушке обычно быстро суживаются и часто заканчиваются длинными остриями, в основании перетянуты с образованием короткого явственного черешка, избегающего на ось побега; их пять-шесть с каждой стороны, расположены под значительным углом (60—70° к оси ветви). Листья от 0,7—1,2 см длиной, 1,5 мм шириною, реже доходили до 2—2,2 см длиной и 3 мм наибольшей шириною, чаще вблизи основания. Эпидерма из изодиаметричных клеток с прямыми или слегка извилистыми стенками, обнаруживает наличие на нижней поверхности листа двух устьичных полос вдоль средней жилки, последняя проявляется на нижней поверхности листа в виде узкого валика. Устьица ориентированы вдоль листа, окружены 4—6 побочными клетками; папиллы не обнаружены

¹ Для вегетативных побегов типа *Cephalotaxopsis* с характерной эпидермой Флорин (Florin, 1958, стр. 311) устанавливает новое родовое название *Thomasiocladus*.

(табл. XV, фиг. 5; рис. 123, 124). Юра — неоген. Н. юра Таджикистана (Дарваз); н. юра — Ферганы (Абшир); в. юра Каратау, (Южн. Казахстана); Ленского угленосного бассейна; н. мел Колымы, Анадыря, Алдана, Южного Приморья; в. мел Охотского побережья, Уссурийской области, р. Лены. В. триас (рэт) Ирана — сомнителен; в. мел Аляски, Гренландии, С. Америки, Чехословакии; эоцен и миоцен — ряда мест Зап. Европы, н. плиоцен долины р. Майна (семена).



Рис. 123. *Cephalotaxopsis microphylla* var. *laxa* Hollick — облиственный побег; в. мел, Сев.-Вост. Азия, Анадырский край (Криштофович, 1938)



Рис. 124. *Cephalotaxopsis brevifolia* Fontaine — участок побега; н. мел, Южн. Приморье (колл. В. Д. Принады)

СЕМЕЙСТВО TAXACEAE LINDLEY, 1836*

Деревья и кустарники. Листья ланцетные или линейные, очередные или почти супротивные на боковых, горизонтальных побегах, благодаря изгибанию черешков располагаются обычно более или менее двурядно. Эпидерма гомостомного типа, устьица в двух полосах располагаются лишь на нижней поверхности листа, тогда как краевые ее зоны лишены устьиц. Стробилы обычно двудомные, редко однодомные. Микростробилы у большинства тиссовых одиночные, но у примитивного китайского рода *Amentotaxus* образуют сережковидные собрания. Микроспорофиллы расположены в более или менее спиральном порядке или образуют мутовки. У большинства представителей микроспорофиллы радиально-симметричные. Пыльцевые зерна без борозд и пор, в очертании округлые. Экзина двухслойная, иногда смятая. Эктэкина тонкая, эндэкина толстая, внешний контур ровный, внутренний контур не всегда заметен. Экзина густозернистая, цвет темно-

* Составила А. И. Турутанова-Кетова с участием И. В. Васильева (*Taxus* и *Torreya*), Э. И. Кара-Мурза (пыльца *Torreya*) и И. А. Шилкиной (древесина *Taxus*).

желтый или бурый. В ископаемом состоянии встречается редко. От пыльцы семейство Сиргессеае отличается более толстой и густо зернистой экзиной. Собрания мегастробиллов сильно редуцированы и сведены к одиночным мегастробилам, расположенным на верхушке укороченного пазушного побега. Однако, ме-

Taxus L., 1753. Тип рода — *Taxus baccata* L., 1753; современный; Европа. В ископаемом состоянии известны побеги с листьями, древесина, пыльца, семена. Листья короткочерешковые, линейные или продолговато-яйцевидные, расположены по спирали, но благодаря изгибанию черешков располагаются

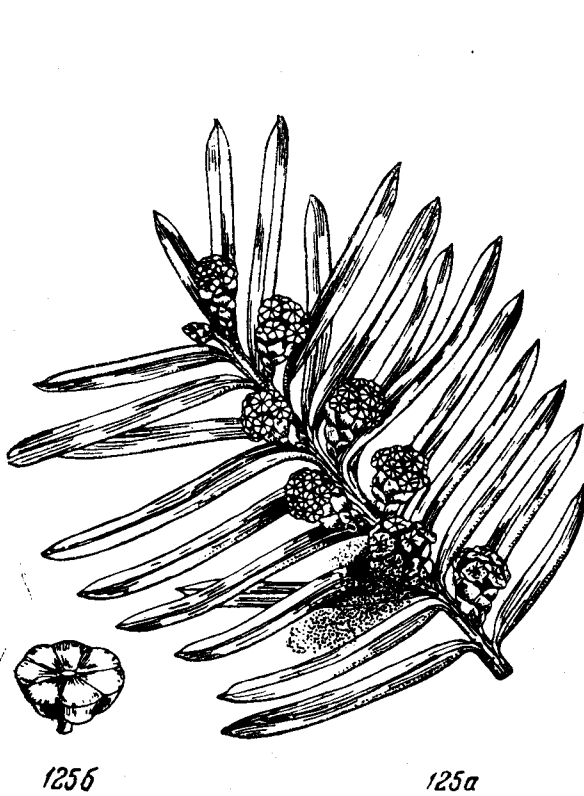


Рис. 125. *Taxus baccata* L.: а — ветвь с микростробилами; б — микроспорифилл (Тахтаджян, 1956)

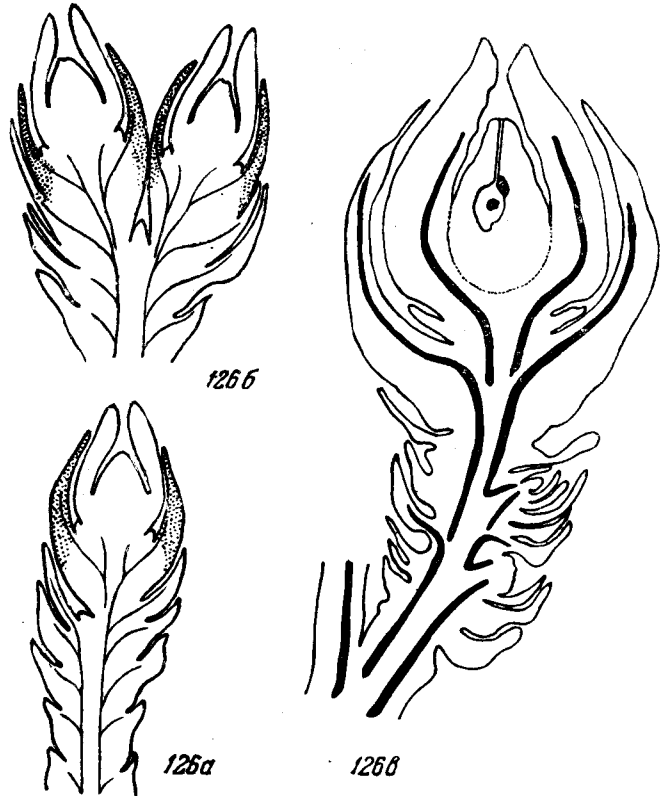


Рис. 126. Мегастробил *Taxus*: а и б — схематические продольные разрезы через побег *Taxus baccata* L., несущий один мегастробил (а) и два мегастробила (б); в — схематический продольный разрез через мегастробил *Taxus canadensis* Marsh (а и б — по Hirmer; в — по Dupler из Тахтаджяна, 1956)

гастробилы лишь кажутся верхушечными, в действительности, они сидят в пазухе одной из самых верхних чешуй укороченного побега и отодвигают в процессе развития его слепую верхушку. Иногда образуется 2 мегастробила. Семезачаток один, прямой, окружен у основания кровелькой (ариллусом), которая на зрелых семенах сочная, яркоокрашенная. Кровелька тиссовых морфологически соответствует эпиматию подокарповых и семенной чешуе других хвойных — 4 рода и около 20 видов, распространенных в Северном полушарии.

Юра — ныне или даже в триас (в Швеции) — ныне; по спорам в юра — ныне.

в одной плоскости в два ряда, иногда серповидно изогнутые, сверху с выступающей средней жилкой, на конце заостренные, большей частью по краям книзу завернутые. Годичные слои выражены отчетливо, узкие. Ранняя и поздняя древесина неразличимы друг от друга, только на границе слоев поздняя древесина представлена 2—3 слоями сплюснутых в радиальном направлении, но тонкостенных трахеид. Трахеиды почти все одного диаметра, в очертании угловато-округлые, тонкостенные. Поровость трахеид редкая, однорядная. Характерным признаком для этого рода является наличие тонких спиральных утолщений в трахеидах, проходящих в двух на-

правлениях. Лучи низкие, от 1 до 10 слоев клеток в высоту, все однорядные. Поры на полях перекреста крупные, купрессоидные, главным образом по одной, косо расположенной, и изредка наблюдается до трех пор на поле перекреста. Во многих местах поры растрескались. Пыльцевые зерна без пор и без борозд; диаметр 27—29 μ , округлые, часто смятые. Экзина плотная, двухслойная; эктэкзина тонкая; эндэкзина более плотная, толстая, внутренний контур четко очерчен. Экзина густозернистая. Контур пыльцевых зерен

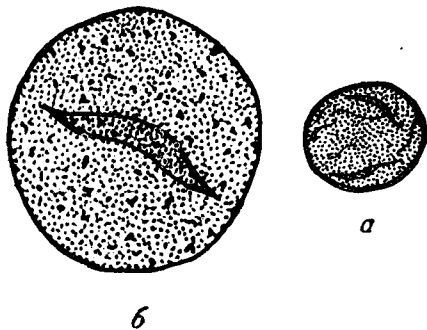


Рис. 127. Пыльцевые зерна: а — *Taxus marginata* (S. Naumova) Bolch.; $\times 400$, в. мел (апт), Московская область (колл. Н. А. Болховитиной); б — *Taxus* sp., $\times 400$, в. юра, Центральная Якутия, р. Кемпендй (колл. Н. А. Болховитиной)

ровный, цвет темно-желтый или бурый (см. рис. 127). Семена округлые или яйцевидные с мясистой кровелькой (табл. XV, фиг. 6; рис. 125, 126, 127). В. мел — ныне. Оligocen — миоцен Сев. Кавказа, в. миоцен и плиоцен Гурии (Сев.-Зап. Кавказ); в. мел. бассейна р. Буреи и о-ва Сахалина; олигоцен Дальнего Востока, майкоп Сев. Кавказа, Курской области, Восточно-Казахстанской области (г. Ашутас), сармат Крынки (Украина); мэотис Гурии, четвертичные отложения Лихвина (Поволжье). Палеоцен — эоцен Шпицбергена; олигоцен — миоцен Зап. Европы, палеоцен — плейстоцен С. Америки; палеоген и неоген Японии, Сев. Вьетнама. По пыльце — в. юра — ныне. В. юра Центральной Якутии, мел Центральной Якутии, Среднего Урала; готерив Крыма, апт Московской области; в. мел Чулымо-Енисейского бассейна; палеоген Прибалтики, Сев. Казахстана; н. олигоцен Сев. Кавказа, олигоцен Приморья; миоцен Восточного Забайкалья, Н. Дона; в. олигоцен Сев. Казахстана; неоген нижней Оби, неоген Якутии (Мамонтова гора, древесина). Современное распространение: Европа,

Средиземье, Малая Азия, Кавказ, Восточная Азия, Малайский архипелаг, С. Америка. Около 10 близких видов.

Torreya Arnott, 1838 (= *Tumion Rafinesque*, 1840). Тип рода — *Torreya taxifolia* Arnott, 1838; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные побеги, отдельные листья, семена. Ветвление мутовчатое, реже супротивное. Листья очередные или почти супротивные, двурядные, с изогнутыми черешками, линейные или линейно-ланцетные, заостренные к верхушке, с двумя устьичными полосками, хорошо заметными на пластинке с нижней стороны. Эпидермальные клетки расположены в продольные ряды с более или менее косыми перегородками между клетками одного ряда. Клетки с прямыми стенками, имеют длину, превышающую в 10—30 раз ширину, ближе к средней жилке они обычно короче и шире. Участки клеток, ближайšie к срединной жилке, с папиллами (на нижней стороне пластинки). Устьица собраны в две устьичные полосы 0,13—0,30 мм шириною, они включают в себя четыре-шесть рядов устьиц, обычно продольно ориентированных, гаплогейльного развития, моноциклические; замыкающие клетки погруженные, побочных клеток пять-восемь, из них две терминальные, остальные боковые. Они изодиаметричные по форме, равные по величине и структуре, образуют кольцо вокруг щели. Обычно клетки устьичных полос короче и мельче остальных. Мегастробилы попарно в пазухах листьев. Семена яйцевидные или эллиптические, с твердым покровом и мясистой кровелькой (табл. XV, фиг. 7; рис. 128, 129). Юра — ныне. В. мел Камчатки и Охотского побережья, Южн. Приморья, Буреинского Белогорья, Западной Сибири; плиоцен Абхазии (Меоре Агара). Н. — ср. (?) юра Дании (Борнгольм). В. мел С. Америки (Аляска); палеоцен С. Америки и Гренландии; олигоцен — плиоцен С. Америки; миоцен — плиоцен Германии, плиоцен Франции (Мексимье) и Германии (долина р. Майна); плиоцен — плейстоцен Японии. Современное распространение: Китай, Япония и С. Америка (Калифорния, Флорида). Пять видов.

РОДЫ, СБЛИЖАЕМЫЕ С СЕМЕЙСТВОМ TAXACEAE

Taxites Brongniart, 1828. Тип рода — *Taxites tournalii* Brongniart, 1828; олигоцен Франции. Формальный род, введенный для объединения ископаемых хвойных типа тиссовых, для которых остается нерас-

познанной природа репродуктивных органов, хотя последние и были встречены в органической связи с листьями. Листья очередные, расположенные в одной плоскости благодаря

хушке, резко суженные к округленному основанию. Срединная жилка не всегда хорошо прослеживается с одной стороны пластинки и резко — с другой, со слабо обозначенными



Рис. 128. *Torreya taxifolia* Arnott: а — облиственная ветка с микростробилами; б — собрание микростробил, $\times 5$; в — г — микроспорангии с верхней и нижней, обращенной к оси, сторонами, $\times 25$; д — облиственный побег с мегастробилами; е — мегастробил (Hooker, 1840)

Рис. 129. *Torreya bu-rejensis* (Рождарк.) Ig. Vassil. comb. nov. — облиственный побег; н. мел, Буреинский и Амурский районы (Поляркова, 1939)

перекручиванию черешков; прикрепляются слегка суженной частью основания, несколько избегая по побегу; они уплощенные, узко овального или ланцетного очертания, прямые или слегка серповидно изогнутые, плоские, постепенно суженные к приостренной вер-

устьичными полосами на нижней поверхности листовой пластинки (табл. XV, фиг. 8). В. триас—н. мел. Н. юра Вост. Сибири; ср. юра Каменки (Харьковская область), хр. Каратау (Южн. Казахстана), Вост. Сибири, Забайкалья, Амурского края; в. юра хр. Кара-

тау (Южн. Казахстан); н. мел Забайкалья и Южн. Приморья. В. триас (рэт) Швеции, Гренландии, Польши; н. ср. (?) юра Дании (Борнгольм), Индии; ср. юра Англии, Афганистана, Индии, Японии; в. юра Шотландии, Индии.

Taxocladus Ргупада, 1939. Тип рода — *Taxocladus nicanica* Ргупада, 1939; н. мел Южн. Приморья (п-ов Муравьева).

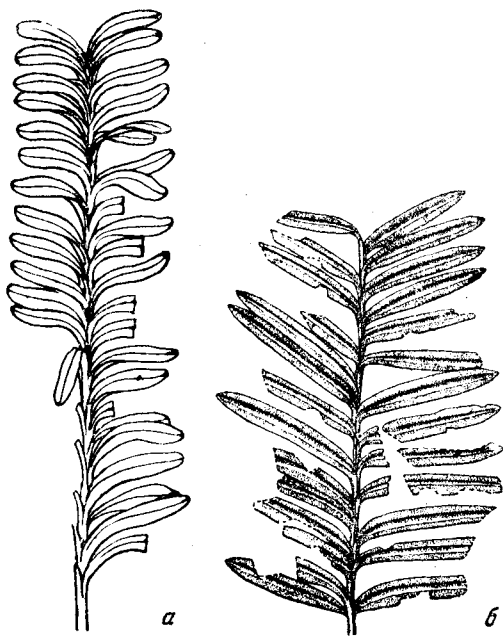


Рис. 130. *Taxocladus obtusifolia* Ргуп.: а — облиственный побег, в. юра, Южн. Казахстан, хр. Каратау (колл. А. И. Турутановой-Кетовой); б — облиственный побег; н. мел, Южн. Приморье (колл. В. Д. Принады)

Формальный род для ископаемых побегов типа тиссовых, ветвящихся в одной плоскости, с листьями, прикрепленными в спиральном порядке, но благодаря изгибанию черешков расправленными в одну плоскость. Листья плоские, ланцетные или удлинненно-овальные, с единственной средней жилкой в виде валика, проявляющейся на нижней стороне листа, прикрепленные к тонкой оси побега под широким углом посредством сильно суженного основания, слегка объемлющего и избегающего по побегу (табл. XV, фиг. 9, 10; рис. 130). В. триас — мел. В. триас Армении; ср. юра Иркутского бассейна, Гиссарского хр.; ср. и в. юра хр. Каратау (Южн. Казахстан), Гиссарского хр.; в. юра Ленского угленосного бассейна, Вост. Забайкалья; н. мел Южн. Приморья и ряда других районов.

СЕМЕЙСТВО PINACEAE LINDLEY, 1836*

Деревья, редко кустарники, большею частью вечнозеленые, реже листопадные (*Larix*, *Pseudolarix*). У трибы Abieteeae (*Abies*, *Keteleeria*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Cathaya*, *Picea*) — все побеги одного типа, т. е. обычные ветви, на которых сидят одиночные листья. У трибы Lariceae (*Larix*, *Pseudolarix*, *Cedrus*) — побеги двух типов — удлиненные или обычные с одиночными листьями и особые укороченные с листьями в пучках по 14—50. У Pineae (*Pinus*, *Ducampopinus*) — удлиненные побеги только с чешуевидными бурыми листьями и укороченные побеги в виде пучков из 2, 3, 5, реже из 1, 4, 8 листьев. Листья шиловидные, от 1 до 30 см длины, плоские, трех- или четырехгранные. Стробилы однодомные. Микростробилы одиночные, состоят из черепитчато налегающих один на другой микроспорофиллов, с двумя микроспorangиями на каждом. Пыльцевые зерна с воздушными мешками (*Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Keteleeria*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Cathaya*), расположенными по краям морфологически четко выраженной дистальной бороздки. У пыльцевых зерен *Larix*, *Pseudotsuga*, *Tsuga* воздушные мешки отсутствуют (исключение *Tsuga patteniana* S e p e c l.), борозда морфологически неясно выражена. Среди пыльцевых зерен с воздушными мешками выделяются два основных типа: первый тип — очертания воздушных мешков выступают на общем контуре тела; с дистальной стороны зерна линия прикрепления воздушных мешков к телу меньше их диаметра (*Abies*, *Keteleeria*, *Pseudolarix*), некоторые виды *Pinus* подрода *Pinus* (*Diploxylon*); второй тип — очертания воздушных мешков сливаются с общим контуром тела; с дистальной стороны зерна линия прикрепления воздушных мешков к телу равна их диаметру (*Cedrus*, *Picea*, *Cathaya*, некоторые виды *Pinus* подрода *Strobus*). Женские шишки от 1 до 50 см длины, шаровидные, эллипсоидальные, яйцевидные, цилиндрические, с центральной осью, от которой отходят семенные чешуи, сидящие в пазухах кроющих чешуй семенные чешуи при созревании рассыпаются, или только раскрываются; семенные чешуи тонкие, кожистые, у большинства видов при созревании древеснеющие, крепкие и у рода *Pinus* утолщающиеся в конечный щиток, на

* Составил И. П. Дорофеев с участием В. В. Зауер (описавшей род *Cedrus* и пыльцу), А. И. Турутановой-Кетовой (описавшей роды *Pityophyllum*, *Pityocladus*, *Pityospermum*, *Pityolepis*, *Pityostrobus*, *Masculostrobus*), А. А. Яценко-Хмельевского и И. А. Шилкиной (описавших древесину), И. Н. Свешниковой (описавшей род *Cathaya*) и М. А. Седовой (описавшей пыльцу).

внутренней стороне с двумя семезачатками; кроющие чешуи на зрелых шишках незаметные у многих родов, но у *Pseudotsuga*, *Abies*, некоторых *Larix* они сильно разрастаются, сохраняются на зрелых шишках и иногда (например, у *Abies*, *Pseudotsuga*) значительно превышают по длине семенные чешуи. Зрелые семена обратнойцевидные, асимметричные, плосковыпуклые, бескрылые у некоторых видов *Pinus* и у большинства с длинными или короткими крыльями, свободными или приросшими к бокам или к нижней стороне семени. 11 родов и около 240 видов, рас-

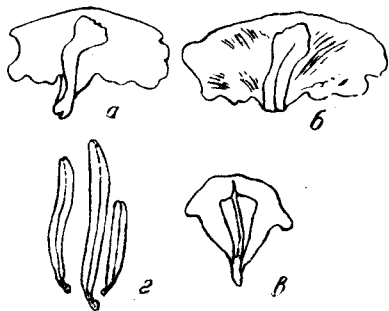


Рис. 131. *Abies firma* Sieb. et Zucc.: а—в—изолированные чешуи; г—листья. Плиоцен, Япония (Miki, 1941)

пространенных почти исключительно в Северном полушарии, главным образом в умеренной и субтропической зонах.

Представители семейства в морфологических границах современных родов известны с юры и н. мела. Формальные роды *Pityophyllum*, *Pityolepis*, *Pityostrobus*, *Pityospermatum* и др., установленные по остаткам разрозненных органов из мезозойских отложений, начиная с верхнего триаса, являются несомненными представителями этого семейства. Пермские пыльцевые зерна, несколько напоминающие пыльцу современных родов этого семейства, как достоверные представители этого семейства еще сомнительны.

Abies Miller, 1754. Тип рода — *Pinus picea* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны шишки, отдельные семенные чешуи, листья и пыльцевые зерна. Деревья до 60 (редко до 90) м высоты, с густой конусовидной кроной. Листья расположены спирально или на боковых ветвях благодаря скручиванию оснований черешков — гребенчато, настильно или черепитчато, от 8—10 до 40—50 мм длины, от 1 до 3 мм ширины, плоские, сверху желобчатые, снизу килеватые, с загнутыми вниз краями, в основании сужены в короткие черешки, на вер-

хушках закругленные или выемчатые. Листья гипо- или амфистомные. Клетки эпидермы четырех- или многоугольные с длиной равной ширине или в 2—8 раз ее превышающей, с прямыми или слабоизвилистыми продольными стенками. Устьица амфициклические, число побочных клеток 4—5(6); устьичная щель ориентирована параллельно или косо по отношению продольной оси листа. Микростробилы одиночные, сидящие в пазухах листьев, овальные или цилиндрические. Пыльцевые зерна однобороздные, с двумя воздушными мешками: I типа — 99—175 м длины, 65—121 м высоты; щит толстый, грубый с широким и волнистым гребнем, несколько суженным у полюса и у основания воздушных мешков; структура экзины щита грубосетчатая, с крупными, вытянутыми, неправильной формы ячейками; структура экзины воздушных мешков крупно- и мелкосетчатая (см. рис. 132). Женские шишки 5—30 см длины, 2—8 см ширины, продолговато-яйцевидные, почти цилиндрические, с многочисленными тесно расположенными семенными чешуями, опадающими при созревании; семенные чешуи почковидные, веерообразные, на коротких черешках, толстые, деревянистые; кроющие чешуи линейные, на верхушке с тремя лопастями; семена 6—12 мм длины, яйцевидные, угловатые, с коротким или длинным крылом, флагообразно расширенным в верхней части (табл. XV, фиг. 11; рис. 131—132). Около 50 видов. С мела. В. мел Зап. Сибири; третичные отложения Приморья, Сахалина; миоцен Украины; плиоцен Кавказа. Палеоцен—плиоцен С. Америки; миоцен Германии, плиоцен Польши и Японии.

По пыльце с в. юры Зап. Казахстана; мел Вост. склона Урала, Казахстана; палеоцен Поволжья; эоцен Украины; олигоцен Крыма, Кавказа, Поволжья, Воронежской области, Зап. Сибири, Казахстана, Дальнего Востока; миоцен Украины, Нижнего Дона, Кавказа, Урала, Зап. Сибири, Дальнего Востока, Сахалина; плиоцен Крыма, Кавказа, Казахстана, Прикаспия, Камы. Эоцен С. Америки; миоцен Чехии, Австрии, Германии; плиоцен Германии, Чехии, Румынии. Современное распространение: умеренные области Северного полушария, главным образом горные (Европа, Сев. Африка, Малая Азия, Кавказ, С. Америка, Азия к северу от Гималаев).

Picea Dietrich, 1824. Тип рода — *Pinus abies* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны шишки, веточки, листья и пыльцевые зерна. Высокие деревья с конической кроной. Листья 4—40 мм длины, 1—2 мм

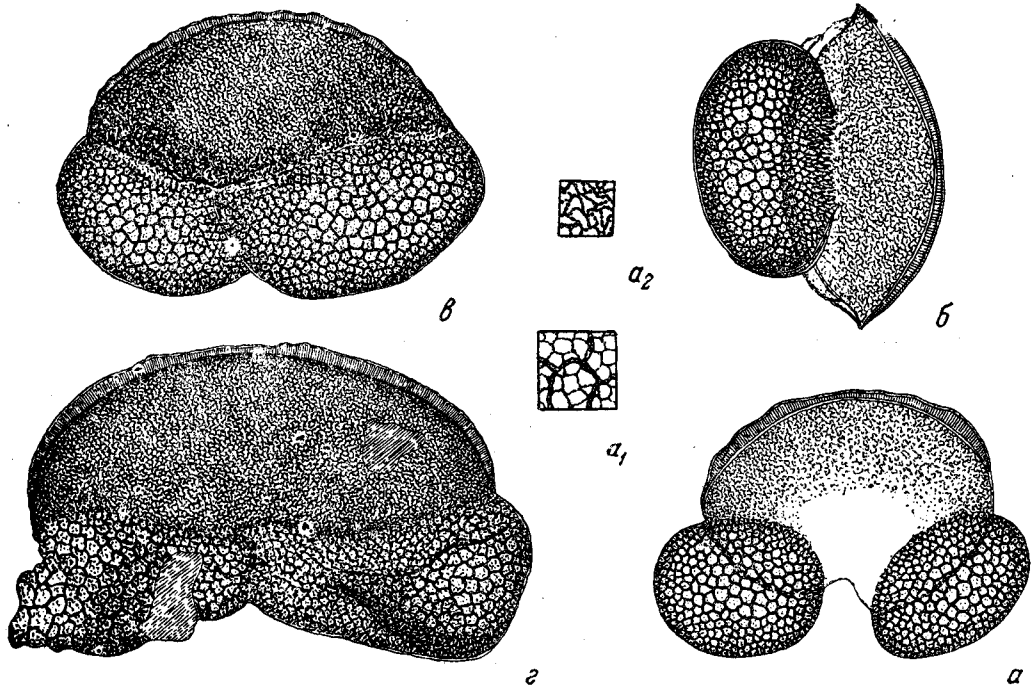


Рис. 132. *Abies* sp.: *a* — пыльцевое зерно в экваториальном положении, $\times 500$ (*a*₁ — деталь структуры экзины воздушных мешков, $\times 2500$, *a*₂ — деталь структуры экзины щита, $\times 2500$), плиоцен, бассейн р. Камы (колл. В. В. Зауер); *b* — пыльцевое зерно в боковом положении, $\times 500$, плиоцен, бассейн р. Камы (колл. В. В. Зауер); *c* — пыльцевое зерно в экваториальном положении, $\times 500$, мел (альб), Восточный склон Урала (колл. В. В. Зауер); *z* — пыльцевое зерно в экваториальном положении, $\times 500$, мел (готерив), Монголия (колл. В. В. Зауер)

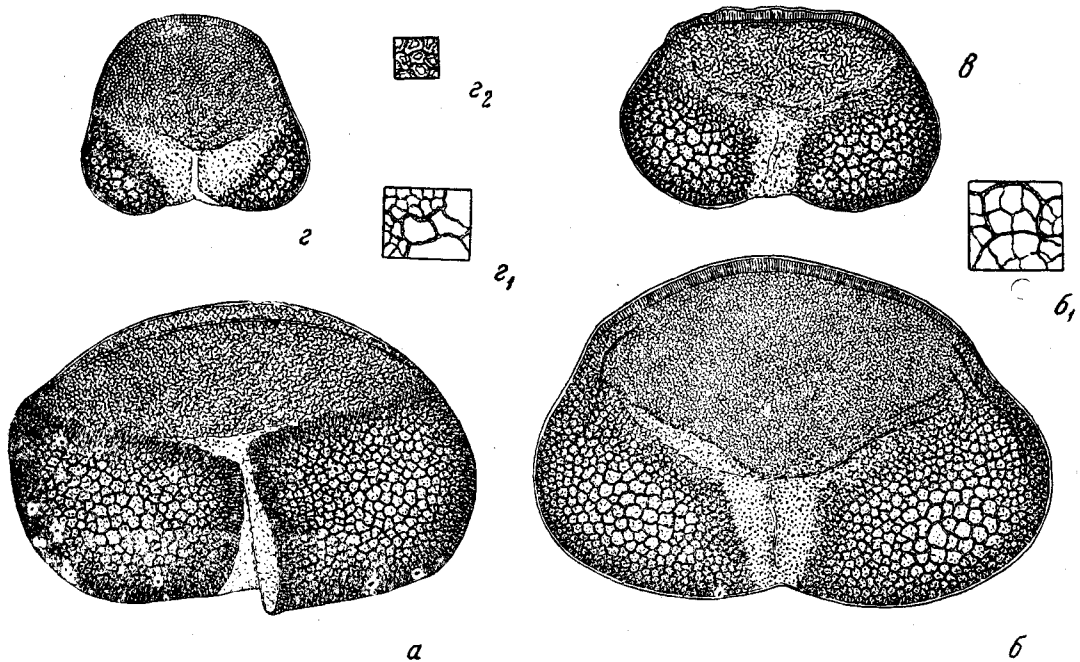


Рис. 133. *Picea* sect. *Picea*: *a* — пыльцевое зерно в экваториальном положении, $\times 500$, мел (готерив), Монголия (колл. В. В. Зауер); *b* — пыльцевое зерно в экваториальном положении, $\times 500$ (*b*₁ — деталь структуры экзины воздушных мешков, $\times 2500$), миоцен, Зап. Сибирь (колл. В. В. Зауер); *c* — пыльцевые зерна в экваториальном положении, $\times 500$, ср. юра, юг Европейской части СССР, $\times 500$ (колл. В. В. Зауер); *z* — пыльцевое зерно в экваториальном положении, $\times 500$ (*z*₁ — деталь структуры экзины воздушных мешков; *z*₂ — деталь структуры экзины щита), плиоцен, Абхазия (колл. В. В. Зауер)

ширины, четырехгранные, в разрезе ромбовидные, редко плоские, с заостренной или округлой верхушкой, в основании слегка суженные, но не образующие черешка, с устьицами на всех четырех или только на двух нижних гранях; расположены по спирали. Микростробилы пазушные, округлые или продолговато-цилиндрические. Пыльцевые зерна однобороздные, с двумя воздушными мешками; II типа 60—155 μ длины, 40—106 μ высоты; борозда узкая и длинная; толщина экзины щита к воздушным мешкам постепенно уменьшается; щит хорошо ограничен от экзины дистальной части тела рубчиком; гребень небольшой, с гладким или слабо волнистым конгуром; структура экзины щита мелко- и густосетчатая; структура воздушных мешков крупно- и мелкосетчатая (рис. 133). Шишки от яйцевидных до вытянуто-цилиндрических, 3—15 см длины, 1,5—4,0 см ширины; семенные чешуи веерообразные с закругленным и ровным или суженным и зубчатым краем; кроющие чешуи мелкие, на зрелых шишках часто не сохраняющиеся. Семена 2—7,5 мм длины, 1—4 мм ширины, косо-обратнояйцевидные, с крылом, охватывающим семя только с нижней стороны (табл. XVI, фиг. 1, 2). С мела; в мел. Зап. Сибири. Сихотэ-Алиня; олигоцен — миоцен Украины, Уссурийского края, Камчатки; плиоцен Кавказа, Воронежской области, Куйбышева, Камы, Камчатки. В мел—плиоцен С. Америки, плиоцен Голландии, Германии, Польши, Японии. По пыльце с юры; юра — мел, третичные отложения — повсеместно. Кейпер—лейас Германии, эоцен С. Америки; олигоцен Польши, миоцен Австрии, Чехии, Болгарии; плиоцен Польши, Чехии, Румынии, Германии. Современное распространение: Европа, М. Азия, Кавказ, Ср. Азия, Сибирь, С. Америка, Восточная Азия. Около 45 видов.

Cathaya Chun et Kuang, 1958. Тип рода—*Cathaya argyrophylla* Chun et Kuang, 1958; современный. В ископаемом состоянии известны листья и шишки. Вечнозеленые деревья до 20 м высотой, горизонтально ветвящиеся с боковыми укороченными, бесплодными побегами. Листья плоские, линейные с ровным краем, округлой верхушкой, постепенно сужены в черешок, гипостоматные. Клетки эпидермы в более или менее правильных рядах, четырех- или многоугольные с прямыми или слабоизвилистыми продольными стенками, длина их равна ширине или в 2(12) раз превышает ее. Устьица моноциклические; число побочных клеток 5—6, две из них полярные, обычно общие для двух со-

седних устьиц; устьичная щель параллельна длине листа. Устьица в правильных рядах, в двух полосах по бокам средней жилки. В поперечном сечении лист имеет два боковых смоляных хода. Микростробилы прямостоячие, сначала продолговато-яйцевидные, позже колосовидные. Пыльцевые зерна однобороздные, с двумя воздушными мешками. Женские шишки почти яйцевидные, сидячие; семенные чешуи прижато-черепитчатые, позже растопыренные, в очертании почти округлые, сильно вогнуто-выпуклые, толстые, на спинке часто продольно-полосатые, намного превышающие пленчатую, остроконечнохвостатую чешую (табл. XVI, фиг. 10—12). Семя обратнояйцевидное, крылатое. Плиоцен Абхазии (бассейн р. Дуаб). Ср. и в. олигоцен Германии (Саксония). Современное распространение: Южный и Зап. Китай (провинции Гуанси и Сычуань). Два вида.

Pseudotsuga Carrière, 1867. Тип рода — *Pinus taxifolia* Lambert, 1803; современный. В ископаемом состоянии известны шишки, листья, пыльцевые зерна. Высокие деревья до 100 м высоты с конической кроной. Листья 15—30 мм длины, 1,5—2 мм ширины, линейные, толстоватые, с загнутыми вниз краями, на верхней стороне с желобком, на нижней — с килем, в основании слегка сужены в толстоватый черешок, на верхушке закругленные, заостренные или выемчатые; листорасположение спиральное. Микростробилы одиночные, в пазухах листьев цилиндрические. Пыльцевые зерна без воздушных мешков, пор и борозд, 90—124 μ в диаметре, округлые, реже смятые, с небольшим числом складок, чаще разорванные на две большей частью полукруглые половинки; экзина толстая, гладкая, стекловидная; пыльцевые зерна этого рода сходны с таковыми *Larix*, от которых отличаются крупными размерами и более толстой экзиной. Женские шишки 3—18 см длины, яйцевидные или овальные; семенные чешуи с закругленным и цельным краем, нетолстые, расположены по спирали; кроющие чешуи очень длинные, значительно выдающиеся над краем семенной чешуи, на верхушке трехлопастные. Семена 3—5 см длины, косо-обратнояйцевидные, с длинным крылом, прикрывающим семя с верхней (выпуклой) стороны; нижняя (плоская) сторона семян голая, шероховатая (рис. 134). С палеоцена. На территории СССР этот род в ископаемом состоянии пока неизвестен, но очень вероятен. Вне СССР остатки рода известны в Сев. Америке от палеоцена, из олигоцена Германии, плиоцена Болгарии и Японии. По пыльце

в миоцене Болгарии. Современное распространение: С. Америка, Юго-Зап. Китай, о-в Тайвань и Япония. Семь видов.

Tsuga Carrière, 1855. Тип рода — *Pinus canadensis* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны шишки, листья и пыльцевые зерна. Высокие деревья с конусовидной кроной. Листья 10—35 мм



Рис. 134. *Pseudotsuga taxifolia* Britt: а — ветвь с женской шишкой; б — лист; в — семенная чешуя с внутренней стороны с семенами; г — кроющие чешуи. Современный

длины, 1—3 мм ширины, у большинства видов плоские (только у одного вида четырехгранные), линейные, в основании суженные в тонкий черешок, отходящий от пластинки под значительным углом и прикрепленный к возвышающейся листовой подушке, на верхушке заостренные, закругленные или выемчатые, цельнокрайние или мелко зубчатые по краю; устьичные полосы у большинства видов только на нижней стороне (у одного вида с четырехгранной хвоей — на всех четырех гранях); листорасположение спиральное, на боковых ветвях, вследствие поворота черешков, гребенчатое, почти двурядное. Микро-стробилы расположены в пазухах листьев ста-

рых побегов, мелкие, почти шаровидные, с многочисленными микроспорофиллами с двумя пыльниками на каждом. Пыльцевые зерна однобороздные, округлые, 30—90 μ в диаметре, с проксимальной стороны несколько выпуклые, с дистальной — вогнутые; экзина на проксимальной стороне утолщенная, скульптурированная, на дистальной — тонкая,

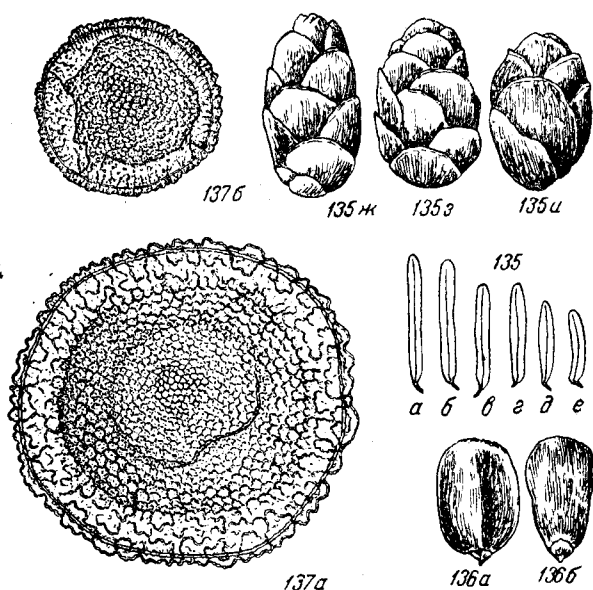


Рис. 135. *Tsuga europaea* (Menzel) Szafer: а—е — листья, ×1,5; ж—и — шишки. Плиоцен, Зап. Карпаты — Кросценка (Szafer, 1947)

Рис. 136. *Tsuga oblonga* Miki: а и б — чешуи шишек; плиоцен, Япония (Miki, 1941)

Рис. 137. *Tsuga* sp.: а — пыльцевое зерно в полюсном положении, ×500. Миоцен, Башкирия (колл. В. В. Зауер); б — пыльцевое зерно в полюсном положении, ×500. Плиоцен, бассейн р. Камы (колл. В. В. Зауер)

почти гладкая, часто рваная; эктэкзина образует петлеобразные выросты, различные по величине и форме, которые по контуру зерна образуют неодинаковую по ширине прозрачную кайму. Пыльцевые зерна отдельных видов различаются по величине, размерам и очертаниям эктэкзинных выростов, по количеству и форме шипов, расположенных на выростах (рис. 137). Шишки от 1 до 3 (редко 5—8) см длины, 0,7—3 см ширины, продолговатые, яйцевидные или почти шаровидные, с относительно крупными, но тонкими, овальными или яйцевидными семенными чешуями; кроющие чешуи неразвиты и у зрелых шишек, как правило, отсутствуют. Семена 2—4 мм длины, косо-обратнояйцевидные, деревянистые, с крылом до 14 мм длины, прикрывающим семя снизу и слегка с боков (рис. 135—137).

С миоцена. Шишки и листья — миоцен Сихотэ-Алиня, Алдана, Урала, Украины; плиоцен Самарской Луки, Камы, Абхазии. Эоцен, плиоцен Болгарии, Польши, Японии, Сев. Америки. По пыльце: эоцен Прибалтики, Казахстана; олигоцен Урала, Кавказа, Воронежской области, Крыма, Ферганы, Зап. Сибири, Дальнего Востока; миоцен Прибалтики, Украины, Нижнего Дона, Кавказа, Алтая, Вост. Сибири, Дальнего Востока, Якутии, Са-

расположены на концах укороченных побегов в окружении пучка листьев. Пыльцевые зерна однобороздные, с двумя воздушными мешками, 30—109 μ длины, с широкой и короткой бороздой; эскина на щите крупно- и густосетчатая, на мешках — крупно- и мелкосетчатая, равной толщины на щите и воздушных мешках. Шишки 4—12 см длины, 4—7 см ширины, овальные, овальнойцевидные, обратнойцевидные, почти цилиндрические, при созревании

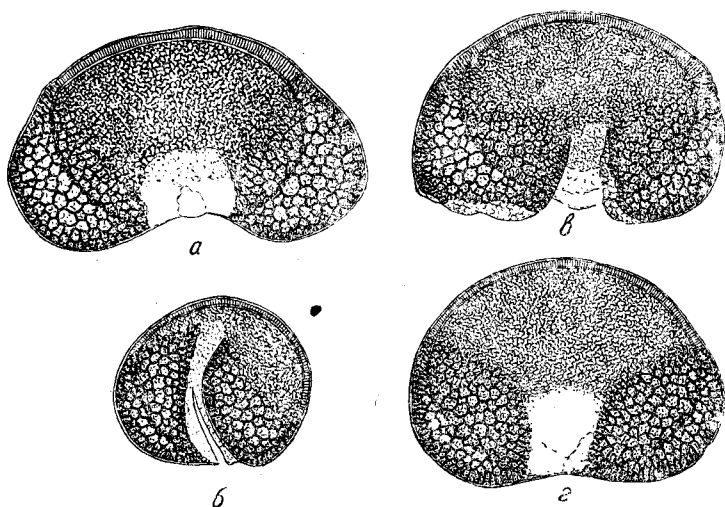


Рис. 138. *Cedrus* sp.: а — пыльцевое зерно в экваториальном положении, $\times 500$. Плиоцен, Абхазия (колл. В. В. Зауер); б — пыльцевое зерно в наклонном положении, $\times 500$. Мел (альб), Восточный склон Урала (колл. В. В. Зауер); в — пыльцевое зерно в экваториальном положении, $\times 500$. В. олигоцен, Зап. Казахстан (колл. В. В. Зауер); г — пыльцевое зерно в экваториальном положении, $\times 600$. Мел (альб), Восточный склон Урала (колл. В. В. Зауер)

халина; плиоцен Крыма, Кавказа, Казахстана, Прикаспия. Эоцен С. Америки и Германии; олигоцен Германии, Польши; миоцен Германии, Польши, Чехии, Болгарии; плиоцен Германии, Чехии, Румынии. Современное распространение: Гималаи, Китай, Япония, С. Америка. 14 видов.

Cedrus Link, 1841. Тип рода — *Pinus cedrus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны шишки, отдельные чешуи, семена, листья, древесина и пыльцевые зерна. Деревья до 70 м высоты с удлинёнными и укороченными побегами. Листья на удлинённых побегах одиночные, располагаются спирально; на укороченных — в пучках по 30—40, до 6 см длины, 1—1,5 мм ширины, прямые или серповидные, трех- или четырехгранные, заостренные на концах, в верхней части утолщенные, к основанию постепенно суженные. Микростробилы овальные, мелкие, одиночные,

расположены на концах укороченных побегов в окружении пучка листьев. Пыльцевые зерна однобороздные, с двумя воздушными мешками, 30—109 μ длины, с широкой и короткой бороздой; эскина на щите крупно- и густосетчатая, на мешках — крупно- и мелкосетчатая, равной толщины на щите и воздушных мешках. Шишки 4—12 см длины, 4—7 см ширины, овальные, овальнойцевидные, обратнойцевидные, почти цилиндрические, при созревании рассыпающиеся. Семенные чешуи многочисленны (до 50), черепитчато и очень тесно налегающие одна на другую, широко веерообразные, наверху расширенные, с прямым или вогнутым краем, с закругленными боковыми лопастями, в основании клиновидно суженные, утолщенные, с углублениями для семян. Кроющие чешуи тонкие, мелкие, на зрелых шишках едва заметные. Семена 12—16 мм длины, 5—9 мм ширины, неправильные, угловатые, с крылом, прикрывающим семя снизу и с боков и заходящим местами на верхнюю сторону; крыло большое, флагообразное, около 30 мм длины и 20—25 мм ширины (табл. XVI, фиг. 3—5; рис. 138). С мела. В. мел Зап. Сибири; олигоцен Казахстана; миоцен Приазовья. Н. мел Бельгии, Франции, Англии; в. мел Франции; третичные отложения Германии, миоцен — плиоцен Франции; плиоцен Болгарии. По пыльце: в. пермь Сев. Двины; в. триас Сибири; юра Украины, Западно-Сибирской низменности, Сев. Приаралья, Европейской части СССР, Тургая,

Вост. склона Урала, Сев. Приаралья; в. мел Казахстана, Западно-Сибирской низменности, север Сибири; палеоцен Казахстана; олигоцен Западно-Сибирской низменности; миоцен — Южн. Приуралья, Западно-Сибирской низменности, Дальнего Востока, Нижнего Дона; плиоцен Таманского полуострова и Закавказья. Эоцен С. Америки; олигоцен — миоцен Германии; миоцен Англии; плиоцен Германии. Современное распространение: Алжир и Вост. Марокко, о-в Кипр, М. Азия, Афганистан, Белуджистан. Сев.-Зап. Гималаи, в горах от 1300 до 3000 м над уровнем моря. Четыре вида.

Pseudolarix Gordon, 1858. Тип рода — *Larix amabilis* Nelson, 1866; современный. В ископаемом состоянии известны чешуи шишек, семена, укороченные побеги, листья и микростробилы. Деревья до 40 м высоты с толстыми стволами, раскидистой кро-

ной и опадающими на зиму листьями. Обычные или удлинённые побеги несут одиночные, спирально расположенные листья. Особые или укороченные побеги существуют 10—15 лет, сидят на обычных побегах очередно, цилиндрические, 5—20 мм длины, 4—6 мм в диаметре, образованы плотными мутовками чешуй, за которыми находятся невысокие листовые подушки с ромбовидными рубцами, оставшиеся от ранее опавших листьев; очередной пучек из 30—40 листьев ежегодно развивается только на конце побега. Листья 30—40 мм длины, 2—3 мм ширины, плоские или слегка выпуклые на стороне проводящего пучка, со слегка загнутыми в эту же сторону краями, с заостренными верхушками, постепенно сужеными основаниями и с устьицами только на одной стороне. Микростробилы яйцевидные, до 1 см длины, сидят на черешках, в пучках на верхушках укороченных побегов. Пыльцевые зерна однобороздные, с двумя воздушными мешками, сходны с пыльцой *Pinus* подрода *Pinus* (*Diploxylon*). Женские шишки 40—70 мм длины, 40—50 мм ширины, овальнойцевидные, рыхлые, рассыпающиеся по созреванию. Чешуи 35—40 мм длины, 18—25 мм ширины, яйцевидные, сердцевидные иногда почти копьевидные, суженные к тупой или двураздельной верхушке, в основании внезапно суженные в узкий черешок, с углублениями для семян на внутренней (вогнутой) стороне и с короткой ланцетной, иногда зубчатой по краю кроющей чешуей, прикрепленной к внешней (выпуклой) стороне. Семена (без крыла) обратнояйцевидные, асимметричные, 3—5 мм длины, 2—4 мм ширины, угловатые, нижней стороной целиком лежащие на крыле, а с верхней прикрыты каймой, характерно отходящей от крыла. Крылья 10—30 мм длины, 4—10 мм ширины, очень характерной клиновидной формы (табл. XVI, фиг. 6; рис. 139, 140). С мела. Н. мел Алдана; в. мел Зап. Сибири; олигоцен Казахстана, Зап. Сибири, Башкирии. По пыльце известен из олигоцена Казахстана. В. олигоцен—плиоцен С. Америки, миоцен—плиоцен Германии; плиоцен Голландии, Польши, Японии. Современное распространение: горы Южного Китая (25° 30' с. ш., 114°—122° в. д.). Монотипный род.

Pseudolaricixylon Chudaiberdyev, 1958. Тип рода — *Pseudolaricixylon firmoides* Chudajb., 1958. Олигоцен — миоцен Южн. Урала (оз. Сволино). Древесина с отчетливо выраженными годичными кольцами. Состоит из трахеид, лучевой и тяжевой паренхимы; смоляные ходы и лучевые трахеиды от-

сутствуют. Поровость трахеид одно-двурядная, поры окаймленные, округлые с округлыми или овальными отверстиями. Лучи однорядные, часто целиком или частично двурядные, 1—66, обычно 10—30 слоев клеток в высоту. Горизонтальные и тангентальные стенки клеток лучей обильно пористые. Поры на полях перекреста мелкие, таксоидиодные, число их 1—4.

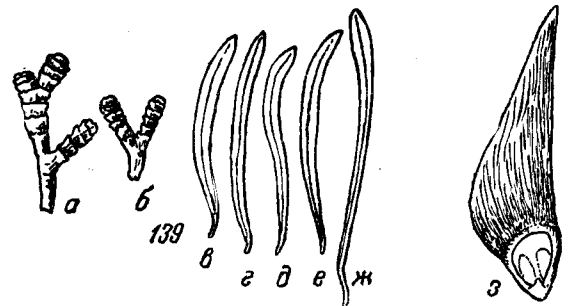


Рис. 139. *Pseudolarix amabilis* (Nels.) Rhed.: а—б — укороченные побеги; в—ж — листья. Плиоцен, Япония (Miki, 1941); з — современное семя (колл. П. И. Дорофеева)

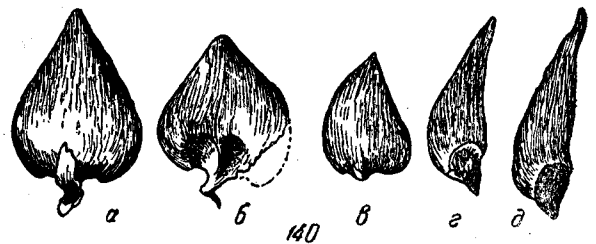


Рис. 140. *Pseudolarix fossilis* Jagm.: а—в — чешуи; г—д — семена. Олигоцен, гора Ашутас (Ярмоленко, 1956)

Древесинная паренхима диффузная, в тангентальных цепочках по 3—4 клетки. Поперечные стенки ее узелковые, число которых достигает восьми (табл. XVI, фиг. 7—9). Олигоцен — миоцен Южн. Урала (оз. Смолино).

Keteleeria Caggière, 1866. Тип рода — *Picea fortunei* A. Murray, 1836; современный. В ископаемом состоянии известны листья, древесина, шишки, отдельные чешуи, семена и пыльца. Деревья с конусовидной кроной. Листья 20—30 мм длины, 2—3 мм ширины, линейные, толстоватые, плоские, с выступающей сверху и снизу средней жилкой, с загнутыми вниз краями, с заостренной, тупой или выемчатой верхушкой, в основании суженные в короткий черешок, заканчивающийся диском; устьичные полоски только на нижней стороне; листорасположение спиральное на вертикальных побегах или на боковых, вследствие изгиба черешков, двурядное. Микростро-

были мелкие, в группах, на верхушках побегов. Пыльцевые зерна однобороздные, с двумя воздушными мешками: длина—104—135 μ ; тело—80—92 μ длины; 56—81 μ высоты; воздушные мешки 48—66 μ длины; толщина щита и гребень постепенно уменьшаются к основаниям воздушных мешков; гребень широкий,

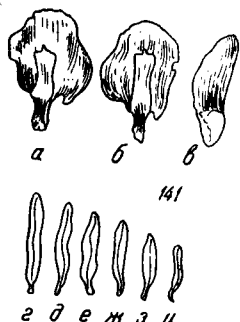


Рис. 141. *Keteleeria davidiana* Beissn.: а—б — семенные чешуи; в — семя; г—и — листья. Плиоцен, Япония (Мики, 1941)

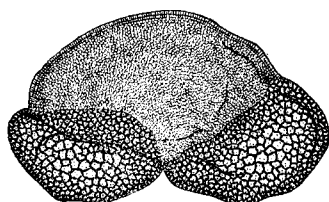


Рис. 142. *Keteleeria* sp. — пыльцевое зерно в экваториальном положении, $\times 500$; олигоцен, р. Тым, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

волнистый; экзина щита гладкая или слабо волнистая; структура щита мелкосетчатая; структура воздушных мешков — крупносетчатая. Пыльцевые зерна очень сходны с таковыми *Abies*, но отличаются от них более мелкосетчатой структурой щита. Женские шишки на коротких черешках 6—20 см длины, овальные или цилиндрические, рыхлые, но не опадающиеся; семенные чешуи веерообразные, на черешках, деревянистые; кроющие чешуи линейные до половины длины семенных чешуй; семена косо-обратнояйцевидные, деревянистые, с крылом, высовывающимся из-за семенных чешуй (рис. 141, 142). С олигоцена. Олигоцен — Свердловской области. Олигоцен Германии; плиоцен Германии, Польши, Японии; олигоцен—миоцен С. Америки. По пыльце

с н. мела. Мел—палеоцен Западно-Сибирской низменности; эоцен Украины и Казахстана; олигоцен Южн. Приуралья, Казахстана, Западно-Сибирской низменности, Восточного Предкавказья; мел Монголии; олигоцен — миоцен Польши; плиоцен Румынии. Современное распространение: горы Центр. и Южн. Китая, о-в Тайвань, Вьетнам. Четыре вида.

Keteleerioxylon Shilkin, 1960. Тип рода — *Keteleerioxylon arcticum* Shilk., н. мел Земли Франца Иосифа. Древесина с отчетливо выраженными годовичными слоями. Состоит из трахеид, лучевой и тяжевой паренхимы и клеток выстилающего эпителия вертикальных смоляных ходов. Трахеиды в сечении округлоугольные, тонкостенные в ранней древесине, с утолщенными стенками в поздней. Поровость трахеид одно-двурядная. Двурядные поры в супротивной и иногда в плохо выраженном, очередном расположении, отверстия пор округлые, включенные. Крассулы имеются. Граница годовичных слоев выражена отчетливо, переход от ранней древесины к поздней — постепенный. Лучи однорядные, иногда частично двурядные, от 1 до 24 слоев клеток в высоту. Поры на полях перекреста таксоидиодные по 1—3 (до четырех) на поле перекреста; радиальные и тангентальные стенки клеток лучей обильно пористые (абиегоидная поровость). Смоляные ходы только вертикальные, стенки выстилающего эпителия слабо утолщены. Тангентальные смоляные ходы и лучевые трахеиды отсутствуют (табл. XVII, фиг. 1—3). Н. мел Земли Франца Иосифа.

Larix Miller, 1754. Тип рода — *Pinus larix* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны шишки, веточки с укороченными побегами, листья, семена и пыльца. Высокие деревья с раскидистой кроной, с листьями опадающими на зиму. Обычные или удлиненные побеги с одиночными, очередными листьями. Особые или укороченные побеги существуют 5—12 лет, сидят на обычных побегах одиночно или группами, овальные или продолговатые, образованы сближенными мутовками очень плотных чешуй, за которыми находятся невысокие листовые подушки, с маленькими рубцами, оставшимися от ранее опавших листьев; очередной пучок из 14—50 листьев ежегодно развивается только на верхушке побега. Листья 10—40 мм длины 0,5—1,0 мм ширины, продолговатые, почти плоские с загнутыми вниз краями, к основанию постепенно суженные, на верхушках заостренные или закругленные, с устьицами на нижней сто-

роне. Микростробилы округлые или овальные в пазухах чешуй на верхушках безлиственных укороченных побегов. Пыльцевые зерна округлые, без воздушных мешков и борозд (только пыльца некоторых видов имеет более или менее намечающуюся борозду), 74—100 μ в диаметре, обычно сильно смятые или разор-

рр. Курейки, Камы. Третичные отложения С. Америки; плейцен Зап. Европы. По пыльце с палеогена: палеоген Прибалтики; олигоцен Дальнего Востока; миоцен Прибалтики, Южн. Предуралья, Западно-Сибирской низменности, Дальнего Востока; плейцен бассейна р. Камы и Прикаспия. Современное рас-

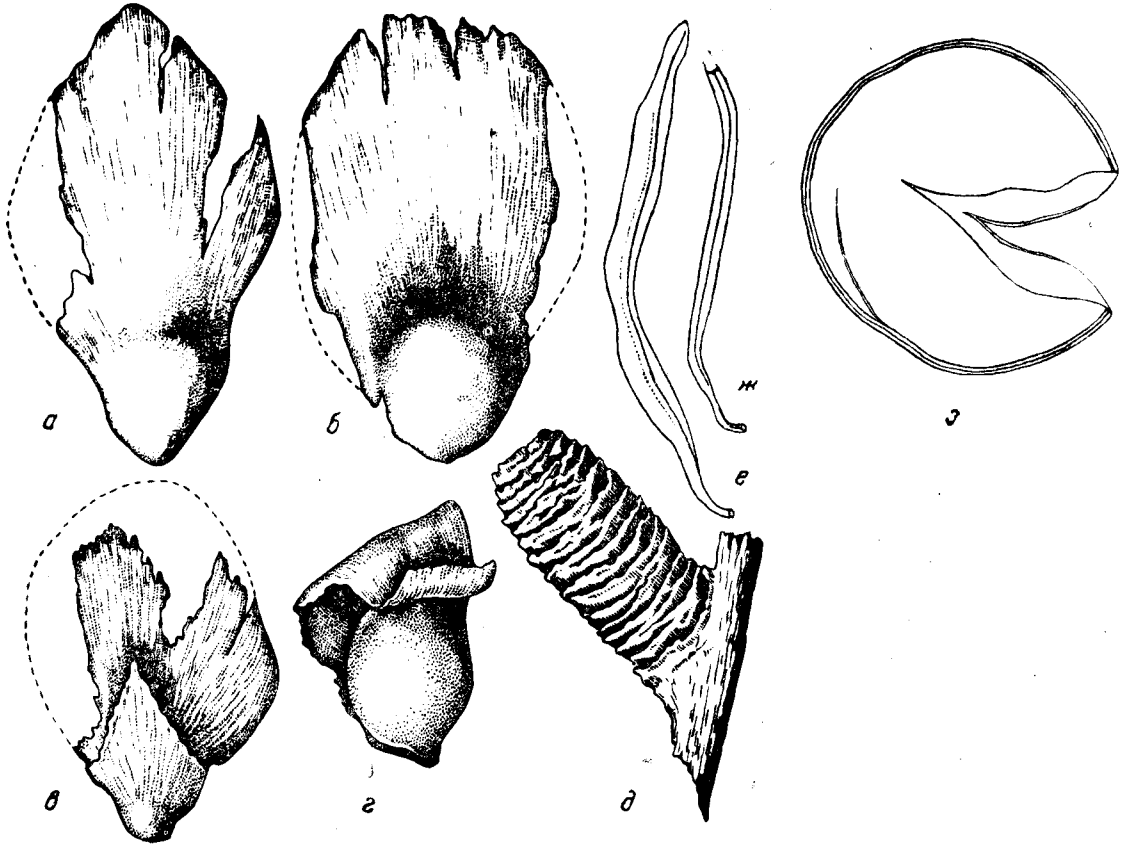


Рис. 143. *Larix cf. sibirica* Ledeb.: а—в — семенные чешуи; г — семя; д — укороченный побег, $\times 9$; е—ж — листья; $\times 9$, плейцен р. Курейки (колл. П. И. Дорофеева); з — *Larix* sp. пыльцевое зерно, $\times 500$, олигоцен Дальнего Востока (колл. В. В. Зайев)

ванные, с двухслойной гладкой экзиной. Женские шишки 1—10 см длины, 1—3,5 см ширины, яйцевидные, эллипсоидальные, округлые; семенные чешуи деревянистые, крепкие, у некоторых видов тонкие, кожистые, ложковидные, у некоторых — с отогнутым наружу краем, цельнокрайние, на верхушке слегка заостренные или выемчатые; кроющие чешуи тонкие, трехугольные, ланцетные, на верхушках шиповидно заостренные, короче, равны или длиннее семенных чешуй. Семена косообратнойяйцевидные, 2—4 мм длины, с крылом 9—17 мм длины (рис. 143). С миоцена. Миоцен Камчатки, Якутии; плейцен бассейна

пространение: умеренные области Северного полушария, главным образом, северные районы (Европа, С. Америка, Азия к северо-востоку от Гималаев). Около 20 видов.

Pinus L., 1753. Тип рода — *Pinus sylvestris* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны шишки, листья, семена и пыльца. Деревья 3—60 м высоты, с толстыми стволами, раскидистой кроной или кустарники. Удлиненные побеги только с бурыми чешуевидными листьями. Укороченные побеги по 2, 3, 5, реже по 1, 4, 8 листьев. Листья от 3 до 30 см длины, 0,75—2 мм ширины, в сече-

нии вогнуто-выпуклые или трехугольные, заостренные на верхушках, в основании слабо сужены, цельнокрайние или мелкозубчатые по краю.

Клетки эпидермы четырехугольные, сильно вытянутые в длину с прямыми или извилистыми продольными стенками. Устьица в правильных рядах, моноциклические, состоят из двух замыкающих и восьми побочных клеток,

семенные чешуи располагаются по спирали, плотно прилегающие друг к другу, толстые, деревянистые, на концах с плоскими или сильно выпуклыми щитками, разделенные поперечным килем или без киля, с овальным пупком в середине щитка или сдвинутым к его краю, с толстой, иногда длинной и острой колючкой или без нее; кроющие чешуи кожистые, короче семенных, у зрелых шишек почти незаметные. Семена от 1 до 15 мм длины, 1—10 мм ширины, обратнотравцевидные, обычно асимметричные, толстостенные, бескрылые, с коротким, или с длинным до 20 мм длины крылом, прирастающим к семени с боков или свободно от него отделяющимся (табл. XVII, фиг. 4—6; рис. 144-а). С юры. Юра Забайкалья, Иркутской области, Амурской области; мел — Кавказа, Кубани, Н. Дона, Сев. Урала, Московской, Кировской, Куйбышевской областей, Зап. Казахстана, Зап. Сибири, Новосибирских о-вов; эоцен Нижнего Дона, Казахстана; олигоцен Украины, Курской области, Урала, Казахстана, Зап. Сибири, Уссурийского края, Камчатки; миоцен Приазовья, Крыма, Кавказа, Зап. и Вост. Сибири, Якутии, Камчатки; плиоцен Абхазии, Камы, Воронежской области, Забайкалья. По пыльце с юры. Юра — мел повсеместно. Вне СССР: мел Чехословакии, Франции, С. Америки; палеоген Зап. Европы и С. Америки; неоген Зап. Европы, Японии, С. Америки. Современное распространение: умеренные и субтропические, отчасти тропические области Северного полушария, от северной границы леса до Канарских о-вов, Сев. Африки, М. Азии, Гималаев, Индокитая, Малазии, Центр. Америки, Флориды, Багамских о-вов, Гондураса; в тропических областях только несколько видов, два из которых переходят экватор. Около 100 видов.

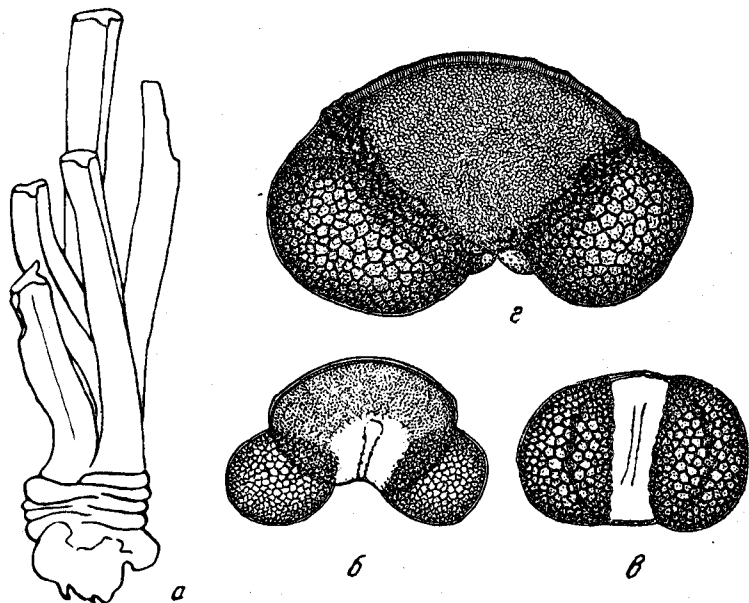


Рис. 144. *Pinus* sp.: а — пучок листьев, $\times 9$. Плиоцен бассейн р. Камы (колл. П. И. Дорофеева); б — *Pinus* sp. подрод *Pinus* (*Diploxylon*) — пыльцевое зерно в наклонном положении, $\times 500$. Плиоцен, бассейн р. Камы (колл. В. В. Зауер); в — *Pinus* sp. подрод *Strobilus* (*Haploxylon*) — пыльцевое зерно в полюсном положении, $\times 500$. Плиоцен бассейн р. Камы (колл. В. В. Зауер); г — *Pinus* sp. подрод *Strobilus* — пыльцевое зерно в экваториальном положении, $\times 500$. Миоцен, с. Новоникольское на р. Иртыше (колл. В. В. Зауер)

две из которых являются полярными. Устьичная щель параллельна длине листа. Микростробилы пазушные, собраны в колоски. Пыльцевые зерна однобороздные, с двумя воздушными мешками, 60—112 μ длины, 42—76 μ высоты, с хорошо выраженным и отделяемым от дистальной стороны щитом; толщина экзины щита к основаниям воздушных мешков увеличивается или уменьшается; структура щита мелкосетчатая; сетчатый рисунок воздушных мешков состоит из более или менее крупных замкнутых ячеек, или, наряду с крупными ячейками, наблюдается мелкая сетка (см. рис. 144 б—г, 151—153). Женские шишки 2,5—5,0 см длины, 2—11 см ширины, очень различные по величине и форме у разных видов, раскрывающиеся или нераскрывающиеся и опадающие вместе с семенами;

лушария, от северной границы леса до Канарских о-вов, Сев. Африки, М. Азии, Гималаев, Индокитая, Малазии, Центр. Америки, Флориды, Багамских о-вов, Гондураса; в тропических областях только несколько видов, два из которых переходят экватор. Около 100 видов.

Pinuxylon Gothan, 1905. Тип рода — *Pinites succinifer* Goerr. et Berendt, 1845; третичные отложения Европы. Органотип, установленный по древесине. Древесина состоит из трахеид, клеток лучей и клеток эпителиа смоляных ходов; лучевые трахеиды, как правило, присутствуют; древесная паренхима большей частью отсутствует, но есть виды, где она была отмечена. Трахеиды с округлыми окаймленными порами в одно-

рядном или (реже) в двурядном расположении, спиральные утолщения, как правило, отсутствуют; поры на полях перекрестка оконцовые или, реже, в количестве до 5, пиноидные, или переходные от пиноидных к оконцовым. Лучевые трахеиды отмечены у огромного большинства видов, но отсутствуют у одного — *P. nathorstii* (Conwentz) K. G. & S. E. L.; лучевые трахеиды с зубцами или зубцы отсутствуют. Горизонтальные и тангентальные стенки лучей преимущественно гладкие, но у некоторых видов с обильной абиетовой поровостью. Клетки эпителия смоляных ходов тонкостенные. В современной флоре древесины с тонкостенным эпителием нормальных (не травматических) смоляных ходов известны только для рода *Pinus*. Однако в остальных признаках диагноз формального рода *Pinuxylon* значительно шире родового диагноза древесины современного рода *Pinus*. Так, в пределах рода *Pinus* нам известны древесины с отсутствием лучевых трахеид, с присутствием древесины паренхимы и с «абиетоидной» поровостью стенок клеток лучей. По-видимому, следует предположить, что в третичный период род *Pinus* был более богат формами, различающимися по древесине, чем сейчас (табл. XIX, фиг. 4—6). С в. мела. Оligocen Зап. Сибири, олигоцен — миоцен Южи. Урала (оз. Смолино), третичные отложения Украины, Московской, Свердловской, Челябинской областей. Меловые и третичные отложения Европы, С. Америки, Вост. Азии, Арктики. Большинство видов (37) относится к третичным отложениям.

Piceoxylon Gothan, 1906. Тип рода — *Piceoxylon pseudotsugae* Gothan, 1906; третичные отложения США. Органород, установленный по древесине. Древесина состоит из трахеид, клеток лучей и клеток эпителия смоляных ходов; лучевые трахеиды встречаются или отсутствуют; древесная паренхима редкая или отсутствует. Трахеиды с округлыми окаймленными порами в однорядном или (реже) двурядном расположении, часто со спиральными утолщениями, причем, последние — только в поздней древесине или по всему годичному кольцу; поры на полях перекрестка пицеоидные или купрессоидные, могут быть встречены оба типа пор вместе. Лучевые трахеиды с зубчатыми или гладкими стенками, у некоторых видов с хорошо выраженными спиральными утолщениями. Горизонтальные и поперечные стенки лучей большей частью сильно пористые. Клетки эпителия смоляных ходов толстостенные. Обширный род, объединяющий по замыслу Готана

древесину тех ископаемых хвойных, которые по своим систематическим связям близки к сосновым, имеющим смоляные ходы — *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga* (и *Keteleeria*?). Надо полагать, что этот «род», включающий довольно значительное количество описанных древесин, возможно будет разбит на несколько «родов», более тесно связанных с современными растениями. С другой стороны, к этому наименованию относятся и древесины с таким набором признаков, который до сих пор не был отмечен у современных хвойных. Поэтому критический анализ всех «видов», относимых к данному роду, весьма желателен (табл. XIX, фиг. 2—3). Всего 35 видов. С в. мела. В. мел Новосибирских островов; неоген Закавказья (Годердзский перевал), нерасчлененные третичные отложения Украины, Куйбышевской, Московской областей. Вне СССР: меловые и третичные отложения Европы, Вост. Азии, С. Америки, Арктики.

ОРГАНОРоды, СБЛИЖАЕМЫЕ С СЕМЕЙСТВОМ PINACEAE

Pityocladus Seward, 1919. Тип рода — *Pinites longifolius* Nath., 1897; в. юра Шпицбергена. Род, установленный для изолированных, относительно крупных, цилиндрических побегов хвойных. Ось с гладкой поверхностью, местами с крупными овальными рубцами от опавших боковых укороченных веток или с укороченными побегами очередными или попарносближенными. Укороченные побеги цилиндрические, овальные или почти шаровидные, простые или дихотомизирующие, по-видимому, спирально расположенные по оси предпоследнего порядка, к которой они поставлены под углом, близким к прямому. Они покрыты многочисленными, ромбоидальными рубцами от опавших листьев, в среднем около 10 и больше. Листья длинные, узколинейные, к верхушкам суживающиеся, в основании сидячие или переходящие в коротко-черешковые, со срединной, тонкой жилкой в виде валика на одной стороне и бороздки — на другой; с пластинкой то уплощенной с поперечными морщинками к краям, то желобообразно выгнутой. Эпидерма листьев — из прямостенных клеток, несколько вытянутых вдоль пластинки, с косо расположенными поперечными стенками. Устьица на обеих поверхностях в двух полосах по бокам жилки окружены 5—7 побочными клетками; щели устьичных аппаратов ориентированы более или менее правильно вдоль листа

(табл. XVIII, фиг. 1; рис. 145). В. триас — н. мел. В. триас северо-восточной части Донбасса; н. юра Ферганы (Шураб, Абшир); н. — ср. юра Ангрена; ср. юра Харьковской области (р. Каменка), Вост. и Юго-Вост. Забайкалья и Иркутской области, Буреинского

кие, кожистые или полудеревянистые, в очертании овальные или обратнойцевидные, основание вытянуто в короткую, но широкую ножку; верхушка притупленная, закругленная, наибольшая ширина в нижней трети, откуда чешуя равномерно суживается к верх-

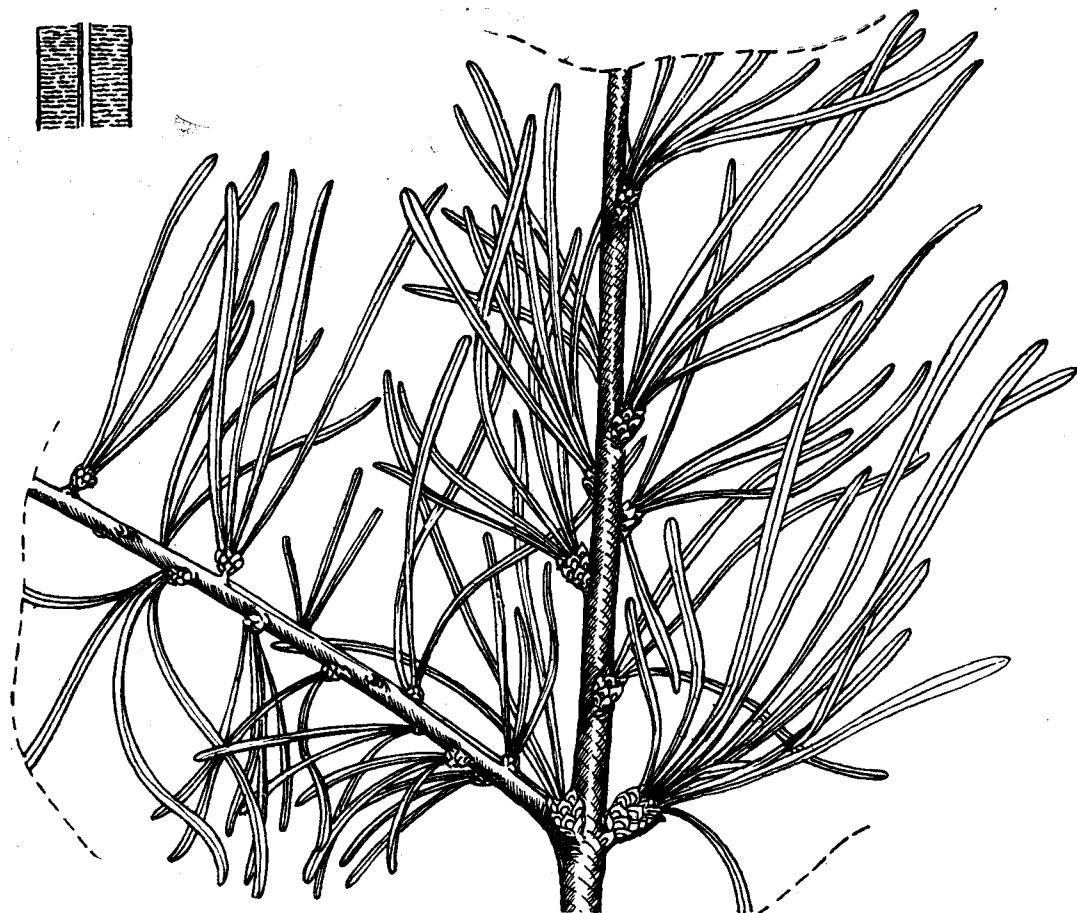


Рис. 145. *Pityocladus ferganensis* Tur.-Ket. — облиственная ветвь (видно расположение листьев пучками на укороченных побегах); юра, Фергана (колл. М. И. Брик)

района, Китайской Джунгарии; в. юра Южн. Казахстана (хр. Каратау); в. юра — н. мел Тырмы (Амурская область); н. мел Буреинского района, Южн. Приморья. В. триас Швеции, Германии, Японии; лейас Германии, Дании (Борнгольм), Швеции; юра Сев.-Вост. Китая; ср. юра С. Америки, Индии; в. юра Шпицбергена, Индии; н. мел Англии, Шпицбергена.

Pityolepis Nathorst, 1897. Тип рода — *Pityolepis tsugaeformis* Nath., 1897; в. юра Шпицбергена. Род, установленный по кроющим чешуям женских шишек типа *Pinaceae*. Чешуи цельные, более или менее плос-

нему концу, но более резко к основанию. Внешняя, выпуклая, спинная поверхность покрыта тонкими слабо расходящимися струйками; иногда имеется срединный киль, доходящий почти до самой верхушки. Это родовое название введено для обозначения изолированных кроющих чешуй хвойных типа *Abies* и *Picea* (табл. XVII, фиг. 7, 8). Ср. триас — н. мел. Ср. триас Вост. Урала (Буланаш); юра о-ва Котельный; ср. юра Вост. Забайкалья; в. юра — н. мел Забайкалья, бассейна р. Бурей; н. мел Южн. Приморья, Алдана. Юра Японии; в. юра Шпицбергена; н. мел Португалии и др.

Pityophyllum Nathorst, 1899. Тип рода — *Pityophyllum staratschii* Nath, 1899; юра Земли Франца-Иосифа. Род, установленный по листьям. Одиночные листья узколинейного или линейноланцетного очертания, то игловидные, то плоские и относительно широкие, прямые или слегка изогнутые, в средней части параллельно-крайние, книзу постепенно суживающиеся в короткий черешок с расширением на конце, кверху быстро суживающиеся и заканчивающиеся притупленной или заостренной верхушкой; иногда выше 10 см длиной. Жилка срединная, тонкая, проявляется различно, на одной поверхности пластинки — в виде двух сближенных струек и желобка между ними, на другой — в виде выступающего ребра. Пластинка плоская, кожистая, в этом случае жилка погружена и проявляется слабо; то относительно тонкая, иногда со слегка подвернутыми краями, почти цилиндрическая или плоская с поперечными морщинками, идущими от средней жилки к краям, по-видимому, проявляющимися в результате высыхания ткани листа (рис. 146). По строению эпидермы листья, по-видимому, были амфистомными. Эпидермальные клетки с прямыми стенками; клетки узкие, длинные, расположены вдоль листа продольными рядами, поперечные стенки перпендикулярно либо косо поставлены к продольным. На поверхности намечаются узкие, параллельные между собой зоны, одни с устьицами и клетками относительно более широкими и короткими, другие лишенные устьиц, с более узкими и длинными клетками, последние располагаются по краям листа и над жилкой. Устьица ориентированы по длине листа, окружены 5—7 побочными клетками, более изодиаметричными, чем остальные. Кутикла тонкая, без сосочков (папилл) — табл. XVIII, фиг. 2, 3. Пермь — н. мел почти во всех флорах Ангарского материка, за пределами этого материка — в триас Швеции, н. юра Дальнего Востока, Японии (серия нарива), Китая, Кореи, Монголии, в Сев.-Зап. Европе; н. юра Дании (Борнхольм); ср. юра С. Америки (Орегона). Афганистана; в. юра Шпицбергена, Аляски, Земли Франца-Иосифа, Японии (серия тетори); н. мел Гренландии, Англии и др.

Pityospermum Nathorst, 1897. Тип рода — *Pinus maakiana* Heer, 1876; юра Иркутского бассейна. Семена изолированные, асимметричные, в очертании треугольно-вытянутые, овальные, ланцетные, различных размеров, односторонне окрыленные. Крыловидная часть семени плотная, более или менее

кожистая, с внутренним (брюшным) краем — прямым, редко выпуклым или вогнутым, с внешним (спинным) краем резко выпуклым, дугообразно изогнутым, иногда неправильно

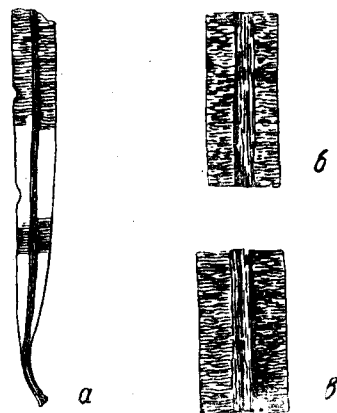


Рис. 146. *Pityophyllum nordenskioeldii* (Heer) Nath. — изолированные листья: а — $\times 2$, б — $\times 4$. В. юра, Забайкалье (колл. В. Д. Принады)

выемчатым. Верхушка крыла тупо округленная или приостренная, основание клиновидно-суженное. Поверхность крыла продольно-

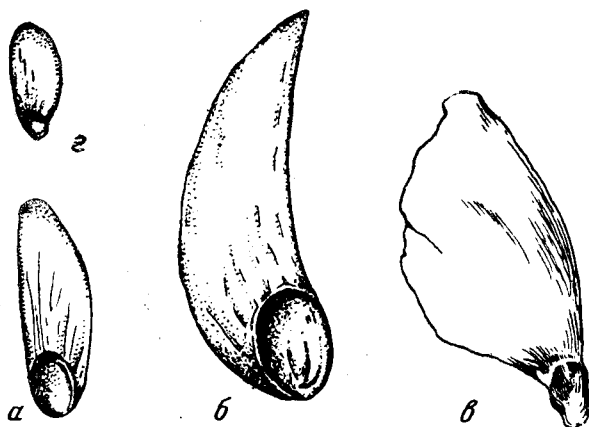


Рис. 147. Различные виды *Pityospermum*: а — *P. nansenii* Nath., $\times 2/1$; б — *P. fasciforme* Tur.-Ket., $\times 2$; в — *P. cedriiforme* Tur.-Ket., $\times 2$; г — *P. gracile* Tur.-Ket., $\times 2$. В. юра, Южн. Казахстан, хр. Каратау (Туртанова-Кетова, 1950)

струйчатая, от суженного основания струйки идут параллельно внутреннему краю крыла и веерно расходятся к внешнему; с тонкой эпидермой в виде продольных рядов изодиаметричных клеток. В основании крыла, ближе к внутреннему краю, отчетливо выражено семенное углубление с лежащим в нем семе-

нем. Семенные углубления проявляются то в виде ложкообразного выроста, в котором лежало семя, то в виде полукруглой каймы, охватывающей семя с боков и частично у нижнего конца, а иногда основание крыла образует небольшой колпачок, покрывающий семя сверху. Семена гладкие или скульптурованные, веретеновидной или округлооваль-

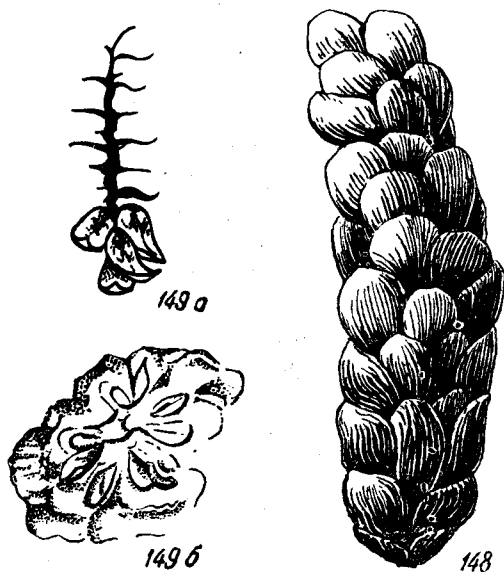


Рис. 148. *Pityostrobus* sp. — женская шишка, $\times 1,5$; в. юра, Забайкалье (колл. В. Д. Принады)

Рис. 149. *Pityostrobus* sp.: а — распадающаяся женская шишка, $\times 2$. В. юра, Южн. Казахстан, хр. Каратау (колл. А. И. Турутановой-Кетовой); б — поперечное сечение шишки (видно парное расположение семян на семенных чешуях), $\times 4$. Ср. юра, Южн. Казахстан, хр. Каратау (колл. А. И. Турутановой-Кетовой)

ной формы, прямые или обращенные, с нижним концом несколько приостренным; они ориентированы по длине крыла, либо лежат под некоторым углом к нему. Эти изолированные образования, несомненно, являются семенами представителей сем. Pinaceae (табл. XVIII, фиг. 4 рис. 147). Триас — третичные. Н. триас Вост. Таймыра. Н. и ср. юра бассейна оз. Иссык-Куля, о-ва Котельного; н. юра Караганды, Ферганы (Шураб, Сулюкта, Абшир); ср. юра Иркутской области (Усть-Балей), Южно-Казахстанской области, р. Нарына, Вост. Забайкалья; в. юра Земли Франца-Иосифа, р. Буреи и Алдана н. мел Южн. Приморья. Рэт Швеции; в. юра Шотландии, Шпицбергена; н. мел С. Америки, Англии, Португалии; в. плиоцен Франкфурта на Майне.

Pityostrobus (Nathorst) Dutt, 1916. Тип рода — *Zamia macrocephala* Lindley et Hutton, 1835; н. эоцен Англии. Род, установленный по изолированным женским шишкам, сближаемым с представителями сем.



Рис. 150. *Masculostrobus karataviensis* Tur.-Ket. Ср. юра, хр. Каратау, Южн. Казахстан (колл. А. И. Турутановой-Кетовой)

Pinaceae. Шишки компактные, различных размеров и очертаний от округлой, овальной до цилиндрической, черешковые. Семенные чешуи многочисленные, спирально расположен-

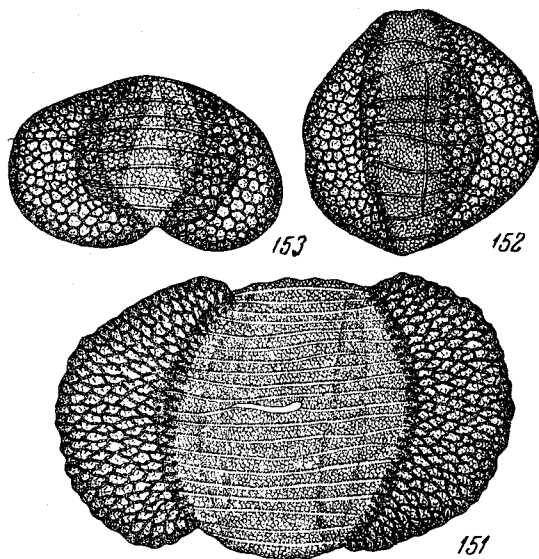


Рис. 151. *Striatoabietites* sp. — пыльцевое зерно, $\times 400$. В. пермь, р. Пинега (Седова, 1956)
Рис. 152. *Striatopiceites* sp. — пыльцевое зерно, $\times 400$. В. пермь, р. Сев. Двина (Седова, 1956)
Рис. 153. *Striatopinites* sp. — пыльцевое зерно, $\times 400$. В. пермь, р. Сев. Двина (Седова, 1956)

ные, обычно черепитчато-перекрывающие одна другую, иногда с отогнутым дистальным краем; они широкие, деревянистые, плоские или вогнутые, с внешней поверхностью неправильно продольноструйчатой, прикреплялись к центральной оси под значительным углом, несли каждая — по два семезачатка, округлого или овального очертания. Семя с асим-

метричным крыловидным выростом и с микропиларным входом, обращенным к оси (табл. XVIII, фиг. 5—7; рис. 148, 149). Н. юра — третичные. Н. юра о-ва Котельного, Сев.-Вост. Киргизии н. и ср. юра Ферганы; в. юра хр. Каратау (Южно-Казахстанская область), Земля Франца-Иосифа; н. мел Алдана, низовья р. Лены. Ср. юра Англии, в. юра Шпицбергена, Франции, н. мел Англии, Франции, Чехословакии, о-ва Уайта в. мел Индии; эоцен С. Америки, Англии, Прованса, Тироля; миоцен Гренландии, Шпицбергена, Франции, Германии; плиоцен Германии (Франкфурт-на-Майне); плейстоцен С. Америки и мн. др.

СЕМЕЙСТВО SCIADOPITYACEAE HAYATA, 1931*

Деревья. Побеги двоякого рода — длинные и сильно укороченные. Длинные побеги снабжены лишь мелкими, чешуевидными листьями, расположенными в спиральном порядке. Каждый укороченный побег состоит из очень короткого рудиментарного стебля и двух длинных сросшихся листьев. Двойные листья кожистые, линейные, суженные у верхушки и основания, с глубокой срединной бороздой на нижней поверхности и менее глубокой на верхней. Микростробилы яйцевидные, головчато-скупенные, состоят из многочисленных чешуевидных микроспорофиллов. Женские шишки одиночные, конечные; семенные чешуи очередные, деревянистые, заканчиваются ромбическими, радиально-морщинистыми щитками. Кроющие чешуи яйцевидные. Один монотипный род *Sciadopitys* в Японии.

С в. триаса (рэта) до конца неогена семейство было широко распространено в Зап. Европе, достигая своего максимума в н. мелу.

Sciadopitys Siebold et Zuccarini, 1842. Тип рода — *Taxus verticillata* Thunb., 1784; современный. В ископаемом состоянии известны листья, пыльца, изолированные женские шишки. Листья кожистые, линейные, с неглубокой продольной выемкой на верхней поверхности и с срединной бороздой на нижней, у основания сужены как бы в черешок, верхушка выемчатая. Устьица расположены только на нижней поверхности в глубокой борозде. Клетки краевых частей нижней поверхности, как и клетки всей верхней поверхности прямоугольные или трапециевидные в продольных рядах. В середине верхней поверхности наблюдается несколько рядов более

узких клеток. Устьица моноциклические, побочных клеток 6—10 (из них две полярные), каждая из клеток снабжена длинным сосочком. Устьица собраны в более или менее правильные, продольные ряды. Клетки между устьицами, как правило, изодиаметричные. Пыльцевые зерна однобороздные: 25—40μ по полярной оси, 35,2—50μ по экваториальной оси, эллиптические, иногда почти

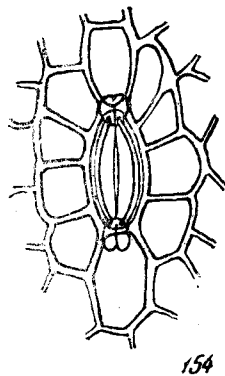


Рис. 154. *Sciadopitys tertiary* Menzel — эпидерма листа (устьице), ×700 (Flörin, 1922)



Рис. 155. *Sciadopitys tertiary* Menzel: а — микростробилы; б — молодая женская шишка (Menzel, 1913)



Рис. 156. *Sciadopitys* sp. — пыльцевое зерно, ×900. Миоцен, Прибалтика (колл. ВСЕГЕИ)

округлые, смятые или разорванные; борозда короткая с неясным контуром. Экзина трехслойная: внешний слой толстый, легко отслаивающийся, иногда сползающий, покрыт крупными (до 3μ) уплощенными на концах выростами, которые имеют неровные по краю очертания и расположены более или менее равномерно; средний слой с небольшими бугорчатыми выростами; внутренний слой экзины гладкий. Женские шишки конечные, одиночные, продолговато-яйцевидные; семенные чешуи очередные, деревянистые, веерообразные, заканчиваются ромбическими, радиально-морщинистыми щитками (табл. XVIII, фиг. 8—13; рис. 154—156). С н. мела. Н. мел Якутии (бассейн р. Лены); в. мел Урала (Свердловская область). В. мел Японии; миоцен —

* Составила И. Н. Свешникова с участием В. В. Зауер (описавшей пыльцу), А. А. Яценко-Хмельевского и И. А. Шилкиной (описавших древесину).

плиоцен Германии. По пыльце: альб — четвертичные. Альб вост. склона Ср. Урала; сеноман — турон Западно-Сибирской низменности (г. Тюмень); эоцен Прибалтики, Украины; олигоцен Павлодарского Прииртышья; олигоцен Западно-Сибирской низменности. Тургайской впадины; олигоцен — миоцен Прибалтики; миоцен Южн. Приуралья, Дальнего Востока; н. плиоцен Крыма; киммерий Зап. Закавказья. В. олигоцен — миоцен Германии; ср. миоцен Дании; в. миоцен Австралии, Болгарии; плиоцен Германии, Польши; четвертичные отложения Польши. Современное распространение: горные леса Японии, на высоте 1300—2000 м над уровнем моря, в ущельях и на склонах, защищенных от сильных ветров, в условиях прохладного и влажного океанического климата, часто вместе с *Chaetacyparis*.

Sciadopitytes Goerpert et Menge, 1883. Тип рода — *Sciadopitytes linearis* Goerp. et Menge, 1883; палеоген Прибалтики. Органород, установленный по листьям. Листья кожистые, линейные с неглубокой продольной выемкой, на верхней поверхности и с срединной бороздой на нижней, у основания сужены в небольшой черешок, верхушка округлая, с небольшим острием. Листорасположение мутовчатое. Устьица расположены в борозде на нижней поверхности. Клетки эпидермы и устьица сходны по строению с таковыми рода *Sciadopitys*, но в отличие от него устьица расположены беспорядочно, устьичная щель ориентирована косо или перпендикулярно продольной оси листа (табл. XVIII, фиг. 14). С триаса. В. триас — н. мел. В. юра — н. мел Бурей и н. мел Южн. Приморья; палеоген Прибалтики. В. триас (рэт) Швеции; ср. юра Норвегии, Шпицбергена; в. юра Норвегии, Швеции, Шпицбергена; в. юра или н. мел Испании.

Sciadopityoxylon Schmalhaus, 1877. Тип рода — *Sciadopityoxylon vestuta* Schmalh., 1879; юра Мангышлака. Органород, установленный по древесине. Древесина состоит из трахейд, клеток лучей; лучевые трахеиды и смоляные ходы и вместилища отсутствуют. Трахеиды с округлыми окаймленными порами в одностороннем или двустороннем расположении, спиральные утолщения отсутствуют; поры на полях перекреста оконцовые, более или менее варьирующие в размерах. Стенки клеток лучей преимущественно гладкие. Травматическая древесина без смоляных ходов и смолеместил. С юры. Юра Мангышлака. Палеоген — неоген Европы, Азии (?).

Деревья. У большинства родов побеги все одинаковые, но у *Taxodium*, *Glyptostrobus* и *Metasequoia* они дифференцированы на длинные и укороченные. Укороченные побеги осеню обычно опадают, как настоящие листья, и у этих трех родов наблюдается, таким образом, веткопад. Листья очередные, редко — супротивные, мономорфные или реже диморфные или даже полиморфные, от линейноланцетных (*Cunninghamia*) через игловидные до чешуевидных, с одной жилкой. Клетки эпидермы четырех- или многоугольных очертаний, с длиной меньше ширины, равной ей или значительно превышающей ее (*Sequoia*). Боковые стенки клеток от прямых или слабо извилистых до глубоко извилистых (*Metasequoia*). Устьица моно- или амфициклические; устьичная щель ориентирована обычно косо, реже параллельно или перпендикулярно длине листа. Устьица расположены на обеих или только на нижней поверхности листа в двух полосах по бокам жилки. Микростробили мелкие, верхушечные или пазушные, одиночные или скучены на концах побегов в пазухах листьев. Пыльцевые зерна с одной дистальной порой или без пор (*Athrotaxis*), более или менее округлые, часто разорванные на две половинки, имеющие различные очертания, от округлых до заостренных. У пыльцевых зерен поры простые (*Cunninghamia*) или имеют вид конических выростов, прямых (*Taiwania*, *Taxodium* и *Cryptomeria*) или более или менее согнутых (*Sequoia*, *Metasequoia*, *Cryptomeria*). Экзина мелкозернистая; внешний слой экзины мелкозернистый, имеет вид периспория, легко отслаивается, образуя складки, иногда отсутствует (пыльцевые зерна гладкие); внутренний слой — гладкий. Женские шишки верхушечные, шаровидные, с многочисленными спирально- или декуссатно расположенными щитовидными или плоскими чешуями. Семена с узкими или довольно широкими крыльями или бескрылые. Восемь-девять родов и 15 видов, распространенные, главным образом, в виде реликтовых форм в Северном полушарии, в зоне с умеренным или умеренно теплым климатом с осадками, равномерно распределенными в течение всего года, или с влажными летними сезонами. В Южном полушарии встречается лишь один род *Athrotaxis* (Тасмания).

* Составила И. Н. Свешникова с участием В. В. Зауер (описавшей пыльцу), А. И. Турутановой-Кетовой (род *Sphenolepidium*), И. А. Шилкиной и А. А. Яценко-Хмельевского (описавшими древесину).

Ископаемые остатки таксодиевых известны с юры. В в. мелу и в н. третичное время таксодиевые были очень многочисленны и широко распространены в Северном полушарии, охватывая Европу, Азию и С. Америку.

Триба I. *Sequoieae*. Чешуи шишек щитовидные. Листья плоские, шиловидные или чешуевидные, очередные или супротивные, многолетние или опадающие на зиму. Пора пыльцевого зерна имеет вид согнутого конического выроста. Роды *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Metasequoia*.

ками, в редких случаях побочные клетки могут быть общими для двух устьиц. Листья имеют устьица на обеих поверхностях, расположенные в двух полосах, лежащих по бокам средней жилки; иногда на верхней эпидерме устьица отсутствуют; ряды устьиц неправильные. Микроствобилы шаровидные, около 6 мм длины, со спирально прикрепленными чешуями. Они многочисленны, расположены одиночно в пазухах верхушечных побегов на ветвях, густо покрытых чешуевидными листьями. Пыльцевые зерна однопоровые, диамет-

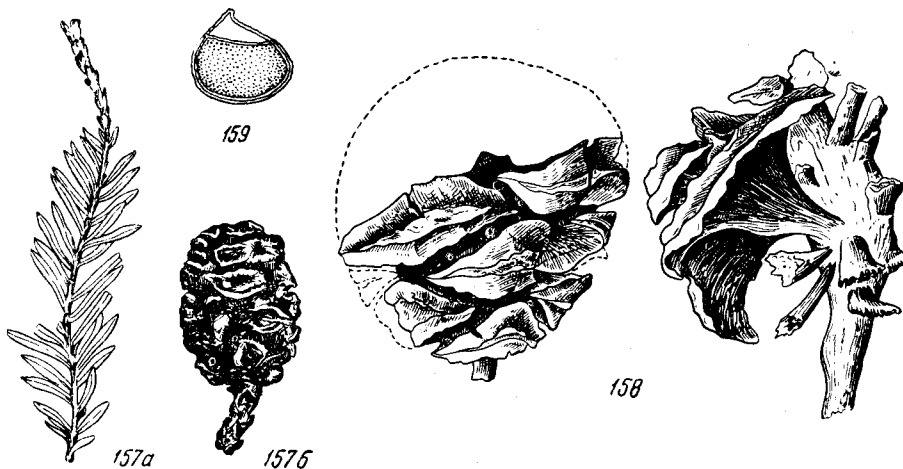


Рис. 157. *Sequoia sempervirens* Endl.: а — облиственный побег; б — женская шишка. Плиоцен, Япония (Miki, 1941)

Рис. 158. *Sequoia* sp. — женская шишка, $\times 2,5$; третичные отложения, р. Чуй на Алтае (колл. П. И. Дорофеева)

Рис. 159. *Sequoia* sp. — пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 500$; н. олигоцен, Ставрополье (колл. ВСЕГЕИ, палеоботаническая лаборатория)

Sequoia Endlicher, 1847. Тип рода — *Taxodium sempervirens* Lambert, 1839, современный. В ископаемом состоянии известны побеги, листья, шишки, пыльца, семена. Побеги более толстые, чем у *Metasequoia* и *Taxodium*, очередные. Листья полиморфные, от линейноланцетных, шиловидных до чешуевидных, с острой или заостренной верхушкой и низбегающим на побег скрученным основанием, отчего на побеге хорошо заметны косые линии низбежания, срединная жилка слабо заметна. Расположение листьев двурядное или спиральное (на конечных веточках), листья отходят от побега в среднем под углом 45° . Клетки эпидермы четырех или многоугольные, вытянутые в длину, с закругленными или острыми углами и прямыми или (редко) слабо извилистыми продольными стенками. Устьица \pm амфициклические, число побочных клеток 4—5(6); устьица почти всегда полностью окружены побочными клет-

ром 24—35 μ . В экваториальном положении пора в виде согнутого конического выроста (длина 3,5—4 μ), очень сходные с пыльцевыми зернами *Metasequoia* и *Cryptomeria*. От пыльцевых зерен *Cryptomeria* они отличаются несколько более крупными размерами. В отличие от пыльцевых зерен *Cryptomeria* они имеют тонкую экзину и более короткий поровый вырост (3,5—4 μ вместо 4—6,6 μ у пыльцевых зерен *Cryptomeria*). Женские шишки овальные, округлоовальные или почти шаровидные; чешуи спирально прикрепленные, плотно прилегающие друг к другу, деревянистые, ромбовидные, щитовидные или щитовидноромбовидные, радиально морщинистые, в середине короткоостроконечные; они расположены на коротких побегах, постоянно несущих спирально расположенные чешуевидные листья. Семена обратнойцевидные, плоские, заостренные, с шипиком на конце; крыло толстое, кожистое, слегка волнистое по краю

(табл. XX, фиг. 1—5; рис. 157—159). С юры, достоверно с мела. Альб — турон Зап. Казахстана, Вост. склона Урала, Чулымо-Енисейского бассейна, Вилуйской впадины, Сахалина; сенон — датский ярус Зап. и Вост. Сибири, Дальнего Востока, Камчатки, о. Новая Сибирь; мел Украины, Закавказья; палеоген Прибалтики, Украины, Курской области, Приморья; палеоген — эоцен Вост. Казахстана; эоцен Южн. Урала олигоцен Казахстана, Баш-

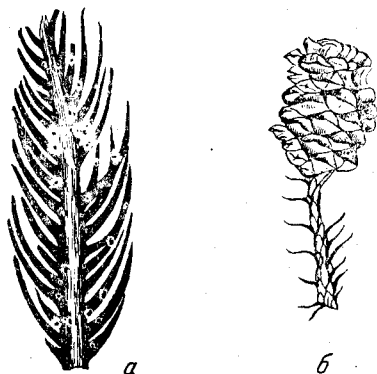


Рис. 160. *Geinitzia reichenbachii* (Geinitz) Endl.: а — побег; б — женская шишка (Seward, 1919)

кирии, неоген Закарпатской области; миоцен Кавказа; плиоцен Зап. Закавказья; третичные отложения Белоруссии, Зап. Сибири. Ср. и в. юра Сев.-Вост. Китая; юра С. Америки; н. мел Франции, Португалии, Гренландии и С. Америки; в. мел Зап. Европы, С. Америки, Гренландии, Японии, от палеоцена до плиоцена С. Америки; палеоген Гренландии, палеоген Шпицбергена; от эоцена до плиоцена Зап. Европы; третичные отложения Японии. По пыльце: сеноман — турон Западно-Сибирской низменности; бучакская свита Украины; в. эоцен — н. олигоцен Павлодарского Прииртышья; олигоцен Воронежской области, Крыма, Южн. Приуралья; н. олигоцен Сев. и Ср. Урала; майкоп Н. Дона; миоцен Южн. Приуралья, Н. Приобья, Западно-Сибирской низменности; сармат Н. Днепра; плиоцен Н. Приобья. Современное распространение: прибрежная зона Тихоокеанской С. Америки (Калифорния) на высоте 600—900 м над уровнем моря. Монотипный род¹.

¹ Второй вид — *Sequoia gigantea* Lindl. выделен в 1939 г. Бухгольцем (Buchholz, 1939) в самостоятельный род *Sequoiadendron* Buchholz, который, однако, отличается от *Sequoia* сравнительно незначительными признаками (число чешуй шишки, голые почки, монотипные листья и пр.).

Geinitzia Endlicher, 1847. Тип рода — *Sedites rabenhorstii* Geinitz, 1842; мел Германии. Род известен только в ископаемом состоянии в виде побегов, листьев, стробиллов, отдельных чешуй. Ветви очередные, прямостоячие, более старые побеги с листовыми следами в виде удлиненных ромбовидных рубцов; листья серповидно-изогнутые, шиловидные, с длиннозаостренной верхушкой и низбегающим на побег основанием; листорасположение спиральное. Женские шишки продолговато-цилиндрические (в зрелом состоянии с горизонтально отстоящей чешуей), конечные, не опадающие; чешуи спирально расположенные, с толстым основанием и шестиугольно-щитовидным дистальным концом, с центральным пучком и радиальными ложбинками (табл. XX, фиг. 6; рис. 160). Род сильно напоминает *Sequoia reichenbachii* (Geinitz) Heer, сближается с *Taxodiaceae*. Н. — в. мел. Неком Московской, Тульской, Днепропетровской областей; сенон Предкарпатья (Потыличи). Мел Германии, Австрии и С. Америки.

Metasequoia Miki, 1941. Тип рода — *Sequoia disticha* Heer, 1876; третичные отложения Шпицбергена. В ископаемом состоянии известны побеги, листья, шишки, пыльцевые зерна, семена. Деревья до 50 м высоты с побегами двух типов — длинными, являющимися постоянными и развивающимися в ветви и короткими, опадающими осенью. Короткие побеги двурядно-супротивные, распростерты в одной плоскости. Листья плоские, линейные с тупо округлой, несущей острие верхушкой и суженным в короткий черешок основанием, низбегающим на побег и оставляющим на нем косые линии низбежания, направленные к основанию листьев близлежащих пар, отчего на побеге образуется зигзагообразная линия; средняя жилка хорошо выражена. Листья декуссатные, распростерты в одной плоскости, густые, иногда более редко расположенные, отходят от побега под углом 90° (45°). Клетки эпидермы листа четырехугольные, с закругленными углами и более или менее глубоко извилистыми продольными стенками. Устьица — моноциклические; число побочных клеток 4—5—6(7). Устьичная щель ориентирована параллельно и только в верхней части косо по отношению длины листа. Устьица в более или менее правильных рядах на нижней поверхности, в двух полосах, по бокам средней жилки. Микростробилы развиты на особых побегах, в декуссатных парах, которые благодаря скручиванию побега, расположены в одной

плоскости. Зрелые мужские шишки до 5 мм длины и 3 мм в диаметре, чешуи шишек декусатные. Пыльцевые зерна однопоровые,

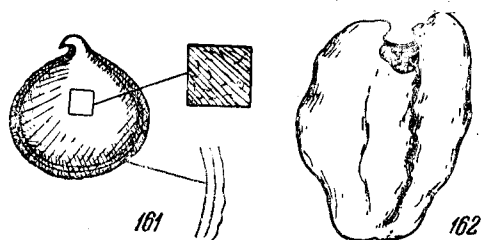


Рис. 161. *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng — пыльцевое зерно. Современный (Ван Ф. Ш., Н. Ф. Цянь и К. Д. Чжан, 1954)

Рис. 162. *Metasequoia* sp. — семя, $\times 4$. Третичные отложения, бассейн р. Зеи (Дорофеев, 1951)

шек деревянистые, щитовидные, с горизонтальным углублением (извилиной) на дистальной поверхности, декусатно расположенные, в числе 10—22, чаще 12—16. Семена до 7 мм длины, 4 мм ширины, продолговатые, сплюснутые, с кожистыми крыльями, концы которых слегка или значительно превышают семя и загнуты внутрь над вырезом (табл. XX, фиг. 7—12; рис. 162). В. мел — ныне. В. мел Сев. Урала, Лено-Вилуйской впадины, бассейн рр. Колымы и Анадыря, Чукотского п-ва, Камчатки, Зее-Буреинской равнины, Приморья; палеоген Камчатки; олигоцен Казахстана, Зап. Сибири, Приморья, Сахалина; миоцен Ср. Урала, Зап. Сибири, Сихотэ-Алиня, Уссурийского края (Суйфунский бассейн); третичные отложения бассейна р. Зеи. В. мел С. Америки (от Аляски до о-ва Ванкувер и Северной Дакоты), Зап.

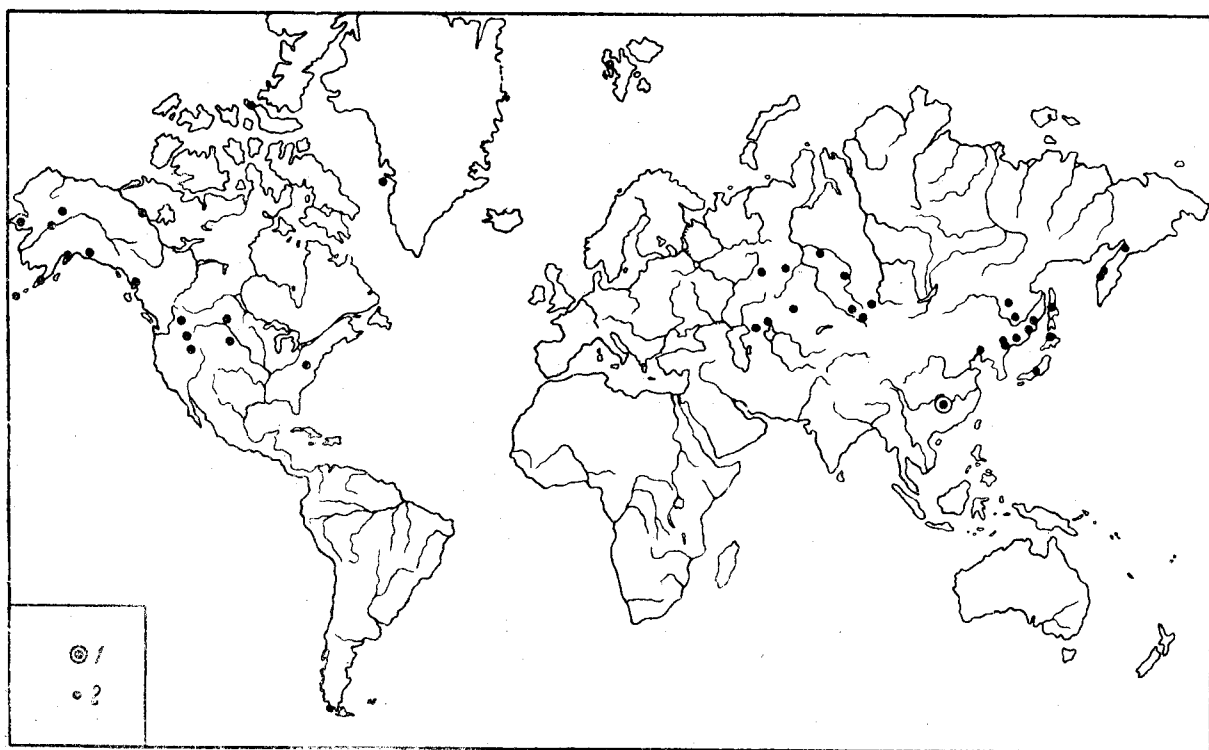


Рис. 163. Карта распространения рода *Metasequoia*: 1 — в настоящее время; 2 — в третичный период

диаметр—23—30 м. В экваториальном положении пора в виде согнутого конического выроста (длина 3,5—4 м). Пыльцевые зерна счень сходны с таковыми *Sequoia* (рис. 161). Женские шишки шаровидные до яйцевидных, в некоторых случаях на тонких укороченных побегах, несущих противопоставленные рубцы от опавших чешуевидных листьев. Чешуи ши-

Гренландии; палеоген Шпицбергена; палеоцен Гренландии; палеоцен — миоцен С. Америки (с юга Аляски до Калифорнии и к востоку от штатов Саскачеван и Северная Дакота); эоцен — олигоцен Сев.-Вост. Китая (Фушунь); нижний плиоцен Японии; неоген Кореи; третичные отложения Земли Элсмира и Зап. Германии (древесина) — рис. 163. Со-

временное распространение: Центральный Китай (провинции Сычуань и Хубэй). В климатических условиях, характеризующихся теплым летом и мягкой относительно сухой зимой. Монотипный род (рис. 163).

Parataxodium Arnold et Lowther, 1955. Тип рода — *Parataxodium wigginsii* Arnold et Lowther, 1955; в мел. Сев. Аляски. Ископаемый род. Известны побеги, листья, шишки. По-видимому, ветколистопадные деревья, подобные *Metasequoia* и *Taxodium* с побегами двух типов — длинными и короткими. Длинные по-

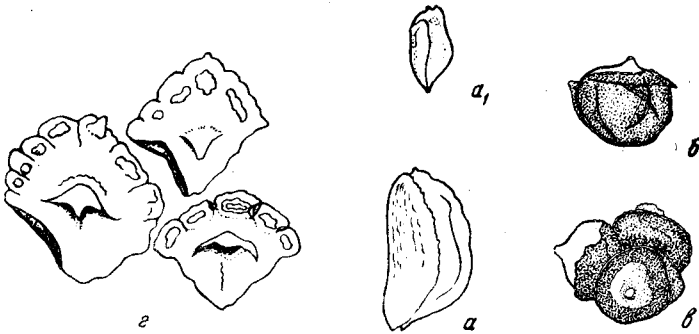


Рис. 164. *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer: *a*—*a*₁—семена, *a*— $\times 3$, олигоцен, Красный Яр на Иртыше (колл. П. И. Дорофеева); *b*—пыльцевое зерно в экваториальном положении; *b*₁—тетрада пыльцевых зерен, $\times 500$; н. олигоцен Ставрополя (колл. палеоботанической лаборатории ВСЕГЕИ); *c*—семенные чешуи шишки, $\times 2,5$, олигоцен Белого Яра на р. Тым в Зап. Сибири (колл. П. И. Дорофеева)

беги несут маленькие веточки в пазухах листьев. Листья продолговато-линейные до ланцетных, с притупленной верхушкой (иногда несущей острие) и суженным в короткий черешок основанием, низбегающим на побег и оставляющим на нем параллельные линии, подобно роду *Taxodium*. Листорасположение очередное или реже супротивное (последнее встречается чаще на боковых побегах). Листья отходят от побега под углом 80° , напоминая род *Metasequoia*; более мелкие листья отходят под меньшим углом. Средняя жилка хорошо заметна. Микростробилы широко-овальные, почти супротивные, в собраниях несколько напоминающих собрания рода *Taxodium*. Женские шишки мелкие (до 13 мм длины), овальные, опадающие, на тонких, голых побегах, равных по длине шишки. Чешуи очередные, сохраняющиеся (табл. XXI, фиг. I). С н. мела. Н. мел бассейна р. Лены, в мел о. Новая Сибирь. В мел Сев. Аляски; палеоген Шпицбергена. Этот вымерший род представляет, по-видимому, промежуточную форму между *Taxodium* и *Metasequoia*.

Триба 2. *Taxodiaceae*. Чешуи шишек уплощенно-щитковидные или плоские и тонкие, с концом кроющей чешуи на дорзальной стороне; свободный конец семенной чешуи широко-округлый с более или менее заметными насечками или бугорчатостью. Листья линейные и плоские, шиловидные или чешуевидные, очередные. Пора пыльцевого зерна имеет вид прямого или согнутого конического выроста.

Taxodium Richard, 1810. Тип рода — *Cupressus disticha* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны побеги, листья, пыльца, шишки, семена. Веткопадные или вечнозеленые деревья до 25—50 м высоты, с прямостоящими или со свисающими ветвями. Побеги тонкие, по-видимому, однолетние, с двурядно в одной плоскости распростертыми листьями (вследствие скручивания их основания), несущие иногда в верхней части более короткие очередные ветви. Листья линейноланцетные или игольчато-шиловидные, чешуевидные (на конечных побегах), сидячие, сжатые у основания, низбегающие на побег, на котором, в связи с этим, видна тонкая продольная штриховатость, идущая от места прикрепления листьев; к верхушке листья постепенно суженные; верхушка острая, средняя жилка хорошо выражена. Листорасположение очередное, листья расположены двурядно, на конечных побегах спирально, отходя от побега в среднем под углом менее 45° . Клетки эпидермы листа четырех- или многоугольные, длина их часто меньше ширины, иногда равна ей, реже в 2—3 раза более ширины; продольные стенки клеток прямые или слабо волнистые. Устьица амфициклические, редко моноциклические, число побочных клеток 4—5 (6—7), побочные клетки могут быть общими для двух устьиц; вечночные клетки могут не полностью окружать устьице, иногда являясь общими для близлежащих устьиц. Устьичная щель ориентирована косо, перпендикулярно, редко параллельно по отношению длины листа. Устьица расположены в двух полосах по бокам средней жилки на обеих или только на нижней поверхности. Микростробилы округлые со спирально прикрепленными чешуями, расположены тесно, в пазухах листьев в метельчатых «соцветиях», на концах однолетних побегов. Пыльцевые зерна однопоровые: диаметр 21—33 м. Пора в виде прямого, небольшого (3,5—4 м) конического выроста. Женские шишки шаровидные или эллипсоидальные, чешуи спи-

ральные, деревянистые, уплощенно-щитковидные, ромбовидные с бугорком посредине, морщинистые или бугорчатые в верхней части (часто бугорчатость очень слабо заметна). Семена 5,9—12,0×3,8—7,6 мм, клиновидные, неправильно трехгранные, угловатые, крылатые по ребрам. Грани тонкоморщинистые, темно-коричневые до бурых, слегка блестящие, с мелкоячеистой поверхностью. Одна грань является местом прикрепления, обычно она уже других, более светло окрашена, с характерным шипиком на шероховатой поверхности (см. табл. XXI, фиг. 2—8; рис. 164). В. мел — ныне. Сеноман — турон Чулымо-Енисейского бассейна; сеноман Лено-Виллюйской впадины; датский ярус Зее-Бурейнской равнины, Приморья (Тахобе), бассейн р. Анадырь, Камчатки, Сахалина, Приморья (Посъет, Новокиевское); в. мел о-ва Новая Сибирь; миоцен Зап. Грузии, Башкирской АССР, Камчатки; сармат Ростовской области (р. Крынка); неоген Закарпатской области; мзотис Абхазии; третичные отложения Белоруссии, Зап. Сибири. Н. и в. мел С. Америки; палеоген Шпицбергена; палеоген — плиоцен Сев. Америки; палеоцен — эоцен Гренландии; эоцен — плиоцен Зап. Европы; эоцен Земли Гринелла, Аляски; олигоцен Сев.-Вост. Китая. По пыльце: в. альб — сеноман вост. склона Ср. Урала; олигоцен Воронежской области, Южн. Приморья, Крыма, Павлодарского Прииртышья, Сев. Приаралья; в. эоцен — н. олигоцен Павлодарского Прииртышья; олигоцен Сев. и Ср. Урала, хадум Сев. Кавказа; олигоцен Н. Приобья; майкоп Н. Дона, Сев. Кавказа; миоцен Н. Приобья(?), н. миоцен Тургайской впадины; сармат Н. Днепра, Н. Дона; неоген Н. Приобья; киммерий Зап. Закавказья. По пыльце: плиоцен Японии. Современное распространение: Мексика и Юго-Вост. Соединенные Штаты. Три вида.

Glyptostrobus Endlicher, 1847. Тип рода — *Thuja pensilis* Staunton, 1798; современный. В ископаемом состоянии известны побеги, листья, стробилы, семена, пыльца. Небольшое дерево или кустарник до 4,5 м выс. с опадающими однолетними побегами и листьями. Листья очередные, на бесплодных побегах линейные или линейно-шилоvidные с острой верхушкой и широким (не суженным) основанием, низбегающим на побег, довольно густо расположенные на конечных однолетних опадающих побегах или одиночные на многолетних ветвях, отстоящие; на многолетних стерильных ветвях чешуевидные, с островато-туповатой верхушкой и низбегающим на побег основанием, на плодущих побе-

гах эти листья несколько шире, чем на стерильных ветвях. Клетки эпидермы листа четырех- или реже многоугольные с длиной меньшей, равной или значительно превышающей ширину, с прямыми или слабо извилистыми продольными стенками. Устьица амфициклические; число побочных клеток (4)—5—6(7); устьичная щель ориентирована косо или параллельно, реже перпендикулярно

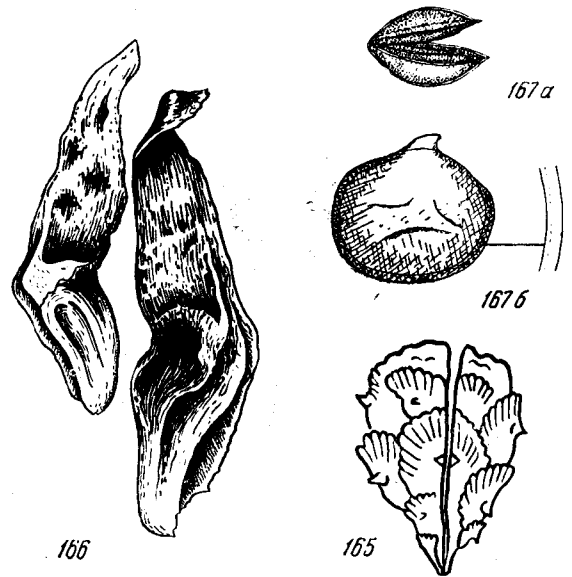


Рис. 165. *Glyptostrobus europaeus* (A. Вг.) Неег — женская шишка; олигоцен, с. Екатеринбургское близ г. Тары (колл. П. И. Дорофеева)
Рис. 166. *Glyptostrobus europaeus* (Bronn) Неег — семена, ×3,5. Олигоцен, село Красный Яр на Иртыше (колл. П. И. Дорофеева)
Рис. 167. Пыльцевые зерна: а — *Glyptostrobus* sp., ×500, миоцен, Прибалтика (колл. ВСЕГЕИ); б — *Glyptostrobus pensilis* (Staunton) С. Koch., современный (Ф. Ш. Ван, Н. Ф. Цянь и К. Д. Чжан, 1954)

длине листа. Устьица расположены на обеих поверхностях неправильными зигзагообразными рядами, собранными в полосы с двух сторон жилки. Мужские стробилы эллиптические или шаровидные, расположены на боковых веточках с чешуевидными листьями. Пыльцевые зерна однопоровые; экваториальная ось 38,4—40 м. Пора в виде очень небольшого выроста, который на ископаемых пыльцевых зернах обычно не виден. Пыльцевые зерна чаще разорванные, отдельные доли вытянутые, на концах заостренные. Экзина зернистая. Женские шишки обратнойцевидные, эллиптические или шаровидные, покрытые полукруглыми чешуями, с более или менее заметными насечками по краю и с боль-

шим шипом в середине, расположены на боковых веточках с чешуевидными листьями. Семена $4-8 \times 2,3-4,9$ мм, фасолевидно согнутые, килеватые по бокам в плоскости симметрии, с деревянистым крылом, отходящим в сторону от семени под значительным углом (табл. XXI, фиг. 9—10; рис. 165—167).



Рис. 168. *Cryptomeria* sp. — пыльцевое зерно в экваториальном положении, $\times 500$. Н. олигоцен, Ставрополье (колл. палеоботанической лаборатории ВСЕГЕИ)

С н. мела. Альб—сеноман Дальнего Востока; сеноман—турон Казахстана, Вост. склона Урала, Чулымо-Енисейского бассейна; датский

Востока, Камчатки, Сахалина; миоцен Зап. Грузии, Приморья (Суйфунский бассейн), Сихотэ-Алиня; неоген Закарпатской области, Закавказья; плиоцен Абхазии; третичные отложения Зап. склона Урала, Зап. Сибири, Приморья. Н. мел С. Америки; достоверно известен с в. мела Аляски; палеоцен—плиоцен С. Америки; эоцен Гренландии; эоцен—плиоцен Зап. Европы; эоцен—олигоцен Сев.-Вост. Китая (Фушунь); третичные отложения Кореи и Японии. По пыльце: олигоцен Воронежской области, Сев. и Ср. Урала; миоцен (сармат) Н. Днепра; киммерий Зап. Закавказья. Современное распространение: Юго-Восточный Китай. Монотипный род. По наблюдениям китайских ботаников и А. Л. Тахтаджана, наличие бесспорных дикорастущих деревьев *Glyptostrobus* сомнительно, здесь этот вид сохранился, по-видимому, только в культуре.

Glyptostroboxylon Conwentz, 1884. Тип рода — *Glyptostroboxylon goeppertii*

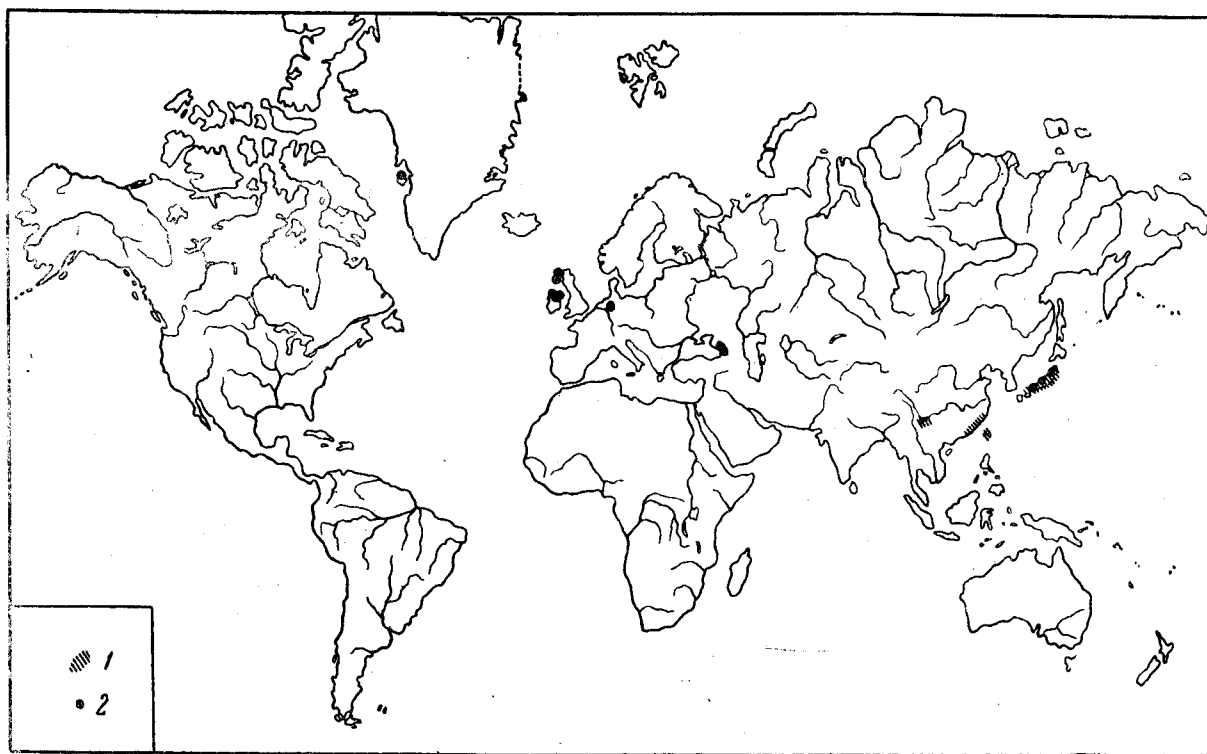


Рис. 169. Карта распространения рода *Cryptomeria*: 1 — в настоящее время; 2 — в третичный период

ярус Зее-Буреинской равнины, бассейна р. Анадырь, Чукотского п-ова Камчатки; в. мел о-ва Новая Сибирь; палеоген Прибалтики, Украины, Курской области, Закавказья, Дальнего

Conwentz, 1884; н. олигоцен Аргентины. Органород, установленный по древесине. Древесина состоит из трахеид, клеток лучей и клеток древесной паренхимы; лучевые трахеиды,

смоляные ходы и смоловместилища отсутствуют. Трахеиды с округлыми окаймленными порами, в однорядном или двурядном расположении, спиральные утолщения отсутствуют, поры на полях перекреста в ранней древесине более или менее крупные, немногочисленные, с плохо выраженным окаймлением («глипто-стробойдные»). Горизонтальные и поперечные стенки клеток лучей преимущественно гладкие. Древесинная паренхима с гладкими или узелковыми поперечными стенками. «Глипто-стробойдные» поры и отсутствие смоляных ходов и смоловместилищ являются единственными признаками, отличающими этот «род» от *Taxodioxyton*. Однако этот тип поровости полей перекреста может быть встречен у некоторых ногоплодников, что надлежит иметь в виду при пользовании этим наименованием (табл. XXIII, фиг. 4—6). С олигоцена. Олигоцен—миоцен Южн. Урала (оз. Смолино), нерасчлененный палеоген—неоген Украины (под названием *Cupressinoxylon mercklini* Schmalhausен). Вне СССР: третичные отложения Европы, Восточной Азии.

Триба 3. *Cunninghamieae*. Чешуи шишек черепитчато-налегающие друг на друга. Листья линейноланцетные, игловиднолинейные или чешуевидные, очередные. Пора пыльцевого зерна имеет вид прямого или согнутого конического выроста. Роды *Cryptomeria*, *Taiwania*, *Athrotaxis* и *Cunninghamia*.

Cryptomeria D. Don, 1841. Тип рода—*Cupressus japonica* L. 1781; современный. В ископаемом состоянии известны веточки с листьями, стробилы, пыльца. Деревья с пирамидальной кроной до 45 м высоты. Листья очередные, сжаты с боков (килевидные), шиловидные или саблевидные, верхушка туповатая, основание расширенное, избегающее на побег. Клетки эпидермы четырех или многоугольные, длина их в 2—3 и более раз превышает ширину; поперечные стенки косо или перпендикулярно направлены по отношению длины листа, продольные стенки прямые; стенки клеток мелкопористые. Устьица ± амфициклические, число побочных клеток 4—5 (6); устьичная щель ориентирована чаще всего под углом по отношению длины листа, редко параллельно или перпендикулярно. Мегастробилы шаровидные или яйцевидно-шаровидные, около 2 см в диаметре; семенные чешуи неясно зубчатые, превосходят по длине кроющие ланцетнозаостренные чешуи (по-видимому, деревянистые), отогнутые назад свободной заостренной верхушкой. Пыльцевые зерна однопоровые; диаметр 20—33 м. Пора в виде конического согнутого выроста

(4—6,6 м). Пыльцевые зерна сходны с пыльцевыми зернами *Sequoia* и *Metasequoia*, но отличаются более крупным поровым выростом (табл. XXII, фиг. 1—2; рис. 168). С эоцена. Мэотис Зап. Грузии; плиоцен Абхазии (бассейн р. Дуаб); эоцен Зап. Европы; миоцен Гренландии; плиоцен—плейстоцен Японии. По пыльце: в. мел Виллюйской впадины; олигоцен



Рис. 170. *Taiwania schaeferi* Schloemer-Jäger: а — побег с шишками; б — эпидерма листа (Schloemer-Jäger, 1958)

Дальнего Востока; майкоп Н. Дона; киммерий Зап. Закавказья. Современное распространение; Япония, Юго-Вост. Китай на высоте до 2000 м над уровнем моря, в областях с мягкой равномерной температурой и обильными дождями. Монотипный род (рис. 169).

Taiwania Hayata, 1906. Тип рода—*Taiwania cryptomerioides* Hayata, 1906; современный. В ископаемом состоянии известны побеги, листья, стробилы. Деревья до 60—70 м высоты с распростертыми, густооблиственными ветвями, образующими узкоконусовидную или цилиндрическую крону. Листья полиморфные. На молодых растениях и на нижних ветвях старых деревьев игловидно-

линейные, серповидные, изогнутые или прямостоячие, билатерально сжатые, на нижней и верхней поверхности килеватые, с заостренной верхушкой и избегающим на побег основанием, в поперечном сечении ромбические. Листья на верхних побегах чешуевидные, неправильно ромбической формы с треугольно-притупленной или заостренной верхушкой и ровным или расширенным основанием, избегающим на побег. Листорасположение очеред-

ноконические с слегка остроконечной верхушкой и тонким краем (табл. XXI, фиг. 11; табл. XXII, фиг. 3—7; рис. 170, 171). С эоцена. Эоцен Юго-Западной Украины. Палеоген Шпицбергена; плиоцен Японии. Современное распространение: континентальный Китай (провинции Юннань, Хубей), о-в Тайвань и Сев. Бирма на высоте от 900 до 2600 м над уровнем моря в листопадных и вечнозеленых широколиственных лесах. Два вида.

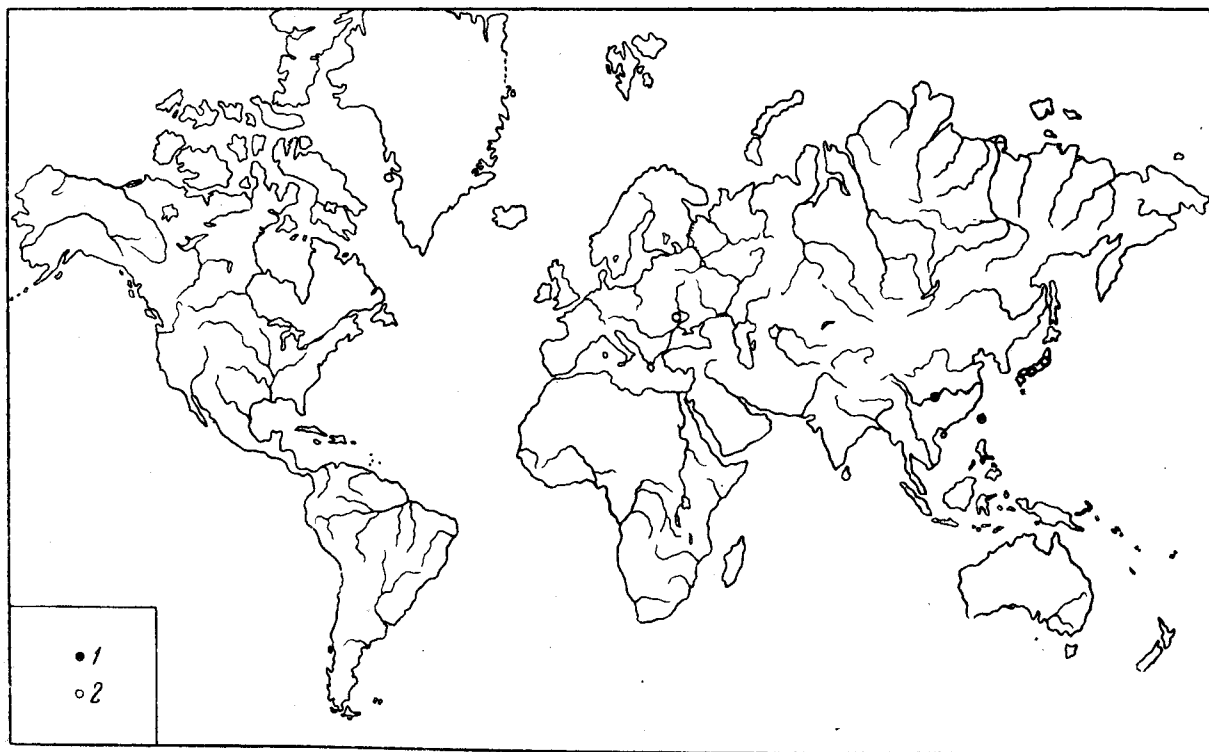


Рис. 171. Карта распространения рода *Taiwania*
1 — в настоящее время (Li, 1953); 2 — в третичное время

ное. Клетки эпидермы листа четырех- или многоугольные, с длиной, превышающей ширину, реже меньше нее, или клетки изодиаметричные. Устьица амфициклические, число побочных клеток 4—6(7); побочные клетки полностью окружают устьице. Устьица расположены на верхней и нижней поверхности листа в двух полосах, идущих от основания до верхушки листа, по бокам средней жилки; устьичная щель ориентирована перпендикулярно или косо, реже параллельно длине листа. Женские шишки эллиптические или яйцевидные с многочисленными плоскими, кожистыми, налегающими друг на друга чешуями, едва расходящимися ко времени созревания. Чешуи обратносердцевидные или обрат-

Taiwanioxylon Chudajberdyev, 1958. Тип рода — *Taxodioxylon kracheninnikovii* Jaromolenko, 1934. Органород, установленный по древесине. Оligоцен—миоцен Южн. Урала (оз. Смолино). Годичные кольца выражены отчетливо. Древесина состоит из трахеид, лучевой и тяжевой паренхимы. Смоляные ходы и лучевые трахеиды отсутствуют. Поровость трахеид одно-двурядная в ранней древесине и только однорядная в поздней. Поры округлые, иногда линзовидные, включенные, но могут и пересекать окаймление. Лучи однорядные от 1 до 14 слоев клеток в высоту (обычно 2—4). Поры на полях перекреста купрессоидные, но иногда несколько напоминают таксодиоидные (только в ранней

древесине). Число пор 1—5(6) на каждом поле перекреста. Горизонтальные и тангентальные стенки лучей гладкие. Древесинная паренхима обильная, поперечные стенки ее клеток гладкие (табл. XXII, фиг. 8—10). Олигоцен—миоцен Южн. Урала (оз. Смолино).

Cunninghamia R. Brown, 1826. Тип рода — *Pinus lanceolata* Lambert, 1803; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные побеги, отдельные листья, шишки, отдельные чешуи, пыльца. Деревья с вальковатыми ветвями. Листья кожистые, слегка отклоняющиеся, линейноланцетные, к верхушке постепенно заостренные, с длинно-низбегающим основанием и мелкопильчатым или тонкозубчатым краем. Листорасположение густое, спиральное. Листья амфистомные. Клетки эпидермы четырех- или многоугольные с длиной в 2—3 раза превышающей ширину и мелковолнистыми или прямыми стенками. Устьица амфи- или моноциклические; число побочных клеток 5—7(8). Устьица расположены на верхней и нижней поверхности листа, в двух полосах, число рядов может доходить до 10; устьичная щель ориентирована параллельно, реже перпендикулярно длине листа. Пыльцевые зерна однопоровые; диаметр 33—43 м; пора простая; экзина более тонкая, чем у пыльцевых зерен других родов. Внешний слой экзины в виде вуалевидного тонкого периспория окружает пыльцевое зерно, либо отсутствует (рис. 172). Женские шишки яйцевидные или шаровидные, до 3,5 см длиной, с чешуями спирально расположенными, черепитчато налегающими друг на друга; чешуя кожистая, на верхушке оттянуто-заостренная (табл. XXIII, фиг. 1—3). С олигоцена. Палеоген Прибалтики. Олигоцен Австрии; миоцен Польши (Силезия), Венгрии; плиоцен Японии. По пыльце: олигоцен Дальнего Востока; майкоп Н. Дона. Современное распространение: Южн. и Центр. Китай и о-в Тайвань на высоте до 2000 м над уровнем моря в условиях умеренно теплого и влажного климата. Три вида.

Taxodioxydon Hartig, 1848. Тип рода — *Taxodioxydon goeppertii* Hartig, 1848; третичные отложения Германии. Древесина состоит из трахеид, клеток лучей и клеток древесинной паренхимы; лучевые трахеиды, как правило, отсутствуют, иногда встречаются патологические смоляные ходы или смоловместилища. Трахеиды с округлыми окаймленными порами в однорядном или двурядном расположении, спиральные утолщения отсутствуют; поры на полях перекреста в поздней древесине в основном щелевидные,

в ранней древесине таксодиоидные или переходные между таксодиоидными и купрессоидными. Стенки клеток лучей преимущественно гладкие. Древесинная паренхима с гладкими или узелковыми поперечными стенками. Около 30 видов. Большинство видов (17) относится к третичным отложениям. Большинство видов рода *Taxodioxydon* действительно показывает связи с современным семейством таксодиевых, но для некоторых из них вполне вероятны также и связи с кипарисовыми



Рис. 172. *Cunninghamia* sp. — пыльцевое зерно, вид с полюса, $\times 500$. Н. олигоцен, Ставрополье (колл. ВСЕГЕИ)

(табл. XXIII, фиг. 7—9; табл. XXIV, фиг. 1—2). С мела. Олигоцен—миоцен Южн. Урала (оз. Смолино), нерасчлененные третичные отложения Саратовской, Рязанской, Курской областей, Камчатки, Сев. Осетинской АССР, Украины. Вне СССР: меловые и третичные отложения Европы, нерасчлененные третичные отложения Вост. Азии, С. Америки, Арктики.

Sphenolepidium Heer, 1881. Тип рода — *Thuites kurrianus* Dupker, 1846; н. мел Германии (Rehburg). В ископаемом состоянии известны стерильные побеги и женские шишки. Побеги тонкие, изящные, редко ветвящиеся, спирально располагались на ветви предпоследнего порядка. Листья мелкие (до 5 мм длиной), чешуевидные, удлинённо-ромбовидальные или треугольные, у верхушки приостренные, в основании низбегающие, сидячие, косо направленные вперед и отстоящие, реже почти прижатые к оси, прямые или шиловидно изогнутые, густо и черепитчато спирально расположенные, с килем на спинной, выпуклой стороне. На старых ветках листья более длинные, более широко-расставленные, почти щитковидные. На концах коротких боковых веточек по одиночке или группами располагались мелкие, овальные или шаровидные женские шишки; семенные чешуи короткие и толстые с поперечно удлиненными углублениями возле верхнего края на внутренней стороне. Природа шишек остается неясной. По общему характеру строения и расположения шишек остатки *Sphenolepidium*

сближают с представителями *Sequoia* и *Athrotaxis* и предположительно включаются в сем. *Taxodiaceae* (табл. XXIV, фиг. 3; рис. 173). С юры. Ср. юра Китайской Джунгарии; в юра Каратау Южн. Казахстана, в юра—мел Воронежской области, н. мел (никан) Южного Приморья (Сучанский угольный басс.). Юра

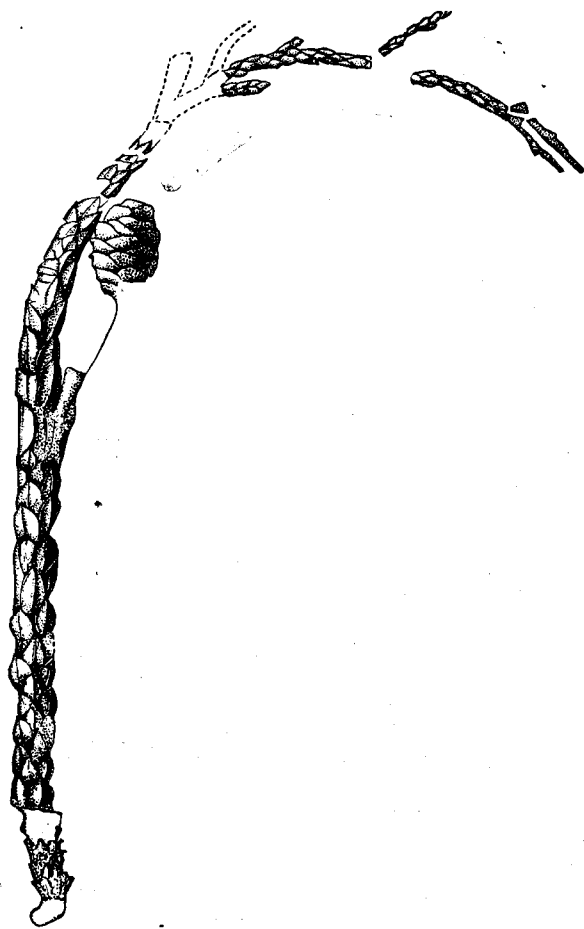


Рис. 173. *Sphenolepidium kurrianum* (Dunk.)
Неег — побег с женской шишкой, $\times 2$. Вельд,
Сев.-Зап. Германия (Seward, 1895)

США — Орегона, Португалии, в юра Земли Грэйама; н. мел С. Америки (Техас), Зап. Гренландии, Англии, Бельгии, Франции, Португалии, Сев.-Зап. Германии, Сев.-Вост. Китая, Японии и Австралии.

Вне СССР: *Sequoiadendron* Buchholz, *Athrotaxis* D. Don, *Athrotaxites* Unger, *Sewardiodendron* Florin, *Farnalea* Bose, а также сближаемые с этим семейством *Sequoiites* Brongniart, *Athrotaxopsis* Fontaine, *Cunninghamiostrobos* Stopes et Fujii.

СЕМЕЙСТВО CUPRESSACEAE NEGER, 1907 *

Вечнозеленые деревья или кустарники. Листья супротивные или в мутовках по три, у большинства мелкие, чешуевидные, коротко-игловидные, нередко диморфные. Клетки эпидермы листьев четырех- или многоугольные с прямыми или слабо извилистыми продольными жилками. Устьица моноциклические или не полностью амфициклические, с побочными клетками, несущими сосочек или имеющими сильно утолщенные стенки. Микростробилы мелкие, расположены одиночно на верхушках коротких побегов или реже пазушные. Микроспорофиллы расположены супротивно (декуссатно) или в мутовках по три. Пыльцевые зерна без пор и без борозд или однопорные, округлые. Экзина тонкая, двухслойная, гладкая или мелкозернистая. У пыльцевого зерна *Libocedrus* экзина толстая. Пыльцевые зерна почти всегда смяты в многочисленные мелкие и крупные складки, часто растрескиваются на полуокруглые или узкие заостренные половинки. Женские шишки состоят из простых деревянистых чешуй, представляющих результат полного срастания семенной чешуи с кроющей, чешуй несколько пар или мутовок (в сильно редуцированной шишке современного рода *Juniperus* число чешуй сведено иногда к одной). Чешуи деревянистые или сочные (у рода *Juniperus*) могут более или менее срастаться между собой. Семена без крыльев или с интегументарными крыльями. 16 родов и около 140 видов, широко распространенных по земному шару. Имеет много представителей как в Северном, так и в Южном полушариях.

Ископаемые остатки кипарисовых указываются с верхнего триаса, достоверно известны с ср. юры. Широкого развития достигают в меловом периоде в странах с более засушливым и жарким климатом. Обильны в третичном периоде. По пыльце известны с н. юры.

Триба I. Cupresseae. Зрелые мегастробилы деревянистые; чешуи шишек щитовидные, прилегающие друг к другу, при созревании отодвигающиеся друг от друга; конец кроющей чешуи находится в центре щитка. Побеги округлые, четырехгранные или плоские. Роды *Cupressus*, *Chamaecyparis* и *Fokienia*.

Cupressus L., 1753. Тип рода — *Cupressus sempervirens* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны облиствен-

* Составила И. Н. Свешникова с участием А. И. Туртановой-Кетовой (роды *Cupressinocladus*, *Frenelopsis*, *Cyparissidium*, *Widdringtonites*), И. А. Шилкиной и А. А. Яценко-Хмелевским (описавших древесины).

ные побеги, микростробилы и женские шишки. Побеги горизонтальные или стоячие, моноподиально ветвящиеся, простирающиеся в различных плоскостях, реже в одной плоскости, причем, конечные побеги округлые или четырехгранные, реже плоские. Листья у молодых растений линейные, заостренные, горизонтально или косо отстоящие от побега; у более старых растений на молодых ветвях листья мелкие, чешуевидные, прижатые, налегающие друг на друга, с коротконизбегающим основанием, выпуклые на спинной стороне и здесь со смоляной железкой; все одинаковые или на плоских ветвях верхние и нижние листья отличаются от боковых; на более старых побегах листья больших размеров с удлиненным основанием и нередко немного отстоящие. Микростробилы одиночные, конечные на боковых побегах, мелкие, удлиненно-яйцевидные или цилиндрические, чешуи попарно-супротивные. Женские шишки одиночные, конечные на боковых побегах; шаровидные или овальные; шишечные чешуи попарно-супротивные, деревянистые, наружу щитовидно расширенные, многогранные, с коротким острием в центре, плотно прилегающие друг к другу, при созревании несколько раздвигающиеся. Семена многочисленные, плоские, более или менее крылатые (рис. 174 и 175). С эоцена. Эоценовые янтари Прибалтики. Мэотис Зап. Грузии, киммерий Меоре Атара. Вне СССР: эоцен Тироля, олигоцен Англии, миоцен Польши, С. Америки; плиоцен Франции, Болгарии, С. Америки; плейстоцен С. Америки. Современное распространение: Средиземье, Гималаи, Китай, Индокитай, Япония, С. Америка. Около 15 видов.

Chamaecyparis Spach., 1842. Тип рода — *Cupressus thuoides* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные побеги, женские шишки и семена. Побеги очередные, стоячие или горизонтальные, более молодые цилиндрические, тупо-четырёхгранные или плоские. Листья моноили диморфные, чешуевидные, с острой, заостренной или тупой верхушкой, цельнокрайние или зазубренные, без или несущие в центре округлую или эллиптическую смоляную железку. Листорасположение накрест супротивное, листья отстоящие или прижатые. Микростробилы на боковых побегах яйцевидно-продолговатые. Мегастробилы на боковых побегах мелкие, шаровидные; шишечные чешуи попарно супротивные, по созревании несколько расходящиеся, но никогда не опадающие, деревянистые, щитовидные, только выпуклые или с острием в центральной части.

Семена плоские, зародыш узкий, крылья кожистые, в количестве двух-трех (табл. XXIV, фиг. 4). С мела. Палеоцен Куйбышевской, Саратовской областей; палеоген Туркмении. Вне СССР: мел Чехословакии, палеоген Шпицбергена; эоцен Бельгии; олигоцен Франции, Италии; миоцен С. Америки, Италии, Польши, Гренландии, Земли Гринелла; плио-

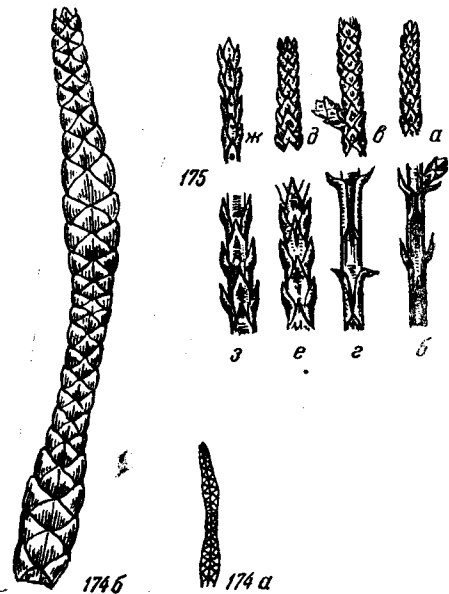


Рис. 174. *Cupressus sempervirens* L. v. *succinea* G. & M. — побег, б — тоже, увеличено. Эоцен, янтари Прибалтики (Goepfert und Menge, 1883)

Рис. 175. Побеги различного возраста *Cupressus* (совр.): а, б — *C. goveniana* Gord.; в, з — *C. sempervirens* L.; д, е — *C. lindleyi* Klotzsch.; ж, з — *C. benthamii* Endl. (Schenk, 1890)

цен С. Америки, Польши, Японии, Китая; плейстоцен С. Америки, Аляски. Современное распространение: вдоль Тихоокеанского и Атлантического побережий С. Америки, в Японии, на о-ве Тайвань, на высоте от 600 до 2800 м над уровнем моря. Шесть видов.

Chamaecyparioxylon Chudajberdyev 1958. Тип рода — *Cupressinoxylon polonicum* Kräusel, 1949; неоген Польши. Органород, установленный по древесине. Годичные слои узкие, выражены отчетливо. Переход от ранней древесины к поздней — постепенный. Древесина состоит из трахеид, тяжелой и лучевой паренхимы. Лучевые трахеиды и смоляные ходы отсутствуют. Трахеиды тонкостенные; поровость радиальных стенок трахеид однорядная, обильная на концах трахеид и редкая в средней части. Поры

округлые с округлым отверстием на трахеидах ранней древесины и чечевицеобразным — в поздней. Тангентальные стенки несут мелкие, окаймленные поры в беспорядочном расположении. Сердцевинные лучи однорядные, многочисленны, высотой 1—8 (обычно 2—3) слоев клеток в высоту. Поры полей перекреста купрессоидные, с округлыми и яйцевидными внутренними отверстиями, расположенными горизонтально. Число пор в ранней

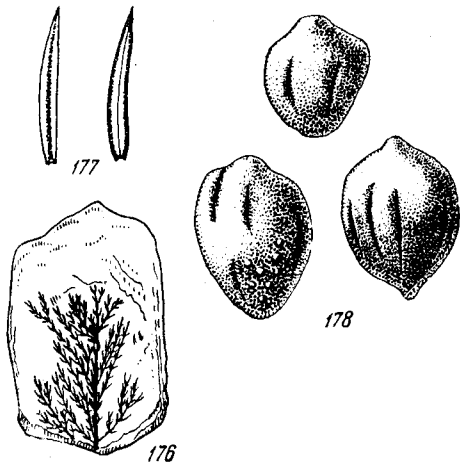


Рис. 176. *Juniperus macilentata* Heeg: а — разветвленный побег; б — боковая веточка, увеличенная. Палеоген, Гренландия (Heeg, 1882)

Рис. 177. *Juniperus oxycedrus* L. — листья $\times 2$. Плиоцен, София (Stefanoff and Jordanoff, 1935)

Рис. 178. *Juniperus sabina* L. — семена, $\times 10$. Четвертичные отложения (миндельрисс), Воронежская область (колл. П. И. Дорофеева)

древесине 2—3(4) в двух горизонтальных рядах на полях перекреста краевых клеток и по 1—2 в одном горизонтальном ряду — в средних клетках. Горизонтальные и поперечные стенки лучевых клеток гладкие. Древесинная паренхима диффузная, скудная, обычно заполнена смолистым содержимым. Поперечные стенки клеток паренхимы узелковые, причем узлы разной степени выраженности (табл. XXIV, фиг. 5—8). Олигоцен—миоцен Южн. Урала (оз. Смолино).

Триба 2. Junipereae. Зрелые мегастробилы более или менее мясистые, образованные клапанообразно прилегающими друг к другу и сросшимися между собой щитовидными чешуями; конец кроющей чешуи находится в центре щитка. Побеги цилиндрические или тупочетырехгранные. Род *Juniperus*.

Juniperus L., 1753. Тип рода — *Juniperus communis* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные побеги, листья, женские шишки, семена. Побеги цилиндрические или тупочетырехгранные. Листья в мутовках по три, игловидные, отстоящие, линейноланцетные, часто с низбегающим основанием или мелкие чешуевидные, полуохватывающие побег, прижатые к побегу, попарно супротивные или реже в трехчленных мутовках; у молодых растений линейные, с заостренной верхушкой. Микростробилы одиночные или по несколько на побегах, состоят из чешуй попарно супротивных или в мутовках по три. Женские шишки шаровидные или несколько удлиненные, не раскрывающиеся; чешуи щитовидные, более или менее мясистые, плотно прилегающие друг к другу и сросшиеся между собой. Семена большей частью широкояйцевидные, слегка бороздчатые, в основании с бугорками, толстостенные, деревянистые, с шероховатой поверхностью (рис. 176—178). С н. мела. Эоцен Прибалтики (янтари); плиоцен Воронежской области, Абхазии; плейстоцен Азербайджана (Бинагады); постплиоцен Ростовской области. Вне СССР: н. мел С. Америки; в. мел Гренландии; палеоген Шпицбергена; палеоген—неоген С. Америки, Гренландии, Зап. Европы; плейстоцен С. Америки. Современное распространение: Северное полушарие от Арктики по всему умеренному поясу; многие в горах тропического пояса (Центральная Америка, Вест-Индия, Восточная Африка). Большинство видов рода имеет небольшие ареалы, только немногие, как например *J. communis* L., имеют весьма обширные ареалы. Около 70 видов.

Juniperoxylon Houlbert, 1910. Тип рода — *Juniperoxylon turonense* Houlbert, 1910; ср. эоцен Франции. Органород, установленный по древесине. Древесина состоит из трахеид, клеток лучей и клеток древесинной паренхимы; лучевые трахеиды, смоляные ходы и смолеместилища отсутствуют (даже в раневой древесине). Трахеиды с округлыми окаймленными порами в однорядном или двурядном расположении, спиральные утолщения отсутствуют; поры на полях перекреста в размерах и выраженности окаймления. Горизонтальные и поперечные стенки лучей по преимуществу сильно пористые. Древесинная паренхима, как правило, обильная, с гладкими или с узелковыми поперечными стенками. Основным признаком для данного рода является обильная поровость тангентальных и по-

перечных стенок лучей, которая у современных можжевельников несколько отличается от поровости аналогичных стенок лучей у пихтовых, так как несколько напоминает «узловую» поровость (почему и называется иногда «юнипероидной» поровостью стенок лучей) (см. рис. 188). С в. мела. Датский ярус Новосибирских островов, сенон — датский ярус р. Дубчес (приток Енисея). Вне СССР: мел Европы, миоцен Польши, третичные нерасчлененные отложения Европы и Восточной Азии.

Триба 3. *Thujopsidae*. Зрелые мегастробилы деревянистые. Чешуи шишек плоские, черепитчато налегающие друг на друга, при созревании отгибающиеся; конец кроющей чешуи находится на дорзальной стороне чешуи шишки. Побеги плоские, редко почти четырехгранные. Роды *Libocedrus*, *Biota*, *Microbiota*, *Thuja* и *Thujopsis*.

Libocedrus Endlicher, 1847. Тип рода — *Libocedrus decurrens* Thoreau, 1854; современный. В ископаемом состоянии известны обильные побеги, пыльца, семена. Однодомные крупные деревья до 50 м высоты, иногда приземистые кустарники с плоскими или почти четырехгранными горизонтально расположенными побегами. Листья чешуевидные, попарно супротивные, однородные — в этом случае короткие, цилиндрические с тупой верхушкой и выпуклой спинной стороной или неодинаковые — два боково-клевидные, с низбегающим основанием, остальные острые, плоские, прижатые к побегу.

Клетки эпидермы четырех- или многоугольные, изодиаметрические или с длиной меньшей или несколько большей ширины, продольные стенки прямые или слабо извилистые. Устьица моноциклические, число побочных клеток 4—6 с мощными кутикулярными утолщениями на границе с замыкающими клетками. Устьичная щель ориентирована параллельно, реже косо или перпендикулярно длине листа. Микростробилы четырехгранные, почти цилиндрические. Пыльцевые зерна однопоровые, диаметр 34—36 м, округлые, часто смятые. Экзина двухслойная; эктэкина очень тонкая и нежная, прозрачная, собранная неравномерными складками, обуславливающими неровный контур пыльцевого зерна; эндэкина более плотная, бесструктурная. Пора образована эктэкиной и внешним слоем эндэкины, диаметр поры 3—4 м. Сквозь пору выступает конусообразный вырост прямой и короткий (1,5—2,5 м), облеченный мембраной (образованной внутренним слоем экзины?). Цвет пыльцевого зерна светло-бурый (рис. 179). Женские шиш-

ки яйцевидные или продолговато-яйцевидные, с 2—3 парами кожистых, деревянистых накрест супротивных чешуй. Семена с двумя неравномерными крыльями, из которых большее по длине равно чешуе, меньшее развито или редуцировано в узкий кожистый край (табл. XXV, фиг. 1—2). С в. мела. В. мел Зее-Буринской равнины; эоцен Прибалтики (янтари), мэотис Абхазии; миоцен — плиоцен Зап. Грузии, плиоцен Абхазии. Вне СССР: палеоген Шпицбергена; палеоцен Гренландии; олигоцен — плиоцен Зап. Европы, С. Америки; третичные отложения Индокитая. Современное распространение: в умеренно теплом, субтропическом и тропическом климате обоих

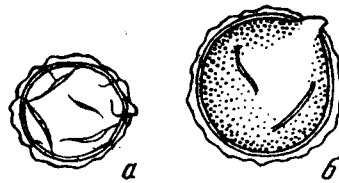


Рис. 179. *Libocedrus* sp.: а — б — пыльцевые зерна, $\times 400$. В. олигоцен, Воронежская область

полушарий, охватывая Юго-Западный Китай, о-в Тайвань, Молуккские острова, Новую Гвинею, Новую Зеландию, Новую Каледонию, Северо-Западную Америку, Чили и Патагонию. Около 11 видов.

Libocedroxylon Chudajberdyev, 1958. Тип рода — *Libocedroxylon austrocedroides* Chudajb., 1958; олигоцен — миоцен Южн. Урала (оз. Смолино). Органород, установленный по древесине. Годичные слои выражены отчетливо. Древесина состоит из трахеид лучевой и тяжелой паренхимы. Нормальные смоляные ходы и лучевые трахеиды отсутствуют. Трахеиды в поперечном сечении четырех- или пятиугольные. Поровость трахеид однорядная, очень редко двурядная, в последнем случае поры супротивные. Поры окаймленные, округлые, с округлыми включенными отверстиями. Лучи однорядные или иногда частично двурядные. От 1 до 40 (обычно 2—10) слоев клеток в высоту. Горизонтальные и тангентальные стенки клеток лучей обычно гладкие, но первые иногда могут иметь первичные поровые поля. Поры на полях перекреста купрессоидные и таксодиоидные, в количестве 1—6, но обычно по 3—4, поры в двух горизонтальных рядах. Древесинная паренхима обильная, поперечные стенки имеют один-два слабо выраженных узла. Тангентальные стенки парен-

химы несут полуокаймленные поры, подобные таковым на полях перекреста (табл. XXV, фиг. 3—5). Оligоцен—миоцен Южн. Урала (оз. Смолино).

Thuja L., 1753. Тип рода — *Thuja occidentalis* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны побеги, стробилы, семена. Однодомное дерево или кустарник. Побеги очередные, более или менее плоские. Листья чешуевидные, супротивно-накрестлежащие, диморфные — боковые лодковидные, с острой

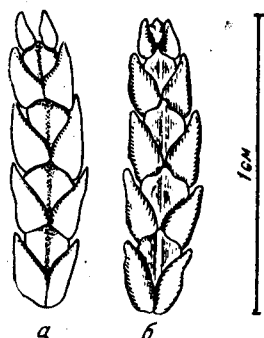


Рис. 180. *Thuja* cf. *occidentalis* L.: а — отпечаток; б — реставрация веточки. Плиоцен, Зап. Грузия (Колаковский, 1951)

внутри изогнутой верхушкой и вогнутыми боковыми краями; фациально-плоские, в верхней части с ромбической железкой; у юношеских форм листья игловидные. Клетки эпидермы листьев четырехугольные с длиной в 2—8(9) раз превышающей ширину, продольные стенки прямые или слегка извилистые. Устьица моно- или не полностью амфициклические, число побочных клеток четыре-шесть, побочные клетки сильно кутинизированы. Микростробилы на коротких побегах, в пазухах листьев, почти сидячие, округлые, из четырех-восьми супротивных щитовидных чешуй. Женские шишки конечные, на боковых побегах, яйцевидные или продолговато-овальные из трех-шести пар чешуй; чешуи попарно накрестрасположенные, кожисто-деревянистые, щитовидные, на верхушке по краю несколько назад отогнутые, черепитчато-налегающие, по созреванию шишки несколько раздвигающиеся. Семена продолговатые, плоские, большей частью, с двумя узкими крыльями (табл. XXV, фиг. 6; рис. 180). С н. мела. Сенон бассейна р. Колымы; датский ярус Приморья (Тахобе); в. мел Сахалина; эоцен Прибалтики (янтары); киммерий Абхазии; мэо-

тис Зап. Грузии; плиоцен Абхазии. Вне СССР: н. и в. мел С. Америки; палеоцен—плиоцен С. Америки; палеоцен Гренландии, Земли Гринелла; палеоген Шпицбергена; олигоцен Германии (Веймар); миоцен Италии; плиоцен Германии, Болгарии, Японии; палеоген, в. плиоцен или н. плейстоцен Японии; плейстоцен С. Америки. Современное распространение: в горах Кореи, Японии (о-в Хонсю), Южного Китая (пров. Сычуань) и С. Америки. Пять видов.

Thuites Sternberg, 1825. Тип рода — *Thuites alienus* Sternb., 1825; мел Чехословакии. Очень сильно напоминает по строению стерильных побегов и шишек *Thuja* и, несомненно, должен относиться к этому роду. К сожалению, это название широко употребляется для стерильных побегов, сходных не только с *Thuja*, но также с *Cupressus* и другими родами этого семейства.

Cupressinocladus Seward, 1919. Тип рода — *Thuites salicornoides* Unger, 1847; эоцен Югославии. Формальный род, объединяющий представителей кипарисовых типа *Thuja*, остатки которых встречаются только в виде стерильных вегетативных побегов, характеризующихся наличием уплощенной оси с густыми повторно и поочередно, двурядно расположенными в одной плоскости ответвлениями. Листья чешуевидные, черепитчато расположенные, на самых молодых веточках перекрестнопарные с тенденцией к спиральному расположению листьев — на более старых участках побега. Листья слабо мясистые, вдоль спинной стороны имеется киль; они овальноланцетные, сбегающие, с сидячими основаниями и отстающими от оси притупленными или приостренными слегка верхушками. Расположение листьев на основном, наиболее крупном побеге показывает быстрый их рост. В листьях смоляного канала не было обнаружено, но недалеко от верхушки имеется незначительное соседнее возвышение, соответствующее, вероятно, скоплению смоляных клеток. Клетки эпидермы прямостенные, обычно изодиаметричные, редко слегка по оси листа вытянутые; устьица гаплохейльного типа развития, имеют тенденцию располагаться рядами на нижней поверхности листа. Замыкающие клетки погруженные, побочные клетки в количестве 4—6 окружают замыкающие и обнаруживают папиллы, нависающие над устьичной щелью (табл. XXVI, фиг. 3—4). На концах конечных веточек иногда наблюдаются мелкие, темные, характерно загнутые, черепитчатые утолщения, вероятно, принадлежащие микростробилам.

Женские шишки¹ плохо изучены и не дают определенных оснований для установления родства с современными кипарисовыми, хотя габитуально остатки рода *Cupressinocladus* позволяют сближать их только с кипарисовыми (см. табл. XXV, фиг. 7; рис. 181). С в.



Рис. 181. *Cupressinocladus kazachstanicus* Тур.-Кет.— облиственный побег. В. юра, Южн. Казахстан, хр. Каратау (колл. А. И. Турутановой-Кетовой)

триаса. В. триас Памира; в. юра Южно-Казахстанской области (хр. Каратау); н. мел Приморья; в. мел Южн. Урала (Каин-Кабак). Вне СССР: В. триас Вост. Африки и Мадагаскара; н. юра — ср. юра Индии, в. юра Баварии, Франции; н. мел Гренландии, Англии (Суссекс) и Франции; палеоген Югославии; миоцен Гренландии, Шпицбергена, Австрии,

¹ Для мезозойских, обычно юрских изолированных от побега остатков женских шишек введено название — *Cupressocarpus* (табл. XXVI, фиг. 1—2), с характерным щитковидным строением шишечных чешуй и с крест супротивным расположением.

Чехословакии; олигоцен Германии, Италии и Франции.

Триба 4. Actinostrobeeae. Зрелые мегастробилы деревянистые; чешуи шишек более или менее дорзивентрально уплощенные, створковидно прилегающие друг к другу, при созревании расходящиеся или реже отгибающиеся. Побеги плоские. Роды: *Actinostrobus*, *Callitris*, *Tetraclinis*, *Callitropsis* и *Widdringtonia*.



Рис. 182. *Callitris reichii* Grass.— побеги с мужскими и женскими шишками. В. мел, Германия (Grasser, 1882)

Callitris Ventenat, 1808. Тип рода — *Frenela robusta* Mirbel, 1805; современный. В ископаемом состоянии известны облиственные побеги, стробилы, семена. Небольшие или высокие деревья или кустарники. Побеги членистые, симподиально-ветвящиеся, трехредко четырехгранные или молодые плоские. Листья мелкие, чешуевидные, в мутовках по три, реже по четыре, коротко-остроконечные, прижатые, боковые листья с низбегающим основанием и железкой у верхушки. Микростробилы на боковых побегах, овальные или яйцевидные, мелкие. Женские шишки на коротких толстых побегах, округлые до широкояйцевидных, реже продолговато-конических по форме; чешуи деревянистые, более или менее дорзивентрально уплощенные, шесть — редко восемь, в двух мутовках, створковидно-прилегающие, по созревании расходящиеся. Семена продолговатые с прямым зародышем и двумя-тремя широкими крыльями (рис. 182). С палеоцена. Третичные отложения Житомир-

ской области. Вне СССР: палеоцен Гренландии; палеоцен или эоцен Аляски; эоцен Франции, Италии; олигоцен Франции, Германии, Италии, Чехословакии, С. Америки; миоцен Франции, Италии, Греции, Австрии, Чехословакии, С. Америки. Современное распространение: главным образом, в Австралии, небольшое число видов в Тасмании и Новой Каледонии. Около 20 видов.

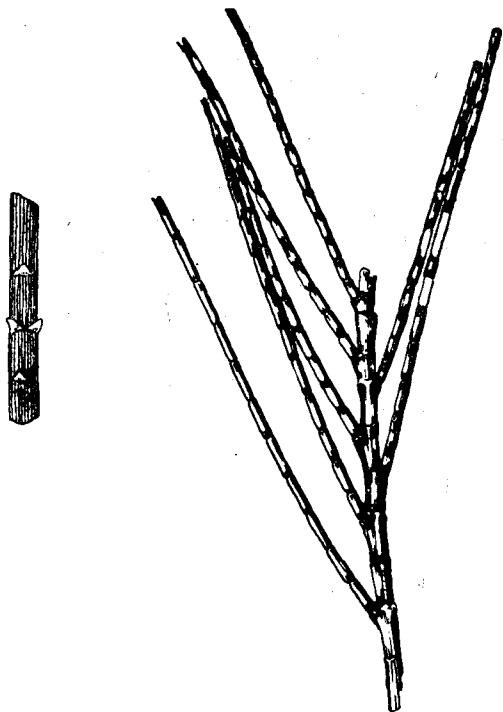


Рис. 183. *Frenelopsis hoheneggrii* (Ett.) Schenk — облиственный побег; н. мел, Силезия, Польша (Schenk, 1869)

Frenelopsis Schenk, 1869. Тип рода — *Thuites hoheneggrii* Ettingshausen, 1852; н. мел Польши (Силезии). В ископаемом состоянии известны вегетативные побеги и древесина. Конечные ветви с цилиндрической осью, состоящей как бы из узлов, с которыми связаны листья, и междоузлий. Узлы представлены двумя парами противопоставленных, сросшихся с основаниями листьев, образующих подобие мутовки. Междоузлия относительно длинные, изящные, до 1,5 мм в диаметре на конечных веточках. Ветвление двурядное и очередное, происходит в одной плоскости. Поверхность побегов продольно-струйчатая, у более старых веток посредине тянется продольное ребро. Листья мелкие, треугольные, к верхушке приостренные, у основания — прижатые к побегу. Мелкие, верхушечные молодые веточки с короткими междо-

узлиями с трудом увязываются со старыми участками побега, но они близко сходны с *Cupressineae* по форме, расположению листьев и по ветвлению. Эпидерма листа *Frenelopsis* сходна с эпидермой *Callitris*, она толстая, клетки с прямыми стенками, устьица собраны в продольные ряды, каждое окру-

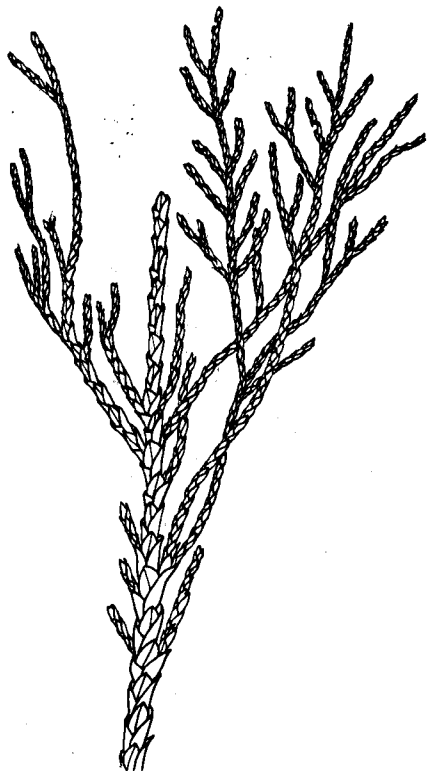


Рис. 184. *Widdringtonites karataviensis* Tur.-Ket. — облиственный побег. В. юра, Южн. Казахстан, хр. Каратау (колл. А. И. Турутановой-Кетовой)

жено четырьмя-пятью побочными клетками с папиллами, нависающими над погруженными замыкающими клетками. Древесина близка к *Cupressinoxylon* (Flogin, 1955). Репродуктивные органы неизвестны (рис. 183). С в. юры. Возможное нахождение. В. юра Португалии; н. мел (потомак) Виргинии и Мэрилэнда, Зап. Гренландии, Мексики, Техаса, Англии, Германии (Сев. Карпаты), Вестфалии, Силезии, Португалии, Южн. Франции, Японии.

Widdringtonites Endlicher, 1847. Тип рода — *Widdringtonites ungeri* Endl., 1847, палеоген Австрии (Штирия). В ископаемом состоянии известны облиственные побеги, обычно стерильные, очень редко плодущие, поддерживаемые тонкой, цилиндрической

осью, обильно разветвленной. Конечные веточки тонкие, изящные, расходящиеся под острым углом во все стороны. Листья конечных веточек более или менее правильно попарно противопоставленные, прижатые к оси, сбегающие; на быстро растущих побегах предпоследнего порядка листья обычно спирально расположенные. Они мелкие, в очер-

мении (Даралагез). Вне СССР: в триас Германии и Швейцарии — сомнителен; в юра (коралльен и кимеридж) Франции и Португалии; н. мел С. Америки, Сев. Карпат; в мел Гренландии, Соединенных Штатов Америки (формация Раритан и др.), Германии, Чехословакии; третичные отложения в Центр. и Зап. Европе.

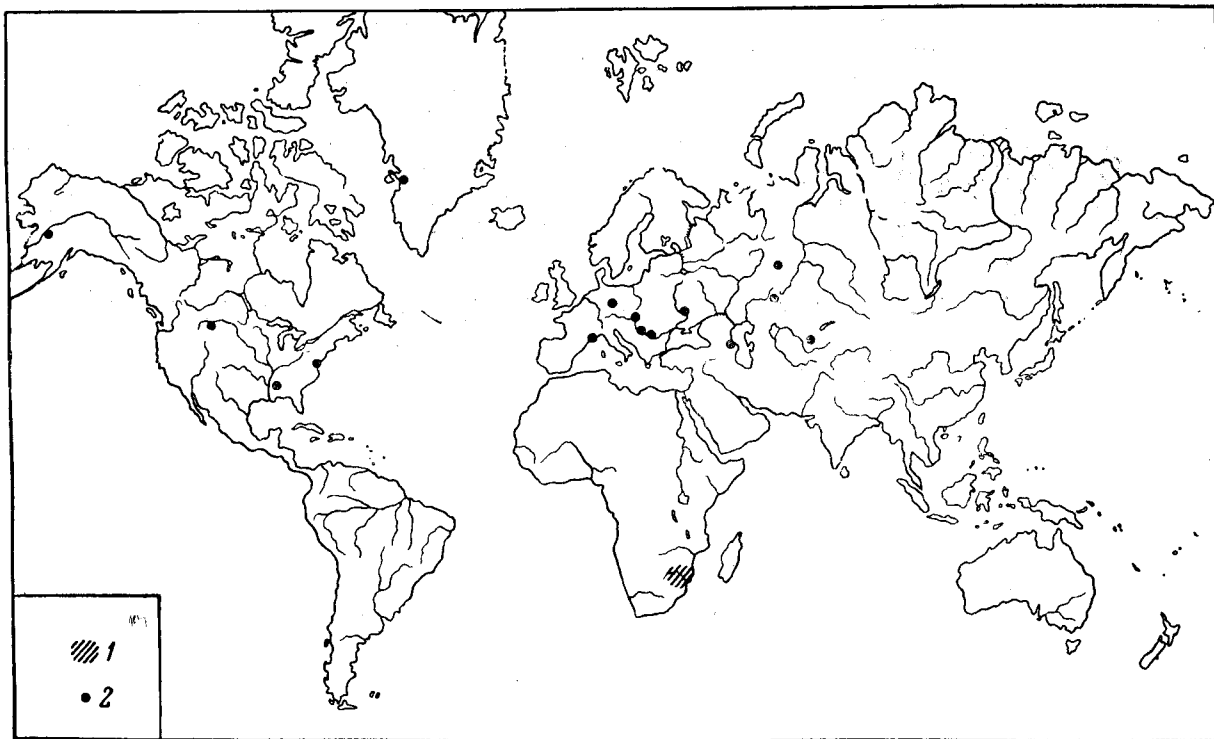


Рис. 185. Карта распространения рода *Widdringtonia*: 1 — современное распространение рода (по Li, 1953); 2 — верхнемеловые местонахождения рода (по Байковской, 1956)

тании треугольные, у верхушки — заостренные и свободные. Эпидермальные клетки прямостенные, более или менее квадратные, не обнаруживающие рядового расположения вдоль оси; устьица погруженные, с пятью-шестью побочными клетками. По характеру строения эпидерма близка современному кипарисовым. Микростробилы на концах боковых веточек, мелкие, состоят из двух-трех микроспорофиллов. Женские шишки занимают боковое положение на ветвях; они мелкие, состоят из четырех попарно накрестлежащих, деревянистых шишечных чешуй, включающих в себя семена (табл. XXV, фиг. 9; рис. 184—185). С в. триаса. Триас Таджикистана (Фан—Ягноб), Памира, в юра Южно-Казахстанской области (хр. Каратау); в юра—н. мел Амура; в мел Украины (близ Канева), Подолии, Южн. Урала, Сев. Казахстана (Каин-Кабак) и Ар-

Cyparissidium Heer, 1874. Тип рода — *Widdringtonites gracilis* Heer, 1868; н. мел Сев. Гренландии. В ископаемом состоянии известны лишь стерильные, облиственные побеги. Ось побега цилиндрическая, тонкая, обильно разветвленная, веточки под острым углом, расходящиеся во все стороны. Листья конечных веточек мелкие, 1—1,5 мм длиной и 1,5 мм шириной, коротко ромбовидные, спирально расположенные, на старых участках побега они вытянутые, относительно толстые, прижатые к оси, черепитчатые, на спинной стороне слегка выпуклые, но без кия, у верхушки заметно отогнуты кнаружи. Эпидермальные клетки с прямыми стенками, изодиаметричные, устьица исключительно на нижней поверхности листа в беспорядке, без строгой ориентации. Женские шишки редкие, мелкие, почти шаровидные, состоят из немногих почти

щитковидных, плоских, толстых, спирально расположенных, деревянистых, шишечных чешуй, с одним прямым семезачатком на каждой. Отличительной чертой деревянистой чешуи является ее продольноструйчатая структура и относительно малое число их в мегастробиле. Для представителей этого рода нет полной определенности в установлении родства с кипарисовыми, материал слишком несовершенный по сохранности, имеется лишь сходство по общему габитусу с вегетативными побегами *Callitricheae*, однако, *Cypar-*

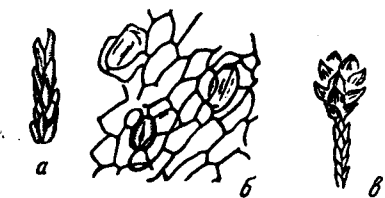


Рис. 186. *Cyparissidium gracile* Heer: а — участок веточки; б — эпидерма листа. Мел, Зап. Гренландия (Seward, 1926); в — *Cyparissidium minimum* Velen. — побег с женской шишкой. Н. мел, Чехословакия (Velenovsky, 1885)

rissidium отличается спиральным расположением мелких чешуйчатых листьев (см. табл. XXV, фиг. 8; рис. 186). С рэта. Н. мел Южн. Приморья, Алдана. Вне СССР: в юра Португалии; н. мел Сев. Гренландии, Чехословакии, Тироля, Японии; в. мел Зап. Гренландии. Остатки из рэта Швеции не достоверны.

Вне СССР: *Biota* D. Don, *Thujsopsis* Siebold et Zuccarini, *Tetraclinis* Masters, *Widdringtonia* Endlicher, *Cupressinites* Bowerbank, *Cupressites* Brongniart, *Juniperites* Brongniart, *Callitrites* Endlicher, *Frenelites* Endlicher, *Moriconia* Debeuy und Eittingshausen.

ФОРМАЛЬНЫЕ РОДЫ ХВОЙНЫХ¹

Araucariopitys Jeffrey, 1907. Тип рода — *Araucariopitys americana* Jeffrey, 1907; нижнемеловые отложения С. Америки. Годичные кольца выражены отчетливо: окаймленные поры одно-двурядные (реже трехрядные) расположены только на радиальных стенках трахеид, поровость переходного типа

¹ Составили Н. А. Болховитина (*Cupressaites*), И. Н. Сребродольская (*Rhipidiodcladus*), А. И. Турутанова-Кетова (*Conites*) и И. А. Шилкина (*Araucariopitys* и *Cupressinoxylon*).

от араукариоидного к современному. Поры с торусом, отверстие пор округлое или вытянуто в горизонтальном направлении. Лучи высотой от одного до восьми слоев, обычно два-четыре. Тангентальные и радиальные стенки лучей пористые, поры на поле перекреста пиноидные в количестве 2—5 на поле перекреста. У некоторых видов этого рода отмечена тяжевая паренхима с гладкими поперечными стенками. Смоляные ходы встречаются только в травматической древесине (табл. XXVII, фиг. 6—9). С н. юры. Юрские и н. меловые отложения Арктики (Земля Франца Иосифа, Таймыр, Верхоянский хребет), Зап. Сибири. Вне СССР: юрские (?) или н. меловые отложения Вост. Азии и Африки; юра и н. мел Европы, С. Америки, Арктики, Японии.

Conites Sternberg, 1823. Тип рода — *Conites bucklandii* Sternberg, 1823; оолит Англии. Род формальный, объединяющий изолированные женские шишки хвойных, габитуально скорее сближаемые с формами из сем. Pinaceae. Женская шишка конечная, компактная, деревянистая, средней или крупной величины, овальная, яйцевидная или цилиндрическая. Чешуи обычно крупные, часто можно распознать кроющую и семенную, многочисленные, на оси расположены густо, спирально, под прямым углом; они плоские или слегка вогнутые, толстые, деревянистые или полудеревянистые и даже кожистые; верхушки их широкие, притупленные, иногда с верхней стороны наблюдаются углубления, соответствующие положению семян, но чаще и они не проявляются. К основанию чешуи широко клиновидно суживались. По-видимому, шишки были не распадающиеся, семена их высеивались по созреванию, а шишка опадала целиком (табл. XXVI, фиг. 5). С триаса. Юра Куйбышевской области, н. и ср. юра Ферганы, ср. юра Самарской Луки, Зап. Казахстана (р. Илек), Туркмении, ср. и в. юра Казахстана (хр. Каратау); н. мел Приморья. Вне СССР: кейпер—рэт Китая, лейас Вост. Гренландии; ср. юра Китая; в. юра Земли Грэйама; ср. юра — н. мел Англии; ср., в. юра, н. мел Индии, в. юра и н. мел Шпицбергена; н. мел С. Америки и др.

Cupressaites Bolchovitina, 1955. Тип рода — *Pollenites ahyatus* var. *rotundus* f. *major* Maljavkina, 1949; н. мел Зап. Сибири. Пыльцевые зерна однопорые, длина 21—40 м, округлые, угловатые, часто раскрывающиеся глубокой трещиной. Экзина смята мелкими или крупными тангентальными складками, тонкая, однослойная, гладкая или

слабозернистая, прозрачная. В группу *Cupressacites* Bolch. объединены пыльцевые зерна, близкие пыльце современных родов *Thujaopsis* Sieb. et Zucc., *Torreya* Arnott., *Thuja* L., *Juniperus* L., *Cupressus* L., *Chamaecyparis* Spruce, так как пыльцевые зерна этих родов в ископаемом состоянии не отличаются друг от друга (рис. 187—188). С юры. Юра Центральной Якутии; ср. юра—неоком ср. Поволжья (Балаково), ср. юра Донбасса; мел Сев. и Зап. Казахстана (р. Эмба), Чулымо-Енисейской впадины, Центральной Якутии;

ном, купрессоидные, варьирующие в размерах и выраженности окаймления. Горизонтальные и поперечные стенки лучей, по преимуществу, гладкие. Древесинная паренхима, как правило, обильная, с гладкими или узелковыми поперечными стенками. Для большинства описанных из третичных отложений видов связь

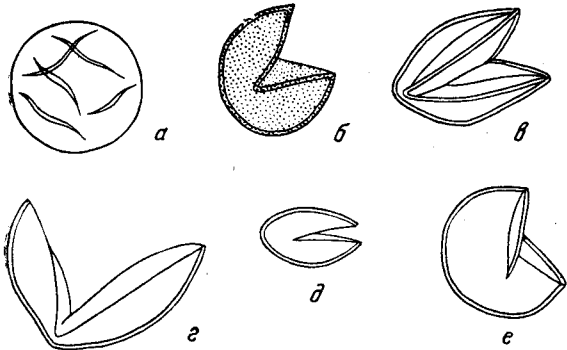


Рис. 187. Пыльцевые зерна: а — *Cupressacites minor* (Maljavk.) Bolch., $\times 400$. В. юра, Центр. Якутия, р. Кемпендй (колл. Н. А. Болховитиной); б, в, г. — *Cupressacites* sp., $\times 400$. В. олигоцен, Воронежская область (колл. Н. А. Болховитиной); д — *Cupressacites* sp., $\times 400$. В. мел, Чулымо-Енисейская впадина (колл. Н. А. Болховитиной); е — *Cupressacites pallens* Bolch., $\times 400$. Н. мел, Сев. Казахстан (колл. Н. А. Болховитиной)

н. мел Крыма; апт Русской платформы; альб Ср. Урала; альб—сеноман Туркмении (Тахия-Таш); альб, сеноман и турон Южн. Урала; в. мел Западно-Сибирской низменности (Барабинск, Колпашево, р. Тара); палеоген Актюбинской области; третичные отложения Западно-Сибирской низменности (Барабинск), Дальнего Востока (Советская Гавань), Н. Дона Прибалтики, Воронежской области и Сев. Кавказа; миоцен Центр. Якутии и Восточного Забайкалья.

Cupressinoxylon Гоеррерт, 1850. Тип рода — *Cupressinoxylon subaequale* Гоерр., 1850; третичные отложения Европы. Древесина состоит из трахеид, клеток лучей и клеток древесинной паренхимы; лучевые трахеиды отсутствуют, смоляные ходы и вместилища отсутствуют или очень редки (в раневой древесине). Трахеиды с округлыми окаймленными порами в однорядном или двурядном расположении; спиральные утолщения отсутствуют; поры на полях перекреста, в основ-

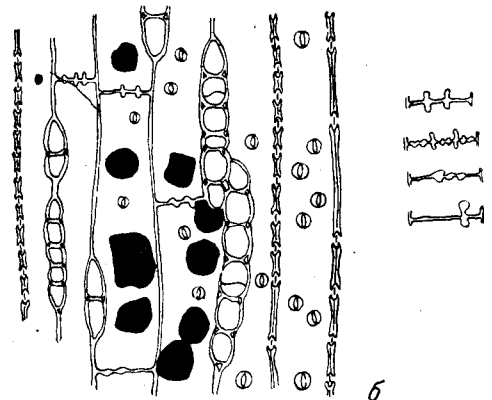
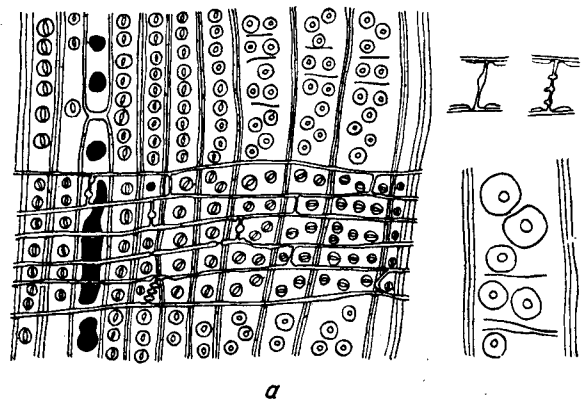


Рис. 188. *Juniperoxylon pachyderma* (Гоерр.) Кгäusel: а — радиальный разрез, справа сверху видны индентуры, внизу на радиальных стенках трахеид наблюдается поровость, $\times 234$; б — тангентальный разрез, справа типы узелков на поперечных стенках древесинной паренхимы, $\times 234$. Третичные отложения, Польша (Залевская, 1953)

с современными кипарисовыми вполне вероятно (табл. XXVII, фиг. 1—4). С юры. Н. мел Земли Франца-Иосифа; н. и в. мел, палеоген Зап. Сибири; олигоцен—миоцен Южн. Урала (оз. Смолино); миоцен Д. Востока; нерасчлененные третичные отложения Украины, Тамбовской, Куйбышевской, Харьковской, Пермской областей, Казахстана. Вне СССР: меловые и третичные отложения Европы, Японии, Вост. Азии, Австралии, С. Америки, Ю. Америки, Арктики. Всего описано 35 видов, из них большинство (26) из меловых отложений.

Masculostrobus Seward, 1911. Тип рода — *Masculostrobus zeileri* Sew., 1911; в. юра Шотландии. Формальный род. Род, объединяющий изолированные микростробилы, несомненно, принадлежащие различным хвойным, отличающимся по форме, величине и очертанию. Микростробилы одиночно или скученно расположены, обычно рыхлые, овального или цилиндрического очертания, до 12 мм длиной и до 5 мм наибольшей шириной, с микроспорофиллами, густо или разреженно спирально сидящими на тонкой основной оси, черепитчато налегаая один на другой. Микроспорофиллы обычно пластинчатые, с короткой

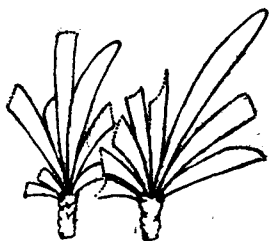


Рис. 189. *Rhipidocladus flabellatus* Ргуп. — укороченные побеги. В. юра — н. мел, бассейн р. Буреи (колл. В. Д. Принады)

ножкой или сидячие, перпендикулярны к оси микростробила, с заостренными или округленными дистальными концами, на нижней (абаксиальной) стороне в основании их располагались микроспорангии. В литературе известно до десятка видов микростробиллов этого типа (см. табл. XII, ф. 8-6; табл. XIX, ф. 1, рис. 150). В. триас — н. мел. В. триас Урала (Илецкая защита); н. юра Ср. Азии (Кштут, Сулюкта, Ташкутан); ср. юра Южн. Казахстана (хр. Каратау); в. юра Земли Франца-Иосифа. Вне СССР: триас Германии; н. юра Маньчжурии; н. — в. юра Индии; в. юра Франции, Шотландии; н. мел Франции (Лилль).

Rhipidocladus Ргупада, 1956. Тип рода — *Rhipidocladus flabellatus* Ргуп., 1956; н. мел бассейна р. Буреи. В ископаемом состоянии известны побеги. Побеги были двух типов — обычно длинные и укороченные. Укороченный побег несет чешуевидные листья и рубцы от опавших листьев. Листья сидячие, короткие, линейноланцетные, сравнительно толстые, с одной срединной жилкой, к верхушке суженные, закругленные или приостренные. Род монотипный (табл. XXVII, фиг. 5; рис. 189). С юры. В. юра бассейна р. Буреи;

н. мел южной части бассейна р. Лены (Якутия).

Striatoabietites Sedova, 1956. Тип рода — *Striatoabietites brickiae* Sedova, 1956; пермь р. Пинеги. В ископаемом состоянии известны пыльцевые зерна — 90—130 м длины, 55—71 м высоты; однобороздные, с двумя воздушными мешками. Борозда короткая; экзина тела ребристая с мелкой сеточкой между ребрами; экзина мешков сетчатая, сетка двойная, стенки ячеек сетки слегка вытянутые, ячейки толстые (см. рис. 151). Пермь севера Европейской части СССР и Приуралья.

Striatopiceites Sedova, 1956. Тип рода — *Striatopiceites suchonensis* Sedova, 1956; пермь р. Сухоны. В ископаемом состоянии известны пыльцевые зерна — 64—110 м длины, 60—75 м высоты; однобороздные, с двумя воздушными мешками. Борозда длинная, узкая; экзина тела ребристая с мелкой сеточкой между ребрами; экзина воздушных мешков сетчатая, сетка двойная, ячейки многоугольные (см. рис. 152). Пермь Европейской части СССР и Приуралья.

Striatopinites Sedova, 1956. Тип рода — *Pemphygaletes latissimus* Luber, 1941; пермь р. Нижн. Тоймы. В ископаемом состоянии известны пыльцевые зерна, однобороздные, с воздушными мешками, 65—94 м длины, 39—65 м высоты, с широкой бороздой; экзина тела ребристая с мелкой сеткой между ребрами; экзина воздушных мешков сетчатая, сетка двойная, ячейки сетки многоугольные с высокими стенками (см. рис. 153). Пермь — рэт. Пермь Европейской части СССР и Приуралья; триас Земли Франца-Иосифа (единично); рэт Ср. Азии (Питняк).

Xenoxylon Gothan, 1905. Тип рода — *Pinites latiporosum* Sratner, 1868; мел Европы. Древесина состоит из трахеид и клеток лучей; древесинная паренхима, лучевые трахеиды, смоляные ходы отсутствуют. Трахеиды с многоугольными или округлыми порами в двурядном араукариоидном расположении или однорядные и в этом случае сильно уплощенные и по краям расширенные; спиральные утолщения отсутствуют; поры на полях перекреста оконцовые, по одной или по две (реже больше) на полях перекреста. Горизонтальные и поперечные стенки лучей лишены пор (табл. XIX, фиг. 7—10). Юра — н. мел. Юра Закавказья (Ткварчели), Ср. Азии, Мангышлака; юра и н. мел Земли Франца-Иосифа, Сибири, Забайкалья, Дальнего Востока, Советской Арктики. Вне СССР: юра и мел Арктики, Европы, С. Америки, Вост. Азии.

СЕМЕЙСТВА ГОЛОСЕМЕННЫХ НЕЯСНОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

СЕМЕЙСТВО VOJNOVSKYACEAE¹ NEUBURG, 1955

Среди обширной группы голосеменных порядков Vojnovskyaceae занимает особое положение. Это ветвистые, вероятно, деревья с обоеполями, по-видимому, стробилами и простыми, цельными листьями с множественными дихотомирующими жилками. Хотя строение листьев и указывает на возможные генетические связи Vojnovskyaceae с кордаитовыми и гинкговыми, но особенности репродуктивных органов не позволяют описываемую группу включить ни в один из этих порядков. В состав семейства, кроме типичного рода *Vojnovskya*, вероятно, могут быть включены: *Gaussia* Neuburg, *Taibia* Zaless., *Niazonaria* Radcz. Представители семейства, в особенности *Vojnovskya* и *Gaussia*, широко распространены в пермских отложениях Евразии.

Vojnovskya Neuburg, 1955. Тип рода — *Vojnovskya paradoxa* Neuburg, 1955; нижняя пермь Печорского бассейна. В ископаемом состоянии известны облиственные побеги со стробилами, а так же отдельные листья и стробилы. Древовидные растения. Листья с широкой пластинкой и черешковидным основанием (типа *Nephropsis* Zaless.) располагаются на ветвях по спирали. Опадая, листья оставляют на поверхности коры подковообразные рубцы с несколькими рубчиками выходов проводящих пучков. Стробилы, по-видимому, обоеполые, зонтико- или щитковидные, выходят из пазух листьев и сложены многочисленными линейными микроспорофиллами и сидящими между ними мегаспорангиями (типа *Samaropsis* в стадии созревания). Два-три вида (см. табл. XXIX, фиг. 1, 2; рис. 217). Представители *Vojnovskya* имеют широкое региональное стратиграфическое значение. Нижняя и верхняя пермь. Нижняя и верхняя пермь Печорского бассейна; нижняя пермь Тунгусского и Кузнецкого бассейнов и Монголии.

ФОРМАЛЬНЫЕ РОДЫ ГОЛОСЕМЕННЫХ²

Aspidion Zalessky, 1937. Тип рода — *Aspidion decemnervum* Zaless., 1937;

¹ Составила М. Ф. Нейбург.

² Составили Н. Д. Василевская (*Ixostrobus*, *Leptostrobus*, *Kryshstofovichiella*, *Schidolepidium*, *Sorosaccus*, *Stenorachis*); Г. В. Делле (*Ptiloctenia*); А. И. Турутанова-Кетова (*Caprolithes*, *Crematosaccus*, *Machairostrombus*, *Platylepidium*, *Problematospermum*, *Samaropsis* (совместно с Е. О. Новик) и *Stenorachis*); Н. А. Шведов (*Aspidion*, *Bardocarpus*, *Craspedosperma*, *Dicranophyllum*, *Kirkoria*, *Mauerites*, *Nephropsis*, *Permosperma*, *Permotheca*, *Pholidophyllum*, *Sciadisca*, *Thysanosperma*, *Uralidium*, *Uralosperma*).

н. пермь (кунгурский ярус), р. Барда на Урале. Небольшие, вероятно, листовидные образования в виде дисковидных щитков с городчатыми краями и точечным центром. Жилки, радиально расходящиеся из центра, проходят по одной в каждый выступ (рис. 190). Вероятно, репродуктивный орган. Пермь (кунгурский ярус) Урала.

Asterodiscus Zalessky, 1937. Тип рода — *Asterodiscus disparis* Zaless., 1937; н. пермь (кунгурский ярус), р. Сылта на Урале. Вероятно, репродуктивные органы, представляющие более или менее плоский

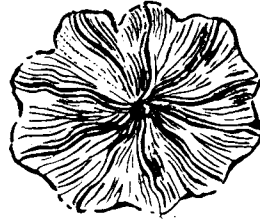


Рис. 190. *Aspidion decemnervum* Zaless. — спорофилл (?) ×2. Пермь (кунгурский ярус), Урал (Залесский 1947)



Рис. 191. *Asterodiscus disparis* Zaless. — спорофилл (?) ×2. Пермь (кунгурский ярус), Урал (Залесский, 1937).

диск с точечным основанием в центре, края которого рассечены на одинаковые, радиально расположенные, округлые или приостренные доли. Поверхность диска радиально морщиноватая (рис. 191). Пермь (кунгурский ярус) Урала.

Bardocarpus Zalessky, 1937. Тип рода — *Bardocarpus aliger* Zaless., 1937; н. пермь (кунгурский ярус), р. Барда на Урале. Известны семена. Семена симметричные, плоские, в очертании обратнотреугольные, с вырезанным полукругом верхним краем, снабженным посередине выступом, с закругленными боковыми углами и выемчатым основанием. Центральное тело овально-закругленное. Кожистый эписперм образует гладкую крыловидную кайму, у краев морщиноватую. Морщиноватость параллельная внешним очертаниям семени (рис. 192). Пермь (кунгурский ярус) Урала.

Carpolithes Schlotheim, 1820. Тип рода — *Carpolithes acuminatus* Schloth., 1820. Известны семена. Семена с поверхности деревенеющие, разнообразной формы — округлые, овальные, яйцевидные, удлинено-эллиптические, гладкие или ребристые, шарообразные, приплюснутые или почти плоские. Передний конец обычно несколько суженный и при-

остренный, редко округлый, нижний — более или менее усеченный или редко оттянутый в семеножку. Наружная оболочка обычно одеревеневающая, равномерно утолщенная, с поверхности гладкая, продольноструйчатая или бороздчатая, иногда шероховатая от присутствия в прошлом мясистой оболочки (саркотесты). Твердая оболочка распадается на две равные половинки. Ядро гладкое или также тонко продольноструйчатое. Род объединяет изолированные, одиночные ископаемые семена (возможно, плоды). Разными авторами вкладывается в этот род разный объем



Рис. 192. *Bardocarpus aliger* Zalesk. — Семя. Пермь (кунгурский ярус), Урал (Залесский, 1937)



Рис. 193. *Craspedosperma bardacanum* Zalesk. — семя, $\times 2$. Пермь (кунгурский ярус), Урал (Залесский, 1937)

и содержание, чем и объясняется значительное морфологическое разнообразие внешней формы остатков, объединяемых под этим формальным родовым названием. Обычно употребляется для обозначения изолированных остатков семян голосеменных (табл. XXVIII, фиг. 1, 2). С триаса; н. триас вост. Таймыра; в. триас Крыма, Вост. Урала, Сев.-Зап. Казахстана (Актюбинск), Кузбасса, Дальн. Востока; н. юра Ферганы, Иссык-Куль, Южн. Казахстана (хр. Каратау), Вост. и Зап. Сибири, бассейна р. Печоры, Лены, Амура; ср. юра Самарской луки, Мангышлака, Ферганы, бассейна р. Ангары, Забайкалья; в. юра Вост. Забайкалья, бассейна р. Буреи, Якутии; н. мел Алдана, Ю. Приморья. Вне СССР: В. триас Швеции, Англии, Германии, Чехословакии; н. юра Швеции, Шпицбергена, Англии, Борнгольма (Дания), Польши, Швейцарии, Китая, Японии; ср. юра Англии, Шпицбергена, Кореи, Китая, Японии; в. юра Антарктики, Шпицбергена; н. мел С. Америки, Гренландии, Англии; палеоген и неоген Англии и ряда других мест.

Craspedosperma Zalesky, 1937. Тип рода — *Craspedosperma bardacanum* Zalesk., 1937; н. пермь (кунгурский ярус), Урал. Известны семена. Семена небольшие симметричные, в очертании близкие к округлым. Ядро облечено эписпермом, развитым односторонне на его верхнем крае с образованием радиально-морщинистого, широкого

бахромчатого крыла (рис. 193). Род монотипный. Пермь (кунгурский ярус) Урала.

Crematosaccus Рупада, 1949 (MS)¹. Тип рода — *Zamiostrobus stenorhachis* Nath., 1875; триас (рэт) Швеции. Известны стробилы. Стробил крупный, относительно тонкий, цилиндрический, с относительно тонкою осью, со спирально расположенными спорофиллами, на концах раздвоенными и поставленными к оси под прямым углом. Спорофиллы тонкие, расходящиеся радиально во все стороны и дугообразно изгибающиеся, несут на концах по два свисающих, обратнораздвоенных или овальных образования, напоминающих сплюснутый семезачаток. Покров их кожистый, покрыт тонкими, неправильными продольными морщинками. Менее вероятно, что это микроспорангии. Эти образования располагались в разных плоскостях, поэтому на ископаемых объектах не всегда видны оба (рис. 194). С в. триаса. Рэт Свердловского района и Богословского рудника — на Восточном Урале; рэт — лейас Ферганы; н. юра Иссык-Куля, ср. юра Забайкалья; в. юра — бассейна р. Буреи; н. мел Ю. Приморья. Вне СССР: рэт — лейас Швеции, н. мел Шпицбергена.

Dicranophyllum Grand'Eury, 1877. Тип рода — *Dicranophyllum gallicum* Grand'Eury, 1877; в. карбон Франции (бассейн р. Луары). Известны стерильные и репродуктивные побеги. Побеги с многочисленными спирально расположенными листьями. Листья узкие, линейные или ланцетные, заостренные, кожистые, повторно вильчаторазделенные: прикреплялись к стеблям на выступающих ромбоидальных листовых подушечках, напоминающих таковые у *Lepidodendron*. Жилки немногочисленные, параллельные краям, вильчато отделяющиеся. Репродуктивные побеги, сходные со стерильными, несли в пазухах листьев шишки; многочисленные овально вытянутые семезачатки располагались вокруг нижней неразветвленной части листьев, которые в таких случаях вильчато делились один раз (рис. 195, 196). Более 10 видов. С карбона. В. карбон Зап. Сибири (?). Вне СССР: В. карбон Европы; карбон С. Америки.

Ixostrobus Raciborski, 1891. Тип рода — *Taxites siemiradzki* Raciborski, 1891; в. триас (рэт) Польши. Известны микростробилы. Микростробилы цилиндрические. Ось более или менее тонкая, деревянистая, продольно-морщинистая, в нижней части переходит в черешок или ножку стробила. Микро-

¹ Публикуется впервые.

спорофиллы расположены на оси спирально, более или менее перпендикулярно к ней или под острыми углами; состоят из ножки в несколько мм длиной, несущей на верхней стороне 1—2 (?) овальных пыльцевых мешка и оканчивающейся короткой крючковидной изогнутой лопастью (табл. XXVIII, фиг. 3, 4). Три вида. С рэта. Рэт—лейас Челябинского бассейна; н. юра Ср. Азии (Иссык-Куль); ср. юра Иркутского бассейна, Каменки (Харьковской области); в. юра — н. мел Якутии,

передним краем. Лопастей числом 3—6, тупые, закругленные, продолжаются в виде ребер на поверхности чешуи до ее основания. С наружной стороны чешуи выпуклые, с внутренней — вогнутые (?), несущие мелкоовальные семена (?) — рис. 197, 198. Эпидерма оси и чешуй с прямостенными клетками и с многочисленными устьицами; замыкающие клетки погруженные. Систематическое положение неясно. Харрис (Harris, 1951) связывает шишки *Leptostrobus* с листьями *Czekanowskia*, ставя

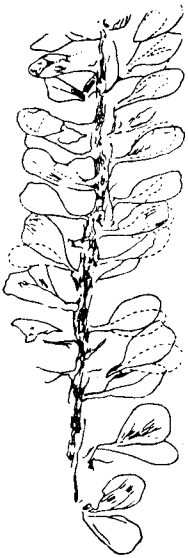


Рис. 194. *Crematosaccus* sp. — стробил; н. юра, Шураб, колл. М. И. Брик



Рис. 195. *Dicranophyllum gallicum* Grand'Eury — участок побега. В. Карбон (стефанский ярус), Франция (Renault et Zeiller, 1888)



Рис. 196. *Dicranophyllum gallicum* Grand'Eury — участок побега. В. Карбон (стефанский ярус), Франция (Renault et Zeiller, 1888)

Амурской области; н. мел бассейна р. Лены. Вне СССР: рэт — лейас Вост. Гренландии; мезозой Кореи; рэт Польши; юра Афганистана.

Leptostrobus Heer, 1876. Тип рода — *Leptostrobus laxiflorus* Heer, 1876; ср. юра Иркутского бассейна. Известны женские шишки и отдельные чешуи. Шишка состоит из длинной более или менее тонкой оси, несущей в нижней части цветоножки овальные или удлинненно-овальные чешуевидные листья, редко спирально расставленные или плотно черепицеобразно налегающие один на другой, в средней и верхней частях — сросшиеся семенные и кроющие чешуи. Чешуи расположены более или менее густо спирально, сидячие или короткочерешковые, в очертании широко клиновидные с закругленным городчатолопастным или более или менее цельным

этим под сомнение принадлежность *Czekanowskia* к гинкговым. В. триас — н. мел. В. триас Вост. Урала, Южно-Уссурийского края; ср. юра Иркутского бассейна, Таннугувы, Забайкалья, Киргизии (Иссык-Куль); н. мел Колымы, Верхн. Амура.

Kirkoria Zalessky, 1937. Тип рода — *Kirkoria multifida* Zaless., 1937; н. пермь (кунгурский ярус), Урал (р. Барда). Известны листья. Листья простоперистые, перышки противопоставленные или почти противопоставленные, клиновидные, снабженные более или менее длинным черешком, низбегающим на стержень пера, и образующие по его сторонам крылья. Перышки продольно веерообразно расщеплены на серию последовательных узкоклиновидных участков, которые, в свою очередь, глубоко надрезаны на более узкоклиновидные, почти линейные, или ремне-

видные лопасти с округлой верхушкой. Жилкование перистое. В черешковидной части перышек проходит одна утолщенная жилка, которая, по мере расширения пластинки перышек вверх, повторно вильчато делится на несколько ветвей, дающих начало многочисленным тонким прямым и параллельным жилкам, проходящим в узкие ремневидные лопасти перышек; окончания жилок достигают верх-



Рис. 197. *Leptostrobus laxiflorus* Heer — собрание мегастробилов. Ср. юра, Иркутский бассейн (Heer, 1876)

Рис. 198. *Leptostrobus crassipes* Heer — собрание мегастробилов. Ср. юра, Иркутский бассейн (Heer, 1876)

него края последних (рис. 199). Н. пермь (кунгурский ярус) Урала.

Kryshthovichiella Sixtel, 1956. Тип рода — *Kryshthovichiella modica* Sixtel, 1956; н. триас, Южн. Фергана (Мадыген). Известны листья. Листья простые, узкоовальные, суживающиеся постепенно к основанию и резко к верхушке; образуют пучки, сидящие на укороченном побеге, окруженном короткими чешуйчатыми листьями. Жилки дихотомирующие, веерообразно расходящиеся, выходящие в края листа, начиная с его нижней половины (рис. 200). Н. триас Южн. Ферганы.

Machairostrobus Prynada ex Turutanova-Ketova, 1950. Тип рода — *Machairostrobus laxus* Pryn. ex Tur.-Ket., 1950; в. юра бассейна р. Буреи. Известны стробилы. Стробил рыхлый, у дистального конца более компактный, цилиндрический,

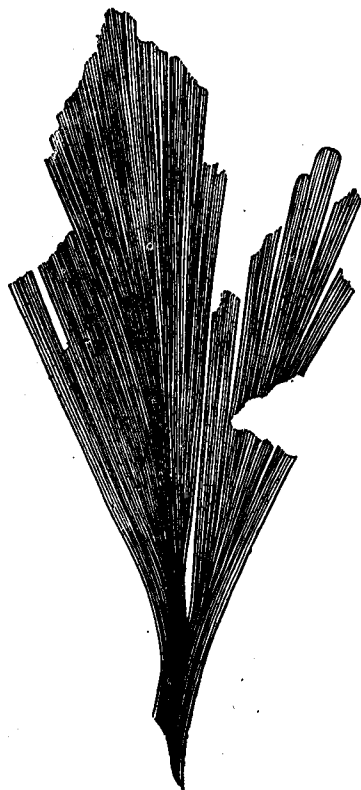


Рис. 199. *Kirkoria multifida* Zales. — лист; н. пермь, Урал (Залесский, 1937)

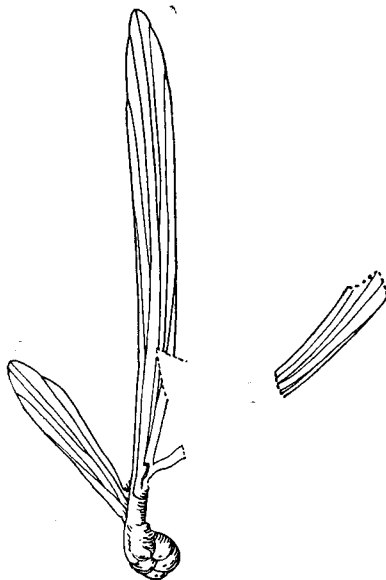


Рис. 200. *Kryshthovichiella modica* Sixtel — облиственный побег. Н. триас, Южн. Фергана (Сикстель, 1956)

с тонкою продольноструйчатой осью. Чешуи черепитчато налегающие одна на другую, прикреплялись к оси рыхло и спирально, под углом обычно около 30°; они плоские, в очертании овальные или ланцетные; более или менее асимметричные в очертании, к дистальному концу суженные и тупо округленные, к проксимальному — клиновидно суженные и без резкого перехода вытянутые в относительно короткую ножку. На внешней поверхности чешуи несут продольные морщинки, выходящие пучком из основания параллельно внутреннему краю и веерообразно расходящиеся к внешнему краю (рис. 201). С ср. юры. Ср. юра — Южн. Казахстана, хр. Каратау, уроч. Чохай, в. юра бассейна р. Буреи.

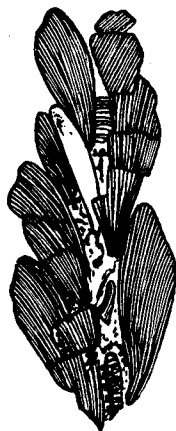


Рис. 201. *Machairostrobus laxus* Руп. — стробил. В. юра, бассейн р. Буреи (колл. В. Д. Принады)

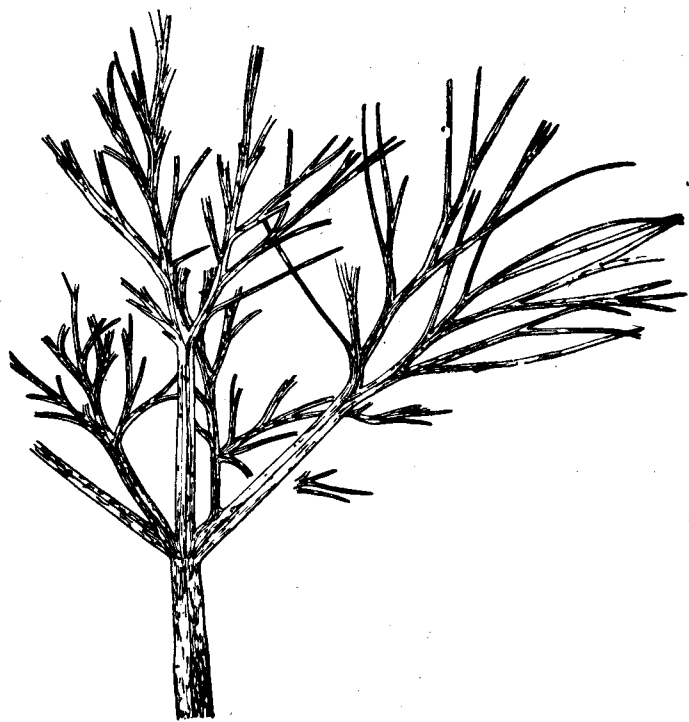


Рис. 202. *Mauerites graciles* Zaless. — вегетативный побег, $\times 1/2$. Н. пермь (артинский ярус), Урал (Залесский, 1933)

Mauerites Zalessky, 1933. Тип рода — *Mauerites gracilis* Zaless., 1933; н. пермь (артинский ярус) Урала. Известны листья. Листья в очертании клиновидные, последовательно вильчато разделенные не всегда правильно на серию ремневидных частей, ширина которых зависит от их месторасположения. Первоначальное разделение листьев происходит почти одновременно на три ремневидных части, окончания которых в свою очередь последовательно вильчато разделены. Ремневидные части листьев снабжены одной средней жилкой, которая бывает заметна среди продольных штрихов, покрывающих разделенную пластинку листа (рис. 202). Н. пермь (артинский ярус) Урала.

Nephropsis Zalessky, 1912. Тип рода — *Ginkgo integerrima* Schmalh., 1879;

н. пермь Зап. Сибири (р. Нижняя Тунгуска). Известны листья. Листья цельные, в очертании от продольно- до поперечноовальных, округлые или ромбические, черешковидно суженные к основанию. Жилки расходящиеся, повторно дихотомирующие, выходят из основания листа (рис. 203, 204). Много видов. Пермь Пай-Хоя, Урала, Зап. Сибири и Таймыра.

Permosperma Zalessky 1939. Тип рода — *Permosperma ornatum* Zaless., 1939; н. пермь (кунгурский ярус) р. Барда на Урале. Известны семена. Маленькие симметричные плоские семена, в очертании трапециoidalные с округлыми углами и выемчатым основным краем. Ядро сплюснутое, в очертании четырехугольное с округлыми углами, окружено эписпермом, образующим по нижней стороне ядра широкую кайму с выемкой и продольным килем посередине (рис. 205). Род монотипный. Н. пермь (кунгурский ярус) Урала.

Permotheca Zalessky, 1929. Тип рода — *Permotheca sardykensis* Zaless., 1929; пермь (казанский ярус) Татарской АССР. Известны микроспорангии. Изолированные группы микроспорангиев в виде маленьких, суженных к основанию мешочков овального

очертания, расположенных (в числе до 10 или более) на конце несущей их ножки или веточки. Поверхность микроспорангиев покрыта продольными морщинками (рис. 206). Пермь (казанский ярус) Татарской АССР.

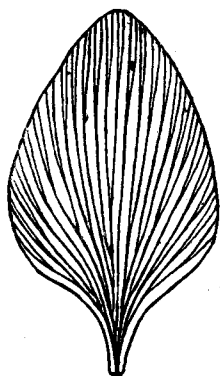
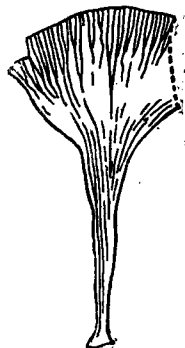


Рис. 203. *Nephropsis uboiensis* Schwed. — лист. Н. пермь, Таймыр (колл. Н. А. Шведова)

Рис. 204. *Nephropsis tomiensis* Zales. — лист. В. пермь, Кузнецкий бассейн (Залесский, 1933)

Pholidophyllum Zalesky, 1937. Тип рода — *Pholidophyllum ornatum* Zales., 1937; н. пермь (кунгурский ярус) Урала. Известны листья. Листья цельные, чешуевидные, с округлым верхним краем и более или менее



Рис. 205. *Permosperma ornatum* Zales. — семя, $\times 2$. Пермь (кунгурский ярус), Урал (Залесский, 1937)

сильно клиновидно суженным нижним. Жилки веерообразно расходятся от основания; они утолщенные, вильчатораздельные; промежутки между жилками в верхней части листьев с округлыми углублениями, вероятно, соответствовавшими местам прикрепления микроспорангиев (рис. 207). Пермь (кунгурский ярус) Урала.

Platylepidium Turutanova-Ketova, 1950 (*Platylepis* Tur.-Ket., non Saporta). Тип рода — *Platylepis oblanceolata* Tur.-Ket., 1950; ср. и в. юра Южн. Казахстана (хр. Каратау). Известны стробилы. Стробил крупный, цилиндрический, у дистального конца конический, рыхлый, поддерживается

одревеневающей продольно-струйчатой осью; со спирально расположенными на ней чешуями. Чешуи плоские, деревянистые, прикрепленные к оси под очень острым углом и черепитчато расположенные; они двулопастные, разделены узким, глубоким вырезом на две равные половины. Лопастей различной формы

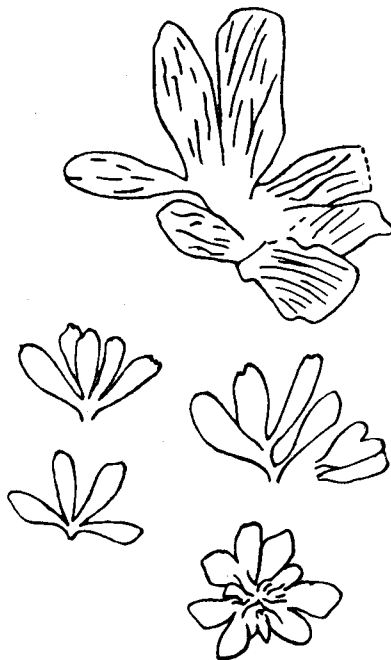


Рис. 206. *Permothea sardykensis* Zales. — микростробил (?). Пермь, Татарская ССР (Залесский, 1929)

и величины, обычно асимметричные, с внутренним, обращенным к вырезу прямым краем, внешним — выпуклым; дистальные концы

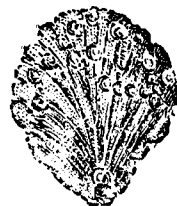
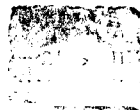


Рис. 207. *Pholidophyllum ornatum* Zales. — микроспорофилл, $\times 2$. Пермь (кунгурский ярус), Урал (Залесский, 1937)

лопастей тупо округлены или приострены, основания слиты в нерассеченную базальную часть чешуй. Скульптура в виде продольных струек, параллельных внутреннему, прямому краю и веерно расходящихся к внешнему, наружному краю. Н.—в. юра. Ср. и в. юра:

Южн. Казахстана, хр. Каратау, в. юра Вилюйской впадины (табл. XXVIII, фиг. 5, 6).

Problematospermum Turutanova-Ketova, 1930. Тип рода — *Problematospermum ovale* Tur.-Ket., 1930; в. юра Ю. Казахстана (хр. Каратау). Известны семена. Семя незначительных размеров, в очертании овальное или удлинненно-эллиптическое, продольнорребристое, по-видимому, четырехшестигранное. От дистального, обычно суженного конца или несколько ниже его отходит пучок нитевидных выростов, превосходящих по длине собственно семя в 3—6 и более раз и расходящихся своими свободными концами в стороны почти под углом 180°. Проксимальный конец семени тупой, несколько утолщенный, усеченный. Внешняя поверхность интегумента обнаруживает эпидерму из продольных рядов изодиаметрических, прямостенных, шестиугольных клеток, расположенных в шахматном порядке; насчитывается до 20 рядов клеток на одной половине семени (табл. XXVIII, фиг. 7—10; рис. 208). В. юра Южн. Казахстана (хр. Каратау, д. Михайловка).

Ptiloctenia Delle, 1959. Тип рода — *Ptiloctenia ketoviae Delle*, 1959; ср. юра Закавказья (Ткварчели). Известны листья. Листья крупные, дваждыперистые, на верхушке вильчато раздвоенные. Сегменты цельные, продолговатые, слегка серповидно изогнутые, очередные, свободные, прикрепляются всем своим основанием к верхней поверхности стержня пера, полностью прикрывая последний. Приосновные перышки нижних рядов перьев избегают на главный стержень. Промежуточные перышки отсутствуют. Жилки простые или однажды дихотомизирующие, слегка расходятся и выходят в края. Главная жилка отсутствует. Строение эпидермы верхней и нижней поверхности различно. Эпидерма верхней поверхности состоит из однообразных, прямостенных изодиаметрических клеток неправильной формы. Эпидерма нижней поверхности слагается двумя типами клеток: неправильными изодиаметрическими и узкими, вытянутыми в продольном направлении, расположенными над жилками. Устьица гаплохейльные, сильно погруженные, окружены 6—7 побочными клетками неправильной формы, с сильно утолщенными краями со стороны, обращенной к устьичной щели, расположены беспорядочно и только на нижней поверхности листа (табл. XXVIII, фиг. 12—16). Ср. юра Закавказья (Ткварчели, Окриба).

Samaropsis Goerpert, 1864. Тип рода — *Samaropsis ulmiformis* Goerp., 1864; пермь, Чехословакия (Брауноу). Известны

семена. Семя сухое, уплощенное, обычно равностороннее, редко асимметричное; в очертании округлое, овальное, сердцевидное или почковидное. Средняя, веретеновидная часть (ядро) обычно плотная, несколько выпуклая, продольнорребристая, окружена пленчатой или кожистой оторочкой. Оторочка у нижнего края семени обычно выемчатая, у верхнего — несколько суженная и менее выемчатая и в этом случае симметричная и двукрылая. У других форм она окружает ядро со всех сторон, оставаясь почти не развито лишь у нижнего его конца и сохраняя обычно сим-

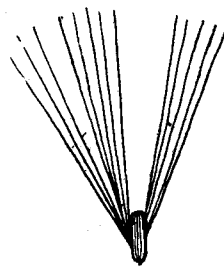


Рис. 208. *Problematospermum ovale* Tur.-Ket. — семя. Южн. Казахстан, хр. Каратау (Турутанова-Кетова, 1930)

метричное расположение, лишь редко асимметричное. Поверхность интегумента чаще тонко радиальноструйчатая, к краям постепенно сглаженная, или она совершенно гладкая и в этом случае она более плотная и кожистая. Эпидерма интегумента в виде изодиаметрических прямостенных клеток, не обнаруживающих рядового расположения; устьица в умеренном количестве, без определенного порядка, рассеяны по поверхности; побочных клеток до 6 в виде неправильного кольца. Иногда отмечают наличие папилл на поверхности эпидермы (рис. 209). Н. карбон — н. мел. Н. карбон Караганды, Донбасса, Львовско-Брестской впадины; ср. карбон Тунгусского, Убаганского бассейнов, Сев. Кавказа, в. карбон Кузбасса; н. пермь Таймыра; пермь Урала, Кузбасса; в. триас Сев.-Зап. Донбасса, Актюбинска, Кузбасса; н. юра — Мангышлака, Южн. Казахстана (хр. Каратау), Иссык-Куля, Ферганы, Вост. Сибири, Кузбасса, Тунгуски; ср. юра Иркутского басс.; н. мел Алдана, Ленского бассейна. Вне СССР: в. карбон Канады, Бельгии, Франции, Германии, Шпицбергена; пермо-карбон Англии; пермь Аляски, Швеции, Германии, Пенсильвании, Ю. Америки, Австралии; триас — н. юра Гренландии, Китая, Индии.

Schidolepium Heer, 1880. Тип рода — *Schidolepium gracile* Heer, 1880; юра Иркутской области. Известны шишки. Шишки цилиндрические или удлинено-овальные, с многочисленными черепицеобразно расположенными чешуями. Чешуи тонкие, кожистые, бескилевые, тонкоморщинистые, двух типов: овальные или ланцетноовальные, цельнокрайние (кроющие?) в нижней части шишки, дланевидные, а по внешнему краю лопастные — в верхней ее части (рис. 210). Юра Иркутской области и Киргизии (Иссык-Куль).

Sciadisca Zalesky, 1934. Тип рода — *Sciadisca petchorensis* Zalesky, 1934; пермь

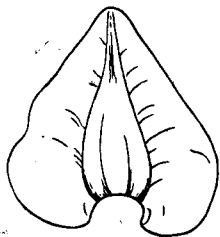


Рис. 209. *Samaropsis rotundata* Heer. — семя, $\times 12$; н. юра Иссык-Куля (Турутанова-Кетова, 1931)

р. Печоры. Вероятно, репродуктивные органы в виде почти плоских, округлых дисков или щитков, по-видимому, имевших ножку на их нижней стороне, которая прикреплялась в центре дисков. Верхняя сторона дисков или щитков, за исключением ее центральной части, — радиально-струйчатая, вследствие радиальной ориентировки клеток эпидермы (рис. 211). Пермь бассейна р. Печоры.

Sorosaccus Harris, 1935. Тип рода — *Sorosaccus gracilis* Harris, 1935; в триас — н. юра (зона *Thaumatopteris*) Вост. Гренландии. Известны микростробилы. Микростробилы удлиненные, цилиндрические, колосовидные, состоят из тонкой оси и микроспорофиллов. Микроспорофиллы многочисленные, густо спирально расположенные вокруг оси, состоят из тонкой нити 2—3 мм длины, несущей пучок из 5—8 пыльцевых мешков (микроспорангиев) и продолжающейся далее в виде загнутого вверх нитевидного отростка. Микроспорангии более или менее висячие, овальные, раскрывающиеся продольной щелью на одной стороне. Микроспоры сравнительно крупные, овальные (табл. XXVIII, фиг. 11). Рэт — н. мел. Рэт — лейас Вост. Урала; ср. юра Иркутского басс.; юра — н. мел Буреинского бассейна, Ленского угольного бассейна; н. мел Якутии. Рэт — лейас Вост. Гренландии.

Stenomischus Harris, 1935. Тип рода — *Stenomischus athrous* Harris, 1935; н. юра (зона *Thaumatopteris*), Юго-Вост. Гренландии. Известны микростробилы и микроспоры. Микростробил плотный, цилиндрический, к дистальному концу суженный и тупоокругленный, у основания усеченный. Ось стробила крепкая, слабо изгибающаяся, с боковыми, спирально поставленными микроспорофиллами, расположенными под прямым углом в проксимальной и под более острым



Рис. 210. *Schidolepium gracile* Heer — стробил. Ср. юра, Иркутский бассейн (Heer, 1880)

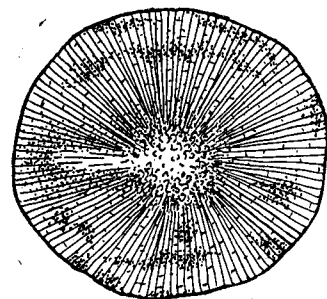


Рис. 211. *Sciadisca petchorensis* Zalesky (?) — спорофилл (?), $\times 2$. Пермь, р. Печора (Залесский, 1934)

углом в дистальной части. Микроспорофиллы заканчиваются пластинчатыми расширениями ромбоидального очертания, с серпообразно загибающимися кверху заостренными верхушками и неправильно зубчатыми боковыми сторонами. Микроспорангии свисающие, помещались в количестве двух-трех в основании этих пластинчатых образований и перекрывались частично черепитчато налегающими одна на другую пластинками. Эпидерма микростробилов остается не изученной, тогда как эпидермальные клетки дистальных пластинчатых расширений обнаруживают умеренно толстые и извилистые стенки. Микроспоры однобороздные (рис. 212). Возможно, что микростробил *Stenomischus* относится к хвойным из семейства *Taxodiaceae*. С н. юры — ср. юра Южн. Казахстана (хр. Каратау), Каменки (Харьковской обл.) Иркутского бассейна, в. юра бассейна р. Буреи. Вне СССР: н. юра Гренландии.

Stenorhachis Saporta, 1879. Тип рода — *Zamiostrobus scanicus* Nathorst, 1875; рэт — лейас Швеции. В ископаемом состоянии известны стробилы. Стробил рыхлый, состоит

из толстой продольно-морщинистой оси и спирально расположенных на ней спорофиллов. Спорофилл представляет собой ножку, неразветвленную с булавовидным расширением на конце или вильчато разветвлен-

вестны семена. Семена симметричные, небольшие, в очертании овальные. Центральное тело семени в отпечатках несколько выпуклое, в очертании овальное, окружено эписпермом, образующим по его краям плоский, радиаль-

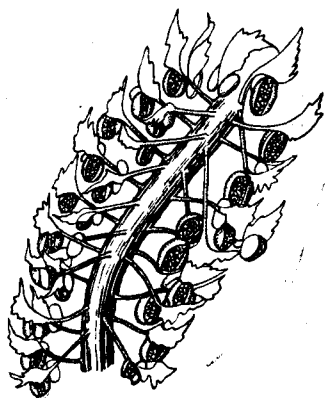


Рис. 212. *Stenomischus magnus* Тур.-Кет.—микростробил, $\times 2$. Ср. юра, Южн. Казахстан, хр. Каратау, уроч. Чохай (Туртуанова-Кетова, 1950)



Рис. 215. *Uralidium singulare* Zales. — лист. Пермь (кунгурский ярус), Урал (Залесский, 1939)



Рис. 216. *Uralosperma insignis* Zales. — семя. Пермь (кунгурский ярус), Урал (Залесский, 1939)

ную, несущую на концах разветвлений овальные семяподобные тела или пыльцевые мешки (рис. 213). С рэта. Н. юра Кавказа (Осетия),

но-морщинистый лимб с неровным, слабо волнистым краем (рис. 214). Н. пермь (кунгурский ярус) Урала.

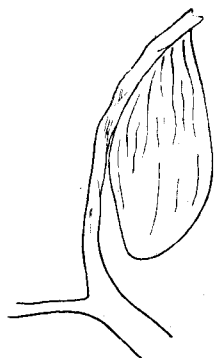


Рис. 213. *Stenorhachis scanicus* Nath. — микро-спорофилл (?), $\times 6$. Н. юра, оз. Иссык-Куль, Киргизия (Туртуанова-Кетова, 1931)

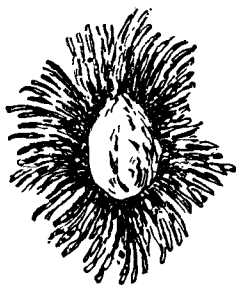


Рис. 214. *Thysанosperma ovatum* Zales. — семя, $\times 2$. Пермь (кунгурский ярус), Урал (Залесский, 1937)

Киргизии (Иссык-Куль); юра Южн. Казахстана; ср. юра Каменки (Харьковской обл.); юра — н. мел Буреинского басс., н. мел Якутии, басс. р. Лены, Вост. Забайкалья. Вне СССР: рэт — н. юра Швеции; н. юра Бельгии; н. мел Шпицбергена.

Thysанosperma Zalesky, 1937. Тип рода — *Thysанosperma ovatum* Zales., 1937; н. пермь (кунгурский ярус) Урала. Из-

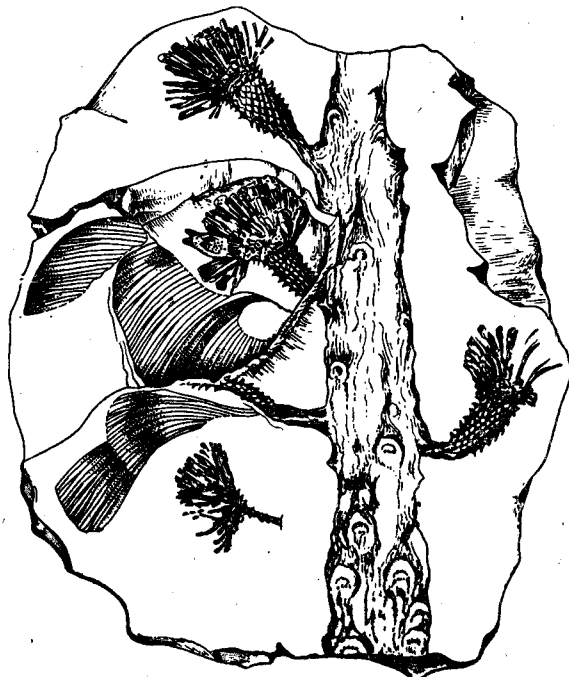


Рис. 217. *Vojnovskya paradoxa* Neuburg. Печорский бассейн, Халмерю, н. пермь, рисунок с голотипа (М. Ф. Нейбург, 1955)

Uralidium Zalessky, 1939. Тип рода — *Uralidium singulare* Zaless., 1939; н. пермь (кунгурский ярус), р. Барда на Урале. Известны семена. Семена с односторонне развитым эписпермом в виде асимметричного крыла, покрытого вильчатоделяющимися жилками, расходящимися от основания (рис. 215). Род монотипный. Пермь (кунгурский ярус) Урала.

Uralosperma Zalessky, 1939. Тип рода — *Uralosperma insigne* Zaless., 1939;

н. пермь (кунгурский ярус), р. Барда на Урале. Известны семена. Семена симметричные, плоские, гладкие, в очертании треугольные, с более или менее сильно закругленным нижним краем и оттянутым клювообразно верхним. Ядро округлое, гладкое, обложено эписпермом, образующим на его нижней стороне широкую плоскую крыловидную кайму, которая пересекается посередине проходящей от основания продольной бороздой (рис. 216). Пермь (кунгурский ярус) Урала.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. и Абесадзе К. Ю. 1927. О развитии окаймленных пор в трахеидах сосны. Журн. Русс. Ботан. общ. 12; стр. 183—196. Алексеев А. М. 1930. Древесина хвойных и некоторые филогенетические вопросы, с нею связанные. Изв. Казанск. ин-та сельск. хоз. и лес., 2, стр. 21—44. Андреева Е. М. 1953. Споры и пыльца из углей зап. окраины южной части Тунгусского бассейна. Палеонтология и стратиграфия. Тр. ВСЕГЕИ. Ленинград—Москва. Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. 1955. Том II, под редакцией Л. Л. Халфина. Москва.
- Байковская Т. Н. 1953. О неогеновой флоре Закарпатской области УССР. Тр. Львовского Геологического об-ва при Государственном Университете им. Ивана Франко. Палеонтологическая серия, вып. 2, стр. 211—215. Львов.—1956. Верхнемеловые флоры Северной Азии. Палеоботаника, вып. 2. Тр. Ботанического ин-та АН СССР. Москва—Ленинград.
- Болховитина Н. А. 1952. Пыльца хвойных из мезозойских отложений и ее значение для стратиграфии. Изв. АН СССР, серия геол., № 5, стр. 105—120. Москва.—1953. Спорово-пыльцевая характеристика меловых отложений центральных областей СССР. Тр. Ин-та геологических наук, вып. 145, геол. серия, № 61, стр. 1—183. Москва. Боровиков Г. 1909. Материалы для анатомии хвойных. Анатомическое строение древесины верхней и нижней стороны веток у хвойных. Зап. Новорс. об-ва ест., т. 34, стр. 33—84.
- Брик М. И. 1925. О некоторых юрских хвойных растениях Туркестана. Бюлл. Ср. Аз. Гос. Ун-та, № 10, стр. 197—203. Ташкент.—1952. Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений бассейна среднего течения р. Илек в Зап. Казахстане. Тр. ВСЕГЕИ, стр. 1—114. Госгеолиздат. Будкевич В. Е. 1934. Анатомия некоторых видов рода *Juniperus*. Сов. ботаника, 6, стр. 116—124.—1938. Сравнительно-анатомическое изучение вторичной древесины стволов и осей шишек некоторых представителей сем. Cupressaceae. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия 5, вып. 1, стр. 289—298.—1950. Ключ к определению видов рода *Pinus* по анатомическим признакам вторичной древесины. Тр. Бот. ин-та АН Арм. ССР, 7, стр. 145—153.—1956. Анатомическое строение древесины видов *Larix* в связи с их систематикой. Бот. журнал, № 41 (1), стр. 64—80.—1961. Древесина сосновых. АН СССР.
- Ван Ф. Ш., Цянь Н. Ф. и Чжан К. Д. 1954. Изучение морфологии пыльцы Китая. Пыльцы сосновых (Pinaceae) и таксодиевых (Taxodiaceae). Acta Bot. Sinica, vol. 4, 1 pp. (на китайском языке). Василевская Л. М. 1938. О наличии центральных смоляных ходов в хвое различных сосен и характере их коммуникации со смолоносной системой веточки. Тр. Тбилисс. Бот. ин-та, 4, стр. 121—137. Василевская Н. Д. 1949. О полтавской ксерофитной флоре Туркмении. Доклады АН СССР, т. XVIII, № 4, стр. 753—756. Москва.—1957. Некоторые представители хвойных из нижнемеловых отложений северной части Ленского угленосного бассейна. Тр. НИИГА. Сб. статей по палеонтологии и биостратиграфии, вып. 6, стр. 84—93.—1958. О возрасте ископаемой флоры о. Новая Сибирь. Бот. ж., т. XIII, № 2, стр. 266—269.—1959. Голосеменные растения из угленосных отложений Сангарского района (Ленский угленосный бассейн). Тр. НИИГА. Сб. статей по палеонтологии и биостратиграфии, вып. 15, стр. 56—83. Васильковский А. А. 1954. Остатки серого ореха и метасеквойи в верхнем плиocene Западной Камчатки, № 8, стр. 46—48. «Колыма» Магадан.—1956. Новые виды ископаемых хвойных четвертичного возраста, найденные на крайнем Северо-Востоке Азии. Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР, № 10, стр. 162—168. Вхрамеев В. А. 1952. Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана. Региональная стратиграфия, СССР, т. I. Изд. АН СССР.—1958. Стратиграфия и ископаемая флора юрских и меловых отложений Вилюйской впадины. Региональная стратиграфия СССР, т. 3, АН СССР. Вольф Э. Л. 1925. Хвойные деревья и кустарники Европейской и Азиатской части Союза. Ленинград.
- Герасимов Д. А. 1930. Об отличительных признаках пыльцы *Larix* и *Pinus cembra* в торфе. Докл. АН СССР, № 8, серия А, стр. 199—202. Москва.
- Голова Т. Ф. 1948. Ископаемые растения из Кемчугского буроугольного месторождения Чулымо-Енисейского угленосного бассейна. Тр. Томского Гос. ун-та, т. 99, стр. 75—118. Томск. Горбунов М. Г. 1958. Третичные сосны Западной Сибири. Бот. журнал, т. 43, стр. 337—352. Готан В. 1912. О хвойных (Coniferae) и их родичах в доисторические времена. «Естественнознание и география», 2, стр. 40—58. Григорьева А. П. 1930. Анатомическое исследование хвой сосен *P. pithyusa* Stev. и близких к ней видов. Зап. Гос. Ник. оп. бот. сада, 11.
- Деревья и кустарники СССР, ч. I. Голосеменные, 1949. Москва—Ленинград. Джапаридзе Л. И. и Василевская Л. М. 1934. К анатомической характеристике кавказских сосен. Тр. Тифлисс. Бот. ин-та, 1, стр. 271—287. Дорощев П. И. 1950. Ископаемая ель *Picea orientalis* Link. на юге Сев. Урала. Бот. журнал 35 (3), стр. 274—283.—1951. О находке ископаемых остатков *Metasequoia* в третичных отложениях бассейна Зен. Докл. АН СССР, т. LXXVII, № 5, стр. 885—887.—1955. Ископаемая шишка сосны из сарматских отложений Таманского полуострова. Геологический сб. Вс. Нефт. научн.-иссл. геол. разв. ин-та, 3 (6), стр. 326—329.—1955а. К палеокарпологическим исследованиям третичной флоры Казахстана. Мат. по истории фауны и флоры Казахстана. Ин-т Зоол. АН

- Каз. ССР, вып. 1, стр. 117—125.—19556. Мэотическая флора из окрестностей Одессы. Тр. Бот. ин-та. АН СССР, серия I, вып. II, стр. 109—143.—1956а. О находке третичной флоры на Алтае. Докл. АН СССР, т. 109, № 5, стр. 1027—1029.—1957. Материалы к познанию Западно-Сибирской третичной флоры (ископаемая флора с. Екатеринбургского близ г. Тары). Сб. памяти А. Н. Криштофовича. АН СССР, стр. 277—312. Москва—Ленинград.—1960а. О плиоценовой флоре башкирского Предуралья. Вопросы геологии восточной окраины Русской платформы и Южного Урала, вып. 5, стр. 15—32, Уфа.—1960б. О третичной флоре Белоруссии. Бот. журнал, т. 45, № 10, стр. 1418—1434. Дорофеев Н. В. и Степанов Д. Л. 1944. Существуют ли на Восточном склоне Урала пермские отложения? Доклады АН СССР, т. XV, № 7, стр. 319—322. Дорофеев П. И. и Свешникова И. Н. 1959. О находке остатков рода *Sciadopitys* S. et Z. в верхнемеловых отложениях Урала. Докл. АН СССР, т. 128, № 6, стр. 1276—1278. Дробов В. П. 1908. К послетретичной флоре Донской области. Бот. журнал, № 1, стр. 1—57. Дылис Н. В. 1947. Сибирская лиственница. Материалы к систематике, географии и истории. Москва.
- Забелин И. А. 1934. Методика фено-экологических наблюдений над хвойными и опыты применения ее к кедром и соснам. Бюлл. Гос. Никитск. бот. сада, № 13, стр. 1—55. Заключенская Е. Д. 1953. Описание некоторых видов пыльцы и спор, выделенных из третичных отложений Пасековского карьера Воронежской области. Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 142, геол. серия, № 59, стр. 60—102.—1954. Стратиграфическое значение пыльцы голосеменных для кайнозойских отложений Павлодарского Прииртышья и Северного Приаралья. Автореферат. Ин-т геол. АН СССР. Москва. Залесский М. Д. 1937. О выделении бардинского яруса в пермских отложениях Урала и его ископаемой флоре (Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur la flore fossile). Probl. палеонтол., т. II—III, стр. 37—101. Залесский М. Д. и Чиркова Е. Ф. 1938. Пермская флора Печорского Урала и хребта Пай-Хоя. АН СССР, Северная база, М—Л. Зауер В. В. 1954. Ископаемые виды рода *Cedrus* и их значение для стратиграфии континентальных отложений. Материалы по палинологии и стратиграфии. Сб. статей. Тр. ВСЕГЕИ, стр. 10—59.—Зауер В. В., Кара-Мурза Э. Н., Седова М. А. 1954. Основные этапы в развитии растительности на территории СССР в мезозойское время по данным палинологического анализа. Бот. журнал, т. XXXIX, 2, стр. 238—241. Зауер В. В. и Мчедлишвили Н. Д. 1954. О пыльце *Brachyphyllum* Brongn. Материалы по палинологии и стратиграфии. Сб. статей. Тр. ВСЕГЕИ, стр. 7—9. Ленинград—Москва.—1954. Споры-пыльцевые комплексы мезозойских и кайнозойских отложений района г. Тюмени. Материалы по палинологии и стратиграфии. Сб. статей. Тр. ВСЕГЕИ, стр. 124—159. Ленинград—Москва. Зауер В. В. 1960. О позднепермской флоре района Соликамска. Палеонтол. журн. № 4, стр. 114—124. Зоричева А. И. и Седова М. А. 1954. Споры-пыльцевые комплексы верхнепермских отложений некоторых районов севера Европейской части СССР. В кн. «Материалы по палеонтологии и стратиграфии». Сб. статей. Тр. ВСЕГЕИ, стр. 160—201. Ленинград—Москва.
- Ильинский А. П. 1929. Методы и задачи изучения географического распространения древесных пород СССР. Тр. по прикл. Бот. «Ген. и Сел.», 21, вып. 3. Ищенко А. М. 1952. Атлас микроспор и пыльцы среднего карбона Донбасса. Изд. АН Украинской ССР. Киев.
- Караваев М. П. 1952. Первая находка *Tsuga aff. Jongibracteata* Cheng. в ископаемом состоянии на территории СССР. БМОИП, отд. биол., т. 63, вып. 4. Кеппен Ф. 1885. Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе. СПб. Киричкова А. И. 1955. Флора верхов индрикотериевой свиты в Акмоле. Материалы по ист. фауны и флоры Казахстана, т. 1, ин-т. Зоол. АН Каз. ССР, стр. 138—150. Ковалева А. Ф. 1953. Верхнемеловые спорово-пыльцевые комплексы Чулымо-Енисейской впадины. Автореферат диссертации. Изд. АН СССР, Западно-Сибирский филиал. Новосибирск. Колаковский А. А. 1954. Плиоценовая флора Меоре—Атара. Тр. Сухумского бот. сада, вып. VIII, стр. 209—304.—1955. Ископаемая дендрофлора Кавказа. Тр. Тбилис. бот. ин-та АН Груз. ССР, т. XVII, стр. 263—297.—1956. Плиоценовая флора Дуаба. Тр. Сухумского бот. сада, вып. IX, стр. 213—309.—1958. Первое дополнение к Дуабской плиоценовой флоре. Тр. Сухумского бот. сада, вып. XI, стр. 311—397. Комаров В. Л. 1934. Ботанико-географический очерк хвойных деревьев. Бюлл. Тихоок. Ком. АН СССР, 3. Ленинград. Константов С. В. 1913. Несколько представителей флоры из миоценовых отложений, развитых в низовьях р. Бурен. Изв. Геол. ком., т. XXXII, стр. 405—426. Корнилова В. С. 1955. О полтавской флоре Казахстана. Докл. АН СССР, т. 104, № 1, стр. 124—127.—1955. К характеристике флоры болаттамских слоев Тургай. Изв. АН Каз. ССР, серия биологич., вып. 9, стр. 3—19. Коровин Е. П. 1934. К вопросу о палеоэкологических сменах в Средней Азии. Вопросы экологии и биоценоза, стр. 16—42. Краснов А. Н. 1911. Начатки третичной флоры юга России. Тр. общ. испыт. природы при Харьк. ун-те, т. XLIV, стр. 1—107. Криштофович А. Н. 1910. Юрские растения Уссурийского края. Тр. Геол. ком., нов. серия, вып. 56.—1911. О растительных остатках третичных песчаников Волынской губернии. Зап. Имп. Минерал. об-ва, т. XLVIII, вып. 1, стр. 21—47.—1912. Новые находки молодой третичной и послетретичной флоры в южной России. Зап. Новоросс. об-ва ест., т. XXXIX, стр. 1—10.—1916. Некоторые представители китайской флоры в сарматских отложениях на р. Крынке (обл. Войска Донского). Изв. Имп. АН, серия VI, т. X, № 14, стр. 1285—1294.—1920. О меловой флоре русского Сахалина. Изв. Геол. ком., т. XXXIX, № 3—6, стр. 455—501.—1921. О третичной флоре бухты Посьет, собранной Э. Э. Апертом в 1919 году. Мат. по геол. и полезн. ископ. Дальнего Востока, № 11, стр. 1—31.—1921. Третичные растения с реки Амагу Приморской области, собранные А. Г. Кузнецовым. Мат. по геол. и полезн. ископ. Дальнего Востока, № 15, стр. 1—16.—1924. Ископаемая ель из Анадырского края. Мат. по геол. и полезн. ископ. Дальнего Востока, № 32, стр. 3—7. 1928. Новые данные к верхнетретичной флоре Северо-Западной Сибири. Изв. Геол. ком., т. 46, № 7, стр. 753—756.—1931. Сарматская флора с р. Крынки. Тр. Главн. геологоразв. управл. ВСИХ СССР, вып. 98, стр. 1—27.—1932. Третичные растения с Западного склона Урала. Тр. Совета по изучению производительных сил, серия Башкирская, вып. 1, стр. 97—103.—1933. Ископаемая флора с реки Лозьвы в Северном Урале с остатками макклинтокий, родственная Гренландской. Тр. Всесоюзного геологоразведочного объединения НКТП СССР, вып. 291, стр. 1—44.—1934. Третичная флора залива Корфа на Камчатке. Тр. Дальневосточного геологоразведочного треста, вып. 62, стр. 1—32.—1936. Материалы к третичной нижнеудской флоре Сахалина. Изв. АН СССР, отделение математ. и естеств. наук, серия геологическая, № 5, стр. 697—727.—1936. О меловой флоре Восточного склона Урала и отношении ее к залежи бокситов. Мат. Центр. научно-иссл. геол. почв. ин-та, общая серия, сб. 1, стр. 42—49.—1937. Меловая флора Сахалина. 1. Мгач и Половинка. Тр. Дальневосточного

- филиала АН СССР. Серия геол., т. II, стр. 1—103.— 1937. Новые данные о третичной флоре Новокиевска и других мест Уссурийского края. Ежегодник Всеросс. палеонтол. об-ва, т. XI, стр. 49—57.— 1937. О меловой флоре Охотского побережья и северной Камчатки. Мат. по изучению Охотско-Колымского края, серия 1, вып. 5, стр. 67—96.— 1938. Верхнемеловые растения бассейна р. Колымы. Мат. по изучению Колымско-Индибирского края, серия 2, вып. 15. Гострест Дальстрой, стр. 1—26.— 1938. Миоценовая флора Украины и ее связь через Урал с третичной флорой Азии. Сб. памяти акад. А. В. Фомина. Изв. АН УССР, стр. 73—105.— 1939. Новые находки ископаемых флор на Дальнем Востоке как вехи стратиграфии. В кн: «Академику В. А. Обручеву к пятидесятилетию научной и педагогической деятельности». Изд-во АН СССР, стр. 277—313. Москва—Ленинград.— 1939. Байкальские или континентальные мезозойские отложения СССР. XVII Международ. Геол. Конгресс, т. 1, стр. 377—382.— 1946. Миоценовые растения из суйфунской свиты Уссурийского края. Бот. журн. СССР, т. 31, № 4, стр. 7—34.— 1952. Очерк третичных отложений некоторых районов СССР в связи с их угленосностью. Сб. памяти акад. П. И. Степанова. АН СССР, стр. 147—168.— 1958. Меловая флора бассейна р. Анадыря. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия VIII (Палеоботаника), стр. 9—71. 1958. Ископаемые флоры Пенжинской губы оз. Тастах и хр. Рарыткин. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия VIII (Палеоботаника), стр. 73—125.
- Криштофович А. Н. и Байковская Т. Н. 1960. Меловая флора Сахалина. АН СССР. Москва—Ленинград. Криштофович А. Н. 1957. Палеоботаника (4-е дополненное издание). Ленинград. Криштофович А. Н. и Принада В. Д. 1932. Материалы к мезозойской флоре Уссурийского края. Изв. В. Геол.-разв. обьед., т. 1, вып. 22, стр. 363—374.— 1934. Определитель мезозойской флоры СССР. ОНТИ М.—Л. Криштофович А. Н., Палибин И. В., Шапоренко К. К., Ярмоленко А. В., Байковская Т. Н., Грубов В. И., Ильинская И. А., 1956. Оligоценовая флора горы Ашугас в Казахстане. Тр. Бот. ин-та. АН СССР, серия 8, вып. 1, М.—Л. Крылова И. Л. 1960. Об укороченных побегах представителей сем. Pinaceae. БМОИП, отд. биол., нов. серия, т. 65, вып. 5, стр. 116—119. Кузнецов С. 1925. Шишки и семена хвойных пород Приморской губернии. Изв. Обл. Амурск. с.-х. опытн. станции, т. 2, вып. 4, стр. 49—56. Куприянова Л. А. 1958. О видовых определениях пыльцы из третичных отложений. Проблемы ботаники, вып. IV, Изд. АН СССР, стр. 129—140.
- Лебедев И. В. 1955. Касский комплекс. Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири, т. II, стр. 196—205. Любер А. А. и Вальц Э. А. 1938. Классификация и стратиграфическое значение спор некоторых каменноугольных месторождений. Тр. ВСЕГЕИ, вып. 105. Москва.— 1941. Атлас микроспор и пыльцы палеозоя. Тр. ВСЕГЕИ, 139. Москва.
- Малеев В. П. 1928. Хвойные Черноморского побережья Кавказа и Крыма (Тсуги, пихты и кипарисы). Тр. по прикл. Бот. «Ген. и Сел». Т. 18, вып. 2, стр. 67—140. Малаявкина В. С. 1949. Определитель спор и пыльцы. Юра—мел. Гостоптехиздат. 1953. Верхнетриасовые, нижнеюрские и среднеюрские спорово-пыльцевые комплексы Восточного и Западного Приуралья. Тр. Всесоюзн. Нефт. научн.-иссл. геологоразведочн. ин-та, вып. 75, стр. 93—147. Материалы по палеонтологии. 1956. Новые семейства и роды. ВСЕГЕИ, нов. серия, вып. 12, Москва. Мерклин К. Е. 1885. *Palaeodendrologikon rossicum*. С. Петербург. Монозон-Смолина М. X. 1949. К вопросу о морфологии пыльцы некоторых видов рода *Pinus*. Бот. журнал. т. 34, № 4, стр. 352—375. Мчедlishvili Н. Д. 1956. Флора и растительность киммерийского века по данным палинологического анализа. Автореферат. Изд. АН Груз. ССР. Тбилиси.
- Нейбург М. Ф. 1936. К стратиграфии и возрасту угленосных отложений Танну-Тувинской Народной Республики. Тр. Геол. ин-та АН СССР, т. V, стр. 129—159.— 1936. К стратиграфии угленосных отложений Кузнецкого бассейна. Изв. АН СССР, серия геол., № 4, стр. 469—510.— 1948. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. Палеонтология СССР, т. XII, ч. 3, вып. 2. Москва—Ленинград. Нестерович Н. Д. и Чекалинская Н. И. 1953. Шишки и семена хвойных пород Белорусской ССР. Изд-во АН БССР. Никитин П. А. 1948. Плиоценовые флоры с реки Оби в районе Томска. Докл. АН СССР, т. 61, № 6, стр. 1103—1106.— 1957. Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области. Изд. Бот. ин-та АН СССР, Москва—Ленинград.
- Обручев В. А. 1891. Юрские растительные остатки с р. Зеи. Изв. Вост.-Сиб. отд. разв.-геол. обьед., т. XXII, № 2—3, стр. 114. Томск.
- Павлов В. В. 1958. Палинологическое обоснование возраста отложений, слагающих возвышенность Собо-Хайа (Ленский угленосный бассейн). Сб. статей по палеонтологии и биостратиграфии, вып. 12, стр. 74—77, Ленинград.— 1958. Результаты палинологического анализа образований из отложений осадочно-вулканической серии Бикон. Сб. статей по палеонтологии и биостратиграфии, вып. 12, НИИГА, стр. 77—79. Ленинград. Палибин И. В. 1901. Некоторые данные о растительных остатках белых песков и кварцевых песчаников южной России. Изв. Геол. ком., т. XX, стр. 447—506.— 1904. Растительные остатки из Сихотэ-Алиня. *Verhandl. d. K. Russ. Mineralog. Ges. Bd. 41, Lief 1*, стр. 31—50. С. Петербург.— 1930. Верхнемеловая флора Юго-Восточного Закавказья. Изв. Гл. геол.-разв. управл., т. XLIX, № 7, стр. 125—134.— 1931. Новые хвойные растения из неогеновых отложений Урала и Кавказа. Изв. Бот. сада, 25, стр. 53—61. Ленинград.— 1937. Меловая флора Даралагеца. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия 1, вып. 4, стр. 171—199.— 1938. Ископаемые третичные сосны Западного Закавказья. Сб. памяти акад. А. В. Фомина, изд. АН УССР, стр. 66—72.— 1939. Материалы к третичной флоре Армении. В кн: «Президенту АН СССР акад. Комарову», стр. 607—630. Ленинград. Петров В. А. 1939. Растительные остатки закированного слоя Бинагадов. Изв. Азербайджанского фил. АН СССР, № 6, стр. 100—107. Пименова Н. В. 1937. Флора третичных песков в правобережья УРСР. Труды Института геологии, т. 12, стр. 1—135.— 1939. Ценоманская флора окрестностей г. Киева. Геол. журнал АН УССР, т. VI, вып. 1—2, стр. 229—243. Поляркова А. И. 1939. К изучению ископаемых флор буренского и амурского цагаяна. Сб. к семидесятилетию акад. В. Л. Комарова, стр. 631—682. Принада В. Д. 1928. Новые находки нижнемеловых растений в пределах Европейской части СССР. Ежегодник Русск. палеонт. об-ва, т. VII, стр. 135—139.— 1933. Юрские растения Ткварцельского угленосного бассейна в Закавказье. Тр. Всес. геолог.-разв. обьед. НКТП. СССР, вып. 261, стр. 1—38.— 1940. О нахождении на Урале верхнетриасовых растений замечательной сохранности. Сов. ботаника, т. 4, стр. 23—27.— 1962. Мезозойская флора Восточной Сибири и Забайкалья. Гостеолтехиздат. Пыльцевой анализ. 1950. Коллектив авторов под ред. И. М. Покровской. Геолгиздат.
- Радченко Г. Н. и Шведов Н. А. 1940. Верхнепалеозойская флора угленосных отложений западной части бассейна реки Нижней Тунгуски. Тр. Арктич.-научно-иссл. ин-та, т. 157, Л.—М. Румянцева О. Г.

1950. Петрография и спорово-пыльцевой состав углей Забайкалья. Тр. Иркут. Гос. ун-та им. А. А. Жданова, т. V, вып. 1, серия геол., стр. 49—64.

Самойлович С. Р. 1953. О возрасте соликамской свиты по данным спорово-пыльцевого анализа. Геологический сб. II (V), ВНИГРИ, стр. 144—145.—1953. Пыльца и споры из пермских отложений Чердынского и Актюбинского Приуралья. ВНИГРИ. Палеобот. сб., нов. серия, вып. 75, стр. 5—51. Самылина В. А. 1961. Новые данные о нижнемеловой флоре Южного Приморья. Бот. журнал, № 5, стр. 634—645. Свешникова И. Н. 1952. Применение анатомического исследования эпидермиса и кутикулы при определении ископаемой хвои. Докл. АН СССР, нов. серия, т. XXXIV, № 1, стр. 135—137.—1953. Находка рода *Cryptomeria* Доп в мезотических отложениях Грузии. Докл. АН СССР, т. XCII, № 2, стр. 417—419.—1955. К методике исследования эпидермиса и кутикулы ископаемых и современных хвойных. Бот. журнал, т. 40, № 4, стр. 553—555. Свешникова И. Н. и Буданцев Л. Ю. 1959. Третичная флора Калининградского полуострова, 1 (Taxodiaceae). Бот. журнал, т. 44, № 2, стр. 211—214. Седова М. А. 1956. Новые семейства и роды. Материалы по палеонтологии. Тр. ВСЕГЕИ, нов. серия, вып. 12, стр. 246—249. Сикстель Т. А. 1952. Юрская флора каменноугл. месторождения Фан-Ягноб. Тр. ин-та геологии АН Тадж. ССР, т. II, Душанбе.—1953. Материалы к познанию юрской толщи угольного месторождения Ангрэн. Тр. Ин-та геол. АН Узб. ССР, вып. VII, сб. 2, стр. 41—57.—1953. Материалы к стратиграфии юрской толщи каменноугольного месторождения Кокянак. Тр. Ин-та геол. АН Узб. ССР, вып. VII, сб. 2, стр. 69—96.—1953. Материалы к стратиграфии юрских угленосных отложений Ягмана в Туркменской ССР. Тр. Ин-та геол. АН Узб. ССР, вып. VII, сб. 2, стр. 117—154.—Сосновский Д. И. 1910. Эльдарская сосна. Вестн. Тифл. Бот. сада, 18. Станиславский Ф. А. 1957. Ископаемая флора батско-келловейских отложений Донецкого бассейна из Днепро-Донецкой впадины. Издание АН УССР.—1957. Об остатках так называемой *Sequoia sternbergii* (Гоерр.) Неег. Сб. памяти А. Н. Криштофовича, стр. 199—205. АН СССР. Сукачев В. Н. 1910. Некоторые данные о доледниковой флоре Северной Сибири. Тр. Геол. музея АН, т. IV, вып. 4, стр. 55—62.—1924. К истории развития лиственниц. В кн: «Лесное дело». Сб. статей. Л.—М., стр. 12—44.—1939. Дендрология с основами лесной геоботаники. II изд., Ленинград. Сьюорд А. Ч. 1907. Юрские растения Кавказа и Туркестана. Тр. Геол. ком., нов. серия, вып. 38.—1911. Юрские растения из Китайской Джунгарии. Тр. Геол. ком., нов. серия, вып. 75.—1912. Юрские растения из Амурского края. Тр. Геол. ком., нов. серия, вып. 81.

Тахтаджян А. Л. 1950. Филогенетические основы системы высших растений. Бот. журнал, т. 35, № 2, стр. 13—138.—1956. Высшие растения. От псилофитовых до хвойных. Часть I. Изд. АН СССР. Тихомиров Б. А. 1949. Кедровый стланик, его биология и использование. Москва. Толмачев А. И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. Изд. АН СССР. Турутанова-Кетова А. И. 1930. Юрская флора хребта Каратау. Тр. геол. музея, т. VI, стр. 131—172. А. И. 1931. Материалы к познанию юрской флоры бассейна оз. Иссык-Куль в Киргиз. АССР, Тр. Геол. Муз. АН СССР, т. VIII, стр. 311—356.—А. И. 1936. Материалы к стратиграфии Чак-Пакского каменноугольного района в Южном Казахстане. Тр. Геол. ин-та АН СССР, т. V, стр. 85—116.—А. И. 1950. Некоторые юрские семена и цветки голосеменных из Средней Азии и Южного Казахстана. Вопросы палеонтологии, т. VI, стр. 273—347.—А. И. 1960. Новые ферганиецеллы Средней Азии. Новые виды

древних растений и беспозвоночных СССР, ч. I, ВСЕГЕИ, стр. 108—112.—А. И. 1960. Новый птериофиллум Средней Азии. Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР, ч. I, ВСЕГЕИ, стр. 112—113.

Флора СССР. 1934. т. I, изд. АН СССР. Ленинград.

Хахлов В. А. 1924. Ископаемые растения Иркутского угленосного бассейна. Изв. Сиб. отд. Геологич. ксм., т. IV, вып. 2, стр. 1—39. Худайбердыев Р. 1958. Ископаемые древесины из окрестностей оз. Смолино. Бот. журнал, т. XLIII, № 5, стр. 704—710.—1958. Ископаемые древесины из окрестностей оз. Смолино. Узбекский биол. журнал, № 1, стр. 53—62.

Цымек А. А. и Сергеева В. Н. 1951. Анатомические признаки древесины главнейших хвойных пород Дальнего Востока. Особенности развития лесного хозяйства Дальнего Востока. Сб. работ ДВ ин-та лесного хоз-ва, вып. 3, стр. 103—122.

Чавчавадзе Е. 1960. Анализ диагностических признаков древесины хвойных. Поры на полях перекреста древесины таксоидиевых. Докл. АН СССР, т. 133, № 5, стр. 1235—1238. Чавчавадзе Е. и Худайбердыев Р. 1960. О характере пор в клетках древесной паренхимы некоторых хвойных. Биол. журнал Узбек. ССР, № 4, стр. 18—24. Чэн-Хуан-юнь и Куан-Кэ-жэнь. 1958. Новый род Pinaceae *Cathaya Chun et Kuang* gen. nov. из Южного и Западного Китая. Бот. журнал, т. 43, № 4, стр. 461—476.

Шведов Н. А. 1958. Некоторые представители триасовой флоры Восточного Таймыра. Сб. статей по палеонтологии и биостратиграфии, вып. 7, изд. НИИГА, стр. 56—78.—1961. Пермская флора севера Енисейско-Ленского края. Тр. Ин-та геол. Арктики, т. 103, Госгеолтехиздат. Шилкина И. А. 1958. Ископаемые древесины Арктики: *Araucariopitys haraulachica* sp. nov. из нижнеюрских отложений Хараулахских гор (Верхоянский хребет). Бот. журнал, т. XIII, № 9, стр. 1316—1319.—1960. Древесина нового рода и вида хвойных из нижнемеловых отложений Земли Франца Иосифа. Палеонт. журнал, № 1, стр. 113—117. Шмальгаузен И. Ф. 1884. Материалы к третичной флоре юго-западной России. Зап. Киевск. об-ва естеств., т. VII, вып. 2, стр. 289—432.—1884. Материалы к третичной флоре юго-западной России. Зап. Киевск. об-ва естеств., т. VII, вып. 2, стр. 1—144. Шеголов А. К. 1958. Новая находка хвойных в верхнем карбоне Донецкого бассейна. Геологич. журнал, т. 18, вып. 6, стр. 47—60.

Янишевский М. Э. 1915. О миоценовой флоре окрестностей г. Томска Тр. Геол. ком., нов. серия, вып. 131. Ярмоленко А. В. 1933. Опыт применения анатомии вторичной древесины ствола к объяснению филогении хвойных. Сов. ботаника, № 6, стр. 46—63. Ленинград.—1940. О *Sequoia langsdorffii* (Вонгп.) Неег в связи с систематикой третичных и верхнемеловых хвойных. Бот. журнал АН СССР, т. 25, № 4—5, стр. 349—358. Яценко-Хмельевский А. А. 1954. Древесины Кавказа. I Изд. АН Арм. ССР. Ереван.—А. А. 1954. Основы и методы анатомического исследования древесины. Москва—Ленинград. Яценко-Хмельевский А. А. и Будкевич Е. В. 1958. Краткий очерк строения древесины китайи серебролистной (*Cathaya argyrophylla* Chun et Kuang). Бот. журнал, т. 43, № 4, стр. 477—480.

Aase H. C. 1915. Vascular anatomy of the megasporophylls of conifers. Bot. Gaz. 60, p. 277—313. Alvin K. L. 1953. The Abietaceous cones from the Wealden of Belgium. Mém. Inst. R. Sci. Nat. Belgique, p. 40—41.—1957. On *Pseudoaraucaria* Fliche emend., a genus of fossil pinaceous cones. Ann. Bot., n. s., 21 (81), p. 33—51.—1957. On two cones *Pseudoaraucaria heeri* (Coevans) nov. comb. and *Pityostrobus willerottensis* nov. sp. from the wealden of Belgium. Institut roy. Sc. nat. Belgique, Mem., 135, p. 1—27.—1959. A new shoot

belonging to the Pinaceae from the Wealden of Belgium. Proc. IX Intern. Bot. Congr. Montreal 11, p. 5. Andre D. 1956. Contribution à l'étude morphologique du cône femelle de quelques gymnospermes (Cephalotaxacées, Juniperoidées, Taxacées). Nat. Monspliensia (Bot.), t. 8, pp. 3—35. Andrews H. N. 1948. *Metasequoia* and the Civing fossils. Missouri Bot. Garden Bull. 36, p. 79—85.—1955. Index of generic names of fossil plants 1820—1950. Geological Survey Bulletin 1013. Washington. Arnold C. A. 1948. Classification of Gymnosperms from the viewpoint of paleobotany. Botanical Gazette, vol. 110, N 1, p. 2—212. Arnold C. A. and J. S. Lowther. 1955. A new cretaceous conifer from northern Alaska. Amer. Jour. Bot. 42 (6), p. 522—528. Arnoldi W. 1900. Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. IV. (S.-Abdruck aus «Flora oder Allg. bot. Zeitung. Bd. 87, H. 2). Arnott C. A. W. 1838. On the genus *Torreya*. «Annals of Natural History» vol. 1, pp. 126—132.

Bader F. J. W. 1960. Die Coniferen der Tropen. Decheniana 113, ss. 71—96.—1960. Die südhemisphärischen Coniferen als genetisches geographisches und ökologisches Florenelement. Erdkunde; Arch. f. Wiss. Geogr. Bd. 24, ss. 303—308. Bailey I. W. 1909. The structure of the wood in the Pineae. Bot. Gaz. 48, ss. 47—55.—1910. Anatomical characters in the evolution of *Pinus*. Amer. Nat. 44, pp. 284—293.—1916. The structure of the bordered pits of conifers and its bearing on the tension hypothesis of the ascent of sap in plants. Bot. Gaz. 62, pp. 133—142. 1919. Structure, development and distribution of so-called bars or rims of Sanio. Bot. Gaz. 67, p. 449—468.—1933. The cambium and its derivative tissues. VII. Problems in identifying the wood of the mesozoic Coniferae. Ann. Bot. 47, pp. 145—158.—1957. Aggregations of microfibrils and their orientations in the secondary wall of coniferous tracheids. Amer. J. Bot., 44, № 5, pp. 415—418. Bailey I. W. and A. F. Faull. 1934. The cambium and its derivative tissues. IX. Structural variability in the redwood, *Sequoia sempervirens* and its significance in the identification of fossil woods. J. Arn. Arb. 15, pp. 233—254. Baird A. M. 1953. The life history of *Callitris*. Phytomorphology 3 (3), pp. 258—284. Bannan M. W. 1934. Origin and cellular character of xylem rays in gymnosperms. Bot. Gaz. 96, pp. 260—281.—1934. Vertical resin ducts in the secondary wood of the Abietineae. New Phyt. 35, pp. 11—46.—1937. Observations on the distribution of xylem ray tissue in conifers. Ann. Bot., v. 1 № 4, p. 717—726.—1941. Variability in wood structure in roots of native Ontarioconifers. Bull. Torrey Bot. Club v. 68, N 3, p. 173—194.—1941. Wood structure of *Thuja occidentalis*. Bot. Gaz. 103 (2), p. 295—309. 1944. Wood structure of *Libocedrus decurrens*. Amer. J. Bot., 31 (6), p. 346—351.—1952. The microscope wood structure of North American species of *Chamaecyparis*. Canadian J. Bot., 30 (2), p. 170—187.—1954. The wood structure of some Arizonan and Californian species of *Cupressus*. Canadian J. Bot., 32, p. 285—307.—1957. The relative frequency of the different types of anticlinal divisions in conifer cambium. Canad. Journ. Bot., v. 35, N 6, p. 875—884. Bannan M. W. and Bailey I. W. 1956. Cell size and survival in conifer cambium. Canad. J. Bot., v. 34, N 5, p. 769—776. Beck G. F. 1945. Ancient maples of central Washington region. Northwest Science, v. 18, N 4. Lancaster. Beissner L. 1930. Handbuch der Nadelholzkunde, 3. Aufl. von Fitschen. Berlin. Bernath E. L. 1937. Coniferous forest trees of Chile. Trop. Woods 52, p. 19—26. Berry E. W. 1907. Palaeobotanical notes 3. The stomata in *Protophyllocladus*. *Subintegrifolius*. The Johns Hopkins Univ. Circ., new ser., N 7, p. 79—91.—1908. Some araucarian remains from the Atlantic Coastal Plants. Bull. Torr. Bot. Club, 35, p. 249—260.—1910. A revision of the fossil Plants of

the genus *Nageiopsis* of Fontaine. Proc. of the United Stat. Nat. Mus. Proc., v. 38, p. 188—195.—1911. Notes on the genus *Widdingtonites*. Bull. Torrey Bot. Club., v. 39, p. 344—348.—1919. Upper cretaceous floras of the eastern Gulf region in Tennessee, Mississippi, Alabama and Georgia. United States. Geol. Surv. Prof. Paper, N 112, p. 1—177.—1929. A revision of the flora of the Latah formation. Un. St. Geol. Surv. Prof. Paper, 154—H. p. 225—265. Bertrand P. 1919. Sur la flora du bassin houiller de Lyon. Compts rendue Ac. Science 168, S. 174—177. Paris.—1940. L'organisation anatomique des plantules des Conifères et ses conséquences les plus immédiates pour la phylogénie des végétaux vasculaires. Bull. Soc. Bot. France, 87, p. 1—11. Beversluis I. R. 1943. Die micrografische identitatie von Conifere houstsoorten. Wageningen, H. Veenman et Zonen (Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool, Wageningen, Deel 47, Verhandeling 2). Bhardway D. C. 1952. On a new species of *Taxoxylon* Unger from the Jurassic of Rajmahal hills, Bihar (India). Lloydia, 15, p. 234—240.—1953. Jurassic Woods from the Rajmahal Hills Bihar. The Palaeobotanist, v. 2. Bliss M. S. 1918. Interrelationships of Taxineae. Bot. Gaz. 66, p. 54—60. Bock W. 1954. Primaraucaria a new Araucarian genus from the Virginia triassic. J. of Palaeontology, v. 28, N. 1, p. 32—42. Bose M. N. 1952. *Brachyphyllum spiroxylum* sp. nov. from the Rajmahal Hills, India. The J. of Ind. Bot. Soc., v. 31, N 4, p. 287—296. Bose M. N. and Hsü J. 1953. On some coniferous cones, probably of *Brachyphyllum*, from the Jurassic of the Rajmahal Hills, Bihar, India. Proc. Nat. Inst. Sci. of India, 19 (2), p. 203—209. Bourreau E. 1939. Recherches anatomiques et experimentales sur l'ontogenie des plantules des Pinacees et ses rapports avec la phylogenie. Ann. Sci. Nat., 11, ser. 1, p. 1—219.—1946. L'acceleration basifuge et l'évolution vasculaire des Coniferas vivantes comparées a celle de certaines plantes paleozoiques. Bull. Soc. Bot. France, Paris, t. 38, p. 834—845.—1946. La convergence des structure et des formes dans les organes femelles des Cycadees et des Coniferales. Rev. Sci. Paris, 84, p. 137—144. Boutelje J. B. 1955. The wood anatomy of *Libocedrus* Endl., s. lat., and *Fitzroya* I. D. Hook. Acta Horti Berg., 17 (6), p. 177—216. Brem M. 1934. Anatomical method for determining the wood of the spruce and the larch. Bull. Intern. Acad. Polon. Sci. Lettres., ser. B (1), N 8, p. 103—111. Brooks F. T. and Stiles W. 1910. The structure of *Podocarpus spinulosus* (Smith) R. Br. Ann Bot., 24, p. 306—319. Brown R. W. 1936. The Genus *Glyptostrobus* in America. Journal of the Washington Academy of Sciences, v. 26, N 9, p. 353—357. Buchholz J. T. 1938. Cone formation in *Sequoia gigantea*. 1. The relation of stem size and tissue development to cone formation. 11. The history of the seed cone. Amer. Jour. Bot., 25, p. 296—305.—1946. Gymnosperms. Taxonomy of Coniferales. Encyclopaedia Britannica, 11, p. 22—34.—1948. Generic and subgeneric distribution of the Comferales, Bot. Gaz., v. 10 (1), p. 80—91. Buchholz and Grey. 1948. A taxonomic revision of *Podocarpus* 1. The sections of the genus and their subdivisions with special reference to leaf anatomy. 11 J. Arnold Arbor., 29, r. 49—63, 64—76. Burdon E. R. 1911. *Fokienia hodginsii*: structure of the wood. Gard. Chron., ser. 3, 49, p. 84. Burgerstein A. 1908. Vergleichende Anatomie des Holzes der Koniferen. Wiesner Festschrift, p. 101. Wien. Burlingame L. 1913, 1914. The morphology of *Araucaria brasiliensis* Bot. Gaz., v. 55, p. 97—114; v. 57, p. 490—508.—1915. The origin and relationships of the Araucarians. 11. Bot. Gaz., v. 60, p. 89—114. Buvat R. 1954. Observations sur la structure des ponctuations aréolées dans le xylème secondaire de *Pinus silvestris* L. C. R. Acad. Sci. 239 (23), p. 1167—1169.

- Calder M. G. 1953. A coniferous petrified forest in Patagonia. *Bull. of the British Mus. (Nat. hist.)*, Geol., v. 2, N 2, 1953, p. 99—138. Campo-Duplan van M., 1950. Recherches sur la phylogenie des Abietinees d'après leurs grains de pollen. *Trav. de laboratoire forest. Toulouse t. 1, Etudes dendrologiques I sect., v. 4 Article 1. Le pollen.* — 1951. Recherches sur la phylogenie des Taxodiacees d'après leurs grains de pollen. *Trav. Labor. Forest. Toulouse, 11, Sect. 1, 4, p. 1—14.* Carpentier A. 1938. Les cuticules des Gymnosperms wieldiennes. *Ann. paléont., t. 28, f. 4, p. 155—179.* Caspary R. 1861. *De Abietinearum Carr. floris feminei structura morphologica. Diss. in facult. philos. Actore Rob. Caspary. Regimonti Pr., typ. Academicis Dalkowskianis.* Čelakovský L. 1882. Zur Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietinaceen nebst einem morphologischen Excurse über die weiblichen Blüthen der Coniferen. *Abh. der kel. böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften, VI.* — 1890. Die Gymnospermen. Eine morphologisch-phylogenetische Studie. *Abh. Böhm. Ges. Wiss. (math.-nat.), VII, 4, S. 1—148.* — 1898. Nachtrag zu meiner Schrift über die Gymnospermen *Bot. Jahrb., 24, S. 202—231.* Černjavski P. 1931. Fossile Koniferen in pliozänen Mergelablagerungen bei Kacanik in Sudserbien. *Extrait Bull. l'Inst. Jardin Bot. l'Univers. Belgrade, t. 1, N 3.* Chalk L., Davy J. B. and Desch. H. W. 1932. Forest trees and timbers of the British Empire. 1. Some East African Coniferae and Leguminosae. Oxford. Chamberlain Ch. J. 1935. *Gymnosperms, structure and evolution.* Chicago. Chaney R. W. 1948. The bearing of the living *Metasequoia* on problems of Tertiary Paleobotany. *Proc. Nat. Acad. Sci., 34, p. 503—515.* — 1951. A revision of fossil *Sequoia* and *Taxodium* in Western North America based on the recent discovery of *Metasequoia*. *Trans. Amer. Phil. Soc., N. S., v. 40, Part 3, p. 171—262.* — 1952. Conifer dominants in the Middle Tertiary of the John Day Basin, Oregon. *The Palaeobotanist, v. 1, p. 105—113.* Chang C. Y. 1936. Resin cells in a pine. *Bull. Chinese Bot. Soc., 2 (1), p. 43—44.* Chang, Ying-pe. 1954. Bark structure of North American conifers. Washington. Cheng W. G. 1932. A new *Tsuga* from south-western China. *Cont. Biol. Lab. Sc., Soc. China, Bot. Sci., 7, 1—3.* Chowdhury C. R. 1961. The morphology and embryology of *Cedrus deodara* (Roxb.) Loud. *Phyto-morphology, v. 11, N 3, p. 283—304.* Chryslar M. A. 1915. The medullary ray of *Cedrus*. *Bot. Gaz., 59, p. 387—396.* — Clinton-Baker H. W. and A. B. Jackson. 1909—1913. *Illustrations of Conifers.* Cookson I. C. 1953. The identification of the sporomorph *Phyllocladites* with *Dacrydium* and its distribution in southern tertiary deposits. *Austral. J. Bot., v. 1, N 1, p. 64—70.* Cookson I. and Duigan S. 1951. Tertiary Araucariaceae from South-Eastern Australia. With notes on living species. *Austr. J. Sci. Res., 4, p. 415—449.* Cookson I. and Pike K. 1953. Contribution to the Tertiary occurrence of the Genus *Dacrydium* in Australian region. *Austr. J. Bot., v. 1, N 3, p. 474—484.* — 1953. The Tertiary Occurrence and Distribution of *Podocarpus* (section *Dacrycarpus*) in Australia and Tasmania. *Austr. J. Bot., v. 1, N 1—2, p. 71—82.* Czeczott H. Wiadomości tymczasowa o florze miocenskiej Turowa nad Nysu Tużycka (Preliminary, notes on the Miocene flore of Turów near Bogatynia). *Wiad. Muz. Ziemi (Pol. Geol. Mag.), t. IV, p. 249—255.* Dake H. C. 1954. Fossil conifer cones. *The Mineralogist, XXII, N 5, p. 214—218.* Dallimore W. and Jackson A. Brucc. 1948. *A handbook of Coniferae including Ginkgoaceae.* Third edition. London. De la Landre G. 1934. Presence de pollen de Conifere (Abietineae) dans in silex de la craie. Les pluies de pollen a l'epoque cretaceae. *C. r. Acad. sci., t. 199, p. 797—799.* Paris. Doyle J. 1945. Developmental lines in pollination mechanisms in the coniferales. *The Sci. proceedings Roy. Dublin Soc., v. 24, N. S. N 1—5, p. 43—62.* Doyle, M. H. and Doyle, I. 1948. Pith structure in conifers. 1. Taxodiaceae. *Proceedings Roy. Irish acad., v. 52, Sect. B, N 2, p. 15—39.* Dubois G. 1938. Pollen et phylogenie chez les Abietinees. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 72, p. 1—21.* Dutt C. P. 1916. *Pityostrobus macrocephalus* L. et H. — *Ann. Bot., v. 30, p. 529—549.* Eames A. J. 1913. The morphology of *Agathis australis*. *Ann. Bot., 27, p. 1—38.* Edwards W. N. 1921. Fossil Coniferous Wood from Kerguelen Island. *Ann. Bot., v. 35, p. 609—617.* Eicke Ruth. 1954. Beitrag zur Frage des Hoftüpfelbaues der Koniferen. *Ber. Dtsch. Bot. Ges., 67, № 6—7, S. 213—217.* Elias M. K. 1948. *Walchia: anatomy of branch and leaf.* *Geol. Survey, American Bull., v. 59, p. 1319—1320.* Emberger L. 1960. *Les végétaux vasculaires, tome 11, Traité de botanique systematique.* Endlicher S. 1847. *Synopsis Coniferarum, Cracoviae.* Endo S. 1936. New fossil species of *Sequoia* from the Far—East. *Proc. Imp. Acad. Tokyo 12, p. 172—175.* Endo S. and Chaney R. W. 1951. A record of *Sequoia* in the Jurassic of Manchuria. *Bot. Gaz., 113, (2), p. 228—230.* Engler A. 1954. *Syllabus der Pflanzenfamilien (Gymnospermae).* Aufl. 12, Bd. 1, Abt. XVI. Berlin. Engler A. und Prantl K. 1926. *Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2 Aufl. 13. Band. Gymnospermae. 2 Aufl. Leipzig.* Erdmann G. 1954. Some Remarks on Terms, Diagnoses, Classification and Methods in Palynology. *Sv. Bot. Tidskr., Bd. 48, H. 2, p. 471—484.* Felix J. Untersuchungen über fossile Hölzer, 11. *Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., v. 38.* Ferre Y. 1943. L'évolution parallele des Taxodinees et des Abietinees. *Bull. Soc. d'hist. natur. Toulouse, t. 78, p. 71—83.* Ferre Y. et Gausson H. 1945. Le rameau phyletique: *Pinus, Pseudolarix, Keteleeria.* *Trav. Lab. Forest. Toulouse 1.* Fitzpatrick H. M. 1929. *Coniferae: keys to the genera and species.* *Scient. Prov. Roy. Dublin Soc. n. s. 19, p. 189—260.* Florin R. 1922. On the Geological History of the *Sciadopitineae* *Svensk Botanisk Tidskrift, Bd. 16, H. 2, p. 260—270.* — 1922. Über das Vorkommen von *Sciadopitys* (Conif.) im deutschen Tertiär. *Senckenbergiana, Bd. 4, Heft 1/2, S. 1—5.* — 1927. Preliminary descriptions of some Palaeozoic genera of Coniferae. *Ark. f. Bot., Bd. 21, A, N 13, p. 1—7.* — 1929. Palaeozoic Conifers. Preliminary Note. *Proc. Intern. Congr., Plant Sci. Ithaca, N 1, 1926, A. 1, p. 401—411.* — 1929. Über einige Algen und Koniferen aus dem mittleren und oberen Zechstein. *Senckenbergiana, Bd. II, N 4, p. 241—266.* — 1930. *Pilgerodendron, eine neue koniferen Gattung aus Süd-Chile.* *Svensk Bot. Tidskr., 24, S. 1—132.* — 1931. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. *Kgl. Svenska Vet. Acad. Handl., Ser 111, Bd. 10, N 1, Stockholm.* — 1934. Note on the nomenclature Palaeozoic Conifers. *Svenska bot. Tidskr., Bd. 28, p. 468—469.* — 1938—1945. Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms. *Palaeontographica, Bd. 85, Ab. B. H. 1—8. Stuttgart.* — 1939. The morphology of the female Fructifications in Cordaites et Conifers of Palaeozoic age. *Bot. Notiser, Hefte 4, p. 547—565.* — 1940. Die heutige und frühere Verbreitung der Konifergattung *Acropyle* Pilger. *Svensk Bot. Tidskr. 34 (2), S. 117—140.* — 1940. On palaeozoic Conifers from Portugal. *Museu e laborato rio mineralogico e geologico Faculdade de Ciencias do Porto, XVIII, 1—20.* — 1940. On *Walkomia* n. gen., a genus of upper Palaeozoic conifers from Gondwanaland. *Kgl. Sven. Vet. Akad. Handl., 3 Ser., Bd. 18, N 5, p. 1—23.* — 1940. The Tertiary fossil conifers of South Chile and their phytogeographical significance, with a review of the fossil conifers of southern Lands. *Kgl. Sv. Vet. Akad. Handl., 3 Ser.,*

- Bd. 19, N 2, p. 93—103.—1944. Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren perms. VI Palaeontographica, Bd. LXXXV, Abt. B. Lief. 6, Stuttgart.—1944. Zur phylogenie der Microsporen innerhalb der Koniferen und Eibengewächse. Svensk Botanisk Tidskrift, 38, (3), S. 199—206.—1948. On *Nothotaxus*, a new genus of the Taxaceae, from eastern China. Acta Horti Bergiani, 14, (9), p. 385—389.—1948. On the morphology and relationships of the Taxaceae. Bot. Gaz., 110 (1), p. 31—39, Stuttgart.—1950. Upper Carboniferous and lower Permian Conifers. Bot. Review, v. 16, N 5, p. 258—282.—1951. Evolution in Cordaites and Conifers. Acta Horti Bergiani, Bd. 15, N 11, p. 285—388.—1952. Evolution et classification des Gymnospermes. L.—année biol., 3 serie, t. 28, Fasc. 5—6, p. 99—108.—1952. On *Metasequoia*, living and fossil. Bot. Not., H. 1, p. 1—29.—1953. On the morphology and taxonomic position of the genus *Cycadocarpidium* Nathorst (Coniferae). Acta Horti Berg., Bd. 16, N 9, p. 257—275.—1954. The female reproductive organs of Conifers and taxads. Biolog. Review, v. 29, N 4, p. 376—389.—1955. The systematics of the Gymnosperms. Centennial of the California Academy of Sciences. San Francisco.—1958. On Jurassic Taxads and Conifers from North—Western Europe and Eastern Greenland. Acta Horti Bergiani, Bd. 17, N 10, p. 257—402. Florin R. and Boutelje J. B. 1954. External morphology and epidermal structure of leaves in the genus *Libocedrus*. s. lat. Acta Hort. Berg., v. 17, № 2, p. 7—37. Flous F. 1936. La classification naturelle des Pinacées. Compt. Rend. Séanc. Acad. Sci. Paris, 202, p. 863—865.—1938. A propos de l'évolution der Abietinées. Trav. Lab. Forest. Toulouse 1. Frei Eva, Preston R. D. and Ripley G. W. 1957. The fine structure of the walls of conifer tracheids. VI. Election microscope investigations of sections. J. Exp. Bot., v. 8, N 22, p. 139—146. Frenguelli J. 1941. Algo mas sobre Cycadocarp. del Rhetico de Mendoza Ibid., 6, Paleont., 39, p. 537—544, La Plata.—1941. Sobre Cycadocarpidium andium del Rhetico de Cacheuta, Mendoza. Not. Mus. La Plata, 6, Paléont. 37, p. 485—498. La Plata. Fry W. L. 1958. Petrified logs of *Cyressinoxylon* from the west shore of Chilko Lake, British Columbia. Geol. Surv. Canada Bull., 48, p. 11—14. Fujioka M. 1913. Studien über den anatomischen Bau des Holzes der japanischen Nadelbäume. J. Coll. Agr., Imp. Univ. Tokyo 4, p. 201—236.
- Gardner J. S. 1883—1886. A monographie of the British Eocene Flora. Vol. 11. Gymnospermes. London. Gaussen H. 1948. Interpretation de l'ecaille du cone chez les Coniferes. C. R. Acad. Sci. Paris 227, p. 731—733.—1950—1952. Les Gymnospermes actuelles et fossiles. Fasc. IV, Trav. Lab. Forest. Toulouse.—1953. La surevolution chez les Araucariacées. Phytomorphology 3 (3), p. 253—257.—1960. Les Gymnospermes. fasc. VI, chap. XI. Gerry E. 1910. The distribution of the «Bars of Sanio» in the Coniferales. Ann. Bot. 24, p. 119. Ghose S. L. 1924. A contribution to the morphology of *Agathis ovata* (Moore) Warb., J. Indian Bot. Soc. 4, p. 79—86. Ghose S. L. 1924. The origin and relationships of the Araucariaceae. J. Indian Bot. Soc., v. 4, p. 89—100. Gibbs L. 1912. On the development of the female strobilus in *Podocarpus*. Ann. Bot. v. 26, p. 515—571. Göppert H. 1841—1846. Les genres des plantes fossiles. Bonn.—1850. Monographie der fossilen Coniferen. Naturw. Verhand. hollandische Maatsch. Leiden. Gordon M. 1912. Ray tracheids in *Sequoia sempervirens*. New Phyt. 9, p. 1—6. Gothan W. 1905. Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermenhölzer. Abh. Kol. Preuss. Geol. A.—A., N. F., Nr. 44. Berlin.—1906. Fossile Hölzer aus dem Bathonian von Russisch—Polen. Zap. Minn. Obsch. 44, 1, p. 554.—1907. Über die Wandlungen der Hoftüpfelung bei den Gymnospermen im Laufe der geologischen Epochen und ihre physiologischen Bedeutung. Sitz. Ber. d. Ges. Naturf. Freunde. N 2, S. 13.—1908. Die fossilen Hölzer von König Karls Land Habilitationsschrift... Bergakad. zu Berlin. Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. 42, N 10.—1910. Die fossilen Holzreste von Spitzbergen. Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., v. 45, № 8.—1954. Über ein Massen-vorkommen von *Sciadopitytes*—Nadeln in kohligen Ablagerungen des oberen Jura oder Wealden der Spanischen Ost—Pyrenäen. Sv. Bot. Tidskr. Bd. 48, H. 2, S. 337—343. Grabowska Irena. 1957. Przewodnie lignity wegla brunat nego z obszaru Konina. Prace Inst. geol., v. 15, s. 201—287. Grambast L. 1949. Sur le signification des structures generalisees chez les Coniferes et la valeur des Protopinacees en tant que groupe. C. R. S. Acad. Sci. t. 235, p. 1533—1535. Gray N. A. and Buchholz J. T. 1951. A taxonomic revision of *Podocarpus*. V. The South Pacific species of *Podocarpus*: Section *Stachycarpus*. VI. The South Pacific species of *Podocarpus*: Section *Sundacarpus*. J. Arnold Arb. 32, p. 82—92, 93—97. Greguss P. 1948. Identification of the most important genii of firs, based on xylotomy. Acta Universitatis Szegediensis, Acta Botanica 3, p. 1—62.—1949. Xylotomic investigation of some uncommon tropical coniferous genera. Acta Universitatis Szegediensis. Sectio Sci. Nat. (Pars Botanica). Acta Botanica 4 (1—6), p. 1—2.—1950. Xylotomischer Bestimmungsschlüssel der Heute lebenden Koniferen Gattungen. Acta Biologica, Budapest, 1 (1—4), p. 207—327.—1958. Xylotomische Bestimmung der Koniferen—Familien. Wiss. z. Pädagog. Hochschule Postdam. Nath. natur. Reihe, Jg. 3, Hf. 2, S. 165—180. Groom P. and Rushton W. 1912—1913. On the Wood of Indian species of *Pinus*. The Journal of the Linnean society. Botany. v. XLI. Groom P. 1916. A note on the vegetative anatomy of *Pherosphaera fitzgeraldii* F. v. M. Ann. Bot., 30, p. 311—314.
- Hagerup O. 1933. Zur Organographie und Phylogenie der Coniferen Zapfen. Kgl. Danske Vidensk. Sel. Biol. meddel. Bd. 10, N 7, S. 1—82. Harlow W. M. 1931. The identification of the pines of the United States, native and cultivated, by needle structure. Bull. N 4. State Coll. Forestry (Syracuse) 4, p. 1—21. Harris T. M. 1935. The fossil Flora of Scoresby Sound, East Greenland. Part 4, Ginkgoales, Coniferales, Lycopod. and isol. fruktifications. Meddel. Grönl., B. 112, N 1, p. 1—176. Kobenhavn.—1943. The fossil Conifer *Elatides Williamsoni*. B. Ann. Bot. N. Ser., v. 7, N 28, p. 325—339.—1947. Problems of Jurassic Paleobotany. Bol. Soc. Geol. Portug., 6, p. 5—32. Hayata B. 1931. The *Sciadopityaceae* represented by *Sciadopityx verticillata* Sieb. et Zucc., Japan. Bot. Mag. v. 45, p. 567—569.—1932. The *Taxodiaceae* should be divided.... Bot. Mag. v. 46, p. 24—27. Henry A. and McIntyre M. 1926. The swamp cypresses, *Glyptostrobus* of China and *Taxodium* of America, with notes on allied genera. Proceed. Royal Irish Acad. 37 B (13), p. 90—116. Herzfeld S. 1909. Zur Morphologie der Fruchtschuppe von *Larix decidua* Mill. S. B. Akad. Wiss. Wien (math.—nat.) 118, S. 1345—1375.—1910. Die Entwicklungsgeschichte der Weiblichen Blüte von *Cryptomeria japonica* Don. Ein Beitrag zur Deutung der Fruchtschuppe der Coniferen. S. B. Akad. Wiss. Wien (math.—nat.) 119, S. 807—824.—1914. Die weibliche Koniferenblüte. Österr. Bot. Zeitschr. 64, S. 321—358. Hirmer M. 1932. Die Deutung des weiblichen Blütenzapfens der Coniferen—Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 50, S. 47—52.—1935. Der weibliche Blütenzapfen der Coniferen im Lichte entwickelungsgeschichtlicher und paläobotanischer Forschung. Proceed. Intern. Bot. Congr. Cambridge 2, S. 124—128.—1936. Die Blüten der Koniferen. Teil I: Entwicklungsgeschichte und vergleichende Morphologie des weibli-

- chen Blütenzapfens der Koniferen. *Bibliotheca Botanica*, Heft 114 (1), S. 1—100. Hirmer M. und Hörhammer L. 1934. Zur weiteren Kenntnis von *Cheirolepis* Schimp. und *Hirmeriella* Hör. mit Bemerkungen über deren systematische Stellung. *Palaeontogr.*, Bd. 79, Abt. B, Lief. 3, S. 67—84. Hirmer M. Propach—Gieseler, Ch. Dluhosch H. 1936—1937. Die Blüten der Koniferen in: *Bibl. Bot.*, Bd. 114, Lief. 1—3. L. 1, S. 1—100; L. 2, S. 1—56; L. 3, S. 1—24. Hodge A. J. and Wardrop A. B. 1950. An electron microscopic investigation of the cell wall organization of conifer tracheids and conifer cambium. *Austr. J. sci. ves. ser. B.*, v. 3, N 3, p. 265—269. Holden R. 1913. Contributions to the anatomy of Mesozoic conifers: N 1. Jurassic coniferous woods from Yorkshire. *Ann. Bot.*, V 27, p. 534—545.—1913. Cretaceous *Pityoxyla* from Cliffwood, New Jersey. *Proc. Amer. Acad. Arts and Sci.*, v. 16, p. 609.—1913. Ray tracheids in the coniferales. *Bot. Gaz.* 55, p. 56—64.—1914. Contributions to the anatomy of Mesozoic Conifers. II. Cretaceous Ligninites from Cliffwood, N. Jersey. *Bot. Gaz.*, v. LVIII, p. 168—1915. On the cuticles of some Indian Conifers. *Bot. gazette*, v. 60, N 3, p. 215—227. Hollick A. and Jeffrey B. 1906. Affinities of certain Cretaceous plant remains commonly referred to the genera *Dammara* and *Brachyphyl- lum*. *Amer. Nat.*, v. 40, p. 189—216. Hörhammer L. 1933. Über die Koniferen—Gattungen *Cheirolepis* Schimp. und *Hirmeriella* nov. gen. aus dem rät- lias von Franken. *Bibl. Bot.*, Bd. 27, Heft 107, S. 1—33. Hsü J. 1935. Anatomy of the leaves of conifers of North China. *Peking Univ. Sci. Rep.* Hu H. H. 1933. Distribution of taxads and conifers in China. *Proc. Fifths Pacif. Sci. Congr. Canada*, IV.—1946. Notes on a Paleogene species of *Metasequoia* in China. *Bull. Geol. Soc. China*, 26, p. 105—107.—1948. How *Metasequoia* the 'living fossil', was discovered in China. *J. New York Bot. Gard.* 49, p. 201—207. Hu H. H. and Cheng W. C. 1948. On the new family *Metasequoiaceae* and on *Metasequoia glyptostroboides*, a living species of the genus *Metasequoia* found in Szechuan and Hupen. *Bull. Fan Mem. Inst. Biol.*, N. S., 1, p. 153—161. Hutchinson A. H. 1917. Morphology of *Keteleeria* Fortunei. *Bot. Gaz.* 63, p. 124—134. Hutchinson J. 1924. Contributions towards a phylogenetic classification of flowering plants. III. The genera of Gymnosperms. *Kew Bull.*, p. 49—66.
- Janchen E. 1949. Das System der Koniferen—Sitzber. Oster. Akad. Wiss. Nath. Mat. Kl., Abt. I, Bd. 158, H. 3, S. 155—262. Jeffrey E. C. 1905. The Abietineae. *Mem. Bost. Soc. Hist.*, v. 6, p. 1—37.—1907. *Araucariopitys* a new genus of Araucarians. *Bot. gaz.*, V. 44, p. 432—444.—1908. On the structure of the leaf in Cretaceous pines. *Ann. of Bot.*, v. 22, p. 207—220.—1910. A new Araucarian genus from the triassic. *Proc. Boston Soc. Nat. History*, v. 34, p. 325—332.—1912, 1913. The history, comparative anatomy and evolution of *Araucarioxylon* type. *Proc. Amer. Acad. Sc.*, v. 48, p. 531—549, 551—561, 563—571.—1917. Anatomy of woody plants. Chicago.—1922. Pines of the mesozoic and their relationship to older and more modern types. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, v. 33, p. 204—205. Jeffrey E. C. and Chrysler M. 1906. On Cretaceous *Pityoxyla*. *Bot. Gaz.*, v. XLII, p. 1—15.
- Kaeiser M. 1939. The pollen of certain Taxodiaceae. *Trans. Illinois State Acad. Sci.* 32, p. 91—93.—1950. Microscopic anatomy of the wood of three species of Junipers. *Trans. Ill Acad.* 43, p. 46—50. Kame- taro Ohara. 1927. Zur Kenntnis fossiler Koniferenhöl- zer aus Japan. *Jap. J. of Botany*, v. III, p. 97—108. Kan T., Hao W. Y. and Hwa C. T. 1948. The full stem analysis of *Metasequoia glyptostroboides*. *Res. Not. Forest. Inst. Nat. Centr. Univ.*, Forest Managem. Ser. 1, p. 1—8. Kanehira R. 1926. Anatomical characters and identification of the important woods of Japanese Empire. *Govt. Res. Institut. Taihoku, Formosa. Rep. N 4.* Kendall M. W. 1948. On six species *Pagiophyllum* from the jurassic of Yorkshire and Southern England. *Annals and Magazine of Nat. Hist.*, Febr., v. 1 (12), N 2, p. 73—108.—1949. A jurassic member of the Araucariaceae. *Ann. Bot. N. Ser.*, v. 13, N 50, p. 151—161.—1949. On a new Conifer from the Scottish lias. *Ann. and Mag. Natur. Hist.*, v. 2 (ser. 12), p. 299—307.—1949. On *Brachyllum expansum* (Sternb.) Sew. and its cone—*Ann. and Mag. Natur. Hist.*, v. 2 (12), p. 308—320.—1952. Some Conifers from the jurassic of England. *Annals and Mag. of Nat. Hist.*, V. V., ser. 12, p. 583—594. Kirchheimer F. 1934. Über Tsugapollen aus dem Tertiär. *Planta Arch. Wiss. Bot.*, Bd. 22, H. 2, S. 171—179. Koch Fr. 1924. Über die rezente und fossile Verbreitung der Koniferen im Lichte neuerer geologischer Theorien. *Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges.*, S. 81—99.—1927. Zur Frage der fossilen und rezenten Verbreitung der Koniferen (Nachträgliche Bemerkungen), Berlin, Dortmund, S. 182—184. Kon'no E. 1944. Contribution to our knowledge of Swedenborgia. *Jap. Journ. Geol. Geogr.*, 19, p. 27—66.—1961. Some *Cycadocarpidium* and *Podozamites* from upper triassic formation in Yamaguchi Prefecture, Japan. «*Sci. Repts. Tohoku Univ.*». Ser. 2, 32, N 2, p. 195—212. Kostyniuk M. 1938. Trzecionzcdowe drewna i polki z Muzowozza i Wolynia (Über die tertiären Pollen und Koniferenzähler von einigen Gegenden Polens). *Kosmos*, ser. A, t. LXIII, b. 1, p. 1—53.—1955. Coniferous woods of the Pliocene flora of Króscienko in Poland. *Comp. rend. Soc. sci. et letters Wroclaw*, 4, communie V, p. 1—30. Kräusel R. 1917. Die Bedeutung der Anatomie lebender und fossiler Höl- zer für die Phylogenie der Koniferen. *Naturwiss. Wochenschrift* 32, S. 305—311.—1919. Die fossilen Koniferen- hölzer. *Palaeontogr.*, Bd. 62, S. 185—275.—1926. Ausgestorbene Koniferen deren systematische Stellung noch mehr oder weniger unsicher ist. (B. kn.: Engler A. u. Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien... 2 Aufl., Bd. 13, S. 403—406).—1931. Über eine Kiefer der Sect. *Banksia* Mayv aus dem deutschen Tertiär. *Senckenber- giana*. Bd. 13, N 1, S. 1—7.—1939. Die Windscheimer Ahren. Ein Beitrag der Kenntnis der Koniferen der Süd- deutsch. Mesozoicums *Palaeontogr.* Bd. 84, S. 21—44.—1940. Die Windscheimer Ahren. Ein Beitrag zur Kennt- nis der Koniferen des Süddeutscher Mesozoicums. *Palaeontogr.* Bd. LXXXIV, S. 21—44.—1949. Koniferen und andere Gymnospermen aus der Trias von Lunz in Nieder-Österreich. Untersuchungen zur mesozoischen Flo- rengeschichte des Alpenen und Süddeutschen Raumes III. *Palaeontogr.* Bd. 89, Abt. B., S. 35—82.—1949. Die foss. Koniferenhölzer. II Teil. Kritische Untersuchungen *Palaeontogr.* Bd. 89, Abt. B., S. 85—203.—1949. *Meta- sequoia*, ein lebendes Fossil unter den Nadelbäumen (Natur. und Volk. Ber. Senckenb. Naturforsch.) *Ges.*, v. 79, N 9—10, S. 234—237.—1952. *Stachyotaxus sah- nii* nov. sp., eine Konifere aus der Trias von Neuwelt bei Basel—*Palaeobotanist.* V. I: B. Sahnii. *Memorial volum* p. 285—288.—1952. *Pachylepis* nov. gen., eine neue Koniferen—Gattung aus dem süddeutschen Keuper. *Senckenbergiana* 32, S. 343—350.—1956. Über Gymnos- permen aus der Trias von Neuwelt bei Basel. *Paläont.* L. 30 (1)2, S. 15. Kreuz I. 1877. Beiträge zur Ent- wicklungsgeschichte der Harzgänge einiger Coniferen. Von J. Kreuz. *Sitzb. d. k. Akad. der Wissensch.* Abt. 1. Kubart B. 1905. Die Weibliche Blüte von *Juniperus communis* L. Eine ontogenetischmorphologische Studie. *S. B. Akad. Wiss. Wien (math.—nat.)* 114, S. 499—526.—1928. Über zwei angebliche, in norddeutscher Freiland- kultur «*Glyptostrobus*»—Bäume. *Mitt. d. Deutsch. Dendrol. Ges.* 40, S. 20—30.

Laubenfels D. 1953. The external morphology of coniferous leaves. *Phytomorphology*, v. 3, N 1, 2, p. 1—20. Li John Y. H. 1948. Anatomical study of the wood of «Shui-sha», newly discovered tree *Metasequoia glyptostroboides*, Hu etcheng. National Forestry Research Bureau, Ministry of Agriculture and Forestry, China. *Tech. Bull.* 5, p. 1—4. Li Hui—Lin. 1952. The genus *Amentotaxus*. *J. Arn. Arb.* 33 (2), p. 192—198.—1953. Present Distribution and habits of the Conifers and Taxads. *Evolution*, VII, N 3, p. 245—261.—1953. A reclassification of *Libocedrus* and Cupressaceae. *J. Arnold Arb.*, v. 34, p. 17—36.—1954. New species and varieties in *Cephalotaxus*. *Lloydia* 16, p. 162—164. Liang H., Chow K. Y. and Au C. N. 1948. Properties of a «living-fossil» wood (*Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng). Research Notes of Forestry Institute, National Central Univ., Wood Technology 1, p. 1—4. Loubiere A. 1943. Aperçu sur les particularités structurales du bois secondaire de conifères. *Bull. du Museum nat. d'histoire nat.* Paris, 2 serie, t. 15, p. 353—358. Louvel C. 1957. Observations, morphologiques et anatomiques sur quelques cones des sables verts de l'Argonne. *C. R. Acad. Sci.* 244 (10), p. 1393—1396.—1959. Contribution a l'étude morphologique et anatomique de *Pityostrobus oblongus* Lindley et Hutton. *C. R. Som. Seances Soc. Geol. Fr.* 5, p. 113.

Maekawa F. 1948. Phyllotaxy of *Metasequoia*. *Jour. Tap. Bot.* 22, p. 58—59. Tokyo.—1951. *Triphyllous verticillate* as an old phyllotaxis in *Metasequoia*. *J. Japan. Bot.* 26, p. 210. Tokyo. Martinez M. 1945. Las Pinaceas mexicanas. *An. Inst. Biol. (Mexico)*, 16, p. 1—345.—1946. Los *Juniperus* mexicanos. *An. Inst. Biol. (Mexico)*, 17, p. 3—128.—1947. Los *Cupressus* mexicanos. *An. Inst. Biol. (Mexico)*, 18, p. 71—149.—1949. Las Pseudotsugas de Mexico. *Ann. del Inst. Biol.*, 20, p. 129—184. Martinoli G. 1938. Studio su alcuni esemplari di Coniferae fossili del Gabbro (Monti Livornesi) *Nuovo Giorn. Bot. Ital.*, N. S., v. 45, N 1, pp. CXLVII—CXLIX. Mason H. L. 1927. Fossil Records of some west American Conifers. *Carnegie Inst. Washington Publ.*, 346, p. 139—158. Masters M. T. 1884. On the comparative anatomy of *Sciadopitys*. *J. Bot. London* 22, p. 97—105.—1891. Review of some points in the comparative anatomy and life—history of the Coniferae. *Jour. Linn. Soc. Bot.*, 27, p. 226—332.—1895. Notes on the genera of Taxaceae and Coniferae. *J. Linn. Soc. Bot.* 30, p. 1—42.—Mathews A. C. 1939. The morphological and cytological development of the sporophylls and seed of *Juniperus virginiana* L. *Jour. Elisha Mitch. Sci. Soc.* 55, p. 7—62. Maubeuge P. L. 1958. Decouverte de la fructification de *Pachyphyllum araucarinum* Saporta dans les calcaires rauraciens de la region de Verdeen. *Bull. Soc. Sci. Naney* 17 (4), p. 214—218. Menendez C. A. 1956. «Protophyllocladoxylon cortaderitaensis» n. sp. tronco fossil del triasico de Barreal (Provincia de San Juan). *Rev. Asoc. Geol. Argentina*, 11 (4), p. 273—280. Merrill E. D. 1948. *Metasequoia* a living relict of a fossil genus. *J. Roy. Hort. Soc.* 73 (7), p. 211—216.—1948. *Metasequoia*, another «living fossil». *Arnoldia* 8, p. 1—8. Metcalfe C. R. 1931. The wood structure of *Fokienia hodginsii* and certain related coniferae. *Kew Bull. Misc. Inform.* 1931 (8), p. 420—425. Meyer K. 1954. «Lebende Fossilien» unter den Nadelhölzern *Urania (Jena)*, 17 (6), p. 216—220. Miki S. 1949. On *Metasequoia*, with special reference to the discovery of living species. *Seibutu* 4, p. 146—149. Sapporo.—1950. Taxodiaceae in Japan, with special reference to its remains. *J. Inst. Polytechn. Osaka City Univ.*, Ser. D, 1, p. 63—77. Osaka.—1954. The occurrence of the remains of *Taiwania* and *Palaeotzuga* (n. subg.) from Pliocene beds in Japan. *Proc. Jap. Akad.*, 30, N 10, p. 976—981.—1957. Pinaceae of Japan, with special reference to its

remains. *J. Inst. Polytechn. Osaka City Univ.*, v. 8, p. 221—272.—1958. Gymnosperms in Japan, with special reference to the remains. *J. Inst. Polytechn. Osaka City Univ.* DS, p. 125—150. Mirov N. T. 1953. Taxonomy and chemistry of the white pines. *Madrono* 12 (3), p. 81—89. Mitchell J. N. 1936. The detailed structure of the stem wood of the two sequoias. *J. For.* 34 (11), p. 988—993. Morley Th. 1948. On leaf arrangement in *Metasequoia glyptostroboides*. *Proc. Nat. Acad.* 34, p. 574—578. Moseley M. F. 1943. Contributions to the life history, morphology and phylogeny of *Widdringtonia cupressoides*. *Lloydia* 6, p. 109—132. Muhlenthaler K. 1955. Die Struktur einiger Pollenmembranen. *Planta Arch. Wiss. Bot.*, B. 46, H. 1, S. 1—13.

Nathorst A. G. 1908. Paläobotanische Mitt. N 7, Über *Palissyia*, *Stachyotaxus*, *Palaeotaxus*. *Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl.*, Bd. 43, N 8, p. 1—20.—1911. Über die Gattung *Cyadocarpidium* Nathorst nebst einigen Bemerkungen über Podozamites. *Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl.*, Bd. 46, N 8. Neger F. W. 1927. Die Nadelhölzer und übrigen Gymnospermen. *Sammlung Göschen*, N 355, 3 Aufl. Leipzig. Neger F. W. und Münch E. 1952. Die Nadelhölzer (Koniferen) und Gymnospermen. 4 Aufl. ergänzt v. B. Huber. *Samml. Göschen*, 355, S. 1—140. Berlin. Nemejc F. 1950. The natural systematic of plants in the light of the present palaeontological documents. *Sbornik narodniho Musea v Praze*, v. 6 B, N 3, Praha. Neyer F. 1927. Die Nagelhölzer (Koniferen) und übrigen Gymnospermen. 3 Aufl. Noelle W. 1910. Studien zur vergleichenden Anatomie und Morphologie der Koniferenwurzeln mit Rücksicht auf die Systematik. *Bot. Ztg.* 68, p. 169. Norén C. O. 1908. Zur Kenntnis der Entwicklung von *Saxegothaea conspicua* Lindl. *Svensk. Bot. Tidskr.* 2, p. 101—122. Nozeran R. 1949. Les cônes femelles de *Juniperus*: et l'inflorescence male de *Cephalotaxus*. *Ann. Univ. Montpellier Suppl. Sci. Rec. Trav. Inst. Bot.* (4), p. 65—67.—1949. Les inflorescences de *Cephalotaxus*. Comparaison avec des cones androgynes de Pinacées. *Ann. Univ.*, suppl. Sci. Rec. Trav. Inst. Bot. fasc. 4, p. 58—64.—1955. A propos de l'organization femelle de *Cephalotaxus fortunei* Hook. *Rec. Trav. Lab. bot. geol. zool. Montpellier*, t. 7, p. 69—74.

Ogura J. 1944. Notes on fossil woods from Japan and Manchoukuo. *Japanese Journal of Botany*, v. XIII, N. 3.—1960. Tyloses in Tracheids in *Araucarioxylon*. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, sec. 3, v. 7, N 9—14, p. 501—509. Ostenfeld C. H. and Larsen C. S. 1930. The species of the genus *Larix* and their geographical distribution. *Det. Kgl. Danske Vidensk. Selsk., Biol. Medd.* 9 (2), p. 1—106.

Palacky J. 1883. Über die geologische entwicklung der Coniferen. *Prag, verl. d. k. böhm. ges. d. wissensch. Patton R. T.* 1927. Anatomy of Australia-Coniferous Timbers. *Proc. Roy. Soc. Vic. (N. S.)* 40, p. 1—16. Peirce A. S. 1934. Anatomy of the xylem of *Pseudolarix*. *Bot. Gaz.* 95 (4), p. 667—677.—1935. Anatomy of the xylem of *Sciadopitys*. *Amer. J. Bot.* 22, p. 895—902.—1936. Anatomical interrelationships of the Taxodiaceae. *Trop. Woods* 46, p. 1—15.—1937. Systematic anatomy of the woods of the Cupressaceae. *Trop. Woods* 49, p. 5—21. Phillips E. W. 1941. The Identification of Coniferous woods by their Microscopic structure. *J. Linn. Soc. Botany*, v. LII, Pilger R. 1916. Kritische Übersicht über die neuer Literatur betreffend die Familie der Taxaceae. *Engler's Botan. Jahrb.* Bd. 54, H. 1, p. 1—43.—1916. Die Taxales, Mitteli. *Deutsch. Dendrol. Ges.* N 25, p. 1—28.—1929. Die Sporangiothor—Theorie und die Herkunft der Koniferen. *Feddes Repertorium. Beiheft* 56, S. 93—101.—1931. Die Gattung *Juniperus* L. *Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges.* 43, S. 255—269.—1934. Vergleichende Stu-

dien der weiblichen Coniferen—Blüten. Bot. Jahrb. v. 66, S. 469—471. Pool D. J. W. 1929. On the anatomy of Araucarian wood. Rec. Trav. Bot. Neerland 25, p. 482—620. Preston R. D. 1934. The organization of the cell wall of the conifer tracheid. Phil. Trans. Roy. Soc. B 224, p. 131—174. Propach—Gieseler Ch. 1936. Die Blüten der Koniferen. Teil II: Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blütenzapfen der Cupressaceen. Bibl. Bot., Heft 114 (2), S. 1—56. Puri G. S. 1950. The distribution of Conifers in the Kulu Himalayas with special relation to geology. The Indian forester, v. 76, N 4, p. 144—153.

Radais M. 1894. Contribution à l'étude de l'anatomie comparée du fruit des Conifères. Ann. Sci. nat. Bot., VII, 19, p. 165—368. Raizada M. B. and Sahni K. C. 1960. Living Indian Gymnosperms Part I (Cycadales, Ginkgoales and Coniferales). Indian Forest Records, Botany, v. 5, N 2, p. 73—150. Ramaniyam C. G. K. 1957. Cone scales of *Araucarites cutchensis* from the Rajmahal Hills, Bihar. Currens Sci., 26 (3), p. 87—88. Rao A. R. 1943. *Nipaniostrobus*, a new genus of *Dacrydium* like seed-bearing cones and other silicified plants from the Rajmahal series. Proc. Nat. Acad. Sci. India 13, p. 113—133. Read C. B. 1930. Fossil Flora of Yellowstone Park. Coniferous woods of the Lamar River Flora. Carnegie Inst. Publ., v. 416. Record S. J. 1935. The wood of *Microcachrys tetragona*. Trop. Woods 42, p. 34—35. Reymann M. 1956. Ödrennach kopalnych typu *Araucarioxylon* w Polsce (Fossil woods of *Araucarioxylon* type from Poland). Acta Soc. bot. Pologne, 25 (3), p. 529—535. Robertson A. 1907. The Taxodiaceae: a phylogenetic study. New Phyt. 6, p. 92—102. Rol R. 1932. Note sur un essai de classification du genre *Pinus* d'après des Caractères tirés de l'anatomie du Bois. Rapp. 65^{ème} Congrès des Soc. savantes, p. 334—341. Roselt G. 1955. Eine neue männliche Gymnosperm fructification aus dem unteren Keuper von Thüringen und ihre Beziehungen zu anderen Gymnospermen. Wiss. Zeitschr. Friedr.—Schiller, Univ. Jena, Math. Nat. Reihe 5 (1/2), S. 75—119.—1958. Neue Koniferen aus dem unteren Keuper und ihre Beziehungen zu verwandten fossilen und rezenten. Wiss. L. Univ. Jena Math.—Nat. R. 7 (4/5), S. 387—409. Rushton W. 1915. Structure of the wood of Himalayan *Junipers*. J. Linn. Soc. Lond., 43 (288), p. 1—13.

Sahni B. 1920. On certain archale features in the seed of *Taxus baccata*, with remarks on the antiquity of the Taxaceae. Ann. of Bot., v. 34, p. 117—133.—1921. On the structure and affinities of *Acmopyle Pancheri*. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B. 210, p. 253—310.—1928—1931. Revisions of Indian fossil plants. pt. 1 et 11. Coniferales. Mem. Geol. Surv. of India. Paleont. Indica, new series. v. 11, p. 1—49, p. 51—124.—1937. A mesozoic coniferous wood (*Mesembrioxylon shanense* sp. nov.) from the southern Shan states of Burma. Rec. Geol. Surv. Ind. 71, p. 380—388. Sahni B. and Mitra A. K. 1927. Notes on the anatomy of some New Zealand species of *Dacrydium*. Ann. Bot. 41, p. 75—89. Saporta G. 1884. Plantes Jurassiques, Paléont. Franc. Végét. 2 ser., Tome III, Conifères, Paris, Satake Y. 1934. On the systematic of the Japanese Taxodiaceae. Bot. Mag. (Tokyo), v. 48, p. 186—205. Saxton W. T. 1913. The classification of Conifers. New Phytologist, v. 12, p. 242—262.—1930. Notes on conifers. VII. *Pherosphaera hookeriana* Archer. Ann. Bot. 44, p. 957—963.—1934. Notes on Conifers. VIII. The morphology of *Austrotaxus spicata* Compton. Ann. Bot., 48, p. 411—427. Scheit M. 1883. Die trachidensäure der blattbündel der Coniferen mit vergleichendem Ausblicke auf die übrigen Gefässpflanzen, besonders die Cycadeen und Gnetaceen. Dieser von Max Scheit. Jena, 29. Schloemer—Jäger A. 1959. Keine Funde von

Metasequoia Zapfen in der Braunkohle von Düren und Züllich im Rheinland. Palaeontographica B 105 (5—6), S. 158—159. Schmid W. 1937. Beitrag zur Kenntnis von *Callitropis araucarioides* Compton. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 47, S. 124—159. Schöber R. 1953. Die japanische Lärche. Eine biologischertragkundliche Untersuchung. Frankfurt am Main. Schönfeld E. 1955. *Metasequoia* in der Westdeutschland Braunkohle. Senckenbergiana Lethaea. Bd. 36, N 5/6, S. 389—399. Schulman E. 1954. Longevity under adversity in conifers. Science, v. 119, N 3091, p. 396—399. Schultze—Motel J. 1956. Über Gymnospermen—Hölzer aus dem deutschen Jura. Paläont. Z. 30 (1/2), S. 15. Schumann K. 1902. Über die weiblichen Blüten der Coniferen. Abh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg, 44, S. 5—80. Schuppen P. 1889. Beiträge zur Kenntniss des Holzkörpers der Coniferen. Halle a. s., Druck von Ehrhardt Rarras. Scott D. H. 1923. Studies in fossil botany. 3 ed. V. 11. London. Selling O. H. On cupressoid root remains of Mesozoic age from the Arctic. Ark. Bot. 31 A, Nr. 13. Seward A. C. and Ford S. O. 1906. The Araucarineae recent and extinct. Phil. Trans. R. Soc. Ser. B, v. 198, p. 305—411. Shaw G. R. 1914. The genus *Pinus*. Publ. Arn. Arb. 5. Shimakura M. 1936. Studies on fossil woods from Japan and adjacent lands 1. Some Jurassic woods from Japan and Manchoukuo. Sci. Rep. Tohoku imp. Univ. (2 Geol.), v. 18.—1936. The height and number of rays in some coniferous woods. Bot. Mag. Tokyo 50, p. 438—477.—1937. Anatomy of the wood of *Taiwania*. Bot. Mag. Tokyo 51 (608), p. 694—700.—1937. Studies on fossil woods from Japan and adjacent lands. 11. The Cretaceous woods from Japan, Saghalin and Manchoukuo. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. (2 Geol.), v. 19.—1939. The Past Distribution and origin of Coniferous Plants in Japan. Jubil. Publ. Prof. Yabe, p. 233—253, Leyden Simoncsics P. et Kedves M. 1957. Eine neue *Sequoia*—Reste aus dem Pannon der Balaton See—Gegend. Acta Biol. Szeged 3(1—2), S. 19—23. Simpson J. 1949. Fossil pollen of *Metasequoia* type. Nature, v. 163, N 4150, p. 771—772. Singh G. 1956. *Araucarites himaniensis* n. sp., a female Araucarian conescale from the Rajmahal series. The Palaeobotanist, 5 (2), p. 64—65.—1961. The life history and systematic position of *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc. Phytomorphology, v. 11, N 1, 2, p. 153—197. Sinnott E. W. 1913. The morphology of the reproductive structures in the Podocarpaceae. Ann. of Bot., v. 27, p. 39—82. Slyper E. J. 1933. Bestimmungstabelle für rezente und fossile Coniferenholzer nach mikroskopischen Merkmalen. Rec. trav. bot. neerl., t. 30, Amsterdam. Sorger O. 1925. Die systematische Stellung von *Taiwania cryptomerioides* Hayata. Ost. Bot. Zeitschr., 74, S. 81—102. Spegazzini C. 1924. Coniferales foss. Patagonieas. Anales Soc. Cientif. Argentina, t. 98, p. 125—139. Sterling C. 1949. Some features in the morphology of *Metasequoia*. Am. J. Bot. 36, p. 461—470. Stiles W. 1912. The Podocarpeae. Ann. of Bot., v. 26, p. 443—514. Stopes M. 1907. The «xerophytic» character of the Gymnospermium. The new phytologist, v. 6, N 2.—1914. A new *Araucarioxylon* from New Zealand. Ann. Bot. 28, p. 341—350.—1915. Catalogue of the Mesozoic plants in the British Museum (Natural History). The Cretaceous flora. Part 11. Lower. Greensamt (Ap-tiam) Plants of Britain. London.—1916. An early type of the Abietineae from the Cretaceous of New Zealand. Ann. Bot., v. XXX, p. III. Stopes M. C., Fujii K. 1910. Studies on the Structure and Affinities of Cretaceous Plants. Phil. Trans. Roy. Soc., London. v. CCI, p. 1—90. Strasburger E. 1869. Die Befruchtung beiden Coniferen. Jena, H. Dabis. Straus A. 1956. Pilze und Coniferen aus dem Pliocän von Willershausen. Mitt. Dtsch. Dendrol. Gesellsch. 59, S. 34—37. Studt W.

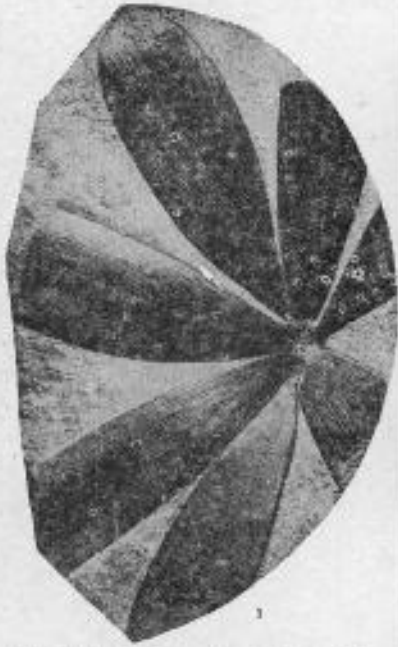
1926. Heutige und frühere Verbreitung der Koniferen und Geschichte ihrer Arealgestaltung. Mitt. Inst. Alg. Bot. Hamburg, Bd. 6, H. 2, S. 167—207. Surange K. P. and Singh P. 1951. *Walkomiella indica*, a new conifer from the Lower Gondwanas of India. J. Ind. Bot. Soc., 30 (1—4), p. 143—147. Szafer W. 1949. Studies on the genus *Tsuga* Carr. in the Tertiary of Europe. Bul. de l'Academie Polonaise des Sciences et des Lettres, Ser. B., p. 23—51.—1958. The Genus *Cunninghamia* R. Br. in the European Miocene. Acta Biologica Cracoviensis, ser. Botanica, v. 1, p. 7—13. Sze H. C. and Lee H. H. 1950. On the presence of *Walchia* in the upper Shinhotze series in North China. Sci Record, v. 3, N 2—4, S. 247—255.
- Takahasi E. et Naito G. 1950. Discovery of cone of *Sequoia* from the Ube coal-field. Kagaku (Science) 20 (11), p. 519.—1954. On taxonomy of *Cycadocarpidium*. Trans. Biol. Soc. Yamaguchi, v. 2, N 1, p. 1—4. Takamatsu M. 1929. Fossile Koniferenhölzer aus Sendai-Tertiär. 1. Sci. Rep. Tohoku Imper. Univ., v. IV, ser IV, N 3. Takeda H. 1913. A theory of transfusion tissue. Ann. Bot. 27, p. 359—363. Tang Y. 1933. Timber studies of Chinese trees. IV. Anatomical identification of chinese softwoods. Bull. Fan. Mem. Inst. Biol., 4 (7), p. 209—263. Teng S. C. 1948. Notes on the genus *Metasequoia*. Bot. Bull. of Acad. Sinica, 2 (3), p. 204—206. Thompson W. P. 1912. Ray tracheids in *Abies*. Bot. Gaz. 53, p. 331—338.—1912. The structure of the stoma of certain Gretaecous conifers. Bot. Gaz., v. 54, p. 63—67. Thomson R. B. 1909. The megasporophyll of *Saxegothaea* and *Microcachrys*. Bot. Gaz. 47, p. 345—354.—1913. On the comparative anatomy and affinities of the Araucarineae. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B, CCIV, p. 1—46.—1940. The structure of the cone in the Coniferae. Bot. Rev., v. 6, N 2, p. 73—84. Tien-Hsiang Ho. 1948. Wood Anatomy of Tree species of Pinaceae. Shanghai.—1949. Wood structure of *Tsuga longibracteata* and *Taxus chinensis*. Quart. J. Taiwan Museum, 2 (1), p. 37—42. Tison A. 1913. Sur la persistance de la nervation dichotomique chez les Conifères. Bull. Soc. Linn. de Normandie, ser. 6, 4, p. 30—46. Torrey R. E. 1923. The comparative Anatomy and Phylogeny of the Coniferales. Part 3. Mesozoic and Tertiary Coniferous Woods. Memoirs of the Boston Societies of Natural Histor., v. 6, N 2. Trautmann W. 1953. Zur Unterscheidung fossiler Spaltöffnungen der mitteleuropäischen Coniferen. Flora, Bd. 140, Hf. 4, S. 523—533.
- Van Campo-Duplan Madeline. 1953. Pollens et phylogenie chez les Conifères. Proceed. Seventh Inst. Bot. Congr., p. 877—881. Vierhapper F. 1910. Entwurf eines neuen Systema der Coniferen. Abh. d. Zool.—Bot. Ges. Bd. V, H. 4, Wien. Viguie Th. et Gaussen H. 1928, 1929. Revision du genre *Abies* 1—111. Toulouse.—Vishnu-Mittre. 1954. *Araucarites bindrabunensis* sp. nov., a petrified megastrobilus from the jurassic of Rahmahal Hills, Bihar. The Palaeobotanist 3, p. 103—108.—1959. Studies on the fossil flora of Nipania, Bihar Coniferales. Palaeobotanist, v. 6, N 2, p. 82—112.
- Walton J. 1927. On some fossil woods of Mesozoic and Tertiary age from the Arctic zone. Ann. of Bot., v. 41, p. 239—253.—1928. On the structure of a Palaeozoic cone-scale and the evidence it furnishes of the primitive nature of the double cone-scale in the conifers. Mem. Manch. Lit. Phil. Soc. 73, p. 1—6. Wardrop A. B. 1954. The fine structure of the conifer tracheid. Holzforschung 8 (1); p. 12—29. Wardrop A. B., Liese W., Davies G. W. 1959. The nature of the wart structure in conifer tracheids. Holzforschung, Bd. 13, N 4, S. 115—120.—Watari S. 1941. Studies on the fossil woods from the Tertiary Japan. 11. Fossil woods from the River Nesori, Mamituti Village, and the River Hiranuko, Kozuya Vielage Ninohe District Iwate Prefecture. Japanese Journ. of Botany, v. XI, N 4. 1956—1960. On some structure and Affinity of *Xenoxylon latiporosum* J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sec. 3, v. 7, N 9—14, p. 511—521.—Some abietinean woods from the tertiary of Japan. J. Fac. Sci., Univ. Tokyo, sec. 3, v. 6, N 7—10, p. 419—437. Welch M. B. 1927. The wood structure of some species of Kauri (*Agathis* spp.). J. Roy. Soc. N. S., v. 61, p. 248—266. Weyland H. et Schonfeld E. 1958. *Pinus marcoduriae* n. sp., eine neue Kieferform aus der Braunkohle der Ville. Palaeontographica B 104 (4—6), S. 138—150. Wilde M. N. 1944. A new interpretation of Coniferous cones. 1. Podocarpaceae. Ann. Bot., N. Ser., v. 3, p. 1—41. Wilde M. H. and Eames A. L. 1948. The ovule and «Seed» of *Araucaria Bidwillii*. Ann. Bot., v. 12, N 4, p. 311—321, 16, p. 27—47. Wilhelm K. 1883. Über eine Eigenthümlichkeit der Spaltöffnungen bei Coniferen Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Berlin. Bd. 1, S. 325—330. Wilson E. H. 1916. The conifers and taxads of Japan. Cambridge.—1926. The taxads and conifers of Junnan. J. Arnold Arboret. VII. Wolf C. and Wagner W. E. 1948. The New World cypresses (*Cyprinus*). El Aliso 1, p. 1—444. Worsdell W. C. 1899. Observations on the vascular system of the female «flowers» of Coniferae. Ann. Bot. 13, p. 527—548.—1900. The structure of the female «flower» in Coniferae. An historical study. Ann. Bot. 14, p. 39—82.—1901. The morphology of the «flower» of *Cephalaxus*, Ann. Bot., v. 15, p. 637—652.
- Yamamoto Y. 1927. Supplementum leonum Plantarum Formosanatum III Cephalotaxaceae. Tainoku.—1932. Formosan plants (V): *Amentotaxus argotaenia*. Jap. J. Bot. 8, p. 64—73. Yamazaki T. 1956. Studies on the extinct period of Taxodiaceae in Japan. Sci. Rep. Saikyo Univ. (Agric.) 8, p. 1—9.—Yasui K. 1917. A Fossil Wood of *Sequoia* from the Tertiary of Japan. Ann. Bot., v. XXXI, p. 101—106. Yo-Han Li Jonn. 1948. Anatomical study of the wood of «Shui-Sha» (*Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng). Tropical Woods 94, p. 28—29. Young M. S. 1908. Morphology of the Podocarpaceae. Bot. Gaz., v. 50, p. 81—100. Yu C. H. 1948. The wood structure of *Metasequoia disticha*. Bot. Bull. Acad. Sinica 2 (4), p. 227—230.—1950. Anatomy of six coniferous woods of Sikang. Bot. Bull. Acad. Sinica 3 (4), p. 150—152.
- Zalewska Z. 1952. Budowa anatomiczna drewna *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng, VIII Roczn. Sekcji Dendrol. Polsk., Tow. Bot., 98—112.—1953. Trzeciorzedowe szezatkki drewna z Turowa nad Nysa Luzycka, Cz. 1 (Tertiary remains of fossil wood from Turow on the Lusatian Neisse, Pt. 1). Acta Geol. Pol., Sol. 3—4, p. 481—543.—1955. Trzeciorze dowe szezatkki drewna z Turowa nad Nysa Luzycka Czesc 11. Acta geol polon., 5, N 2, s. 277—304.—Ziegenschneck H. 1927. Die Phylogenie der Koniferen. Ber. d. Westpreuss. Bot. Zool. Ver. 49, S. 45—60.—1929. Die Nadeln der erwachsenen und keimenden Koniferen und die Phylogenie dieser Klasse, eine phylogenetisch-anatomische Studie. Botan. Archiv 26, S. 267—348. Zuccarini. 1846. On the morphology of the Coniferae. Reports and papers on bot., p. 1—54. London.

ТАБЛИЦЫ ИЗОБРАЖЕНИЙ
И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

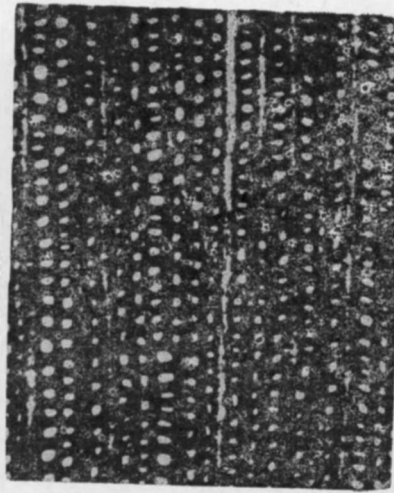
ТАБЛИЦА I

- Фиг. 1. *Noeggerathiopsis adleri* Radcz., $\times 1$.
Плоско распростертая розетка верхушечных листьев.
В. пермь. Кузбасс (колл. С. Г. Гореловой).
- Фиг. 2—5. *Callixylon trifilievii* (Zal.) Zal.
2—поперечный разрез, $\times 120$; 3—радиальный разрез,
видны окаймленные поры, расположенные отдельными
группами, $\times 325$; 4—видны окаймленные поры полей пере-
креста $\times 325$; 5—тангентальный разрез, $\times 120$. Фамен. Дон-
басс (колл. М. Д. Залесского).
- Фиг. 6. *Cordaites principalis* (Germar) Geinitz, $\times 1$.
Нижняя часть листа. Ср. карбон. Донбасс (Новик,
1952).
- Фиг. 7. *Cordaites borassifolius* (Sternb.) Ung., $\times 1$.
Верхушка листа. Ср. карбон. Донбасс (Новик, 1952).
- Фиг. 8—9. *Artisia approximata* (Brongn.) Corda, $\times 1$.
8—ср. карбон. Донбасс (Новик, 1952); 9—намюр.
Львовско-Брестская впадина (колл. Т. Ищенко и Е. О. Но-
вик).
- Фиг. 10. *Cordaianthus pitcarinae* (Lindl. et Hutt.) Renault, $\times 1$.
Часть собрания стробилов. Ср. карбон. Донбасс (Новик,
1954).

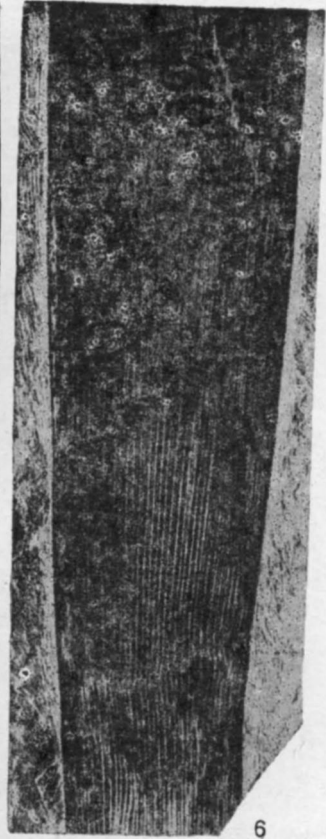
Таблица I



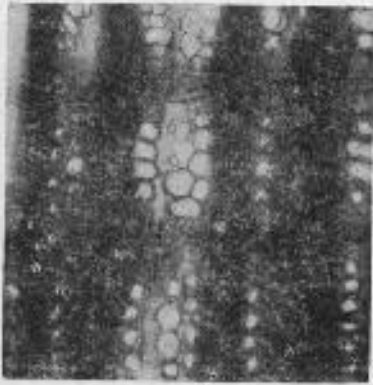
1



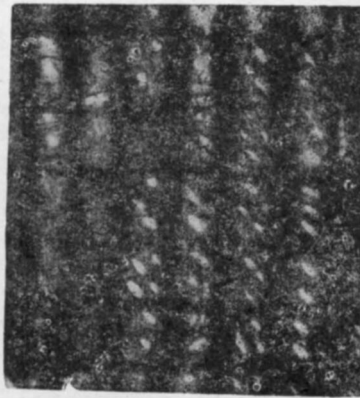
2



6



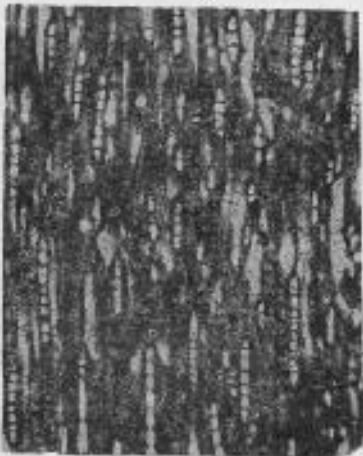
3



4



10



5



8



9



7

ТАБЛИЦА II

- Фиг. 1. *Noeggerthiopsis aequalis* (Гоерр.) Zal., $\times 1$.
Лист. В. пермь. Кузбасс (колл. С. Г. Гореловой).
- Фиг. 2. *Noeggerthiopsis candalepensis* Zal., $\times 1$.
Лист. В. пермь. Кузбасс (колл. С. Г. Гореловой).
- Фиг. 3. *Noeggerthiopsis minuta* Radcz., $\times 1$.
Лист. В. пермь. Кузбасс (колл. Г. П. Радченко).
- Фиг. 4. *Noeggerthiopsis khalfinii* Gorelova, $\times 1$.
Лист с острием на верхушке. В. пермь. Кузбасс (колл. С. Г. Гореловой).
- Фиг. 5. *Noeggerthiopsis sibirica* Radcz., $\times 1$.
Молодой лист. Н. пермь. Тунгусский бассейн (Радченко и Шведов 1940).
- Фиг. 6. *Noeggerthiopsis incisa* Radcz., $\times 1$.
Лист с выемчатой верхушкой. В. пермь. Кузбасс (колл. С. Г. Гореловой).
- Фиг. 7. *Crassinervia tunguscana* Schvedov, $\times 1$.
Чешуевидный лист. Н. пермь. Тунгусский бассейн (Радченко и Шведов, 1940).
- Фиг. 8. *Crassinervia elliptica* Radcz., $\times 1$.
Чешуевидный лист. В. пермь. Кузбасс (колл. Г. П. Гореловой).
- Фиг. 9. *Leprophyllum actaeonelloides* (Geinitz) Zal., $\times 1$.
Чешуя. В. пермь. Кузбасс (колл. Г. П. Радченко).
- Фиг. 10—13. *Dadoxylon merklinii* Zal.
10—поперечный разрез, $\times 50$; 11—радиальный разрез, $\times 225$; 12—радиальный разрез (трахеиды с окаймленными порами), $\times 350$; 13—тангентальный разрез (однорядные лучи), $\times 50$. Н. пермь. Западное Приуралье (Залесский, 1927).
- Фиг. 14—15. *Taxoritys arctica* Schilk.
14—поперечный разрез (граница слоев прироста), $\times 97$; 15—спиральные утолщения и поры с перекрещивающимися отверстиями на радиальных стенках трахеид, $\times 470$. В. карбон. Верхоянье (Шилкина, 1960).

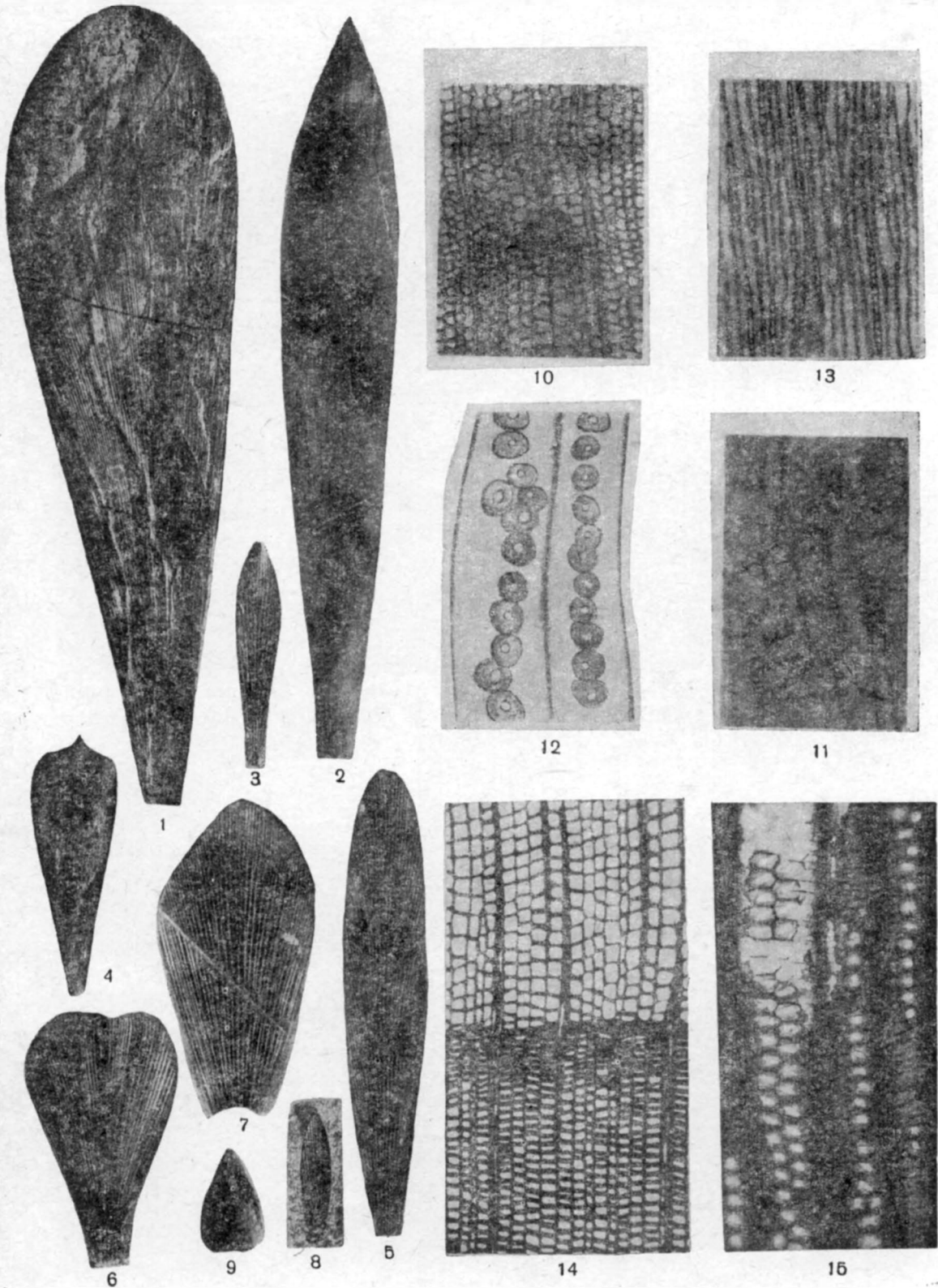
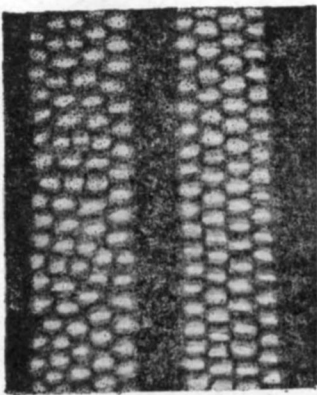
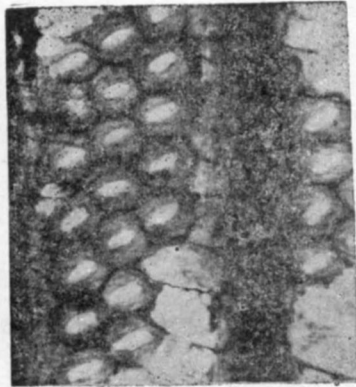


ТАБЛИЦА III

- Фиг. 1—3. *Taxopitys arctica* Shilk.
 1 — четырех- и пятирядная поровость трахеид, $\times 470$;
 2 — спиральные утолщения на радиальных стенках трахеид, $\times 1000$; 3 — луч с двумя двурядными слоями, $\times 470$.
 В. карбон. Верхоянье (Шилкина, 1960).
- Фиг. 4—8. *Mesopitys tchihatcheffiana* (Гоерр.) Zal.
 4 — поперечный разрез (пучок ксилемы, примыкающий к вторичной древесине), $\times 150$; 5 — радиальный разрез, (видны спиральные трахеиды), $\times 160$; 6 — радиальный разрез (видны трахеиды с окаймленными порами), $\times 160$; 7 — поперечный разрез, $\times 6$; 8 — радиальный разрез (видны поля перекреста с простыми порами), $\times 160$.
 В. пермь. Кузбасс (Залесский, 1911).
- Фиг. 9. *Yuccites spathulatus* Р гуп., $\times 1$. Лист. Кейпер, Суракай в Башкирии (колл. В. Д. Принады).
- Фиг. 10—13. *Uralophyllum krascheninnikovii* К р y s h t. et Р гуп.
 10 — участок побега; 11 — участок верхней эпидермы, $\times 150$; 12 — участок нижней эпидермы, $\times 250$; 13 — устьице при большом увеличении. Кейпер. Восточный склон Урала (колл. В. П. Владимирович).



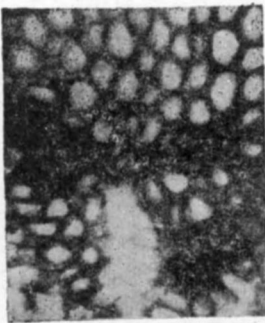
1



2



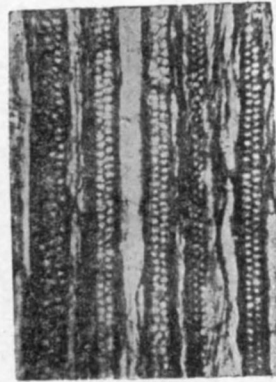
3



4



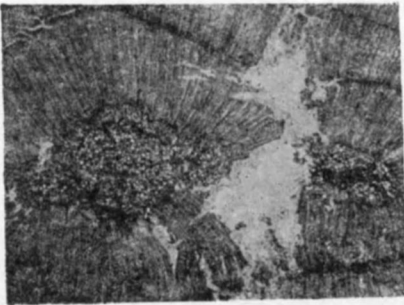
5



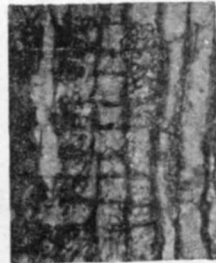
6



9



7



8



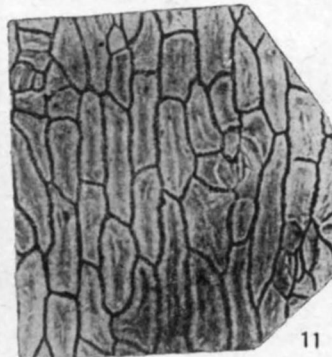
10



13



12



11

ТАБЛИЦА IV

Фиг. 1. *Ginkgo biloba* L.

Ветка с листьями, расположенными пучками на коротком побеге. Уменьшено. Зап. Китай (фото Н. А. Болховитиной).

Фиг. 2. *Ginkgo ferganensis* Brick

Рассеченный лист. Н юра Южн. Ферганы (колл. М. И. Брик).

Фиг. 3. *Ginkgo digitata* Brongn.

Неглубоко лопастной лист. Н. юра Южн. Ферганы (колл. М. И. Брик).

Фиг. 4. *Ginkgo adiantoides* (Ung.) Heer

Двулопастной лист. Н. мел Якутии, Булун. (Василевская, 1960).

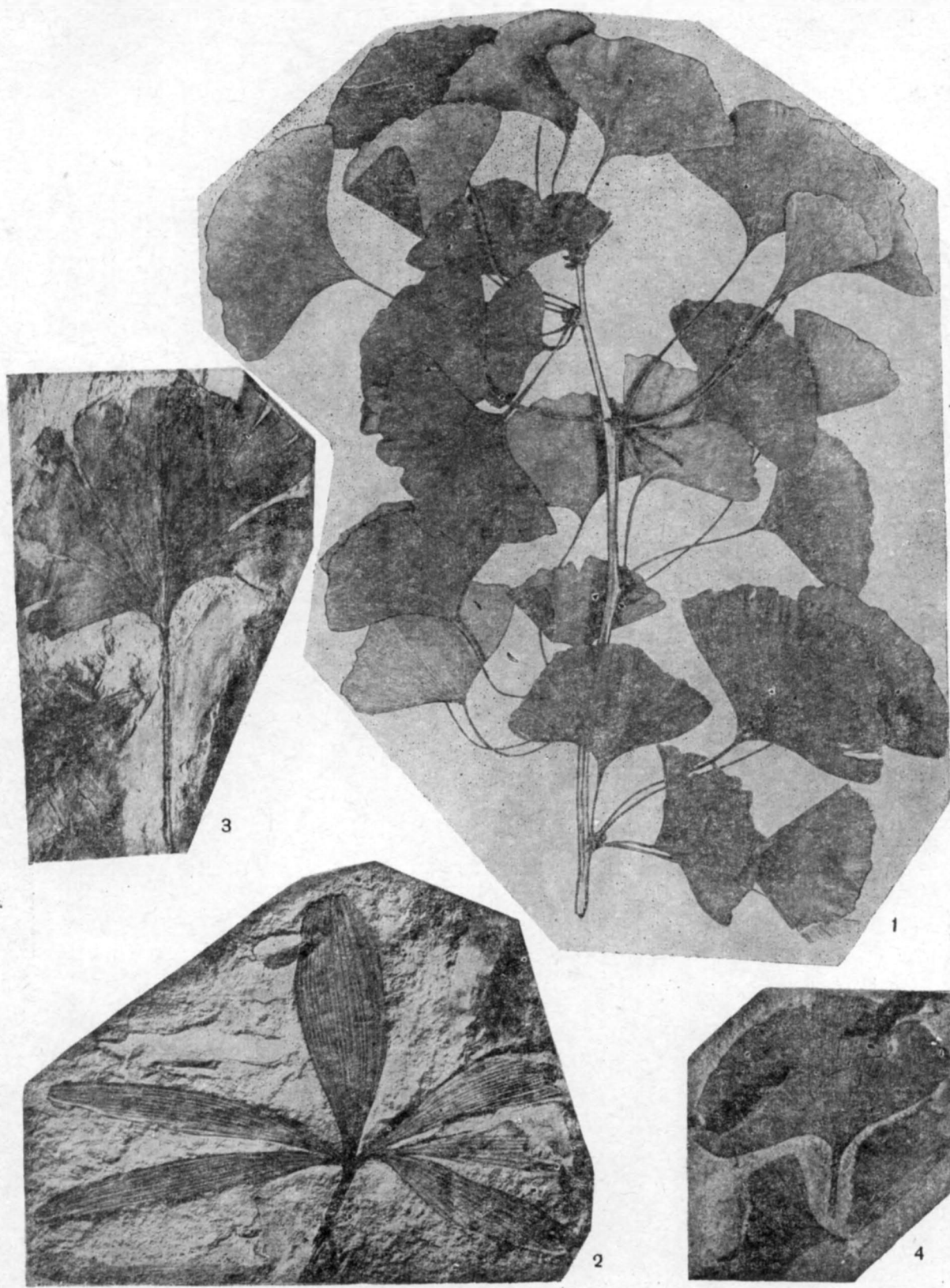
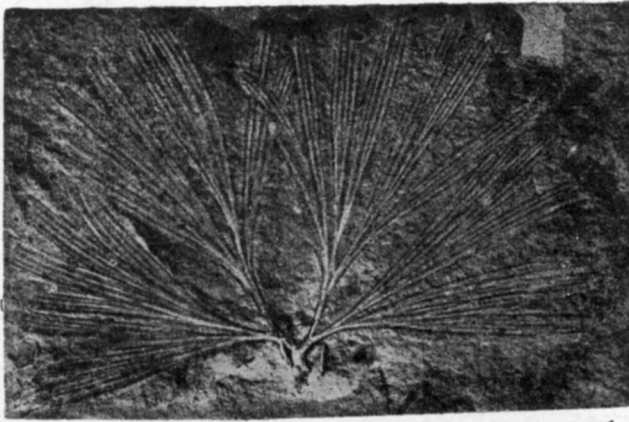


ТАБЛИЦА V

- Фиг. 1. *Baiera gracillima* Brick
Лист, черешок обломан. Н. юра Южн. Ферганы (колл. М. И. Брик).
- Фиг. 2. *Baiera ahnertii* Kryshht.
а — эпидерма нижней поверхности листа, $\times 70$; б — эпидерма верхней поверхности листа, $\times 70$. В. юра Якутии, р. Лена, севернее мыса Джаской (колл. В. А. Самылиной).
- Фиг. 3. *Baiera setacea* (Heer) Rуп.
Небольшой лист. Юра Иркутского бассейна, Усть-Балей (Принада, 1951).
- Фиг. 4. *Ginkgodium furcinerve* Brick, $\times 2$.
Лист. Н. юра Южн. Ферганы (колл. М. И. Брик).
- Фиг. 5. *Sphenobaiera czekanowskiana* (Heer) Florin
Несколько листьев, налегающих один на другой. Юра Иркутского бассейна, Усть-Балей (Принада, 1951).
- Фиг. 6. *Sphenobaiera longifolia* (Pomet) Florin
а — эпидерма нижней поверхности листа, $\times 56$; б — эпидерма верхней поверхности листа, $\times 56$. Н. мел Якутии, р. Алдан (Самылина, 1956).



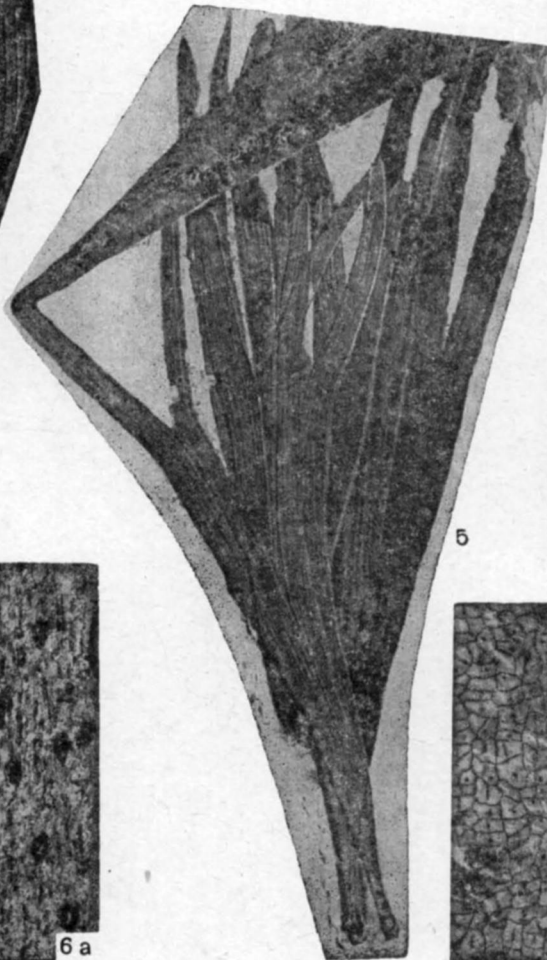
1



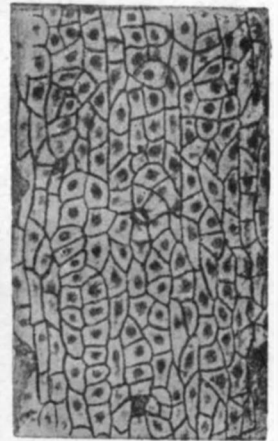
2 a



4



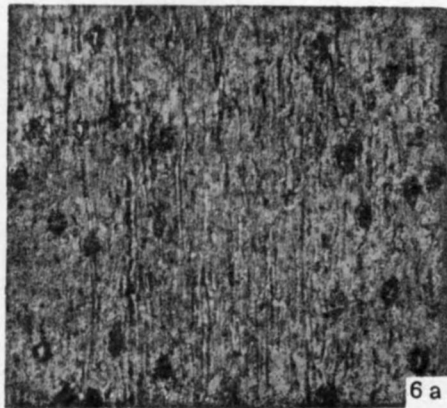
5



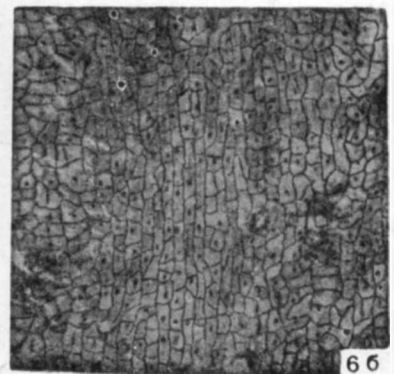
2 b



3



6 a



6 b

ТАБЛИЦА VI

- Фиг. 1. *Sphenobaiera pulchella* (Heer) Florin
Лист, основание обломано. Н. мел Якутии, Булун (Василевская, 1960).
- Фиг. 2. *Czekanowska rigida* Heer
Пучок листьев на укороченном побеге. Н. юра Южн. Ферганы (колл. М. И. Брик).
- Фиг. 3. *Czekanowska rigida* Heer
a — эпидерма средней части листа (видно чередование полос с устьицами и полос с удлинёнными клетками над жилками), $\times 50$; *b* — эпидерма приосновной части листа с клетками иной формы, $\times 150$; *в* — эпидерма чешуйчатого низового листа, $\times 50$. Рэт Вост. Урала, Богословское месторождение (колл. В. П. Владимирович).
- Фиг. 4. *Czekanowska setacea* Heer
Пучок листьев на укороченном побеге. Н. юра Южн. Ферганы (колл. М. И. Брик).
- Фиг. 5. *Eretmophyllum saighanense* (Sew.) H. N. Thomas
a — лист; *b* — устьице, $\times 235$. Ср.—в. юра Казахстана, р. Селета (колл. И. Н. Свешниковой).
- Фиг. 6. *Pseudotorellia nordenskioldii* (Nath.) Florin
Листья. Н. мел Якутии, р. Чечума (Василевская, 1959).

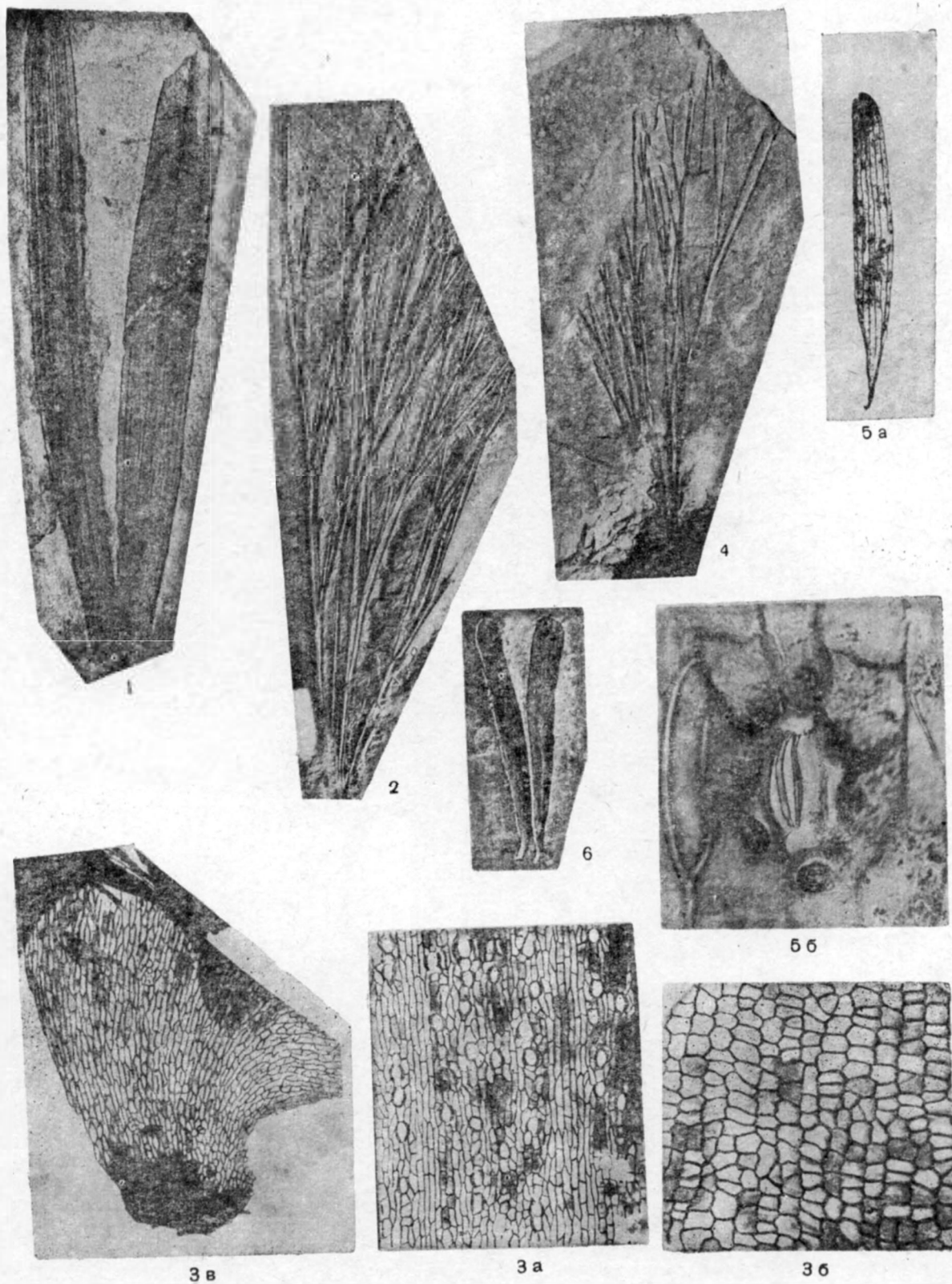
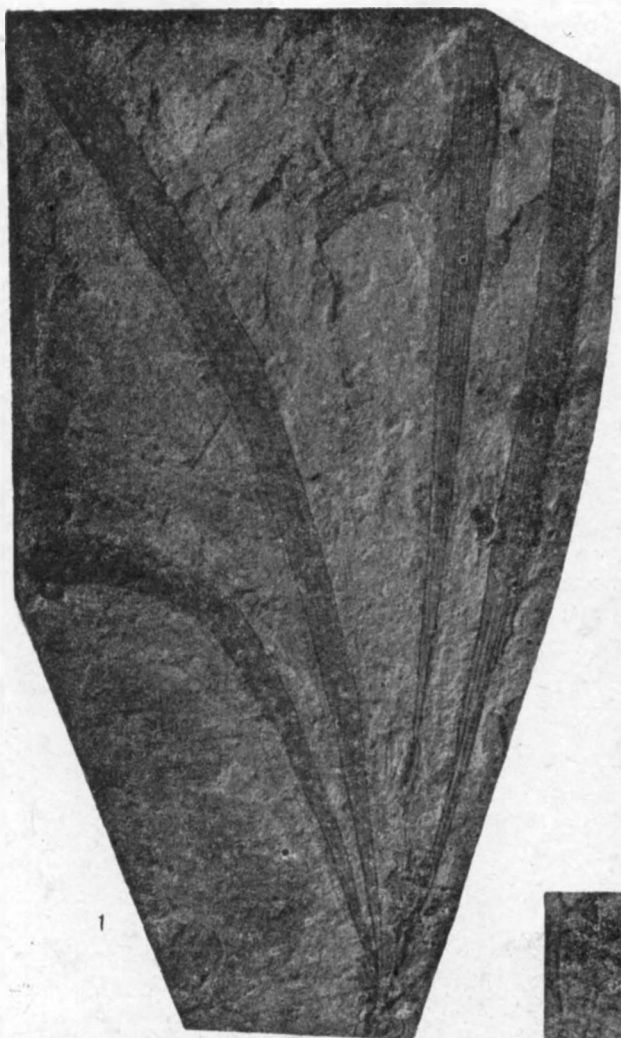
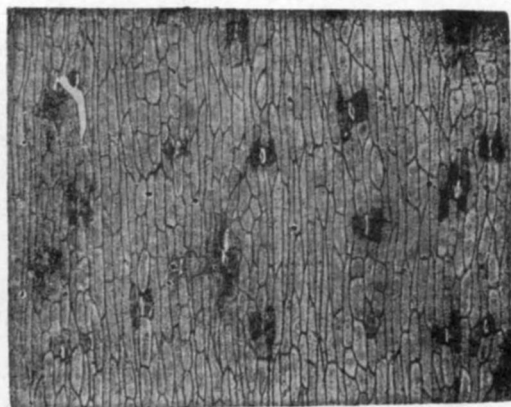


ТАБЛИЦА VII

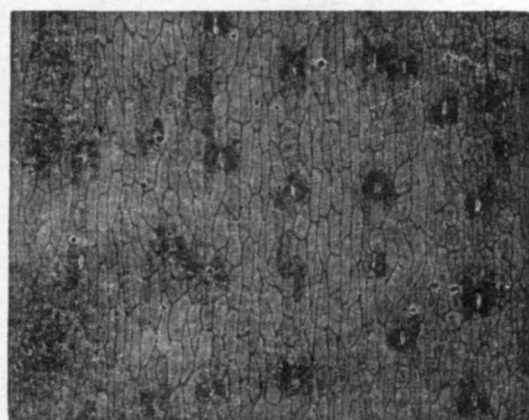
- Фиг. 1. *Phoenicopsis angustifolia* Heer, $\times 1$.
Пучок листьев на укороченном побеге. Н. юра Южн. Ферганы (колл. М. И. Брик).
- Фиг. 2. *Phoenicopsis* sp.
a — эпидерма нижней поверхности листа (побочные клетки устьиц (темные) окрашены основным фуксином), $\times 60$; *б* — эпидерма верхней поверхности листа с темноокрашенными побочными клетками устьиц, $\times 60$; *в* — устьице, $\times 300$. Н. мел Якутии, р. Алдан (колл. В. А. Самылиной).
- Фиг. 3. Устьица другого вида *Phoenicopsis*, $\times 300$. Н. мел Якутии, р. Алдан (колл. В. А. Самылиной).
- Фиг. 4. *Ginkgophyllum vsevolodii* Zaless., $\times 1$.
Неполный лист. Ср. — в. карбон (балахонская свита, алыкаевские горизонты) Кузбасса (Нейбург, 1948).
- Фиг. 5. *Rhipidopsis triassica* Srebrodolsk., $\times 1$.
Лист. Н. триас (нижнемальцевская подсвита) Кузбасса (Сребродольская, 1960).



1



2 а



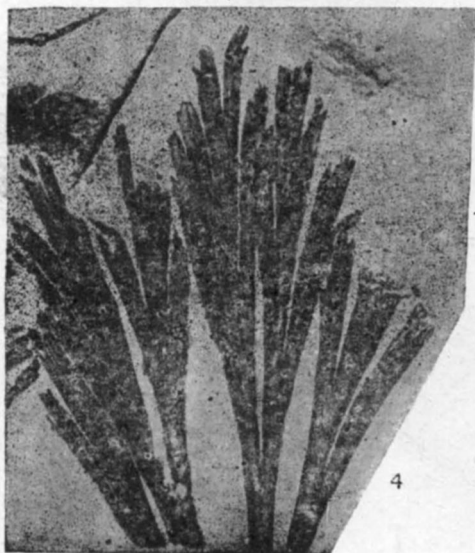
2 б



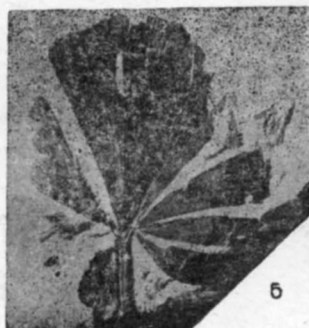
2 в



3



4



5

ТАБЛИЦА IX

- Фиг. 1. *Drepanolepis ferganensis* Тур.-Кет.
Рыхлый мегастробил; н. юра Ферганы (колл. М. И. Брик).
- Фиг. 2. *Schizolepis acuminata* Тур.-Кет.
Изолированная семенная чешуя, $\times 2$; н. юра Ферганы, Кок-Янбак (Турутанова-Кетова, 1950).
- Фиг. 3. *Schizolepis aldanensis* Самылина
Женская шишка; н. мел, р. Алдан (колл. В. А. Самылиной).
- Фиг. 4—6. *Swedenborgia trixygia* Руп.
4—трехлопастная семенная чешуя с внешней стороны, $\times 2$; 5—чешуя с внутренней стороны, обращенной к оси, $\times 2$; 6—чешуя с внутренней стороны, обращенной к оси, $\times 2$. Рэт. Богословское месторождение, Вост. склона Урала (колл. В. Д. Принады).
- Фиг. 7. *Podozamites lanceolatus* (Lindl. et Hutt.) Ф. Браун.
Побег с листьями, н. юра, оз. Сон-Куль, Вост. Киргизия (колл. А. И. Турутановой-Кетовой).
- Фиг. 8—10. *Podozamites* sp.
8—эпидерма верхней поверхности листа, $\times 80$; 9—эпидерма нижней поверхности листа, видны полосы с устьицами, $\times 80$; 10—то же, $\times 400$. Н. мел, Бурейнский бассейн, ст. Чагдомын (колл. М. П. Долуденко).



2



4



5



6



1



7



3



9



10



8

ТАБЛИЦА X

- Фиг. 1. *Cycadocarpidium tricarpum* Р гуп.
Изолированный мегастробил, $\times 3$; рэт Богословского месторождения, Вост. Урал (колл. В. Д. Принады).
- Фиг. 2. *Cycadocarpidium ferganense* Тиг.-Кет.
Изолированный мегастробил, $\times 2$; н. юра Ферганы, Кок-Янгах (Турутанова-Кетова, 1950).
- Фиг. 3. *Cycadocarpidium* sp.
Эпидерма кроющей чешуи, видно устье, $\times 235$; рэт Богословского месторождения на Урале (колл. В. Д. Принады, препарат И. Н. Свешниковой).
- Фиг. 4—5. *Caveophyllum guttaeforme* Migatch.
4—облиственный побег; 5—то же, $\times 3$; кейпер сев.-зап. Донбасса (колл. Е. Е. Мигачевой).
- Фиг. 6. *Ferganiella latifolia* Brick
Облиственная ветка; н. юра Ферганы (Турутанова-Кетова, 1960).
- Фиг. 7. *Ferganiella lanceolata* Brick
Облиственная ветвь, н. юра Ферганы (Турутанова-Кетова, 1960).
- Фиг. 8. *Araucarites* sp.
Семенная чешуя; в. юра хр. Каратау, Южн. Казахстан (колл. А. И. Турутановой-Кетовой).
- Фиг. 9. *Agathopsis ovalis* Р гуп.
Участок побега с листьями; н. мел Южн. Приморья (колл. В. Д. Принады).



7



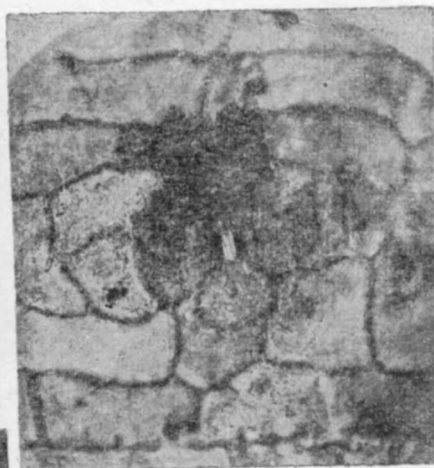
1



2



9



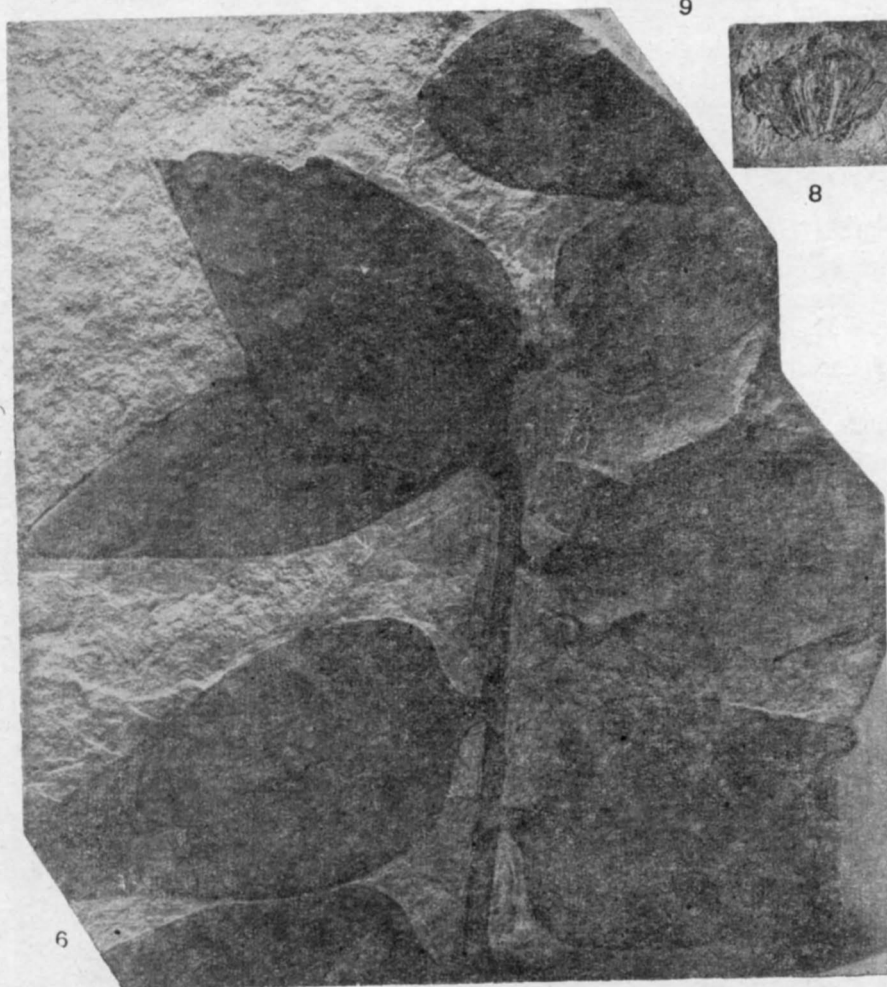
3



5



8



6

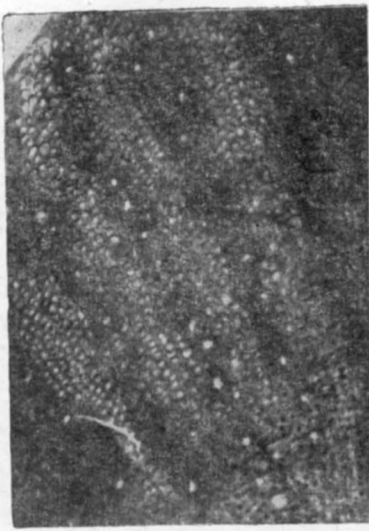


4

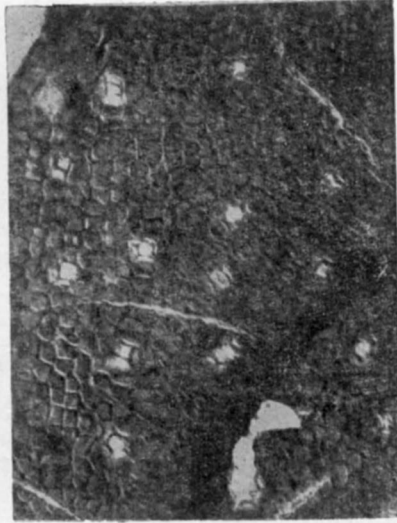
ТАБЛИЦА XI

- Фиг. 1. *Albertia latifolia* Schimper.
Облиственная ветвь; н. триас бассейна р. Рейна, Вогезы (Schimper, 1870—1872).
- Фиг. 2—3. *Brachyphyllum expansum* (Sternb.) Sew.
2 — эпидерма листа, видно расположение устьиц рядами, ×45; 3 — то же, ×90 (Брик, 1925).
- Фиг. 4. *Brachyphyllum mamillare* Brongniart.
Облиственный побег; в. юра. хр. Каратау, дер. Галкино (колл. А. И. Турутановой-Кетовой).
- Фиг. 5—6. *Brachyphyllum expansum* (Sternb.) Sew.
5 — женская шишка; 6 — женская шишка на веточке с листьями, сходными с таковыми *Brachyphyllum expansum* (Sternb.) Sew. В. юра хр. Каратау, Южн. Казахстан (колл. А. И. Турутановой-Кетовой).
- Фиг. 7. *Brachyphyllum romanovskyi* Brück.
Проросшая женская шишка; в. юра, хр. Каратау, дер. Галкино (Брик, 1925).
- Фиг. 8. *Elatides setosa* (Phill.) Stanisl.
Облиственные побеги; н. юра Заурана Тадж. ССР (колл. М. И. Брик).
- Фиг. 9. *Elatides setosa* (Phill.) Stanisl.
Разветвленная верхушка побега с терминальным положением женских шишек; н. юра Заурана.
- Фиг. 10. *Elatides brandtiana* Heer.
Женская шишка; н. мел р. Алдана (колл. В. А. Самылиной).

Таблица XI



2



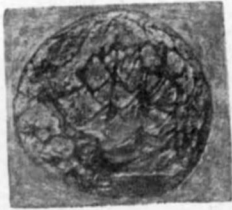
3



1



7



5



9



8



6



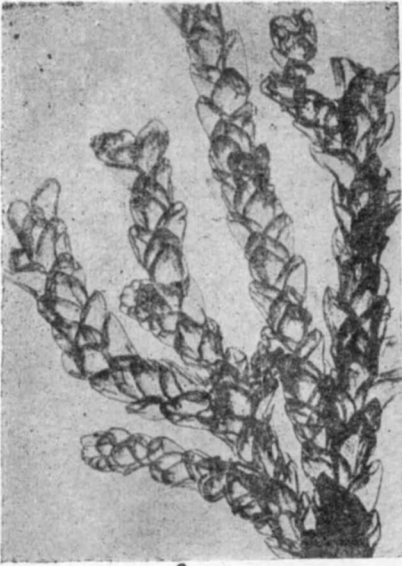
10



4

ТАБЛИЦА XII

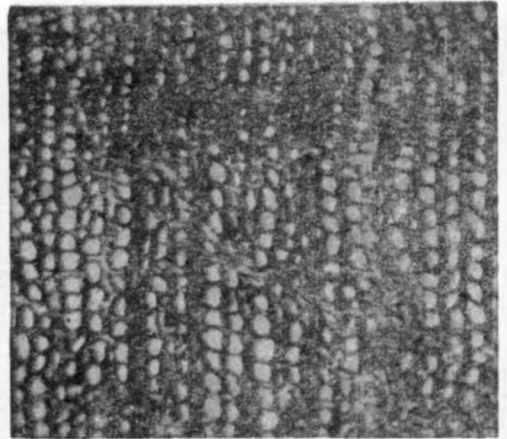
- Фиг. 1. *Elatides setosa* (Phill.) Stanisl.
Женская шишка, $\times 2$; н. юра Заурана, Тадж. ССР
(колл. М. И. Брик).
- Фиг. 2. *Pagiophyllum peregrinum* (Lindl. et Hutt.) Sew.
Облиственный побег; в. лейас Ташкутана в Тадж. ССР
(колл. М. И. Брик).
- Фиг. 3—5. *Araucarioxylon* sp.
3 — поперечный разрез, $\times 90$; 4 — радиальный разрез
(поры трахеид), $\times 470$; 5 — радиальный разрез (поры на
полях перекреста). Ср. юра, Алаверды (Армения) (колл.
А. Л. Тахтаджяна).
- Фиг. 6—7. *Cheirolepidium muensteri* (Schenk) Takht. comb. nov.
(*Cheirolepis muensteri* Schenk).
6 — фрагмент облиственной ветки, с главным побегом
(справа) с наиболее крупными листьями и боковыми вет-
ками (слева), покрытыми мелкими листьями, $\times 3$; 7 — участок
эпидермы внешней поверхности листа с рядами устьиц,
 $\times 170$. Рэт — лейас Баварии (Hörhammer, 1933).
- Фиг. 8. *Palissyia* sp. (а) и *Masculostrobus* sp. (б).
Н. юра Кштута в Тадж. ССР (колл. М. И. Брик).



6



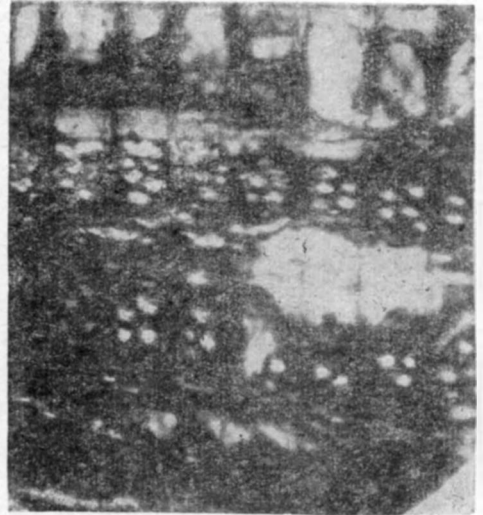
1



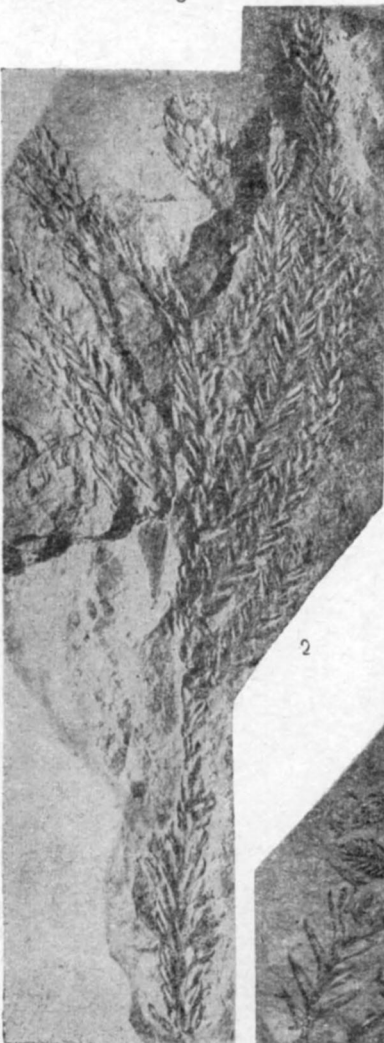
3



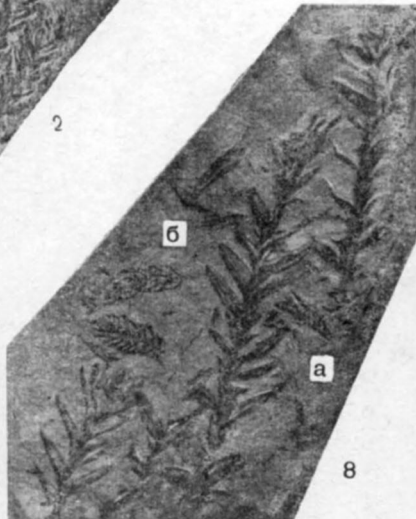
4



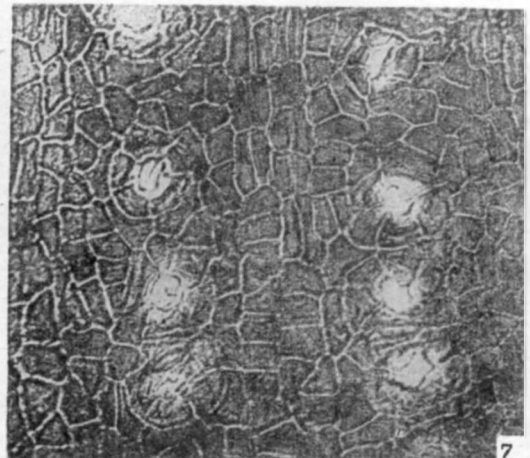
5



2



8



7

ТАБЛИЦА XIII

- Фиг. 1—2. *Cheirolepidium muensteri* (Schenk) Takht.
1 — семенная чешуя с внешней (абаксиальной) стороны (видны три внешние лопасти и две боковые внутренние), $\times 4,5$; 2 — та же семенная чешуя с внутренней (адаксиальной) стороны (видны три внешние лопасти с обратной стороны и три внутренние, из которых средняя случайно расщеплена на две), $\times 4$. Рэт — лейас Баварии (Hörhammer, 1933).
- Фиг. 3. *Stachyotaxus kazachstanica* Тур.-Кет.
Облиственный побег; ср. юра хр. Каратау, Южн. Казахстан (колл. А. И. Турутановой-Кетовой).
- Фиг. 4. *Stachyotaxus* sp.
Собрание мегастробиллов, $\times 2$, кое-где видно парное положение семезачатков на боковых осях; н. юра Заурана в Тадж. ССР (колл. М. И. Брик).
- Фиг. 5. *Elatocladus subzamioides* Moell.
Облиственная ветвь; н. мел Южн. Приморья (колл. В. Д. Принады).
- Фиг. 6. *Elatocladus submanchuricus* Yabe et Oishi
Участок облиственного побега; н. мел Южн. Приморья (колл. В. Д. Принады).
- Фиг. 7—8. *Protophylocladus polymorphus* (Lesq.) Berry
7 — кладодий; 8 — верхушка ветки с кладодиями. В. мел Сахалина (Криштофович и Байковская, 1960).



1



7



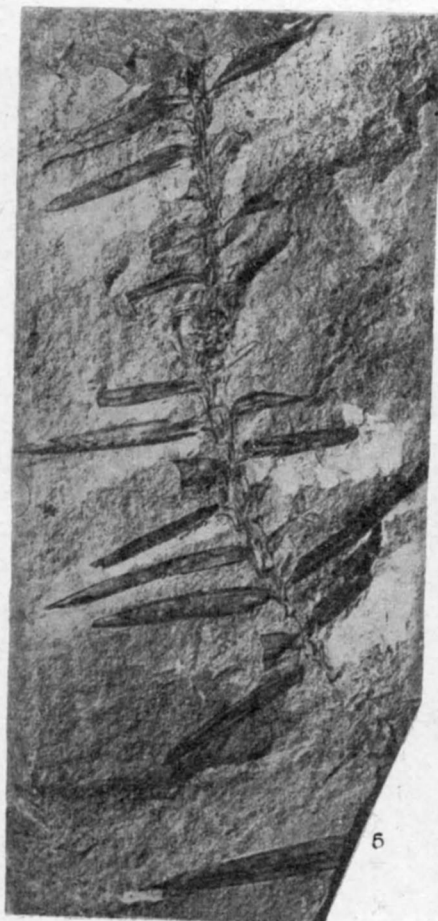
4



2



3



5



6



8

ТАБЛИЦА XIV

- Фиг. 1, 2. *Ussuriocladus racemosus* K r y s h t. et P r y n.
1 — участок эпидермы верхней поверхности, $\times 240$; 2 —
участок эпидермы нижней поверхности листа, $\times 240$. Н. мел
южного Приморья, с. Липовцы (Самылина, 1961).
- Фиг. 3—6. *Podocarpoxylon uralense* C h u d a j b. (*Dacrydium* sp.)
3 — поперечный разрез, $\times 80$; 4 — тангентальный разрез,
паренхима с узелковыми поперечными стенками, образован-
ными в результате патологии, $\times 240$; 5 — радиальный разрез,
 $\times 450$; 6 — гладкие поперечные стенки паренхимы и штри-
ховатость трахеид на тангентальном срезе, $\times 240$. Олиго-
цен — миоцен, оз. Смолино (Худайбердыев, 1958).

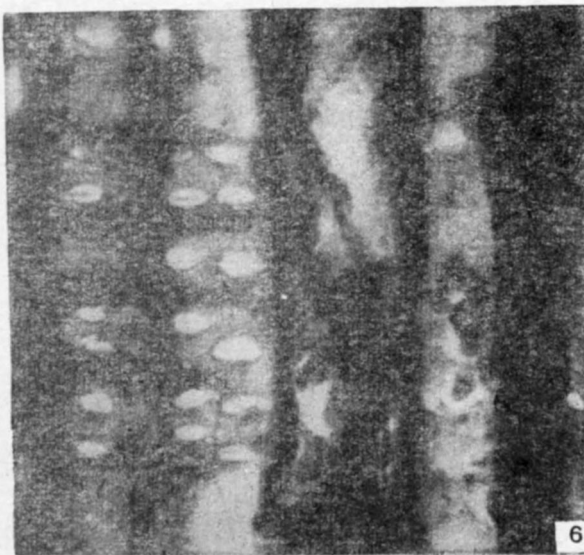
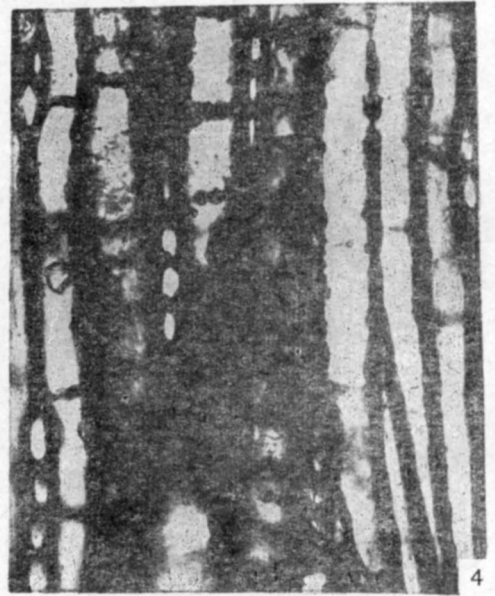
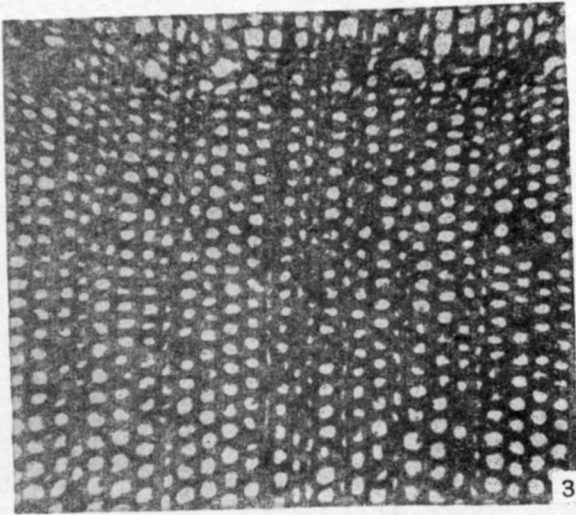
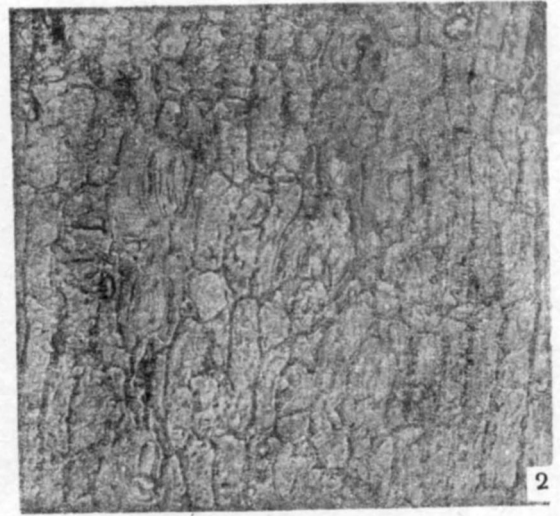
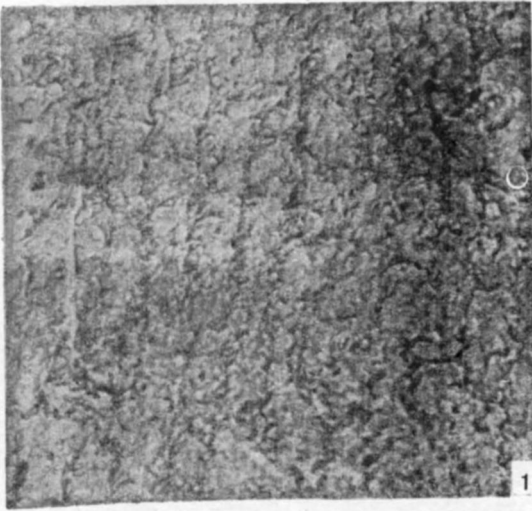
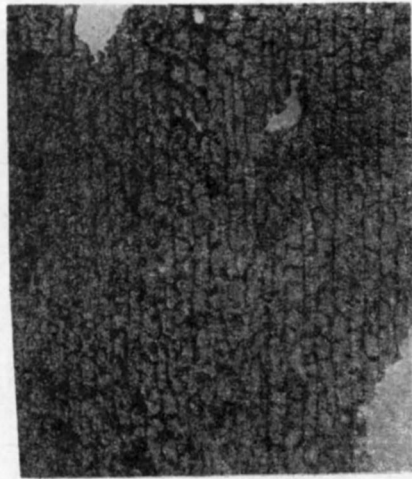


ТАБЛИЦА XV

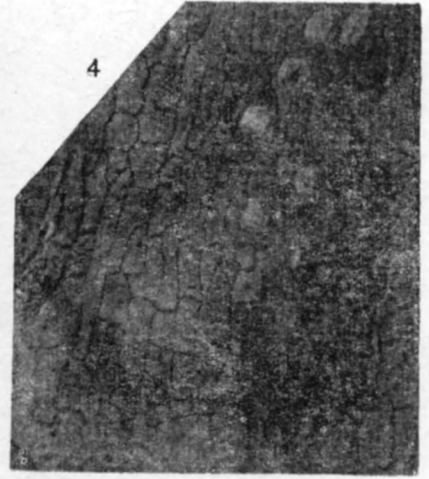
- Фиг. 1. *Storgardia kazachstanica* Тур.-Кет.
Облиственный побег; в. юра, хр. Каратау, Южн. Казахстан (колл. А. И. Турутановой-Кетовой).
- Фиг. 2—4. *Cephalotaxus cretacea* Самылина
2 — конечная веточка; 3 — эпидерма верхней поверхности листа, $\times 60$; 4 — эпидерма нижней поверхности листа, $\times 110$. Н. мел р. Алдана (колл. В. А. Самылиной).
- Фиг. 5. *Cephalotaxopsis* cf. *brevifolia* Fontaine
Участок облиственной ветки; ср. юра хр. Каратау, Южн. Казахстан (колл. А. И. Турутановой-Кетовой).
- Фиг. 6. *Taxus* cf. *baccata* L.
Облиственная ветка с микростробилами; сармат р. Крынки, Украина (Криштофович, 1938).
- Фиг. 7. *Torreya gracillima* (Hollick) Ig. Vassil.
Облиственный побег; в. мел Дальнего Востока, Тетюхе (Криштофович, 1939).
- Фиг. 8. *Taxites kazachstanicus* Тур.-Кет.
Верхушечная часть облиственного побега с мегастробилом (?); ср. юра хр. Каратау, Южн. Казахстан (колл. А. И. Турутановой-Кетовой).
- Фиг. 9. *Taxocladus obtusifolius* Руп.
Укороченный побег; в. юра хр. Каратау, Южн. Казахстан (колл. А. И. Турутановой-Кетовой).
- Фиг. 10. *Taxocladus obtusifolius* Руп.
Участок облиственной ветки; н. мел Южн. Приморья (колл. В. Д. Принады).
- Фиг. 11. *Abies* sp.
Эпидерма нижней поверхности листа, $\times 124$; плиоцен Абхазии (колл. И. Н. Свешниковой).



2



3



4



9



5



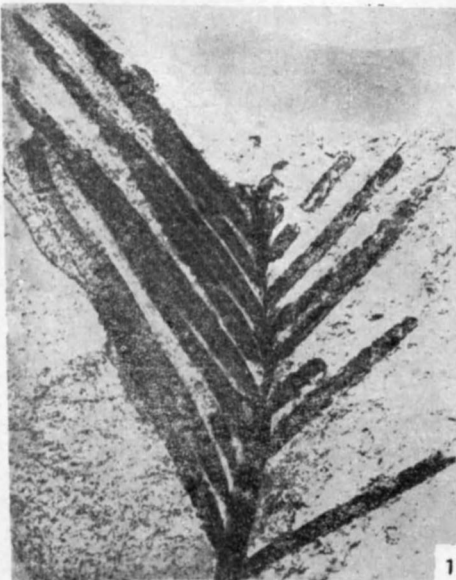
10



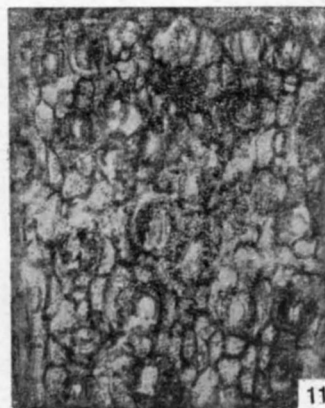
8



6



1



11



7

ТАБЛИЦА XVI

- Фиг. 1. *Picea* sp.
Женская шишка в продольном разрезе, $\times 2$; в. мел р. Кии, Чулымо-Енисейский бассейн (Байковская, 1956).
- Фиг. 2. *Picea wolossoviczii* S u c a s z.
Женская шишка; третичные отложения р. Омолой в Якутии (В. Н. Сукачев, 1910).
- Фиг. 3. *Cedrus oblonga* Fliche
Женская шишка; сеноман юго-востока Парижского бассейна (Fliche, 1896).
- Фиг. 4, 5. *Cedrus miocenica* Lauby
Семенные чешуи; миоцен Центр. Французского массива (Lauby, 1910).
- Фиг. 6. *Pseudolarix dorofeevii* S a m y l i n a
Пучок листьев на укороченном побеге; н. мел р. Алдана (колл. В. А. Самылиной).
- Фиг. 7—9. *Pseudolaricixylon firmoides* C h u d a j b.
7 — поперечный разрез, $\times 94$; 8 — тангентальный разрез (двурядные лучи, $\times 100$); 9 — абиетоидная поровость стенок клеток лучей, $\times 470$. Оligоцен — миоцен Южн. Урала, оз. Смолино (Худайбердыев, 1958).
- Фиг. 10. *Cathaya* cf. *loehrii* (E n g e l h a r d t e t K i n k e l i n) C h u n e t K u a n g.
Женская шишка, $\times 2$; олигоцен Саксонии (Kirchheimer, 1938, Abb. I).
- Фиг. 11, 12. *Cathaya abchastica* S v e s h n.
11 — эпидерма верхней поверхности листа, $\times 250$; 12 — эпидерма нижней поверхности листа, $\times 250$. Плиоцен Абхазии (колл. И. Н. Свешниковой).

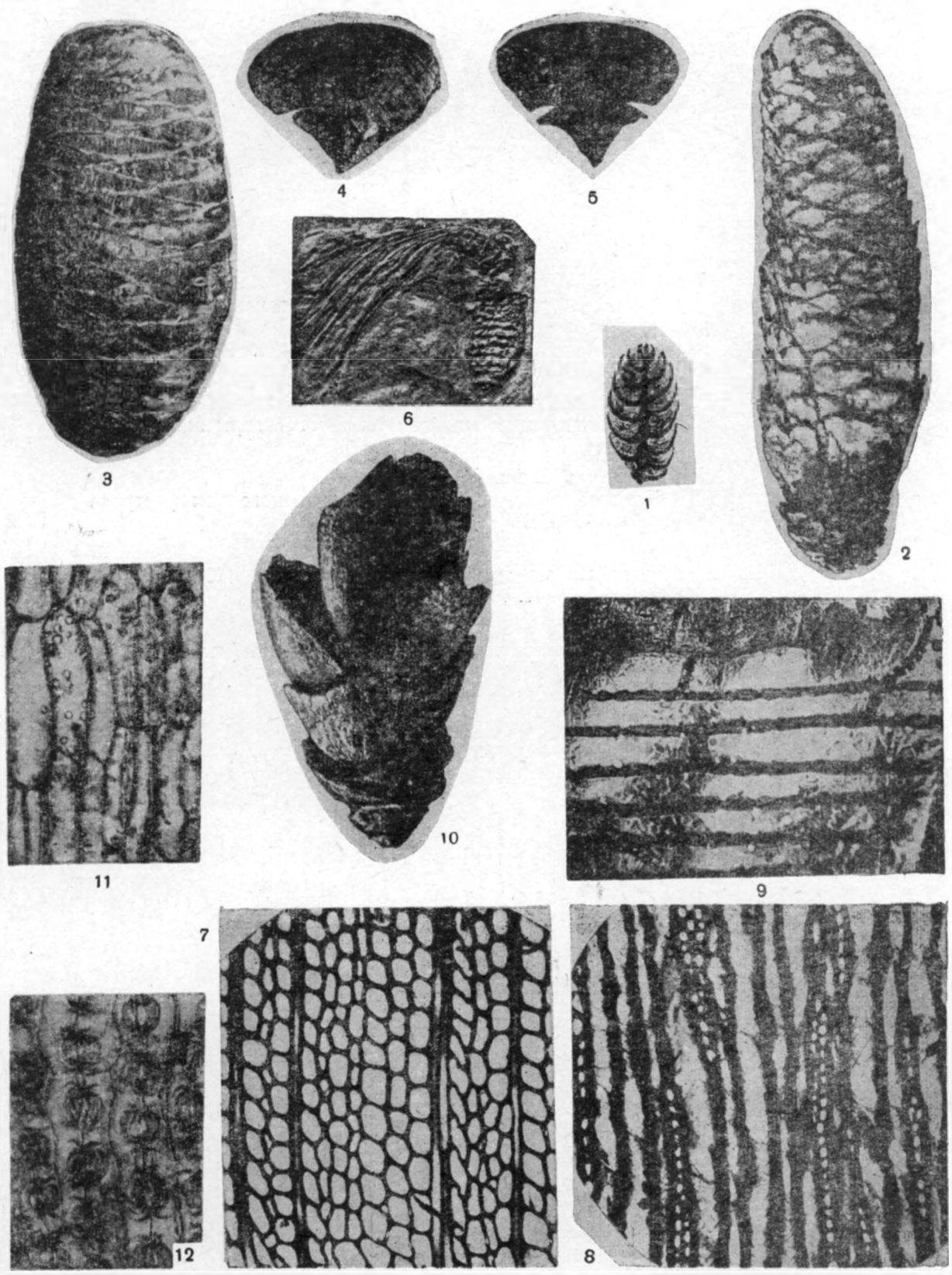


ТАБЛИЦА XVII

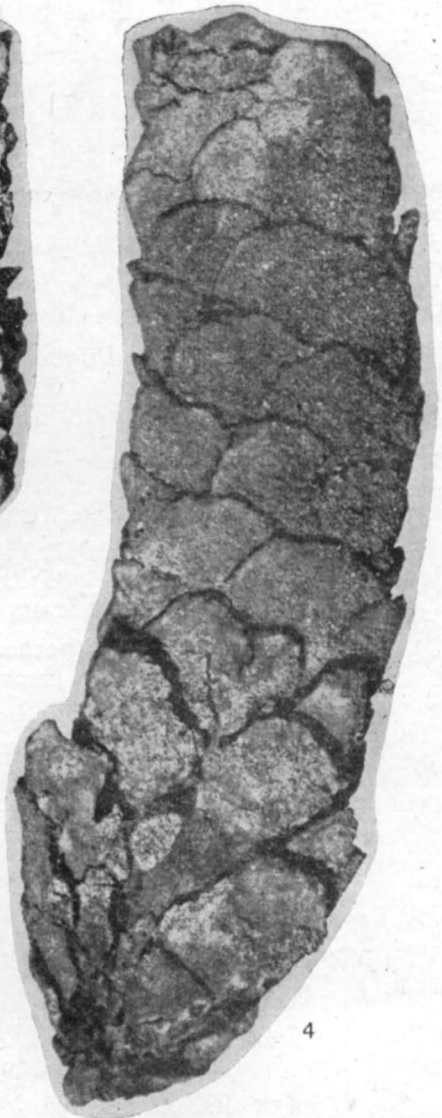
- Фиг. 1—3. *Keteleerioxylon arcticum* Shilk.
1 — поперечный разрез, $\times 98$; 2 — тангентальный разрез (виден вертикальный смоляной ход); 3 — радиальный разрез (видна поровость трахеид), $\times 470$. Н. мел Земли Франца-Иосифа (Шилкина, 1960).
- Фиг. 4. *Pinus monticola* Dougl. ex Lamb.
Женская шишка; миоцен Мамонтовой горы на р. Алдане (колл. П. И. Дорофеева).
- Фиг. 5. *Pinus palibinii* Dorof.
Женская шишка; сармат Таманского полуострова (Дорофеев, 1955).
- Фиг. 6. *Pinus* sp.
Эпидерма нижней поверхности листа, $\times 450$; плиоцен Абхазии (колл. И. Н. Свешниковой).
- Фиг. 7. *Pityolepis oblonga* Samulina
Изолированная чешуя; н. мел. р. Алдана (колл. В. А. Самылиной).
- Фиг. 8. *Pityolepis cedriiformis* Tur.-Ket.
Изолированная чешуя; рэт Буланаш-Елкинского месторождения на В. Урале (Турутанова-Кетова, 1958).



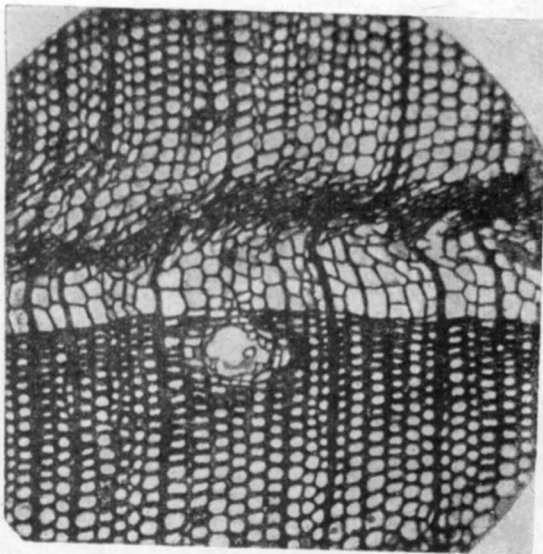
6



5



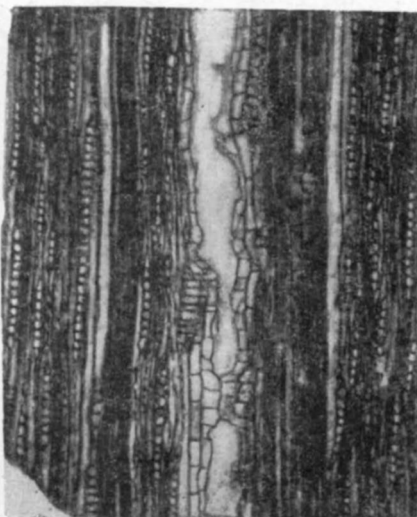
4



1



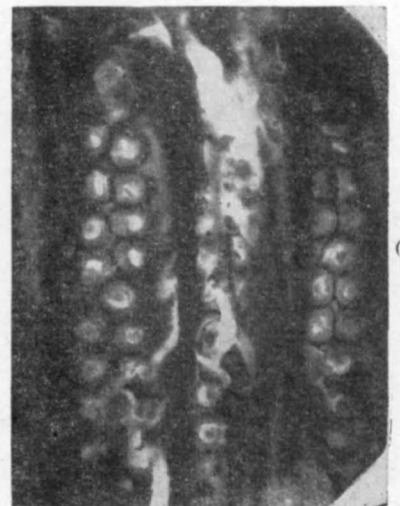
8



2



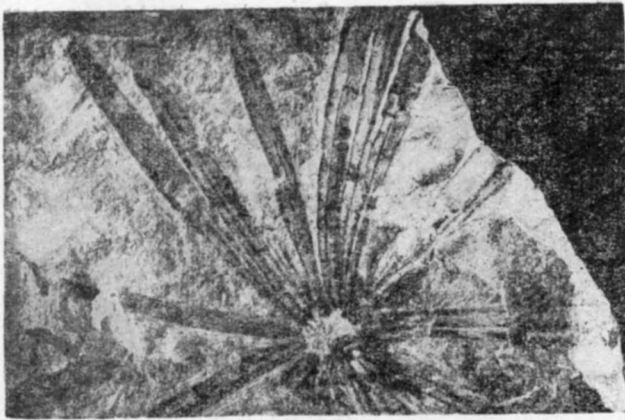
7



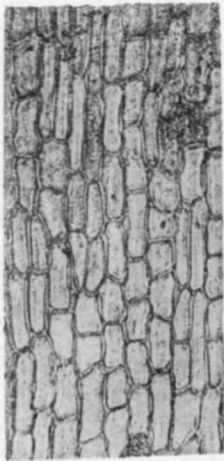
3

ТАБЛИЦА XVIII

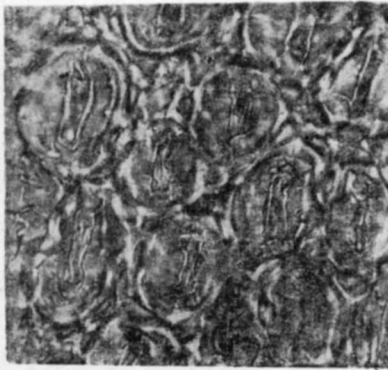
- Фиг. 1. *Pityocladus ferganensis* Tur.-Ket.
Укороченные побеги с пучками листьев; н. юра Ферганы (колл. М. И. Брик).
- Фиг. 2. *Pityophyllum longifolium* (Nath.) Moell.
Изолированный лист; н. юра Иссык-Куля (колл. А. И. Турутановой-Кетовой).
- Фиг. 3. *Pityophyllum nordenskioldii* (Heer) Nath.
Изолированный лист; ср. юра хр. Каратау, Южн. Казахстан (колл. А. И. Турутановой-Кетовой).
- Фиг. 4. *Pityospermum cedriforme* Brück.
Изолированное семя; н. юра Ферганы (А. И. Турутанова-Кетова, 1950).
- Фиг. 5. *Pityostrobus khudobiniae* Tur.-Ket.
Женская шишка, $\times 2$; н. юра Четыр-Куля, Вост. Киргизия (колл. Е. А. Худобиной).
- Фиг. 6. *Pityostrobus gussevi* Vassilevsk.
Женская шишка; н. мел Якутии (Василевская, 1957).
- Фиг. 7. *Pityostrobus* sp.
Рассыпающаяся женская шишка, чешуи сохранились лишь в основании оси; в. юра хр. Каратау, Южн. Казахстан (колл. А. И. Турутановой-Кетовой).
- Фиг. 8. *Sciadopitys verticillata* Sieb. et Zucc.
Лист современный.
- Фиг. 9. То же. Устьица, $\times 235$.
- Фиг. 10—13. *Sciadopitys uralensis* Dorof. et Sveshn.
10 — верхушки листьев, $\times 7$; 11 — основания листьев, $\times 7$; 12 — нижняя поверхность листа, у края бороздки видны сосочки, $\times 250$; 13 — эпидерма верхней поверхности листа, $\times 130$. В. мел Урала, Свердловская область (Дорофеев и Свешникова, 1959).
- Фиг. 14. *Sciadopitytes annularioides* Rуп.
Листья. В. юра Дальнего Востока, бассейн р. Бурей (колл. В. Д. Принады).



14



13



9



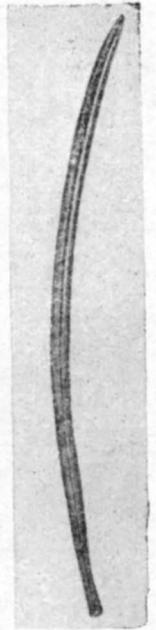
1



11



12



8



4



5



10



7



3



2



6

ТАБЛИЦА XIX

- Фиг. 1. *Masculostrobus* sp.
Рыхлые микростробилы, $\times 2$; ср. юра хр. Каратау, Южн. Казахстан (колл. А. И. Турутановой-Кетовой).
- Фиг. 2, 3. *Piceoxylon piceoides* Shilk.
2 — поперечный разрез, $\times 60$; 3 — тангентальный разрез, $\times 60$. Третичные отложения, Годерзский перевал (колл. И. В. Палибина).
- Фиг. 4—6. *Pinuxylon paxii* Kräusel
4 — поперечный разрез, $\times 120$; 5 — тангентальный разрез, $\times 80$; 6 — радиальный разрез (оконцовые поры на полях перекреста), $\times 80$. Миоцен, бурые угли Силезии (Kräusel, 1919).
- Фиг. 7—10. *Xenoxylon latiporosum* (Cram.) Gothan
7 — поперечный разрез, $\times 70$; 8 — радиальная поровость трахеид, $\times 140$; 9 — радиальный разрез (оконцовые поры на полях перекреста), $\times 280$; 10 — тангентальный разрез, $\times 140$. Н. мел Земли Франца-Иосифа (колл. В. Д. Дибнера).

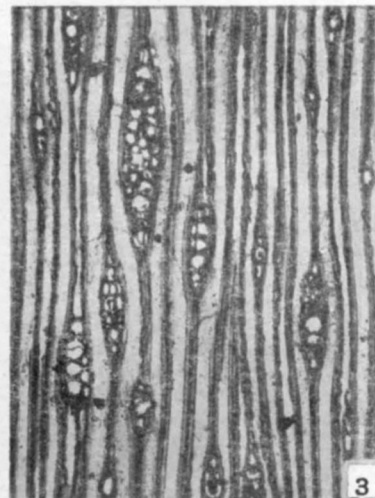
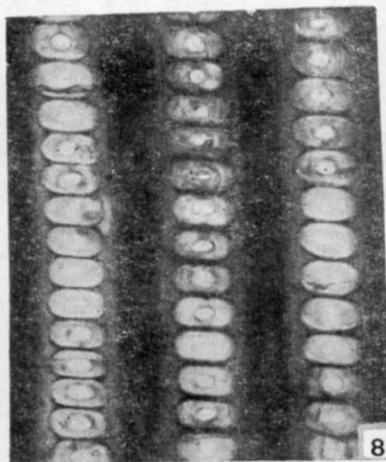
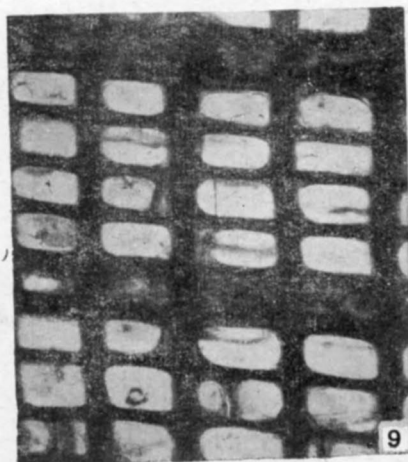
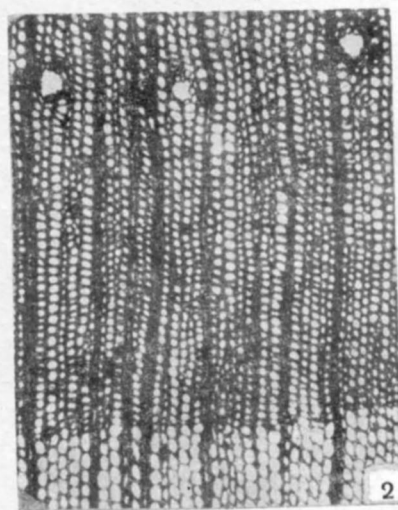
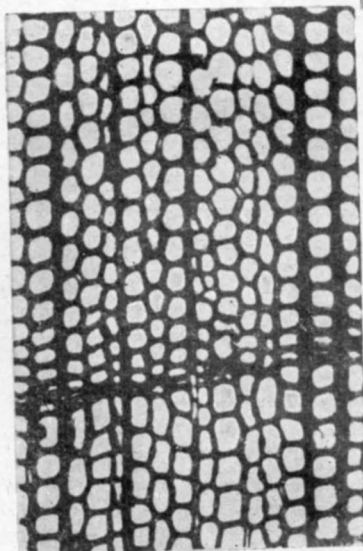
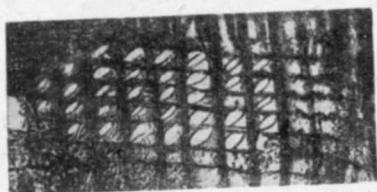
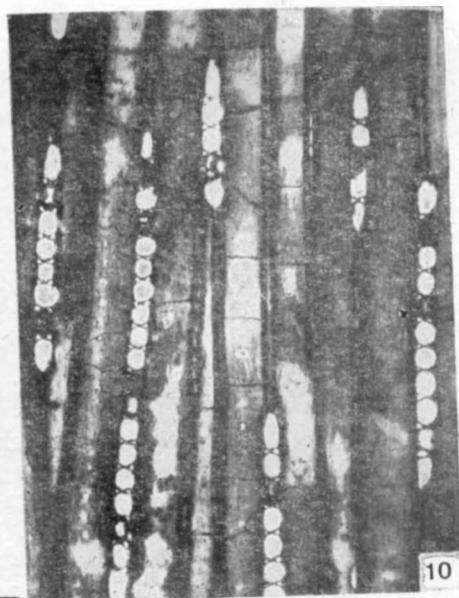
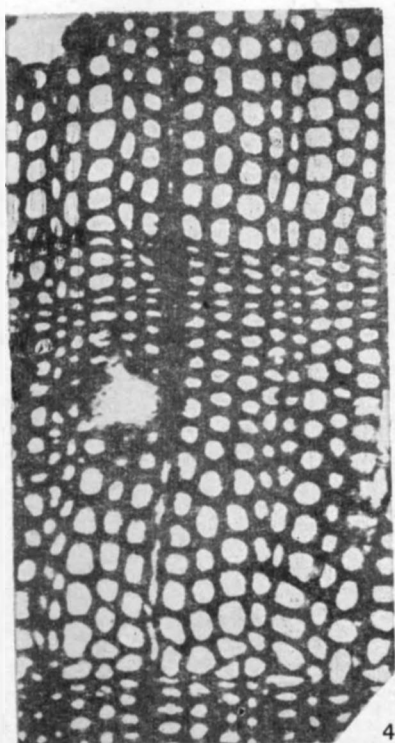
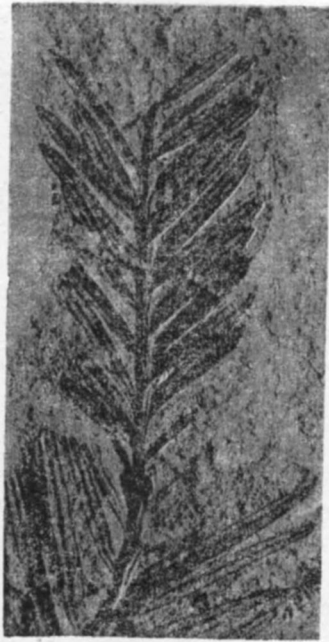


ТАБЛИЦА XX

- Фиг. 1. *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl.
Современный побег, $\times 1$; Сочи, гербарий Ботанического ин-та АН СССР.
- Фиг. 2. То же.
Женская шишка, $\times 1$; Сочи, гербарий Ботанического ин-та АН СССР.
- Фиг. 3, 4. *Sequoia* sp.
3 — эпидерма верхней поверхности листа, $\times 235$; 4 — эпидерма нижней поверхности листа, $\times 235$. Палеоген, село Подпуск на Иртыше (колл. И. Н. Свешниковой).
- Фиг. 5. *Sequoia affinis* Lesq.
Побег, $\times 1$; неоген, С. Америка (Chapney, 1951).
- Фиг. 6. *Geinitzia cretacea* Ung.
Облиственный побег; сенон Предкарпатья (Потыличи).
- Фиг. 7. *Metasequoia disticha* (Heer) Miki
Побег, $\times 1$; олигоцен Антроповского Яра, правый берег р. Тавды (колл. М. Г. Горбунова).
- Фиг. 8. *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng
Побег, $\times 1$; современный. Оранжеви Ботанического ин-та АН СССР.
- Фиг. 9. *Metasequoia disticha* (Heer) Miki
Женская шишка; миоцен, Заобский Яр, левый берег р. Оби (М. И. Горбунов, 1957).
- Фиг. 10. *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chapney
Мужские стробилы; палеоген — неоген, С. Америка (Chapney, 1951).
- Фиг. 11, 12. *Metasequoia* sp.
11 — эпидерма верхней поверхности листа, $\times 235$; 12 — эпидерма нижней поверхности листа, $\times 235$. Третичные отложения бассейна р. Зеи (Свешникова, 1952).



5



1



10



3



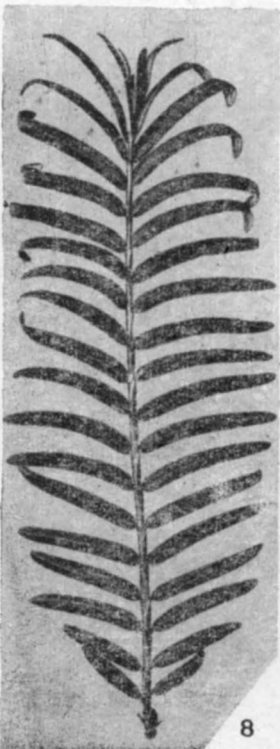
2



4



9



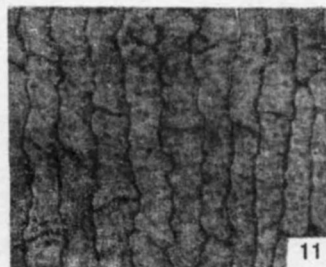
8



7



12



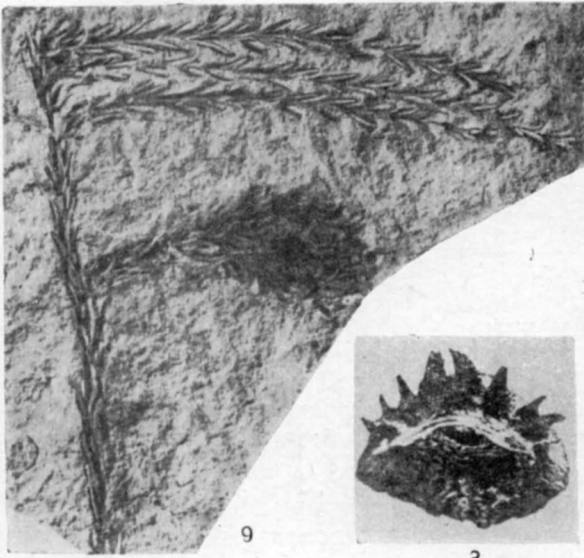
11



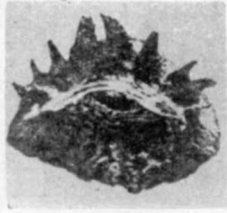
6

ТАБЛИЦА XXI

- Фиг. 1. *Parataxodium neosibiricum* I. Sveshn. et Buddants
Облиственный побег, нат. вел; в. мел, о-в Новая Сибирь
(колл. Г. Л. Рутилевского).
- Фиг. 2, 3. *Taxodium balticum* Sveshn. et Buddants
2 — побег, $\times 1$; 3 — щиток женской шишки, $\times 3$.
Олигоцен Калининградского п-ова.
- Фиг. 4. *Taxodium distichum* (L.) Rich.
Побег молодого дерева, $\times 1,8$; современный.
(Chaney, 1951).
- Фиг. 5. *Taxodium tinajorum* Heer
Побег, $\times 1,8$; в. олигоцен горы Ашутас (Криштофович
и др., 1956).
- Фиг. 6. *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer
Неоген, С. Америка (Chaney, 1951).
- Фиг. 7, 8. *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer
7 — верхняя эпидерма листа, $\times 22$; 8 — нижняя эпи-
дерма листа, $\times 44$. Олигоцен Зап. Сибири, р. Тым (Александр-
ов и Свешникова, 1956).
- Фиг. 9. *Glyptostrobus europaeus* (Brongn.) Heer
Облиственный побег с женской шишкой, $\times 2$; третичные
отложения Новокиевска (Криштофович, 1937).
- Фиг. 10. *Glyptostrobus* sp.
Эпидерма верхней поверхности листа, $\times 235$; олигоцен
Белого Яра на р. Тым (колл. И. Н. Свешниковой).
- Фиг. 11. *Taiwania flousiana* Gausson.
Женская шишка, $\times 2,5$; современный, Китай (гербарий
Ботанического института АН СССР).



9



3



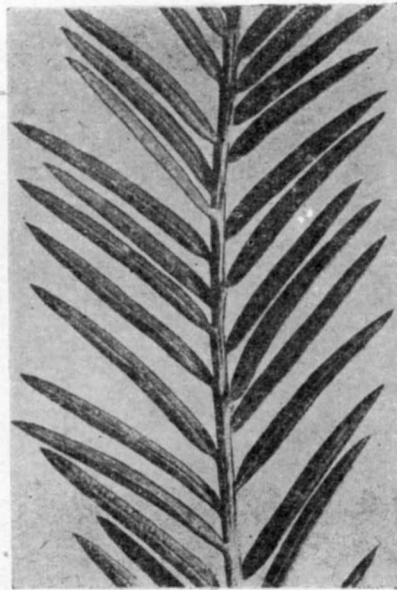
2



10



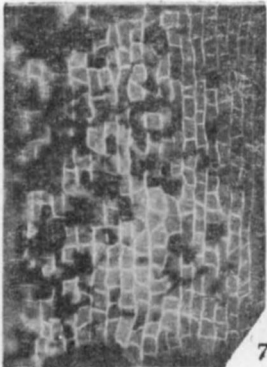
1



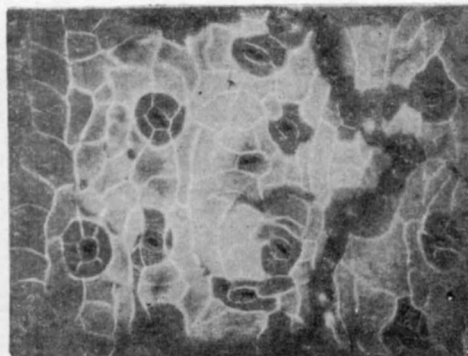
4



5



7



8



6



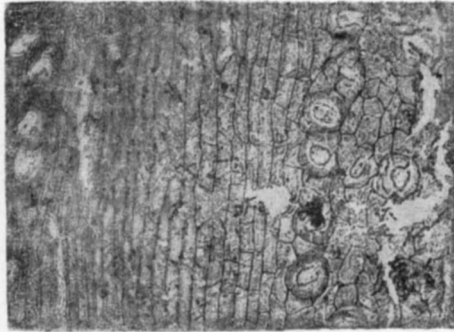
11

ТАБЛИЦА XXII

- Фиг. 1, 2. *Cryptomeria* sp.
1 — облиственный побег, $\times 3$; 2 — строение эпидермы листа, $\times 125$. Мэотис Зап. Грузии (Свешникова, 1952).
- Фиг. 3—7. *Taiwania araucarioides* Svesh n.
3 — облиственный побег, $\times 6$; 4 — эпидерма верхней и нижней поверхности листа, $\times 21,5$; 5 — строение эпидермы листа, $\times 235$; 6 — устьица, $\times 450$; 7 — поперечный срез листа, $\times 450$. Эоцен Юго-Зап. Украины (Свешникова, 1957).
- Фиг. 8—10. *Taiwanioxylon krasheninnikovii* (Jarm.) Chudajb.
8 — поперечный разрез, $\times 90$; 9 — радиальный разрез (поровость трахеид и полей перекреста), $\times 240$; 10 — тангентальный разрез (видна штриховатость стенок трахеид), $\times 300$. Олигоцен — миоцен Южн. Урала, оз. Смолино (Худайбердыев, 1958).



1



2



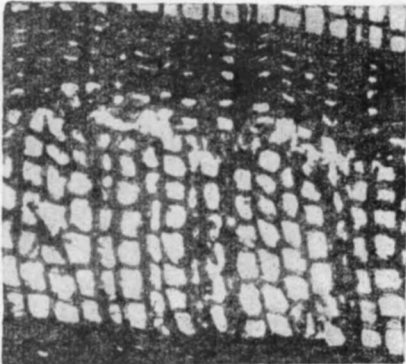
4



7



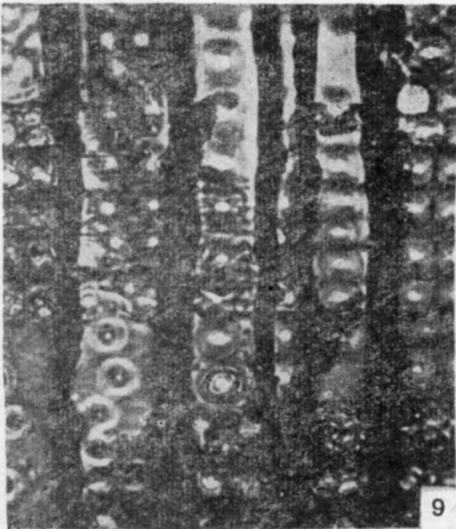
6



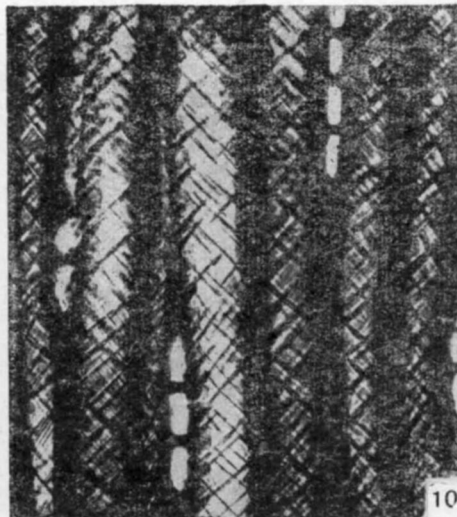
8



3



9



10



5

ТАБЛИЦА XXIII

Фиг. 1—3. *Cunninghamia heeri* Sveshn et L. Bud.

1 — облиственный побег; 2 — эпидерма верхней поверхности листа, $\times 235$; 3 — эпидерма нижней поверхности листа, $\times 235$. Оligоцен Прибалтики (Свешникова и Буданцев, 1959).

Фиг. 4—6. *Glyptostroboxylon tenerum* (Kraus) Copw.

4 — поперечный разрез, $\times 80$; 5 — радиальный разрез (видна поровость трахеид и полей перекреста), $\times 240$; 6 — радиальный разрез, $\times 240$. Оligоцен — миоцен Южн. Урала, оз. Смолино (Худайбердыев, 1958).

Фиг. 7—9. *Taxodioxylon cryptomerioides* Chudajb.

7 — поперечный разрез, $\times 90$; 8 — радиальный разрез, $\times 300$; 9 — тангентальный разрез, $\times 90$. Оligоцен — миоцен Южн. Урала, оз. Смолино (Худайбердыев, 1958).

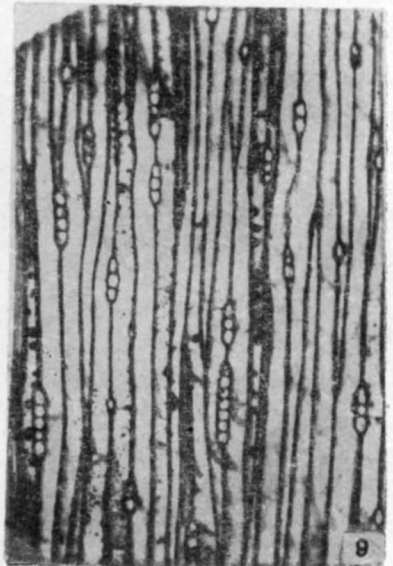
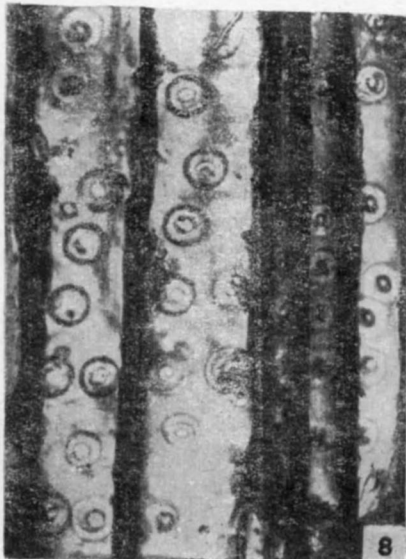
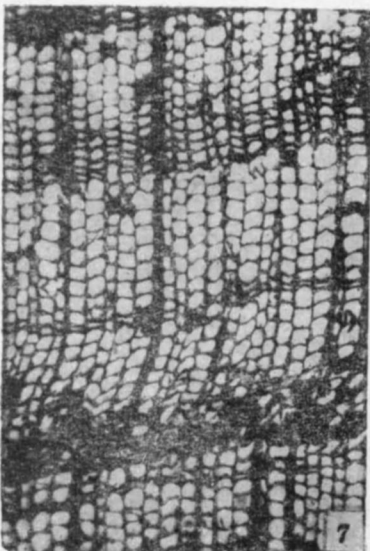
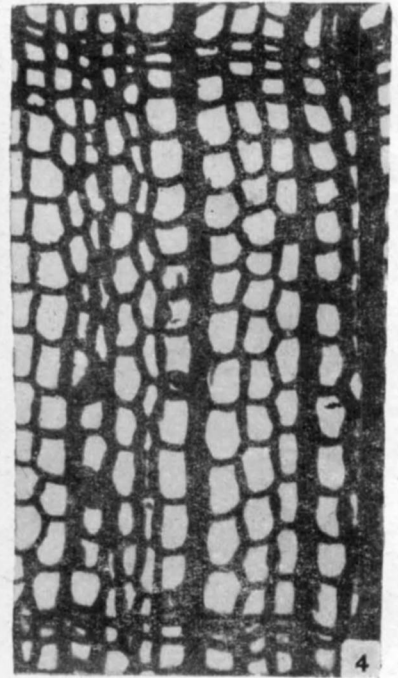
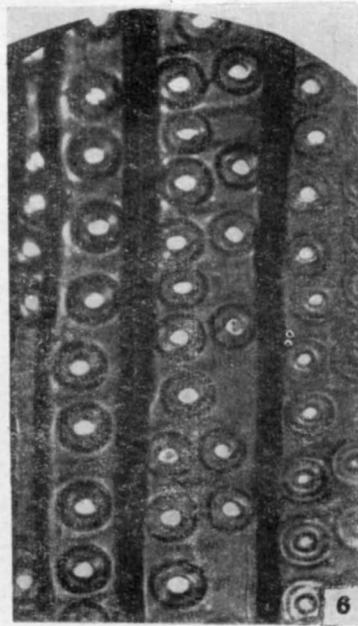
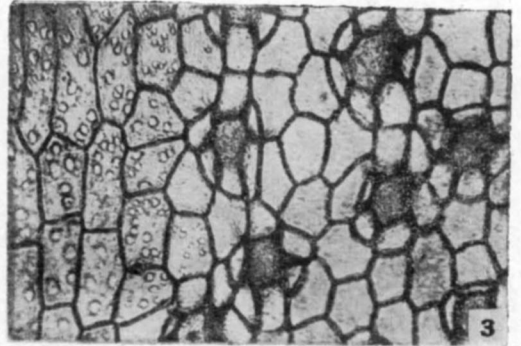
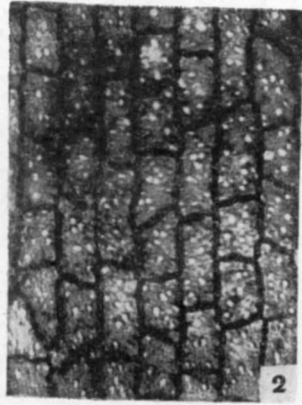


ТАБЛИЦА XXIV

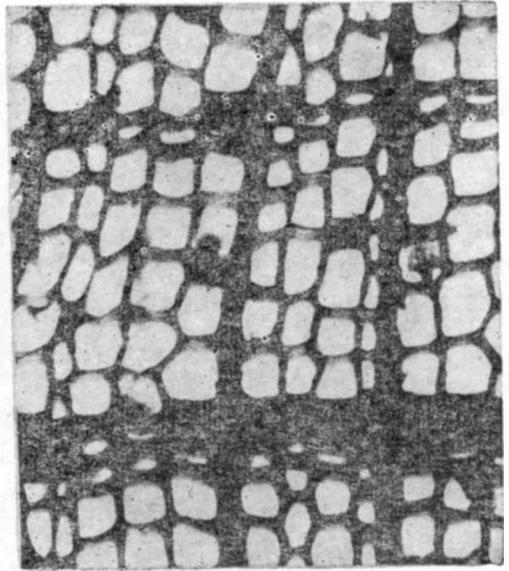
- Фиг. 1, 2. *Taxodioxylon sequoianum* Gothan.
1 — поперечный разрез, $\times 110$; 2 — радиальный разрез (видны поры на полях перекреста и поровость трахеид), $\times 240$. Оligоцен — миоцен Южн. Урала, оз. Смолино (Худайбердыев, 1958).
- Фиг. 3. *Sphenolepidium kurrianum* (Dunker) Heer
Облиственный побег с мегастробилами; вельд Германии (Rehburg) (Schenk, 1871).
- Фиг. 4. *Chamaecyparis* sp.
Побег, $\times 3,5$; эоцен Туркмении, Бадхыз (колл. Н. Д. Василевской).
- Фиг. 5—8. *Chamaecyparixylon polonicum* (Kräusel) Chudajb.
5 — поперечный разрез, $\times 90$; 6 — поры на полях перекреста, $\times 300$; 7 — тангентальный разрез, $\times 90$; 8 — поровость трахеид на радиальном срезе. Оligоцен — миоцен Южн. Урала, оз. Смолино (Худайбердыев, 1958).



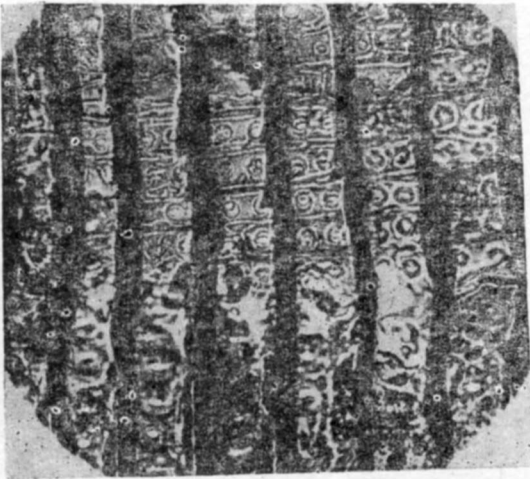
3



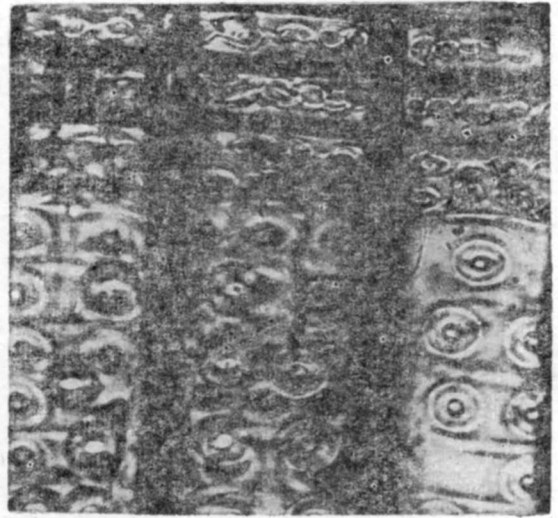
4



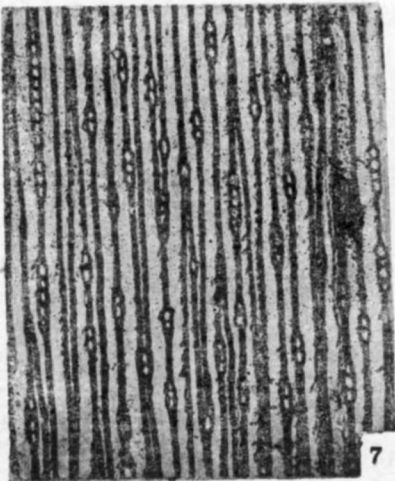
1



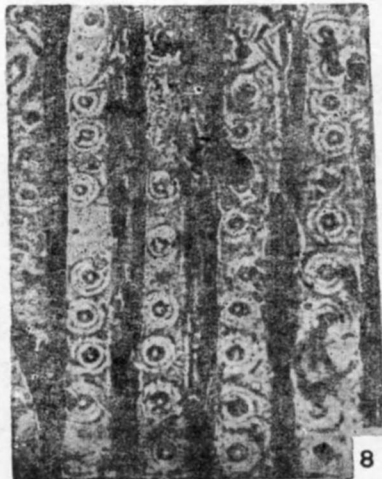
6



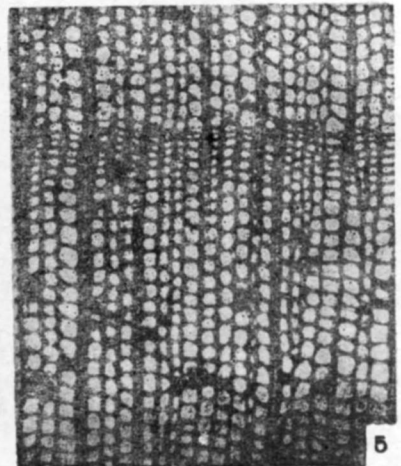
2



7



8



5

ТАБЛИЦА XXV

- Фиг. 1. *Libocedrus catenullata* Bell
Побег; в. мел (датский ярус Буреинского Цагаяна) (Байковская, 1953).
- Фиг. 2. *Libocedrus salicornioides* (Ung.) Heer
Строение эпидермы листа, 450; плиоцен Абхазии.
- Фиг. 3—5. *Libocedroxylon austrocedroides* Chudajb.
3 — поперечный разрез, $\times 80$; 4 — поры на полях перекреста, $\times 240$; 5 — тангентальный разрез, $\times 240$. Олигоцен — миоцен Южн. Урала, оз. Смолино (Худайбердыев, 1958).
- Фиг. 6. *Thuja occidentalis* L.
Побег, $\times 3,5$; в. плиоцен Абхазии (колл. А. А. Колаковского).
- Фиг. 7. *Cupressinocladus karataviensis* Тиг.-Кет.
Облиственный побег; в. юра хр. Каратау, Южн. Казахстан (колл. А. И. Туругановой-Кетовой).
- Фиг. 8. *Cuparissidium japonicum* Yok.
Побег; н. мел Южн. Приморья (колл. В. Д. Принады).
- Фиг. 9. *Widdringtonites subtilis* Heer
Облиственный побег; в. мел Вост. склона Урала, Каин-Кабак (Таналык) (Криштофович, 1936).

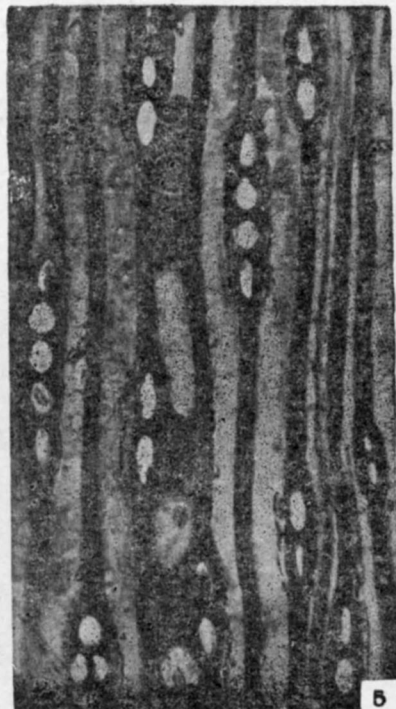
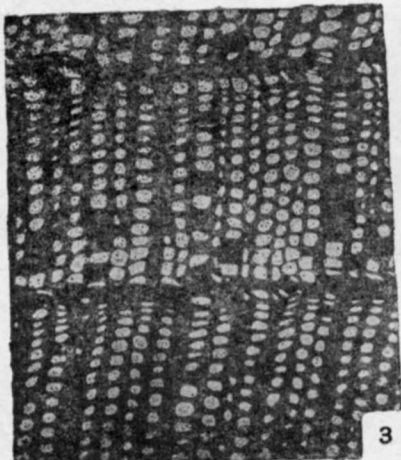
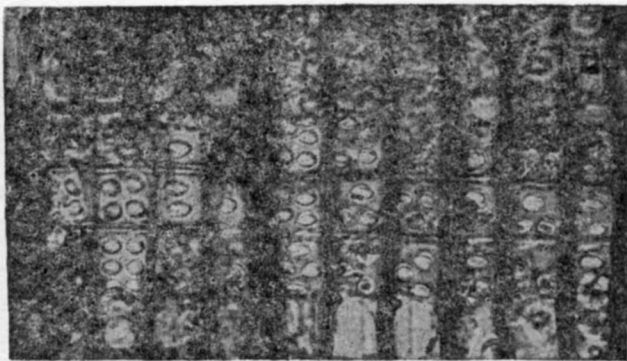


ТАБЛИЦА XXVI

- Фиг. 1. *Cupressocarpus ovatus* Brick
Изолированный мегастробил с щитковидными семенными чешуями; в. юра, хр. Каратау, дер. Галкино (Брик, 1925).
- Фиг. 2. То же, $\times 2$.
- Фиг. 3. *Cupressinocladus* sp.
Строение эпидермы полного листа, $\times 80$; ср. юра Зап. Украины, Львовская область, Каменка-Бугская (колл. М. П. Долуденко).
- Фиг. 4. То же, $\times 400$.
- Фиг. 5. *Conites* sp.
Изолированная женская шишка; в. юра хр. Каратау, Южн. Казахстан (колл. А. И. Турутановой-Кетовой).

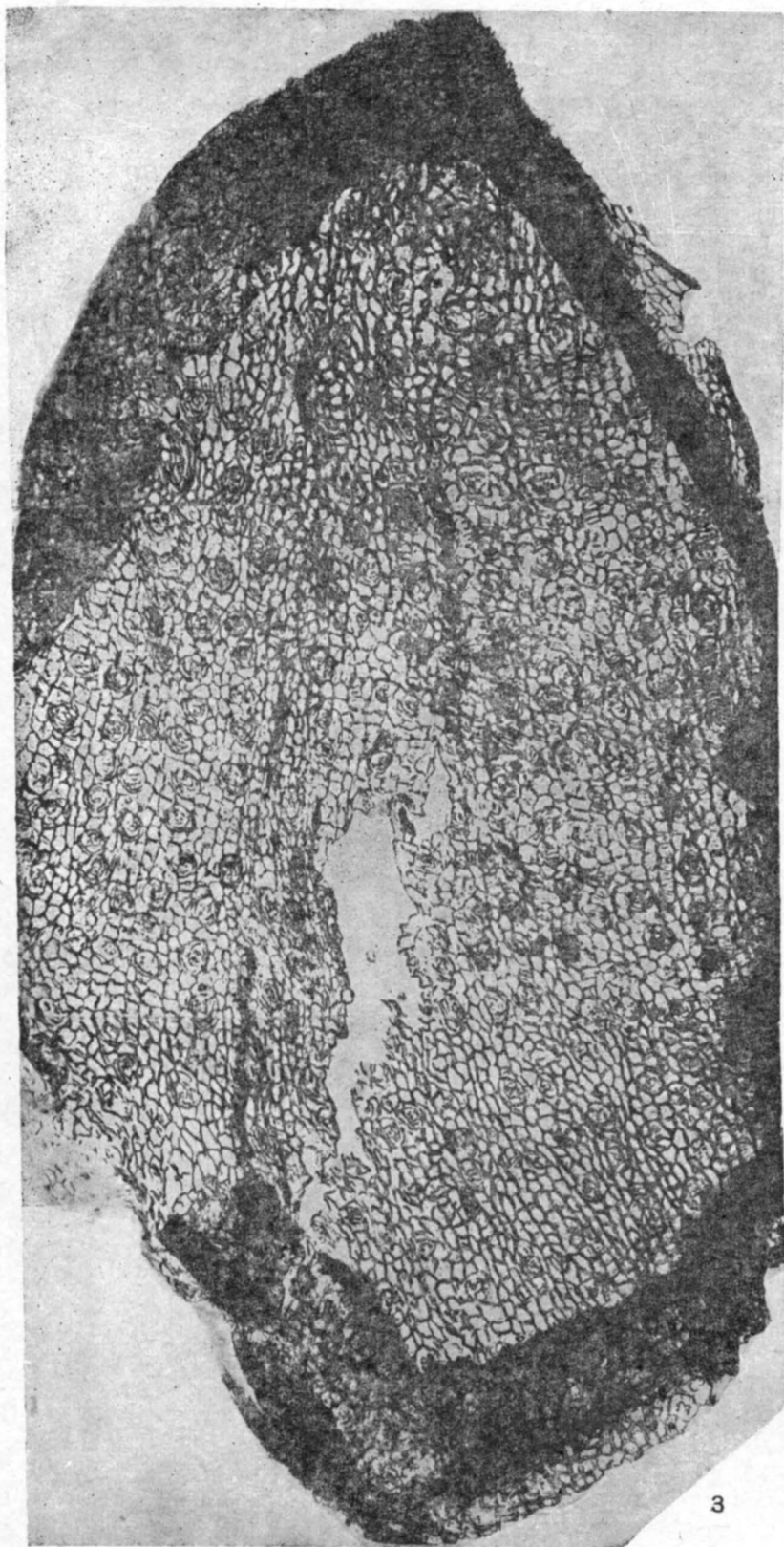


ТАБЛИЦА XXVII

Фиг. 1—4. *Cupressinoxylon durum* Гоерр.

1 — поперечный разрез, $\times 110$; 2 — радиальный разрез (видны поры на полях перекреста), $\times 300$; 3 — тангентальный разрез, $\times 90$; 4 — поры на тангентальных стенках паренхимы, $\times 470$. Олигоцен — миоцен Южн. Урала, оз. Смолино (Худайбердыев, 1958).

Фиг. 5. *Rhipidocladus flabellatus* Руп.

Ветка с сидячими на ней укороченными облиственными побегами; н. мел бассейна р. Лены (колл. Н. Д. Василевской).

Фиг. 6—9. *Araucariopitys haraulachica* Shilk.

6 — поперечный разрез, $\times 90$; 7—8 — радиальный разрез (виден переходный тип поровости), $\times 470$; 9 — тангентальный разрез, $\times 90$. Н. юра Хараулахских гор (Шилкина, 1959).

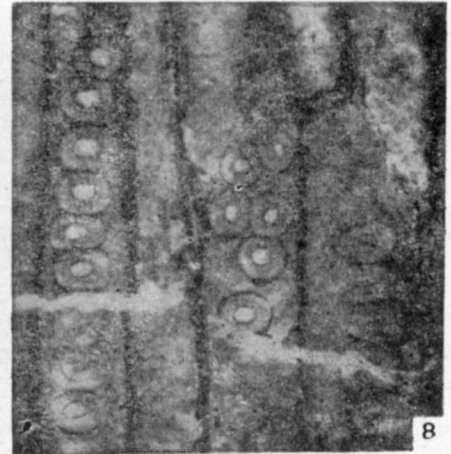
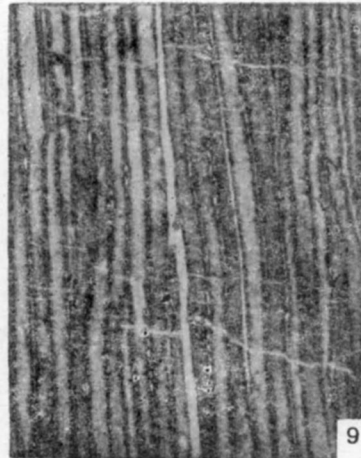
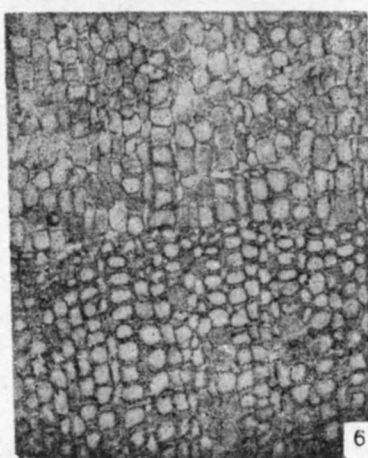
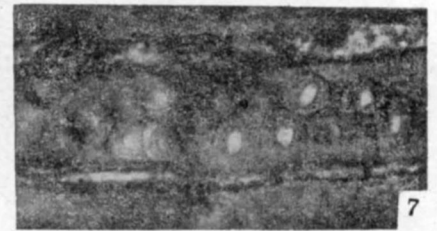
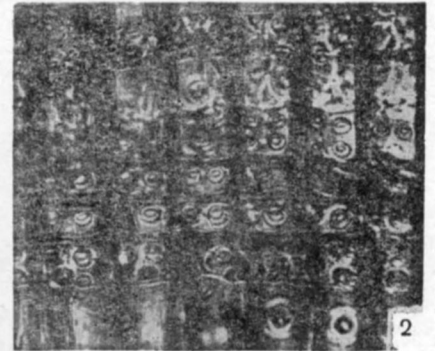
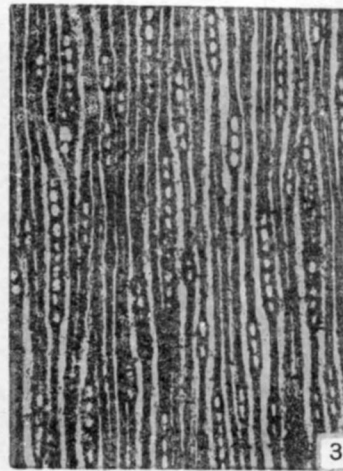
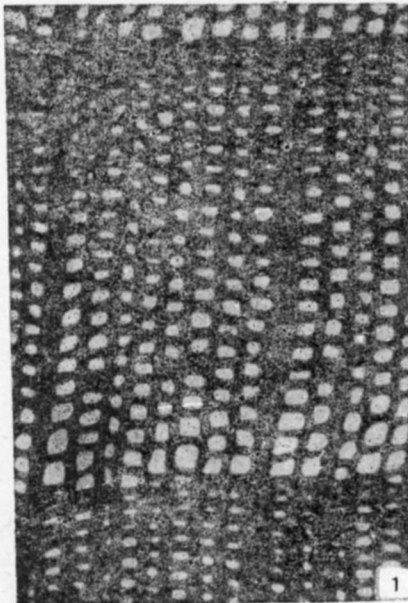
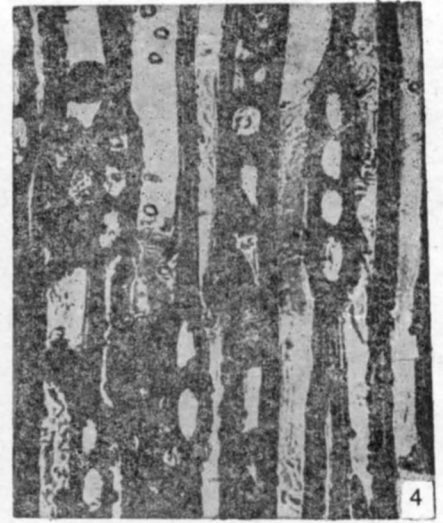


ТАБЛИЦА XXVIII

- Фиг. 1. *Carpolithes cinctus* Nath.
Семя; ср. юра, Южн. Казахстан, хр. Каратау (Турутанова-Кетова, 1950).
- Фиг. 2. *Carpolithes complanatus* Тиг.-Кет.
Семя; н. юра, Мангышлак, хр. Каратау (Турутанова-Кетова, 1944).
- Фиг. 3, 4. *Ixostrobus heeri* Ргуп.
3 — микростробил; 4 — то же, $\times 2$. Юра, Иркутский бассейн (Принада, 1962).
- Фиг. 5., *Platylepidium oblanceolatum* Тиг.-Кет.
Мегастробил; ср. юра, Южн. Казахстан, хр. Каратау (Турутанова-Кетова, 1950).
- Фиг. 6. *Platylepidium leve* Тиг.-Кет.
Кроющая чешуя; в. юра, Южн. Казахстан, хр. Каратау (Турутанова-Кетова, 1950).
- Фиг. 7. *Problematospermum elongatum* Тиг.-Кет.
Семя; в. юра, Южн. Казахстан, хр. Каратау (Турутанова-Кетова, 1930).
- Фиг. 8. То же, $\times 2$.
- Фиг. 9, 10. *Problematospermum ovale* Тиг.-Кет.
9 — семя; 10 — то же, $\times 2$. В. юра, Южн. Казахстан (Турутанова-Кетова, 1930).
- Фиг. 11. *Sorosaccus sibiricus* Ргуп.
Микростробил; ср. юра, Иркутский бассейн, село Усть-Балей (Принада, 1951).
- Фиг. 12—16. *Ptiloctenia ketoviae* Delle
12 — верхушка дваждыперистого листа; 13 — небольшой участок пера (хорошо виден характер жилкования, форма перышек и способ их прикрепления к стержню), $\times 4$; 14 — участок эпидермы верхней поверхности листа, $\times 135$; 15 — участок эпидермы нижней поверхности листа, $\times 95$; 16 — устьице, $\times 470$. Ср. юра Закавказья (Делле, 1959).

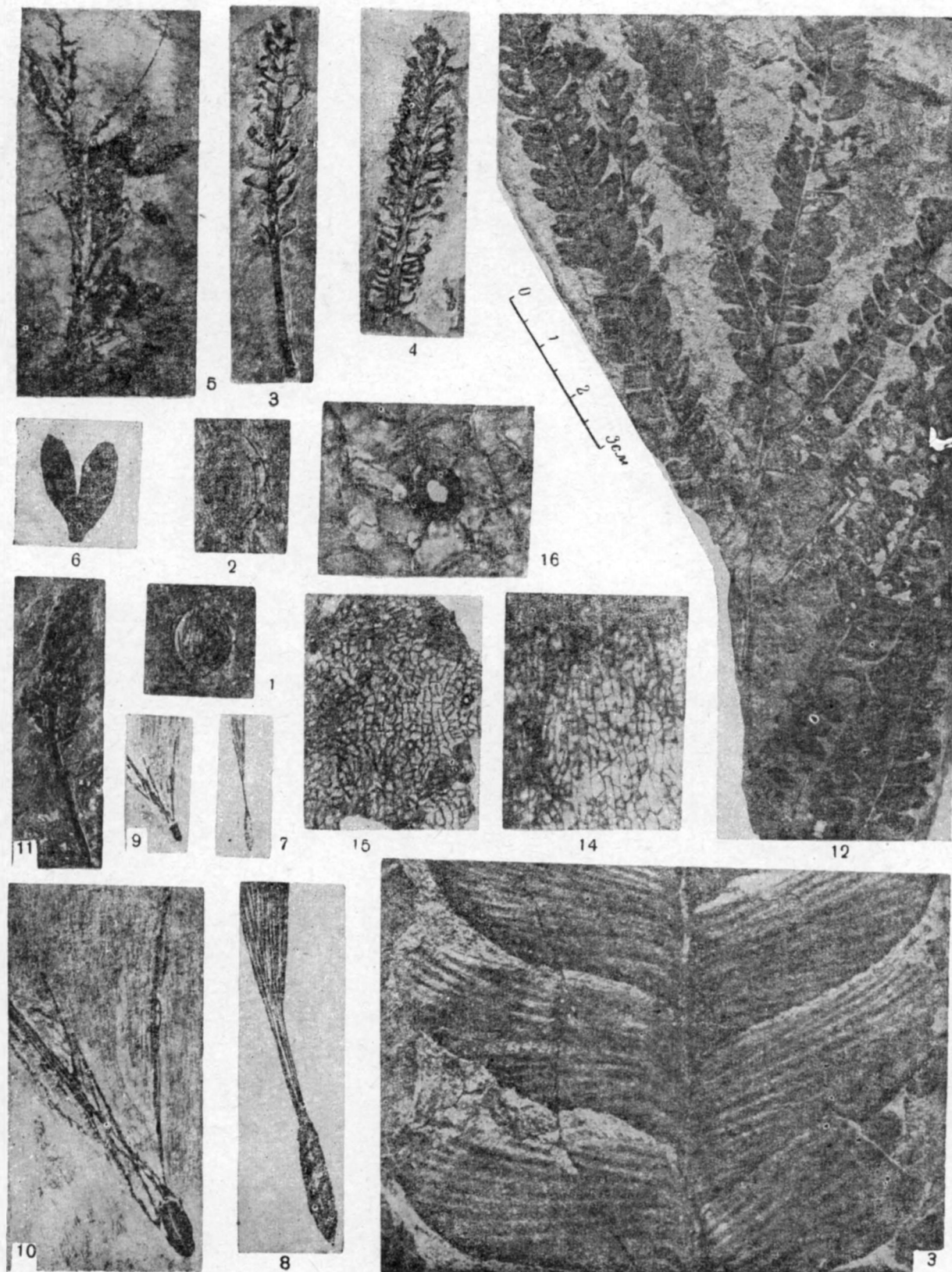
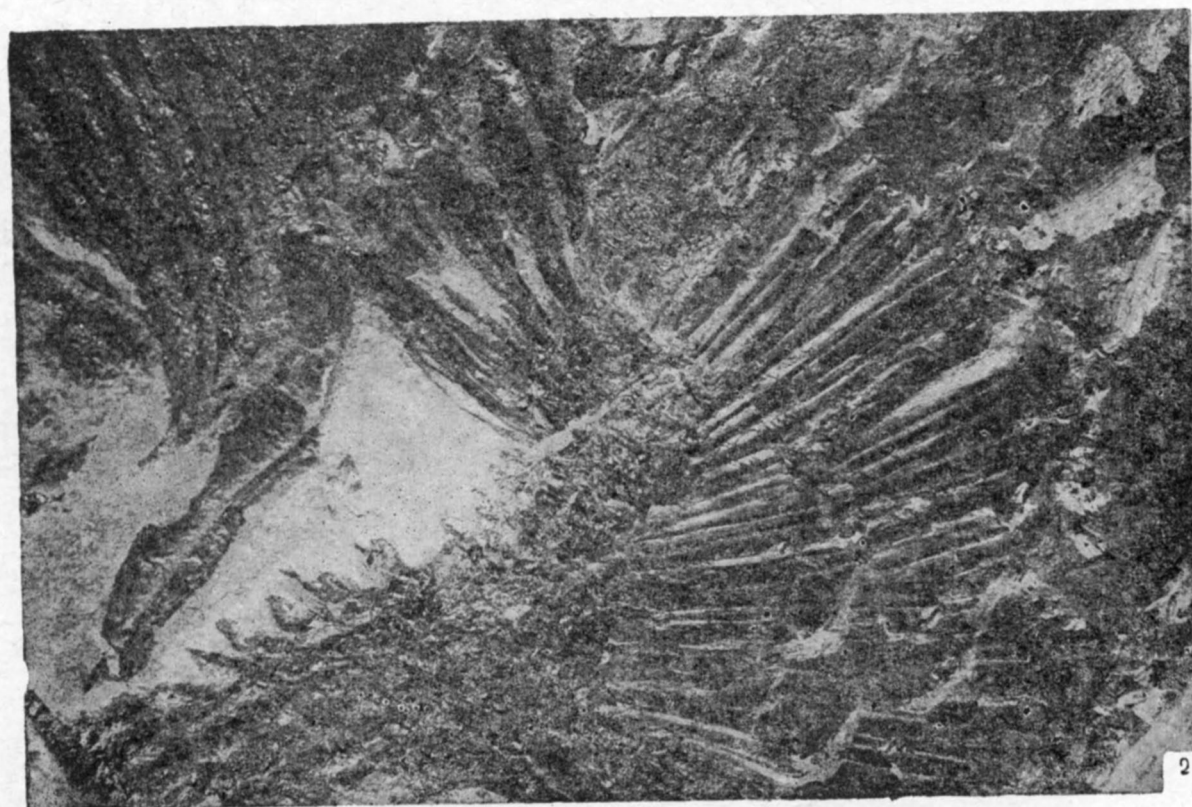


ТАБЛИЦА XXIX

Фиг. 1, 2. *Vojnovskya paradoxa* Neuburg

1 — участок ветви с листьями и стробилами, нат. вел.;
2 — стробил с микроспорофиллами и мегаспорангиями, $\times 6$.
Печорский бассейн. Халмерю, н. пермь (М. Ф. Нейбург,
1955).



КЛАСС ANGIOSPERMAE
ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ
ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

КЛАСС ANGIOSPERMAE. ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

ОБЩАЯ ЧАСТЬ¹

Покрытосеменные представляют собой высшую группу семенных растений, характеризующуюся наличием цветка. В отличие от стробилов (шишек) голосеменных, мегаспорофиллы в цветке покрытосеменных превратились в замкнутые структуры — плодолистики, служащие для укрытия семезачатков. Кроме наличия цветка, покрытосеменные отличаются от голосеменных особым, характернейшим для них «двойным оплодотворением». Наличие многих общих черт как в строении спорофита, так и в строении гаметофитов заставляет рассматривать покрытосеменные как вполне естественную группу, состоящую из безусловно родственных между собой семейств. По уровню своей организации покрытосеменные занимают такое же место в системе растительного мира, какое занимают млекопитающие в мире животных.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Научное изучение ископаемых покрытосеменных началось лишь с первых десятилетий XIX в., но уже приблизительно с середины столетия оно приняло широкий размах. Во второй половине прошлого века наблюдается расцвет палеоботанического исследования третичных и отчасти верхнемеловых флор. Боль-

шое значение имели работы Р. Гепперта (Goeppert, 1855 и др.), Ф. Унгера (Unger, 1851, 1867, 1869), О. Геера (Heer, 1855—1859, 1868—1882, 1869), Г. Сапорта (Saporta, 1862—1873), К. Эттингсхаузена (Ettingshausen, 1853, 1858, 1869), Л. Лекере (Lesquerreux, 1874—1883), Г. Конвенца (Conwentz, 1886), Гарднера (Gardner, 1886), Веленовского (Velenovsky, 1882—1884, 1888, 1889) и др. Из русских исследователей, занимавшихся изучением ископаемых покрытосеменных, можно назвать И. Ф. Шмальгаузена (1879, 1884, 1887, 1890), а также К. Мерклина (1854), занимавшегося анатомией ископаемых древесин. Особое значение имели работы Унгера, Геера, Гепперта, Сапорта и Эттингсхаузена, давших наиболее фундаментальные монографии по флорам ископаемых покрытосеменных.

Большой широтой охвата отличались работы швейцарского палеоботаника О. Геера, особенно «Flora tertiaria Helvetiae» и «Flora fossilis artica», сыгравших, несмотря на ряд крупных недостатков, значительную роль в дальнейшем развитии палеоботаники покрытосеменных. В работах Г. Гепперта и Ф. Унгера мы находим наряду с описанием «листных флор» также данные по анатомии ископаемых древесин. Но наибольшей разносторонностью и глубиной отличались работы французского палеоботаника — эволюциониста С. Сапорта. В своих работах, а также в письмах к Ч. Дарвину он высказал ряд новых и интересных идей о происхождении и эволюции покрытосеменных. Так, например, в совместной работе с А. Марионом (1873). Сапорта один из первых высказал идею примитивности магнолие-

¹ Составил А. Л. Тахтаджян с участием А. А. Яценко-Хмелевского (часть раздела о древесине покрытосеменных), Л. А. Куприяновой (морфология пыльцевых зерен) и Н. Н. Кадена (часть раздела о плодах).

вых и близких им семейств, мотивируя эту мысль как данными морфологии ныне живущих покрытосеменных, так и палеоботаническими фактами.

Большое значение для более широкого и систематического изучения ископаемых покрытосеменных имели сводные труды Ф. Унгера, В. Шимпера и А. Шенка. Унгер (Unger), автор ряда очень ценных монографий по третичной флоре, опубликовал две очень важные для своего времени сводные работы «*Icno-graphia plantarum fossilium*» (1852) и «*Sylogae plantarum fossilium*» (1845—1866). Еще большее значение имело обширное трехтомное справочное пособие «*Traité de Paléontologie végétale*», составленное известным ботаником В. Шимпером (Schimper, 1869—1874). Хотя в настоящее время эта работа уже устарела, но она долгое время служила незаменимым пособием для определения ископаемых покрытосеменных, как и других ископаемых растений. Другой важной палеоботанической сводкой, заключающей большой материал по семействам покрытосеменных, было начатое В. Шимпером и законченное после его смерти А. Шенком большое руководство по палеоботанике, вошедшее в многотомные «*Основы палеонтологии*» Циттеля (1890). Наконец, К. Эттингсхаузен, кроме многочисленных палеофлористических работ, дал очень ценное пособие по жилкованию листьев двудольных («*Blattskelette der Dicotyledonen*»), прекрасно выполненное методом автотипии.

Большинство палеоботанических работ XIX в. характеризовалось чисто палеофлористическим изучением ископаемых покрытосеменных, притом на основании лишь почти исключительно отпечатков листьев. Было очень мало попыток ботанико-географического и особенно экологического подхода к изучению ископаемых покрытосеменных, а в определениях допускалось множество грубейших ошибок, что очень сильно снижало научное значение многих работ. Лишь немногие исследователи, как Г. Сапорта, возвышались над общим уровнем и показывали образцы более глубокого подхода к исследованию ископаемых покрытосеменных. В XIX в. не было еще в сущности пыльцевого анализа, очень редко и крайне примитивно еще изучались ископаемые плоды и семена, и мало уделялось внимания изучению ископаемых древесин двудольных. Наконец, палеоботанические исследования прошлого века охватывали главным образом лишь страны Западной Европы и некоторые области Арктики (Гренландия, Шпицберген, Аляска). При этом «большинство классических третичных флор Европы, изученных

в середине XIX в., с массой фантастических определений, выделение всяких экзотов по несущественным признакам к сближению ископаемых растений с самыми невозможными географическими аналогами оставалось без ревизии до последнего времени» (А. Н. Криштофович, 1955). Подобное состояние «листовой» палеофлористики вызвало резкую оппозицию со стороны виднейших ботаников. Так, например, выдающийся ботаник-географ и систематик Л. Дильс (L. Diels, 1908) в своем известном очерке географии растений специально останавливается на этом вопросе. Его высказывание настолько характерно и в основе своей настолько верно, что приведем его полностью. «Насколько сомнительно, однако, на основании листьев дать точные определения, известно каждому, у кого имеются хоть некоторые познания относительно растительных форм. Как раз в листьях мы находим самые поразительные случаи конвергенции признаков. Растения без всякого родства между собой часто обладают до обманчивости похожими листьями. Имеются многочисленные семейства, у которых встречаются листья, похожие на листья липы и кленов; и еще гораздо чаще повторяется форма листьев ивы и олеандра у самых разнообразнейших групп растений. И даже, если мы на самом деле знаем какую-нибудь вполне определенную форму листа в одном единственном случае, то все же у нас нет полной уверенности в том, что она не встречалась уже когда-нибудь у каких-нибудь совершенно иных, вымерших форм. Во всяком случае, распознавание и определение растений только по листьям — без одновременного изучения цветков или плода — только в редких случаях бывает неоспоримым, часто сомнительно и в большинстве случаев совершенно невыполнимо. К сожалению, этот малоутешительный факт оказывается неубедительным и не сдерживает произвола и фантазии некоторых фитопалеонтологов, которые определяют растения по своему благоусмотрению и твердо верят в возможность сблизить большинство ископаемых остатков с ныне живущими растениями, или даже приравнять их к ним. На таком обманчивом фундаменте покоится представление Унгера о том, что в третичную эпоху весь земной шар населяла однородная универсальная растительность; из подобной же ошибки выросло учение о том, что в ту эпоху Европу населяли растения австралийского типа». Конечно, Дильс несколько преувеличивает трудности определения ископаемых покрытосеменных по остаткам листьев. К тому же он не учитывает возможности усовершенствования методов изу-

чения листьев и создания более тонкой диагностики. Но для того времени его скептицизм был вполне оправдан. Он был подтвержден дальнейшим развитием палеоботаники покрытосеменных.

Уже в первые десятилетия XX в. начинается новый этап в изучении ископаемых покрытосеменных флор. Для этого этапа характерен более критический подход к определению растений, хотя «фантастических определений» было достаточно много и в XX в. Другой характерной чертой палеоботанических исследований нашего века, особенно последних десятилетий, является применение новых методов исследования. Изменился также подход к изучению ископаемых покрытосеменных и наряду с формально-флористическими работами все больше появляется работ с ботанико-географическим, экологическим и систематическим направлением. Наконец, несомненно, очень большое значение имело также более точное определение геологического возраста верхнемеловых и третичных отложений.

Для модернизации палеоботаники покрытосеменных большое значение имели работы Э. Берри (E. Berry), А. Н. Криштофовича, Р. Чэни (R. Chaney), Р. Крейзеля (R. Kräusel), Вейланда (H. Weiland), Э. М. Рид (E. M. Reid), М. Е. Чэндлер (M. E. Chandler), Кирхгеймера (F. Kirchheimer), П. А. Никитина, Л. Лорана (L. Laurent), К. Мэдлера (K. Mädlar), В. Шафера (V. Szafer), Д. Аксельрода (D. Axelrod) и многих других исследователей. Работы этих авторов характеризуются более критическим определением растительных остатков. В работах А. Н. Криштофовича мы находим ботанико-географический анализ обширного материала по третичным и верхнемеловым флорам внетропических зон Северного полушария. Он устанавливает ботанико-географические области и дает картину их развития во времени. При этом, по мере накопления нового фактического материала и углубления самого анализа, А. Н. Криштофович постоянно пересматривал и развивал свои концепции. Сильно модернизировали исследование ископаемых покрытосеменных работы Э. Берри, Р. Чэни и их учеников. В частности, в работах Чэни и его школы впервые в столь широких масштабах осуществляется палеоэкологическое и палеофитоценологическое изучение ископаемых флор. Чэни и его сотрудниками разработаны также основы палеоботанической тафономии. В последние десятилетия совершенствуется методика изучения остатков листьев. Помимо того, что проводится более тонкое исследование деталей жилкования, обнаруживающее много специфиче-

ческих признаков, ускользавших от ранних исследователей, разрабатывается и постепенно внедряется в практику исследовательской работы методика эпидермального анализа. В клетках эпидермы и особенно в строении устойчивого аппарата оказывается много константных признаков, чрезвычайно важных в диагностическом отношении. Это дает возможность пересмотреть и уточнить многие старые определения и вывести «листовую» палеофлористику из того состояния застоя, о котором писали Л. Дильс и А. Н. Криштофович.

Совершенно особое значение имели работы Рид, Чэндлер и Никитина и их последователей, изучавших ископаемые плоды и семена в третичных отложениях Западной Европы и России. Критическое изучение ископаемых плодов, семян, шишек и других диаспор, характеризующихся часто прекрасной сохранностью, приводит, как правило, к более уверенным родовым определениям, чем те определения родов, которые основаны на отпечатках листьев. Не менее важным преимуществом этого метода «диаспорового анализа» является возможность выявления плодов и семян травянистых растений, что дает возможность проследить палеонтологическую историю многих родов до низов палеогена и даже древнее. Выявление травянистых покрытосеменных чрезвычайно важно, так как их присутствие в ископаемом состоянии редко улавливалось по отпечаткам листьев. В результате создается возможность более полного восстановления фитоценозов прошлого. Метод диаспорового анализа был значительно усовершенствован П. А. Никитиным. В настоящее время ископаемые плоды и семена изучаются главным образом в СССР, Англии, Германии, Польше и Японии.

Наконец, большое значение для изучения палеонтологической истории покрытосеменных имеет в настоящее время пыльцевой анализ. Изучение ископаемых пыльцевых зерен (микроспор) покрытосеменных необычайно расширяет возможности палеоботанического изучения истории развития флоры и растительности. Не говоря о том, что пыльцевые зерна выявляются и в таких отложениях, которые вовсе лишены других растительных остатков, пыльцевой анализ дает более полную картину родового состава флоры. Однако недостатком этого метода являются трудности в разграничении видов, а нередко и даже близких родов. Кроме того, точное родовое определение ископаемых пыльцевых зерен затрудняется недостаточной изученностью пыльцы современных покрытосеменных и отсутствием достаточно полных атласов и ключей.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И МОРФОЛОГИЯ

ОСЕВЫЕ ОРГАНЫ

Для покрытосеменных древесный тип осевых органов (стебля и корня) является более примитивным, чем травянистый. Первичной жизненной формой покрытосеменных является дерево, особенно мезофильное и вечнозеленое. Листопадные деревья, так же как ксерофильные и гигрофильные типы, являются вторичными. Примитивные покрытосеменные представляли собой, вероятно, небольшие древесные формы с немногочисленными толстыми ветвями. В процессе эволюции из этих примитивных древесных типов возникли более разветвленные деревья, часто очень крупные, с многочисленными тонкими ветвями. Примитивным типом ветвления у покрытосеменных является моноподиальное, из которого произошло симподиальное ветвление.

Одним из основных направлений в приспособительной эволюции вегетативных органов покрытосеменных было возникновение форм с травянистым стеблем. Эволюция покрытосеменных шла от деревьев через кустарники к многолетним и, наконец, однолетним травам. Число видов трав в настоящее время превышает число видов деревьев, причем если среди раздельнолепестных двудольных древесных видов больше половины общего числа, то среди сростнолепестных их значительно меньше. Эволюционное превращение древесных форм в травянистые происходило путем постепенной редукции, связанной с ослаблением и, наконец, полным прекращением активности камбия. Поэтому травы представляют собой как бы фиксированные ювенильные (юношеские) стадии древесных предков.

Возникновение травянистых форм происходило независимо в разных линиях развития и на разных уровнях эволюции покрытосеменных. Оно было связано с крайними условиями существования — биотическими и неорганическими. Так, в условиях тропического леса древесные лианы дали начало травянистым лианам, а эти последние — эпифитным и наземным травам. Многие травы возникли в результате перехода к паразитизму (например, род *Cassytha* из лавровых) или гидрофильной эволюции (например, порядок нимфейных). Но основное значение в происхождении трав имели климатические факторы — похолодание и аридизация. Одним из важнейших условий развития трав было приспособление покрытосеменных к высокогорному и арктическому

климату. Современная арктическая и высокогорная растительность состоит почти целиком из многолетних трав. Другим мощным стимулом развития травянистой флоры была аридизация климата. В странах с более или менее засушливым климатом травянистые формы обычно быстро вытесняют собой древесные, причем здесь в отличие от холодных стран происходит массовая выработка однолетних форм.

По сравнению с древесными формами травы являются более прогрессивными и в эволюционном отношении более пластичными. Кроме того, расширение ареала травянистых видов происходит значительно быстрее, чем у деревьев, и процесс эволюции достигает у них более высоких темпов. В результате травы быстро распространились по поверхности земли и играют очень большую роль в растительном покрове. Развитие травянистых покрытосеменных имело исключительное значение для эволюции животного мира, особенно для эволюции травоядных млекопитающих и питающихся на земле птиц.

В процессе эволюции трав из зеленых автотрофных форм возникли как сапрофиты, так и полупаразиты и паразиты, а из наземных трав возникли многочисленные водные.

ПРОВОДЯЩАЯ, ОПОРНАЯ И ЗАПАСАЮЩАЯ СИСТЕМЫ

По строению проводящей системы наиболее примитивные покрытосеменные и даже некоторые современные формы, например семейство Winteraceae и роды *Trochodendron* и *Tetracentron*, мало чем отличаются от примитивных голосеменных типа цикадовых или беннеттитовых. Однако проводящая система большинства покрытосеменных характеризуется высокой специализацией тканей и их совершенством. Одним из наиболее важных результатов в эволюции проводящих тканей покрытосеменных является возникновение сосудов. Если у примитивных бессосудистых покрытосеменных трахеиды продолжают исполнять двоякую функцию — опорную и водопроводящую, то у остальных покрытосеменных происходит разделение этих функций и связанная с этим дифференциация трахеид. Из трахеид возникают как специализированные механические элементы (волокнистые трахеиды и древесные волокна), так и членики сосудов.

Наиболее примитивные членики сосудов очень похожи своей длинной веретеновидной формой и заостренными концами на трахеиды. Они очень длинные, узкие, в поперечном сече-

нии угловатые, тонкостенные, не имеют конечной стенки или с очень слабо выраженной и очень косо конечной стенкой. Боковые стенки таких сосудов имеют еще лестничные окайм-

перекладин, чередующихся с продолговатыми сквозными отверстиями (перфорациями). В процессе дальнейшей эволюции членики сосудов постепенно совершенствуются. Длина их

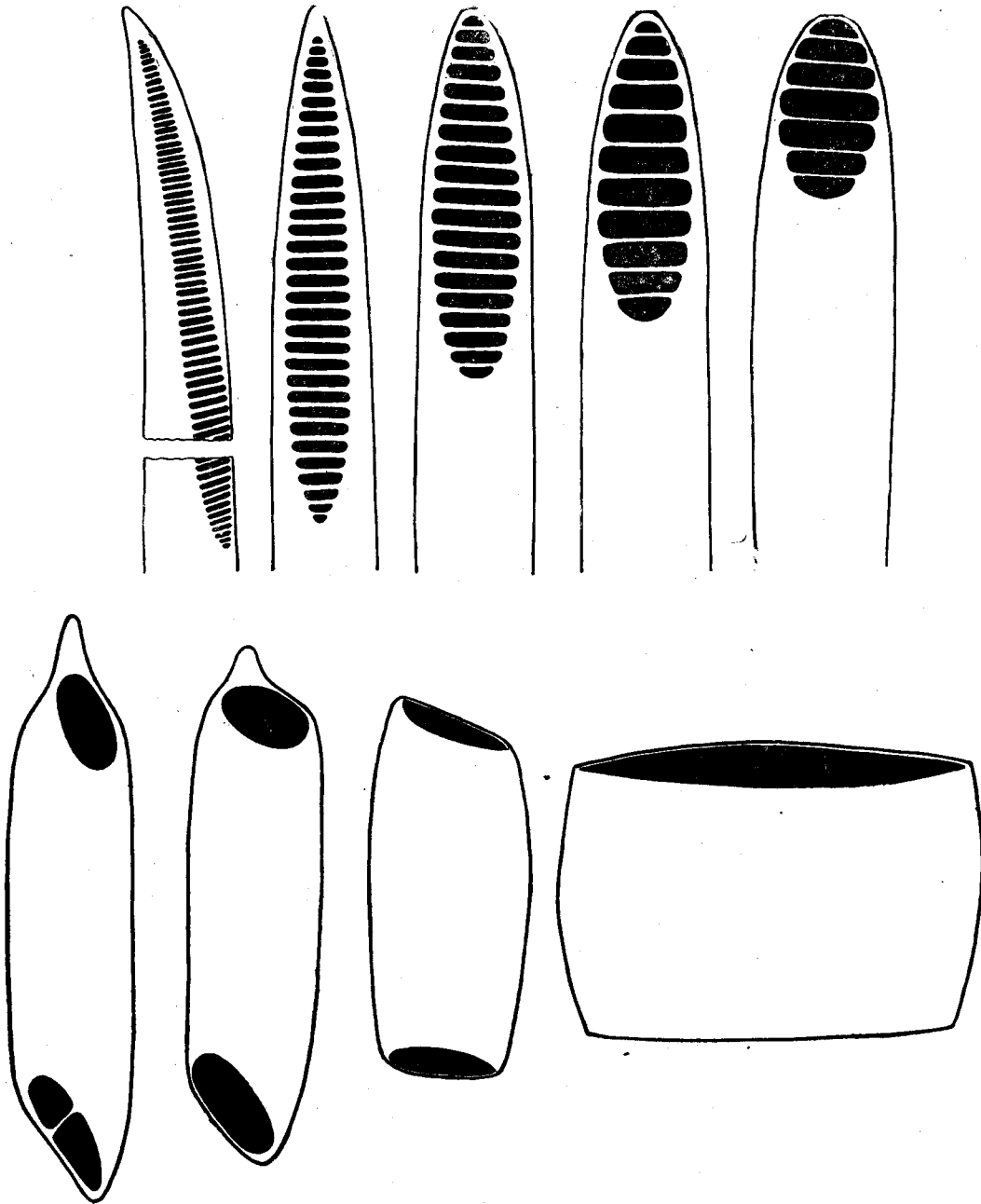


Рис. 1. Типы перфорационных пластинок члеников сосудов (верхний ряд — лестничные перфорационные пластинки; нижний ряд — простые перфорационные пластинки) (Тахтаджян, 1959)

ленные поры, а перфорационная пластинка (рис. 1), т. е. место соприкосновения и сообщения двух соседних члеников, состоит из многочисленных (иногда до 100—150) лестничных

постепенно уменьшается, но они становятся шире и в большинстве случаев приобретают более толстые стенки. Сечение их на поперечном срезе становится округлым. Лестничные

боковые поры заменяются более или менее округлыми окаймленными порами, которые располагаются сначала в горизонтальных рядах (супротивная поровость), а затем расположение их становится очередным, в виде косых рядов (очередная поровость). Возникают ясно выраженные конечные стенки, на первых этапах эволюции еще очень косые (наклоненные). Они постепенно становятся все менее косыми, принимают поперечное положение, т. е. располагаются под прямым

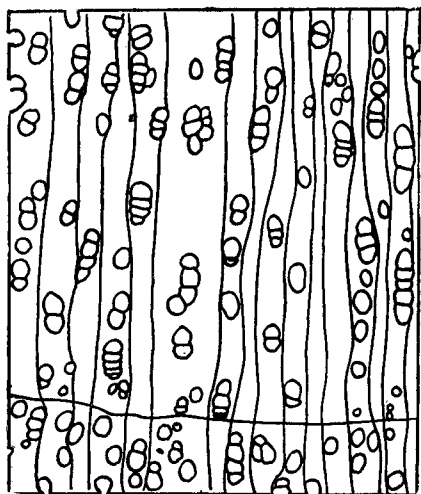


Рис. 2. Рассеяносудистая древесина *Alnus subcordata* С. А. Меу., поперечный срез, $\times 50$ (Яценко-Хмельевский, 1956)

углом к длине сосуда. По мере совершенствования члеников сосудов, укорочения и расширения их диаметра, отверстия в лестничной перфорационной пластинке расширяются, число перекладин уменьшается, и, в конце концов, после исчезновения всех перекладин образуется одна большая перфорация, называемая простой (рис. 1, з—н). Простая перфорация является наиболее совершенным типом сквозного отверстия между члениками сосудов, так как сопротивление току жидкости сведено здесь к минимуму.

Распределение сосудов в толще древесины также претерпевает значительные изменения. Наиболее примитивным распределением сосудов является их рассеянное расположение («рассеяносудистые древесины»), при котором сосуды разбросаны в беспорядке и более или менее равномерно в толще слоя прироста (если в древесине имеется сезонная или годовичная слоистость) или же в толще древесины (рис. 2). При этом сосуды могут быть по пре-

имуществу одиночные, или же собраны в группы, радиальные цепочки (видимые на поперечном сечении) и т. д. Этому типу рас-

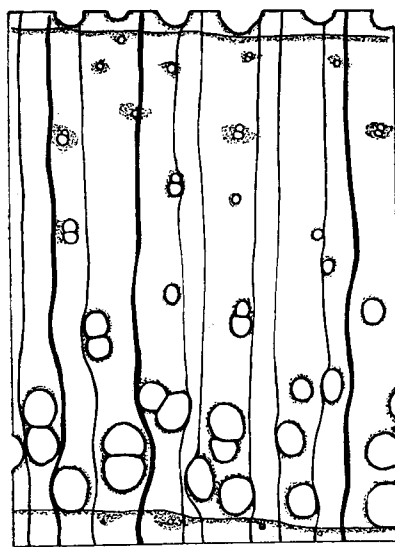


Рис. 3. Кольцесудистая древесина *Fraxinus excelsior* L. Схема поперечного среза, $\times 70$ (Яценко-Хмельевский, 1954)

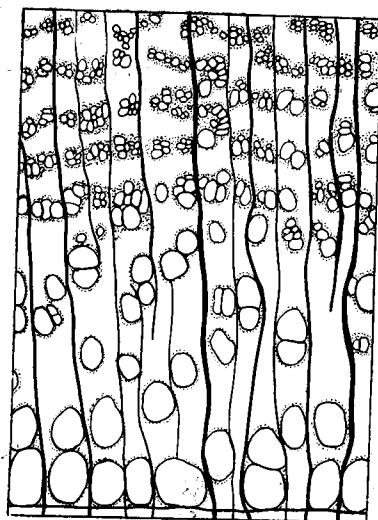


Рис. 4. Кольцесудистая древесина *Ulmus* sp. Ульмовидный тип расположения мелких сосудов. Схема поперечного среза, $\times 50$ (Яценко-Хмельевский, 1956)

деления сосудов противостоит тип организованного распределения, при котором на поперечном срезе сосуды представляют в виде определенного рисунка — радиальных или тангентальных линий, косых полос и т. д. Из этого

типа распределения сосудов наиболее обычной для древесных пород умеренных широт является так называемая «кольцесосудистость» — распределение крупных сосудов в виде кольца («кольцо просветов») в ранней части годичного слоя, в более или менее непосредственной близости к внутренней границе слоя (рис. 3, 4). Распределение сосудов на поперечном срезе имеет большое диагностическое значение при определении ископаемых древесин двудольных.

Членики сосудов иногда несут так называемые вторичные спиральные утолщения, расположенные по внутренней поверхности вторичной оболочки. Наличие этих утолщений в сосудах для многих родов или групп видов является стойким признаком, имеющим определенное диагностическое значение.

Наряду с сосудами, в древесине двудольных присутствуют иногда также сосудистые трахеиды, т. е. неперфорированные элементы, с более или менее тонкими оболочками и многочисленными окаймленными порами. Эти элементы, в основном, приспособлены для проведения воды, что явствует также из того, что эти элементы часто сгруппированы вокруг сосудов и составляют с ними одно физиологическое целое. Присутствие этих элементов характерно для ильмов, дубов и многих других родов. Подобно волокнистым элементам древесины, сосудистые трахеиды могут нести спиральные утолщения или перегородки («септы»).

Если членики сосудов произошли из трахеид, то членики ситовидных трубок произошли из ситовидных клеток. Ситовидные трубки характерны для всех покрытосеменных, за исключением рода *Austrobaileya*. У покрытосеменных ситовидные трубки сопровождаются особыми высоко специализированными паренхимными клетками, называемыми клетками-спутниками, или просто спутниками. К каждому членику ситовидной трубки примыкает одна или несколько таких клеток. Членики ситовидных трубок и клетки-спутники глубоко связаны между собой не только физиологически, но и онтогенетически: они возникают как сестринские клетки. Протопласты их имеют некоторые общие черты, но клетки-спутники резко отличаются от ситовидных элементов наличием ядер на всех стадиях своего развития. Они отсутствуют часто только в протоплоэме, особенно в корнях.

Эволюция ситовидных трубок покрытосеменных начинается с форм очень примитивных, близких к ситовидным клеткам голосеменных. Настоящие ситовидные клетки типа голосеменных найдены лишь у *Austrobaileya*. Чле-

ники ситовидных трубок покрытосеменных отличаются от ситовидных клеток голосеменных главным образом наличием ясно выраженных ситовидных пластинок, которые представляют собой части стенки, несущие высоко специализированные ситовидные участки. Наиболее примитивные формы ситовидных трубок состоят из довольно длинных, узких и длинно заостренных члеников с очень косыми (наклонными) конечными стенками и с нерезко отличающимися ситовидными участками на конечных и боковых стенках. В процессе эволюции флоэмы покрытосеменных происходило уменьшение длины и увеличение диаметра члеников ситовидных трубок, а конечные стенки их принимали все менее наклонное положение и в конце концов стали поперечными. В связи с изменением положения конечных стенок происходило уменьшение числа расположенных на них ситовидных пластинок, и сложная ситовидная пластинка (состоящая из многих или нескольких ситовидных участков) заменялась в конце концов простой (состоящей лишь из одного ситовидного участка). Для члеников ситовидных трубок с поперечными конечными стенками характерны простые ситовидные пластинки, более приспособленные для функции проведения. В то же время происходила постепенная редукция ситовидных участков на боковых стенках. Таким образом, для наиболее специализированных члеников ситовидных трубок характерна локализация ситовидных участков на конечных стенках. Этот процесс локализации ситовидных участков на конечных стенках и замена сложных ситовидных пластинок простыми вполне аналогичен специализации члеников сосудов и превращению лестничных перфораций в простые.

Таким образом, эволюция ситовидных трубок, как и эволюция сосудов, шла в направлении выработки структур, максимально приспособленных для проведения жидкостей. При этом наблюдается определенная корреляция в эволюции ситовидных трубок и сосудов, и, как правило, степень специализации ситовидных трубок соответствует уровню развития сосудов. Наиболее же совершенные типы обоих элементов мы встречаем у травянистых покрытосеменных.

В ксилеме и флоэме, наряду с проводящими элементами и в тесной физиологической связи с ними, возникают также запасующие паренхимные ткани — ксилемные (древесинные) и флоэмные (лубяные) лучи и ксилемная и флоэмная паренхима.

У примитивных покрытосеменных лучи гетерогенные (рис. 5), т. е. состоят из морфологически различных клеток — стоячих (вытянутых

по длине стебля или корня) и лежачих (вытянутых по радиусу). У более же подвинутых покрытосеменных, так же как у высших голо-семенных, лучи гомогенные (рис. 6), т. е. со-

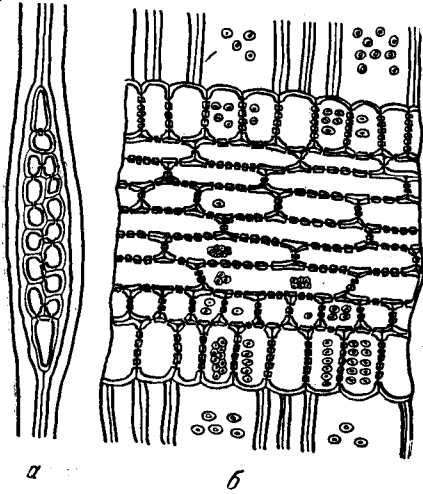


Рис. 5. Гетерогенный луч *Laurus nobilis* L. на тангентальном (а) и радиальном (б) срезах, $\times 280$ (Яценко-Хмелевский, 1956)

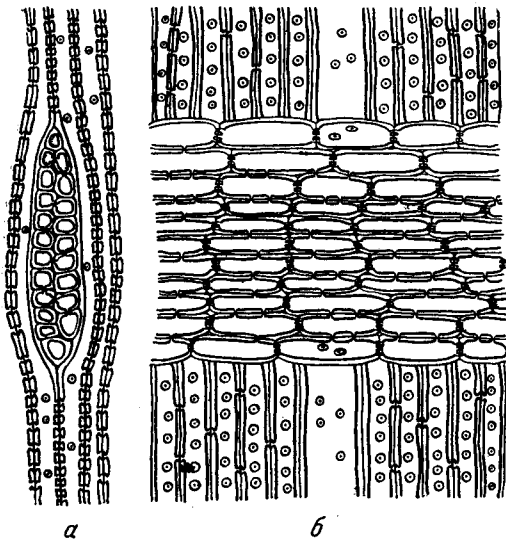


Рис. 6. Гомогенный луч *Pyrus salicifolia* Pallas на тангентальном (а) и радиальном (б) срезах, $\times 280$ (Яценко-Хмелевский, 1956)

стоят только из лежачих (радиально вытянутых) клеток, или гомогенно-палисадные (рис. 7), состоящие только из стоячих клеток. Эволюция лучей шла, таким образом, от лучей, содержащих стоячие и лежачие клетки или только стоячие, к лучам, содержащим только лежачие. Несомненно, лежачие клетки лучей

приспособлены для передачи пластических веществ в радиальном направлении от флэмы (луба) к центру ствола и наоборот, что и привело, по-видимому, к переходу гетерогенного типа в гомогенный. Наиболее примитивные их типы представляют комбинацию многорядных и однорядных лучей. Такие лучи называются смешанно-гетерогенными. Смешанно-гетерогенные лучи бывают в свою очередь

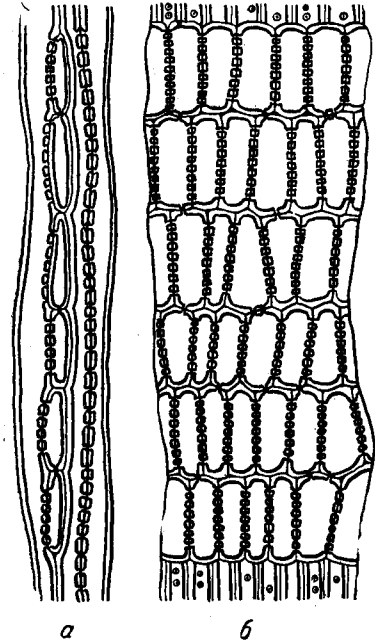


Рис. 7. Гомогенно-палисадный луч *Vaccinium arctostaphylos* L. на тангентальном (а) и радиальном (б) срезах, $\times 280$ (Яценко-Хмелевский, 1956)

двух типов. Первый тип, обозначаемый как смешанно-гетерогенный с длинными окончаниями, характеризуется следующими признаками: многорядные лучи с очень высокими вертикально вытянутыми однорядными окончаниями, а клетки их многорядных частей более или менее овальные в тангентальном разрезе древесины, однорядные же лучи обычно высокие и состоят из многочисленных очень больших вертикально вытянутых клеток, тождественных клеткам однорядных окончаний многорядных лучей (палисадные лучи). Таковы, например, лучи Trochodendraceae, Dilleniaceae, Calycanthaceae и ряда других семейств. Этот тип луча является наиболее примитивным среди современных покрытосеменных и преобладает в стеблях с примитивными сосудами с лестничными перфорациями. По мере возрастающей специализации гетерогенного типа многорядные лучи делаются

более веретеновидными в тангентальном разрезе, окончания укорачиваются, клетки однорядных лучей становятся меньше, и в результате возникают смешанно-гетерогенные лучи с короткими окончаниями. Однорядные лучи у них ниже и состоят из клеток, которые не

Из гетерогенных лучей в процессе эволюции произошли гомогенные лучи. Они характерны для древесины с простыми перфорациями сосудов, т. е. коррелятивно связаны с другими признаками специализации. Гомогенные лучи встречаются в трех типах сочета-

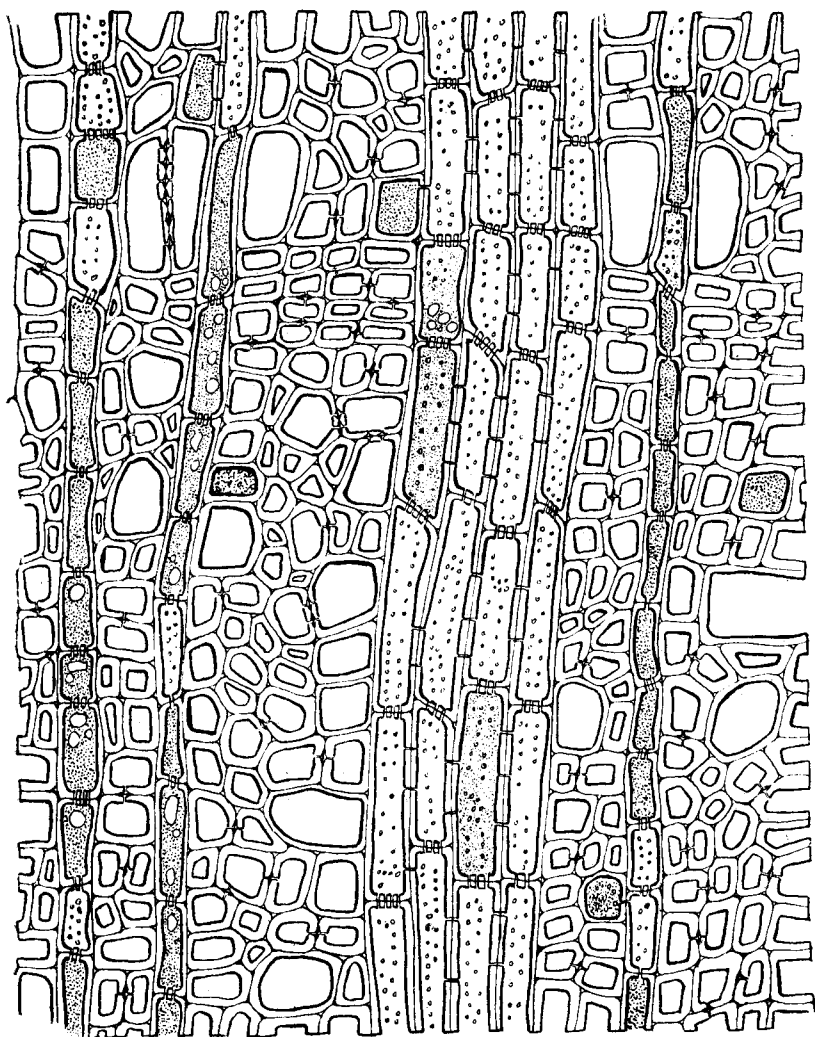


Рис. 8. Поперечный разрез через стемель *Rhododendron ponticum* L.
Диффузная паренхима (Тахтаджян, 1948)

похожи на клетки многорядных лучей. Этот тип лучей преобладает в стеблях, имеющих сосуды как с лестничными, так и с простыми перфорационными пластинками или только с простыми перфорациями. В процессе дальнейшей эволюции гетерогенных лучей происходила в одних случаях элиминация многорядных лучей, в других случаях исчезновение однорядных лучей. В результате из смешанно-гетерогенного типа возникли однорядно-гетерогенные и многорядно-гетерогенные лучи.

ний — смешанно-гомогенные, многорядно-гомогенные и однорядно-гомогенные. *Смешанно-гомогенный тип* представляет комбинацию однорядных и многорядных гомогенных лучей. Он характерен, например, для рода *Acer* и многих других. *Многорядно-гомогенный тип* состоит только из многорядных гомогенных лучей (например, многие бобовые), а *однорядно-гомогенный тип* состоит, наоборот, только из однорядных гомогенных лучей (например, *Populus*, *Castanea*, *Alnus* и др).

Особо следует отметить расположение лучей в правильных горизонтальных рядах («ярусах» или «этажах»), видимых на тангентальном сечении. Такое «ярусное» расположение («ярусность древесины») свойственно многим высокоорганизованным двудольным и связано

в вертикальные тяжи, причем каждая из клеток тяжа снабжена собственным ядром и окружена оболочкой. Число клеток в тяже варьирует от 2 и до 16, причем число клеток в тяже большей частью является константным признаком для рода или даже для семейства.

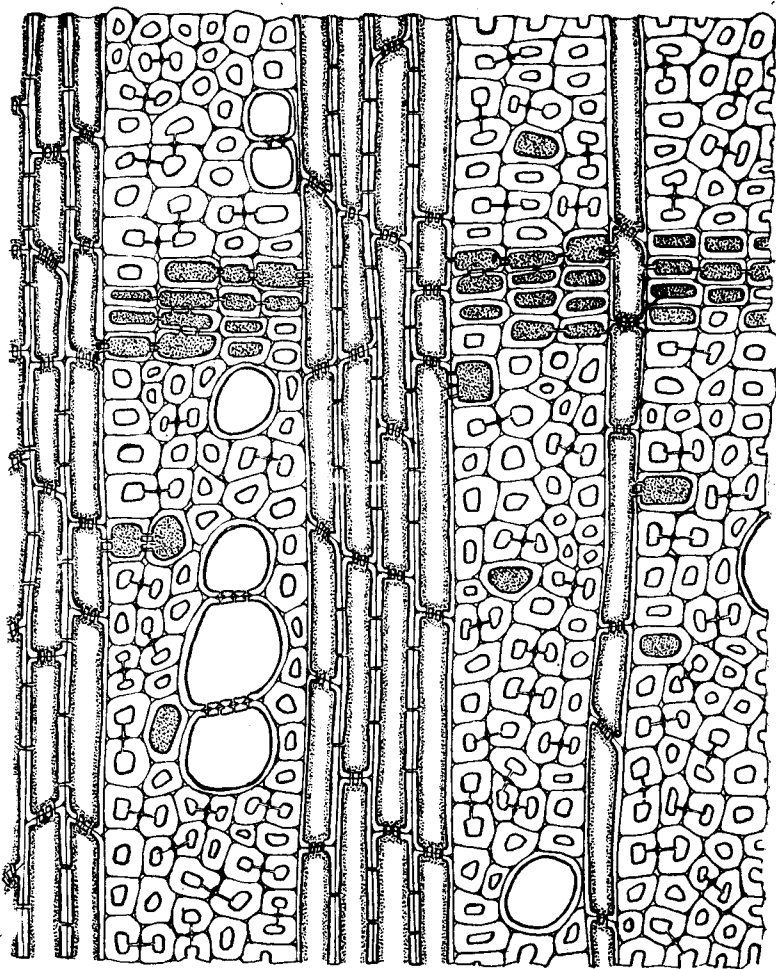


Рис. 9. Поперечный разрез через стебель *Acer ibericum* Bieb. Терминальная паренхима (Тахтаджян, 1948)

с особым правильным расположением камбиальных клеток. Ярусность отчетливее всего выявляется в расположении лучей, но может быть замечена и в распределении древесинной паренхимы, сосудов и древесинных волокон. Признак этот характерен для древесины многих бобовых, некоторых *Meliaceae* и представителей ряда других семейств.

Ксилемная (или древесинная) паренхима в древесине двудольных встречается в двух модификациях — в виде тяжевой и в виде веретеновидной паренхимы. Тяжевая паренхима представляет собой группы клеток, собранных

Веретеновидная паренхима представлена прозенхимными клетками, напоминающими по форме древесинные волокна, но обычно более короткими и снабженными простыми порами. В современных растениях веретеновидная паренхима хорошо отличима от волокнистых элементов наличием содержимого (в основном запасных пластических веществ — крахмала или масла), но различение ее в ископаемых древесинах удается с трудом.

Среди покрытосеменных наблюдаются довольно различные формы распределения древесинной паренхимы, которые, однако, груп-

пируются в два основных типа — апотрахеальную и паратрахеальную. Апотрахеальная паренхима является наиболее примитивным типом древесинной паренхимы покрытосеменных. Она характеризуется тем, что расположение паренхимных клеток не зависит еще от расположения сосудов, хотя клетки паренхимы

древесинной паренхимы в виде концентрических (тангентальных) прослоек, большей частью независимых от сосудов. Имеются все переходы от диффузной паренхимы к метатрахеальной.

Паратрахеальная паренхима является более совершенным типом, чем апотрахеальная.

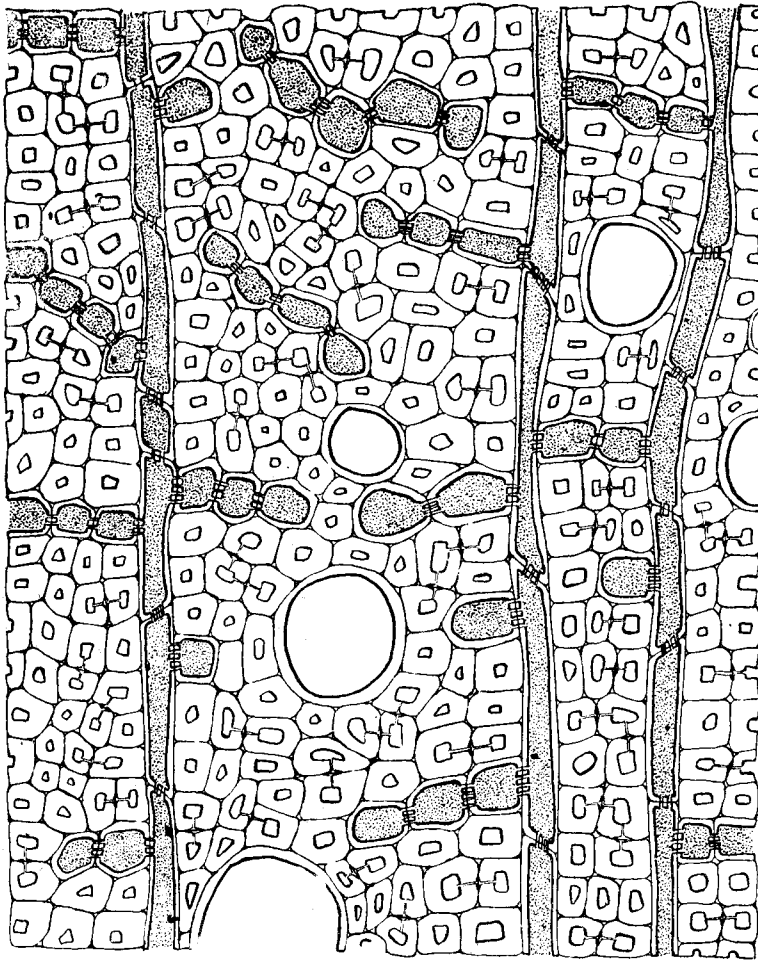


Рис. 10. Поперечный разрез через стебель *Quercus iberica* Bieb. Метатрахеальная паренхима — сетчатая (Тахтаджян, 1948)

и могут часто соприкасаться с сосудами, особенно когда ряды паренхимных клеток многочисленны. Различают несколько разновидностей апотрахеальной паренхимы — диффузная (рассеянная см. рис. 8), терминальная (пограничная, рис. 9) и метатрахеальная (рис. 10). Первые две разновидности встречаются главным образом у видов с лестничной перфорацией сосудов. Из диффузной паренхимы в процессе эволюции возникла более специализированная метатрахеальная паренхима, когда на поперечном срезе наблюдается скопление

Паренхимные клетки здесь уже более или менее тесно связаны с сосудами, что представляет собой в физиологическом отношении несомненный прогресс. Основным типом паратрахеальной паренхимы является вазиконцентрическая (рис. 11), или околососудистая паренхима, образующая вокруг сосудов обкладку различной толщины. Она характерна, например, для сложноцветных, *Calycanthaceae*, *Sapindales*, *Oleaceae*, *Verbenaceae* и др. Эта локализация паренхимы близ сосудов связана с превращением всех трахеид в чисто механи-

ческие элементы, с полной потерей водопродв- жающей функции. Особой разновидностью вазид- центрической паренхимы является крыловид- ная паренхима, т. е. вазидцентрическая парен- хима с крыловидными боковыми выступами. В результате соединения смежных групп кры-

хеиды с окаймленными порами с хорошо выра- женным окаймлением (рис. 12). Этот тип волокон обычно коррелирован в древесине с сосудами с лестничными перфорациями и с гетерогенными лучами. Он обычен у *Cornus*, *Buxus*, *Parrotia persica* и многих других. Эво- люция волокнистых элементов древесины двудольных шла по пути утери окаймления у пор волокон, по-видимому, со все более уменьшающимся значе- нием их как вспомогательных водопродв- жающих элементов и

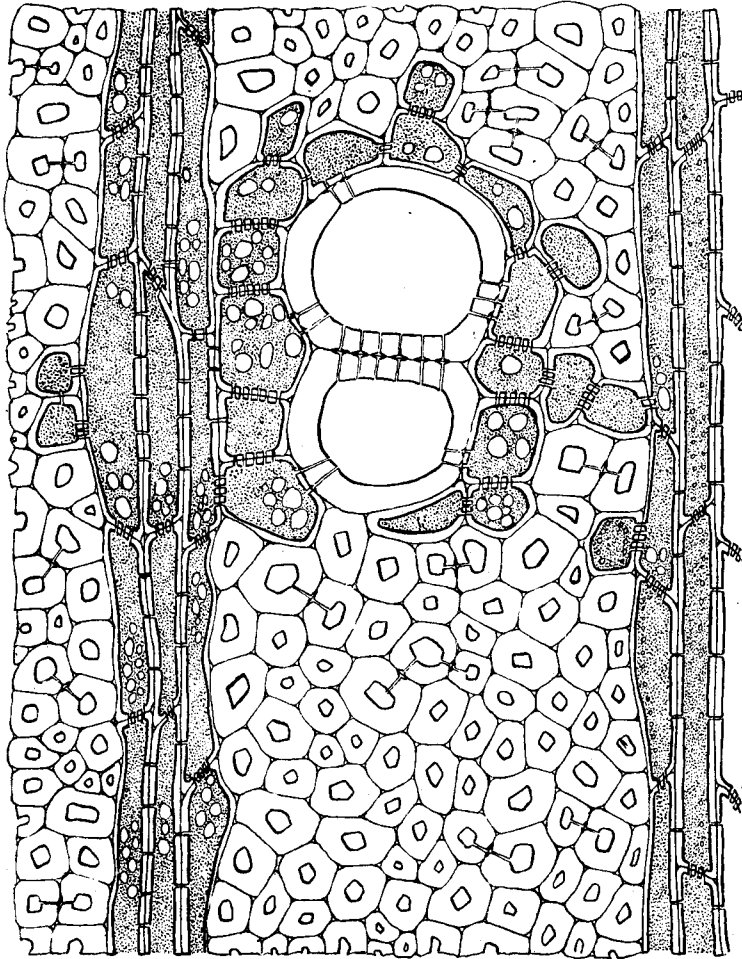


Рис. 11. Поперечный разрез через стемель *Fraxinus excelsior* L. Вазидцентрическая паренхима (Тахтаджян, 1948)

ловидной паренхимы образуются неправиль- ные тангентальные или же диагональные по- лосы. Эта последняя разновидность вазидцент- рической паренхимы называется сомкнуто- крыловидной. Ее наличие свидетельствует о довольно высоком уровне специализации древесины. Все эти разновидности хорошо представлены в древесинах различных бобо- вых.

Спорная система в древесине покрытосемен- ных представлена различного типа древесин- ными волокнами. Наиболее примитивным типом волокна являются волокнистые тра-

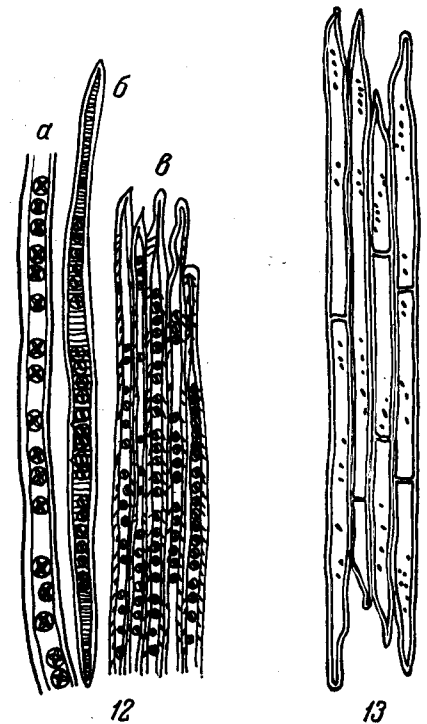


Рис. 12. Волокнистые трахеиды: а — *Cornus sanguinea* L.; б — *Rhamnus tinctoria* Waldstein et Kitabel; в — *Sibiraea croatica* Degen. (Greguss, 1959). Рис. 13. Волокна либриформа-септированные *Punica granatum* L. (Greguss, 1959)

с возрастанием их опорной функции. Процесс утери окаймления проходил довольно плавно, почему в волокнистых трахеидах можно различать все степени выраженности окаймления у пор. Признак этот имеет довольно существенное диагностическое значение. Последним этапом утери окаймления является возникнове- ние волокон с простыми щелевидными или даже несколькими округлыми порами — волокон

либриформа. Волокна либриформа характеризуют многие двудольные древесные растения, например дубы, тополя, ивы и огромное большинство древесных бобовых.

Особым типом волокон являются так называемые «септированные», или «перегородчатые» волокна, у которых полость клеток уже после образования вторичной оболочки делится тонкими перегородками («септами») на отдельные камеры (рис. 13). Перегородчатые волокна являются постоянным признаком для некоторых родов двудольных. Подобно членикам сосудов, у некоторых двудольных волокна могут нести вторичные спиральные утолщения. Признак этот также довольно константен и имеет существенное диагностическое значение.

Описанными комбинациями признаков не исчерпывается структурное разнообразие древесины двудольных. У некоторых родов или видов в качестве постоянного признака наблюдаются радиальные или вертикальные камерные ходы, камедевместилища, «масляные клетки» и т. д. Все эти структуры, довольно редкие, тем не менее часто оказываются очень важными при определении древесины, особенно ископаемых.

ЛИСТ

У многих покрытосеменных листья снабжены прилистниками, но у большинства из них прилистники отсутствуют. Отсутствие прилистников является, вероятно, результатом редукции. Прилистники очень характерны для примитивного семейства *Magnoliaceae*, и они сохранились еще у таких специализированных семейств, как *Polygonaceae*, *Resedaceae*, *Rubiaceae* и др.

Сравнительное изучение форм листовой пластинки покрытосеменных показывает, что «сложные» и вообще расчлененные листья вторичны и произошли из цельных или лопастных листьев. У наиболее примитивных современных покрытосеменных, как *Magnoliaceae*, *Winteraceae* и близких к ним семейств, листья почти всегда цельные или очень редко лопастные. Поэтому большинство современных авторов считает, что эволюция листьев покрытосеменных шла от цельных или лопастных к сильно расчлененным и сложным.

В процессе эволюции жилкования изменялись как взаимоотношения главной и боковых жилок, так и прохождение боковых жилок в пластинке листа. В зависимости от прохождения и окончания боковых жилок (жилок второго порядка) в пластинке как перисто-нервных, так и пальчатонервных листьев различают следующие типы жилкования, перво-

начально намеченные еще Эттингсгаузенем (*Ettingshausen*, 1861; Федоров, Кирпичников и Артюшенко, 1956):

Крабежное или краевое (краспедодромное) — боковые жилки доходят до края пластинки, а нередко даже выступают за край в виде зубцов, щетинок или остей. В принципе, это самый примитивный тип жилкования, но в некоторых группах он вполне мог возникнуть вторично из следующего типа.

Петлевидное (брохидодромное) — боковые жилки, не доходя до края пластинки, заворачивают вверх и присоединяются к вышележащей боковой жилке, образуя петлю. При этом жилки вдоль края пластинки образуют все уменьшающиеся петли, которые заметно выделяются из остальной сети более тонких жилок. Петлевидное жилкование возникло из примитивных форм крабежного.

Дуговидное (камптодромное) — боковые жилки расположены дугообразно, причем нижние из них длиннее всех последующих; все боковые жилки, не доходя до края пластинки, заворачивают вверх, и в верхушечной части листа концы их более или менее сходятся вместе и там теряются. Имеются многочисленные промежуточные формы между петлевидным и дуговидным жилкованием.

Сетчатое (диктиодромное) — боковые жилки, не доходя до края пластинки, многократно ветвятся, и их многочисленные ответвления соединяются между собой, образуя сетку без отдельных петель. Сетчатый тип, являющийся самым совершенным, произошел из петлевидного. Между этими двумя типами имеются самые постепенные переходы.

Листья большинства двудольных характеризуются той или иной формой перистого жилкования. Главным направлением эволюции жилкования листьев двудольных является поэтому эволюция перистого типа. В эволюции перисто-нервного листа намечается несколько и даже много направлений, но одно из них имело особенно большое значение в эволюции древесных двудольных. Наиболее существенной чертой этого направления является постепенное усиление роли и значения средней жилки и черешка, причем усиление обоих этих элементов тесно коррелировано. Усиление средней жилки связано с усилением ее роли как главной магистральной линии, а усиление черешка связано с усилением ее механических функций. Сильное развитие средней жилки и черешка особенно характерно для вечнозеленых листьев деревьев дождевых тропических и субтропических лесов. Листья этих растений обычно большие и тяжелые и снабжены поэтому мощным черешком, который по механи-

ческим причинам приобретает цилиндрическую форму. Такие черешки, так же как мощные средние жилки, являются хорошими пружинами, работающими на изгиб (пружинами изгиба), что дает им возможность оказывать эффективное сопротивление таким динамическим воздействиям, как порывы ветра, удары дождевых капель во время ливней и пр. (Раз-

торых групп современных двудольных вторична и возникла в связи с переходом от цельнокрайной пластинки к зубчатой или пильчатой.

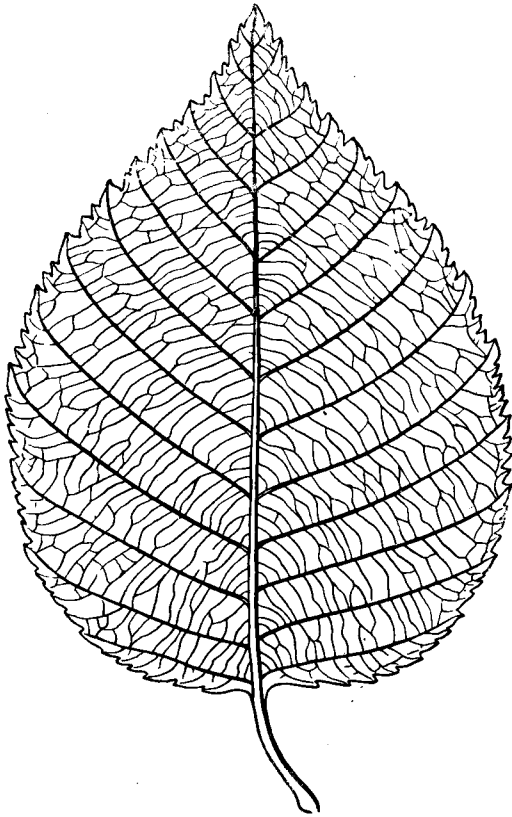


Рис. 14. *Betula medwedewii* Rgl. Перисто-краевое жилкование (Тахтаджян, 1959)

дорский, 1955). Возникновение цилиндрических черешков приводит, естественно, к образованию однолакунного узла (Sinnott and Bailey, 1914). Однолакунными узлами характеризуются поэтому такие порядки, как Laurales, Theales, Myrtales, Ebenales, Rubiales и др.

Установление путей эволюции перистого жилкования представляет большие трудности. Первоначальный тип листа покрытосеменных должен был характеризоваться, вероятно, перисто-краевым (краспедодромным) жилкованием (рис. 14). Этот тип жилкования хорошо выражен, например, у *Euptelea*, *Corylopsis*, *Parrotia*, *Davidia*. Однако возможно, что краспедодромность перистонервных листьев неко-

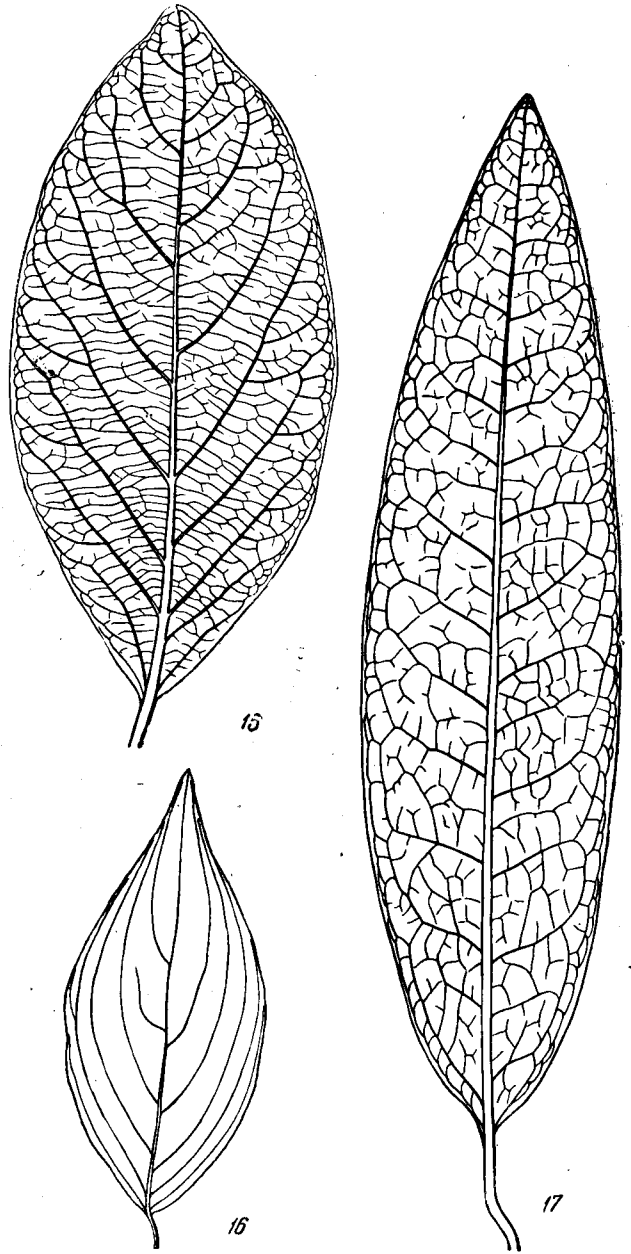


Рис. 15. *Laurus canariensis* Webb et Berth. — перисто-петлевидное жилкование (Тахтаджян, 1959). Рис. 16. *Cornus mas* L. — перисто-дуговидное жилкование. Рис. 17. *Rhododendron ponticum* L. Перисто-сетчатое жилкование

В каждом отдельном случае это можно выяснить лишь на основании сравнительно-морфологического и филогенетического исследова-

ния всей группы. Из первичной формы перисто-краевого жилкования в процессе эволюции возникло перисто-петлевидное (брохидродромное) и перисто-дуговидное (камптодромное) жилкование, а затем также перисто-сетчатое (диктиодромное). Примером перисто-петлевидного жилкования могут служить роды *Magnolia*, *Laurus*, ряд видов *Cinnamomum*,

например, у *Myrtaceae* и у некоторых тропических *Mogaseae*.

Из перисто-краевого (а в некоторых случаях также из перисто-петлевидного) жилкования возникло перисто-дуговидное жилкование, столь характерное для семейства *Cornaceae* и для большинства видов рода *Rhamnus* (рис. 16). Основания боковых жилок



Рис. 18. *Liquidambar styraciflua* L. Пальчато-краевое жилкование (Тахтаджян, 1959)

Thea, *Cerasus* и *Phillyrea* (рис. 15). В процессе эволюции перисто-петлевидного жилкования боковые жилки становятся часто очень нежными, тянутся по прямой линии от главной жилки почти до самого края, но здесь сразу загибаются коленообразно и образуют почти прямой угол; внешняя же сторона угла направляется параллельно краю пластинки и примыкает к колену следующей боковой жилки. В результате получаются как бы две жилки, идущие параллельно краю пластинки и соединенные с главной жилкой поперечными перемычками. Это видоизменение перисто-петлевидного жилкования хорошо выражено,

обыкновенно сближены здесь у нижней половины главной жилки, и обе самые верхние дуговидные жилки обрамляют тогда овальную среднюю часть, как это очень хорошо видно, например, у *Cornus mas*. Наконец, из перисто-краевого жилкования возникло также перисто-сетчатое жилкование, хорошо выраженное у таких родов, как *Pyrus*, *Malus*, *Cydonia*, *Salix*, *Rhododendron*, *Lonicera* и многие другие (рис. 17).

В процессе эволюции перистого жилкования происходит также изменение угла отхождения вторичных жилок. В примитивных типах перистого жилкования вторичные жилки отходят

от главной под очень острым углом. Но у более подвинутых типов угол, образуемый вторичными и главными жилками, увеличивается и более или менее приближается к прямому, как, например у *Ficus elastica*, некоторых *Asclepidaceae* и др.

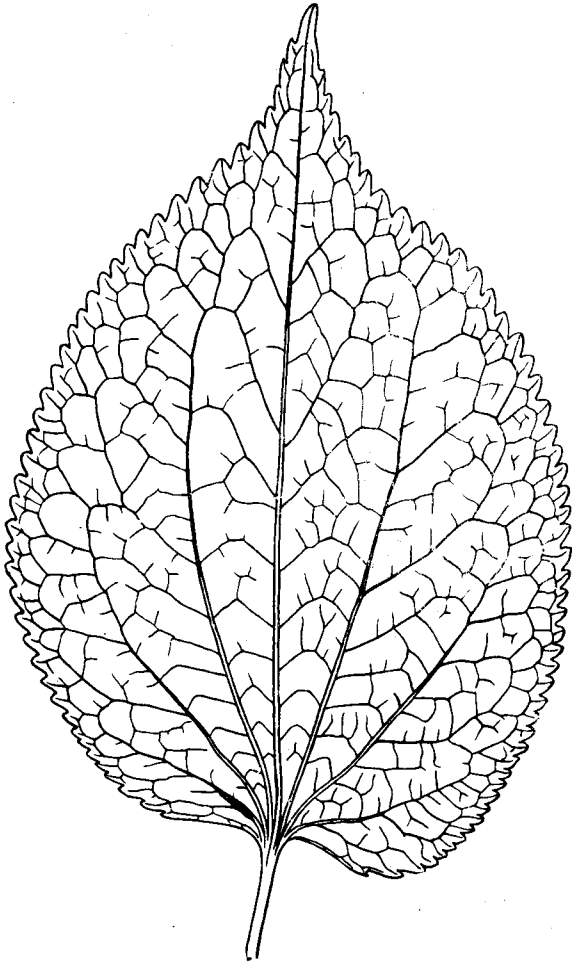


Рис. 19. *Tetracentron sinense* Oliv. Пальчато-сетчатое жилкование

Из перистого жилкования в процессе эволюции возникло пальчатое. Оно возникло в результате лишь очень небольшого видоизменения первоначального примитивного перистого жилкования (более сильное развитие нижних вторичных жилок). Особенно легко возникает пальчатонервный тип у трав и у листопадных древесных форм, т. е. у растений, где нет необходимости в развитии мощного черешка. В пальчатом типе легко удерживается трехголакунность узла, а также часто наличие прилистников. Особенно легко возникает пальчатое жилкование у бесчерешковых листовых

органов (семедали, кроющие листья, прицветники, чашелистики и лепестки).

Наиболее примитивным типом пальчатого жилкования является пальчато-краевое, или краебежное (краспедодромное) жилкование (рис. 18), когда главные жилки тянутся прямо до края пластинки и оканчиваются здесь в лопастях, концах зубчиков или в выемках (*Liquidambar*, *Platanus*, *Acer*, *Fatsia*, *Sterculia*, *Vitis* и др.). Своеобразной модификацией листьев с пальчато-краевым жилкованием является лучисто-краевое (актинодромное) жилкование целого ряда щитовидных листьев, например *Nelumbo*, *Ricinus* и др. В процессе дальнейшей эволюции пальчатого жилкования окончания главных жилок ветвятся, разбиваясь на тонкую сеть, или же соединяются между собой, не достигая края листа. В результате возникают петлевидная (брохидодромная) и дуговидная (камптодромная) и сетчатая (диктиодромная) разновидности пальчатого жилкования. Пальчато-петлевидное жилкование характерно, например, для рода *Cercidiphyllum*, пальчато-дуговидное наблюдается, например, у *Cocculus* и *Paliurus*, а пальчато-сетчатое — у *Tetracentron*, *Menispermum*, *Cercis* (рис. 19, 20) и др. От пальчато-дуговидного жилкования легко совершается переход к дуговидному и «параллельному» жилкованию. Дуговидное и особенно параллельное жилкование характерны главным образом для листьев однодольных, хотя встречаются и у ряда типичных двудольных.

Характеристика листа была бы недостаточной для палеоботаника, если бы мы не сказали об устьицах и о разных типах их строения. В последнее время кутикулярный анализ ископаемых листьев, т. е. изучение отпечатков стенок клеток устьичного аппарата и окружающих их эпидермальных клеток на кутикуле приобретает все большее значение. Значение кутикулярного анализа основано на значительном разнообразии типов устьичного аппарата у покрытосеменных. Строение эпидермы является довольно постоянным родовым, а иногда даже и видовым признаком, благодаря чему растение может быть часто определено с точностью до рода (реже до вида) даже при наличии мельчайшего фрагмента пластинки листа. Необходимым условием является, конечно, сохранение у ископаемого листа кутикулярной пленки, которая благодаря чрезвычайной стойкости кутина сохраняется довольно часто.

Существует несколько попыток классификации устьиц и околоустьичных клеток, из которых наиболее удачной является классификация Веска (Vesque, 1889) в переработке Мет-

кафа и Чока (Metcalfе and Chalk, 1950), принята также в работе А. Я. Штрюмберг (1956) и в новейших учебниках анатомии растений К. Эзау (Esau, 1960) и А. А. Яценко-Хмелевского (1961). Классификация эта основана в сущности не на различиях в строении самих устьиц, а на различиях в распределении и форме околоустьичных клеток эпидермы (Штрюмберг, 1956). Поэтому было бы правильнее говорить не о типах устьиц, а о типах устьичного комплекса. Существуют следующие пять типов устьичного комплекса.

1. Аномоцитный, или беспорядочноклетный тип (ранункулоидный, по старой терминологии). Вокруг замыкающих клеток устьиц нет специализированных побочных клеток и они окружены обычными эпидермальными клетками. Аномоцитный тип особенно характерен для таких семейств, как Aceraceae, Aquifoliaceae, Berberidaceae, Burseraceae, Campanulaceae, Cannabaceae, Carparidaceae, Cistaceae, Cornaceae, Dilleniaceae, Elaeagnaceae, Geraniaceae, Juglandaceae, Lardizabalaceae, Malvaceae, Nymphaeaceae, Papaveraceae, Polygonaceae, Rosaceae, Scrophulariaceae, Sterculiaceae, Tamaricaceae и др.

2. Анизокитный, или неравномерноклетный тип (круцифероидный, по старой терминологии). Устьицы окружены тремя побочными клетками, из которых одна заметно меньше, чем две другие. Анизокитный тип особенно характерен для Brassicaceae (Cruciferae). Он встречается значительно реже, чем предыдущий тип.

3. Парацитный, или параллельноклетный тип (рубиацеоидный, по старой терминологии). К устьицам с обеих сторон примыкают одна или более побочных клетки, длинные оси которых параллельны длинной оси устьичной щели и замыкающих клеток. Парацитный тип особенно характерен для Calycanthaceae, Convolvulaceae, Daphniphyllaceae, Eupomatiaceae, Hamamelidaceae, Magnoliaceae, Rubiaceae и др.

4. Диацитный, или перекрестноклетный тип (кариофиллоидный, по старой терминологии). Устьица с обеих сторон сопровождаются па-

рой побочных клеток, смежные стенки которых расположены под прямым углом к устьичной щели. Диацитный тип особенно характерен для Acanthaceae и Caryophyllaceae. Он встречается довольно редко, еще реже чем анизокитный тип.

5. Энциклоцитный или кольцецелетный тип по терминологии А. Я. Штрюмберг (1956) и

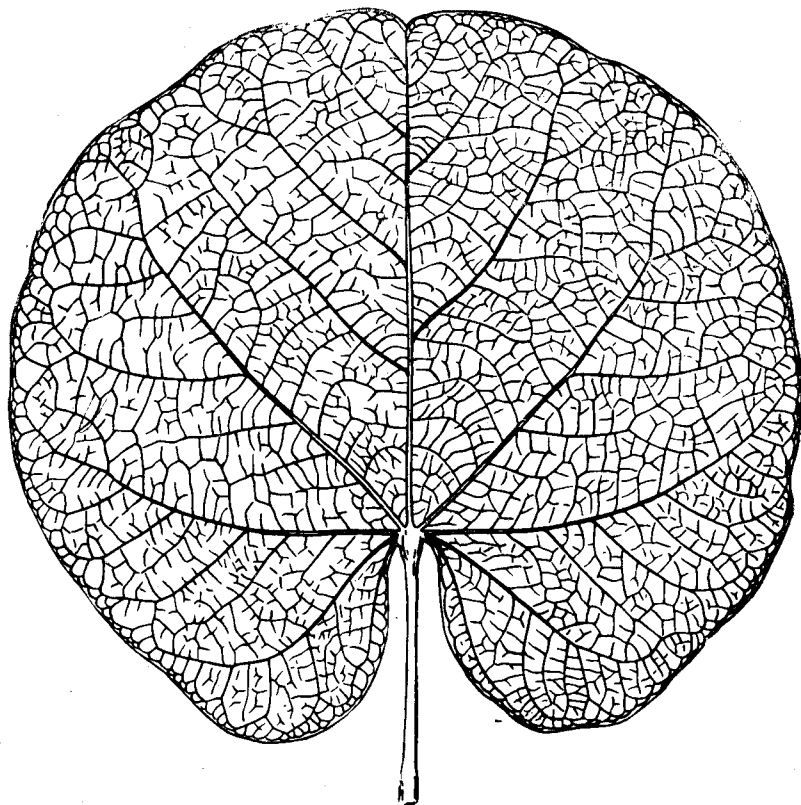


Рис. 20. *Cercis siliquastrum* L. Пальчато-сетчатое жилкование (Тахтаджян, 1959)

А. А. Яценко-Хмелевского (1961) («особый тип», по терминологии Metcalfe and Chalk, 1950). Устьица окружены со всех сторон побочными клетками, образующими вокруг них сплошное кольцо, или обкладку. Энциклоцитный тип особенно характерен для Bignoniaceae, Vixaceae, Trochodendraceae и др.

ЦВЕТОК И СОЦВЕТИЕ

Цветок покрытосеменных возник из стробила голосеменных предков. Подобно стробилу цветок представляет собой укороченный и ограниченный в росте спороносный побег. Он состоит из короткой оси, на которой тесно расположены покров цветка (околоцветник) и

спорофиллы (микроспорофиллы, или тычинки и мегаспорофиллы, или плодолистики). В процессе длительной эволюции цветки покрытосеменных достигли чрезвычайно большого разнообразия. У представителей разных семейств и особенно порядков они сильно различаются по расположению, размерам, форме, строению, приспособлениям к различным способам опыления и пр. Цветки некоторых семейств как Magnoliaceae, Winteraceae, Nymphaeaceae или Ranunculaceae, характеризуются примитивными чертами организации, в то время как в таких семействах, как Lamiales, Scrophulariaceae, Asteraceae или Orchidaceae они характеризуются преобладанием признаков высокой специализации.

Признаками примитивной организации цветка являются следующие: обоеполовость и энтомофилия, одиночное и верхушечное расположение, относительно крупные размеры, длинная ось (цветоложе), спиральное расположение свободных частей цветка, примитивный покров из зеленых листиков (чашелистиков), многочисленные, широкие лентовидные тычинки (микроспорофиллы) с четырьмя попарно сближенными микроспорангиями, многочисленные плодолистики (мегаспорофиллы) с многочисленными же семязачатками. В процессе эволюции из этого примитивного типа возникло огромное разнообразие высокоспециализированных типов цветка. Прогрессивная эволюция цветка определяется главным образом повышением скорости развития цветков, совершенствованием механизма опыления и возникновением различных приспособлений для защиты семязачатков и для распространения семян и плодов.

Эволюция цветка от примитивных его типов к более совершенным характеризуется ясно выраженным процессом уменьшения числа (олигомеризации) однозначных частей как в околоцветнике, так и у тычинок и плодолистиков. В процессе эволюции из цветка с большим и неопределенным числом частей возникают цветки с небольшим и определенным (фиксированным) их числом.

Покров цветка, или околоцветник, состоит в большинстве случаев из чашечки и венчика. Чашечка состоит из чашелистиков, обычно зеленых, а венчик — из более или менее окрашенных лепестков. Чашелистики имеют ясно выраженную листовую природу и анатомически подобны листьям. Они возникли, вероятно, из упрощенных верховых вегетативных листьев. В большинстве случаев они являются органами защиты цветка, особенно на стадии почки (бутона), а часто также дополнительными органами фотосинтеза. Но нередко они

служат также для усиления яркости цветка, в качестве механической опоры для венчика, для защиты плодов, их распространения и т. д. В процессе специализации цветка чашелистики часто срастаются между собой, образуя сростнолистную чашечку. В плотных густых соцветиях чашечка редуцируется или же превращается в летательный аппарат. В отличие от чашелистиков, лепестки имеют, как правило, тычиночное происхождение. Обычно лепестки служат для привлечения животных — опылителей, и поэтому они ярко окрашены и относительно велики. В цветках многих покрытосеменных форма лепестков или всего венчика специально приспособлена к тому или иному, иногда очень сложному, механизму перекрестного опыления, а также к защите пыльников и рылец. Подобно чашелистикам, лепестки срастаются часто своими краями, образуя сростнолепестный венчик. В процессе специализации околоцветника происходит также срастание оснований сростнолистных чашечек и сростнолепестных венчиков на большую или меньшую высоту и образование цветочной трубки (гипантия).

У многих покрытосеменных лепестки более или менее редуцированы или даже полностью атрофированы, что находится обычно в связи с приспособлением к ветроопылению или к самоопылению (в клейстогамных цветках) или реже с переходом их функций к тычинкам.

Тычинки (микроспорофиллы) покрытосеменных возникли в результате редукции, упрощения и дальнейшей специализации из микроспорофиллов примитивных голосеменных. У Magnoliaceae, Winteraceae и некоторых других примитивных покрытосеменных тычинки еще относительно широкие, более или менее лентовидные, продолженные обычно выше пыльников и не расчлененные на нить и связник (рис. 21). В процессе эволюции покрытосеменных лентовидные тычинки дифференцировались на нить и связник. Тычинки покрытосеменных снабжены четырьмя микроспорангиями. У примитивного рода *Degeneria* отдельные микроспорангии еще свободные, хотя уже тесно попарно сближенные. У остальных покрытосеменных микроспорангии попарно соединяются в два двугнездных образования, называемых обычно «половинками пыльника». В процессе эволюции пластинка микроспорофилла становится все уже, и окружающая микросинангии листовая ткань постепенно редуцируется. В результате микроспорангии оказываются сидящими как бы по краю узкого спорофилла. Когда пластинка редуцируется еще больше и связник постепенно исчезает, две двугнездных половинки пыльника

сливаются между собой и дают начало одному четырехгнезднему пыльнику. У некоторых более примитивных семейств, как например, Magnoliaceae, Nymphaeaceae и Rapunculaceae тычинки сидят еще в спиральном порядке и число их неопределенное, иногда очень большое, но у большинства покрытосеменных тычинки расположены циклически (мутовчато) и число их определенное. При этом у одних семейств тычинки образуют два

форм плодolistиков (рис. 22). Возникновение плодolistиков привело к образованию специальной рыльцевой поверхности, дальнейшая специализация которой имела огромное значение в эволюции механизма опыления. Благодаря положению семезачатков в замкнутой полости плодolistика прямой доступ к ним микроспор затрудняется, а в дальнейшем делается даже невозможным. Поэтому одновременно с возникновением замкнутых плодolistиков

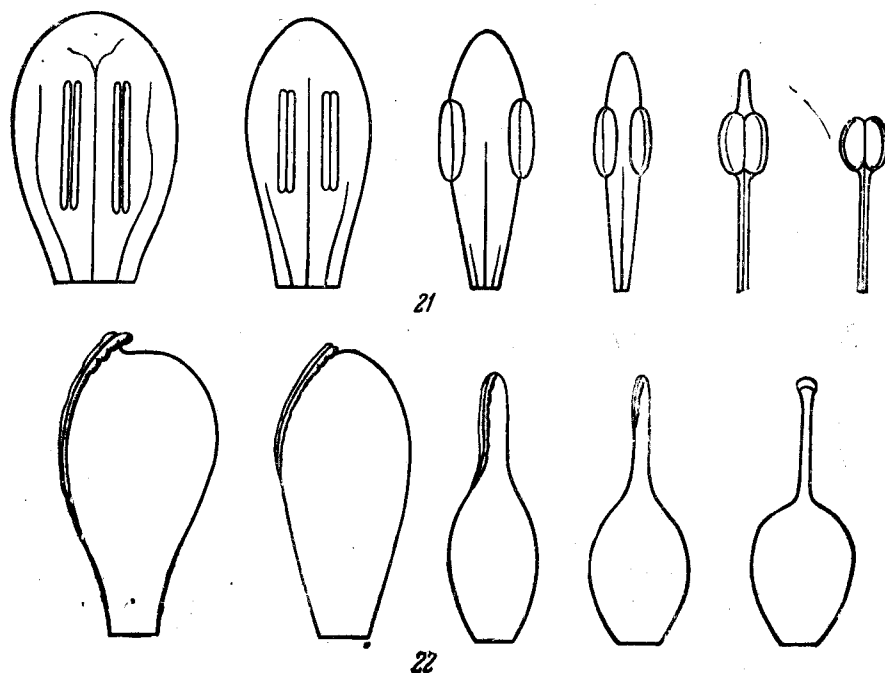


Рис. 21. Стадии эволюции тычинок (микроспорофиллов) покрытосеменных (Тахтаджян, 1961). Рис. 22. Стадии эволюции плодolistиков (мегаспорофиллов) покрытосеменных (Тахтаджян, 1961)

круга (две мутовки), а у других лишь один круг. Нити тычинок могут срастаться как друг с другом, так и с листьями околоцветника и плодolistиками. Часто они срастаются в пучки, или в окружающие завязь трубки.

Плодolistики (мегаспорофиллы) покрытосеменных еще более видоизменены и специализированы, чем их микроспорофиллы. Они представляют собой замкнутые вместилища семезачатков, чем достигается защита этих последних от опылителей и от неблагоприятных воздействий внешней среды. На ранних стадиях эволюции плодolistиков края их лишь сближены, но еще не срастаются. Такие плодolistики представляют собой просто сложенные мегаспорофиллы (например, плодolistики *Drimys piperita*). В ходе дальнейшей эволюции происходит постепенное срастание краев, начинающееся с нижней их части, что приводит к возникновению более типичных

стиком произошло образование особой поверхности, способной воспринимать микроспоры (пыльцу) и содействовать развитию пыльцевой трубки. Такой поверхностью является рыльце, представляющее собой специфическое и характерное образование всех покрытосеменных растений. Рыльце развилось из шва плодolistика, т. е. из места соприкосновения и срастания его краев. Поэтому примитивные рыльца избегающие, т. е. вытянуты вдоль брюшного шва (сутуры) плодolistика. В процессе дальнейшей эволюции рыльца его поверхность все более отграничивается и локализуется в верхней части плодolistика, и оно отделяется от фертильной части (завязи) тонкой цилиндрической стерильной частью, называемой стилодием.

В примитивных цветках плодolistики сидят спирально, в неопределенном числе и несут часто многочисленные семезачатки. В процессе

специализации цветка плодолостики переходят из спирального положения в круговое (циклическое), число их уменьшается, они срастаются между собой, обычно уменьшаются в размерах, а число семязачатков постепенно сокращается. У многих современных примитивных покрытосеменных плодолостики все еще свободные. Гинецей, состоящий из свобод-

смысле этого слова называется многогнездный гинецей, состоящий из различного числа плодолостиков. Он произошел из апокарпного гинецея в результате бокового срастания обычно циклически расположенных плодолостиков. В пределах порядков Magnoliales, Ranales, Rosales и др. можно проследить все промежуточные формы между апокарпным и синкарпным гинецеями. Более примитивные типы синкарпного гинецея характеризуются еще свободными стилодиями, а в некоторых случаях даже свободными верхними частями фертильных областей плодолостиков. У синкарпных же гинецев наиболее специализированного типа стилодии полностью срастаются в один простой столбик, заканчивающийся рыльцевой головкой, как у Ericaceae, Campanulaceae, большинства однодольных и др.

Во многих линиях развития двудольных покрытосеменных, а также у некоторых групп однодольных из синкарпного гинецея в процессе эволюции возник так называемый паракарпный гинецей (рис. 23, в, г). Паракарпным называется одногнездный гинецей, состоящий из нескольких плодолостиков и имеющий паризетальное (постенное) расположение семязачатков при сохранении связи соседних плодолостиков. В процессе эволюции брюшной шов каждого плодолостика как бы размыкается, но соседние плодолостики остаются между собой сросшимися своими краями.

В некоторых группах двудольных растений, например, у Primulales, синкарпный гинецей заменился лизикарпным (рис. 23, д, е). Подобно паракарпному гинецею лизикарпный гинецей также является одногнездным, но характеризуется «колончатой» (свободной центральной) плацентацией, а не паризетальной и возникает совершенно иным путем. Одногнезность лизикарпного гинецея возникает не путем «размыкания» плодолостиков, а в результате вырождения перегородок, или боковых частей плодолостиков. При этом сутуральные участки плодолостиков остаются целыми, не разрушаются и образуют центральную колонку, на которой продолжают сидеть плаценты.

Эволюция ценокарпного гинецея, как и эволюция апокарпного, характеризуется постепенной редукцией числа плодолостиков и их семязачатков. Крайней формой уменьшения числа плодолостиков является так называемый псевдомонотерный гинецей, где фертилен и полностью развит лишь один плодолостик. Хотя такой гинецей имеет вид одиночного плодолостика, но в его образовании принимает участие по крайней мере два плодолостика. Постепенные переходы от ценокарпного гине-

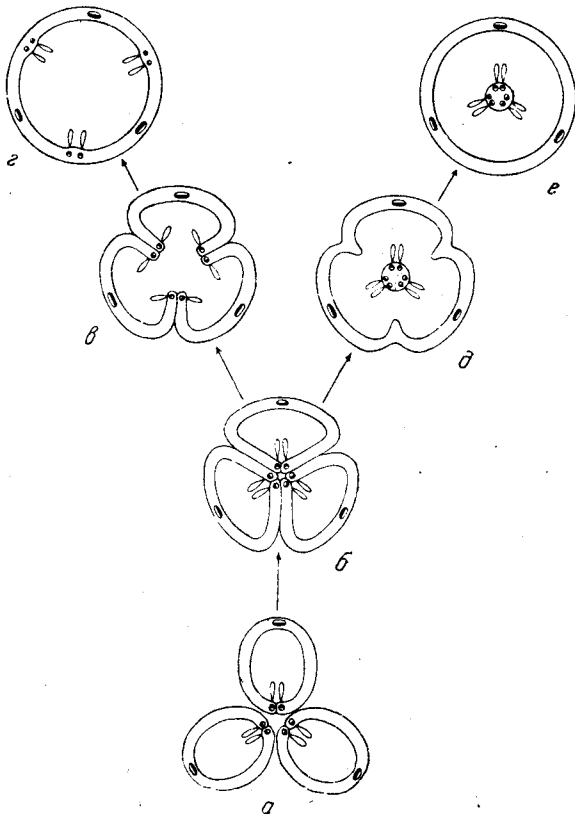


Рис. 23. Схема эволюции основных типов гинецея покрытосеменных: а — апокарпный; б — синкарпный; в—г — паракарпный; д, е — лизикарпный (Тахтаджян, 1959)

ных плодолостиков, называется апокарпным (свободноплодным — рис. 23а). Апокарпный гинецей характерен для таких примитивных семейств, как Magnoliaceae, Winteraceae, Apocynaceae, Ranunculaceae, Vutomaceae и др. В результате постепенного срастания плодолостиков из апокарпного гинецея возникает более специализированный ценокарпный (сротноплодный) гинецей. Срастание плодолостиков начинается с их основания и заканчивается рыльцами. У подавляющего большинства покрытосеменных гинецев ценокарпный.

Наиболее примитивным типом ценокарпного гинецея является синкарпный гинецей (рис. 23б). Синкарпным гинецедем в узком

цея с двумя развитыми плодолистиками к псевдомономерному типу наблюдаются среди *Mogaseae* и *Urticaseae*.

Срастание тычиночных нитей, лепестков и чашелистиков приводит к образованию так называемой цветочной трубки (гипантия), которая во многих группах покрытосеменных постепенно прирастает к завязи ценокарпного гинецея. В результате образуется нижняя завязь, столь характерная для многих высших порядков покрытосеменных. В огромном большинстве случаев нижняя завязь произошла в результате срастания завязи с цветочной трубкой. В некоторых случаях, однако, цветоложе также принимает заметное участие в образовании нижней завязи. Известны также немногие случаи, когда нижняя завязь возникает в результате обрастания завязи бокаловидно разросшимся цветоложем. Таким образом, морфологически нижняя завязь не представляет собой единого образования и возникает совершенно разными путями. Если обрастание происходит не до вершины завязи, она называется полунижней.

Имеются все переходы от одиночных цветков к сложнейшим соцветиям, достигающим часто очень высокой степени специализации. Исходной формой расположения цветков является одиночное их расположение на верхушках вегетативных побегов, как у большинства *Magnoliaceae*, некоторых *Winteraceae*, многих *Ranunculaceae* и т. д. Одиночное расположение цветков может быть также вторичного происхождения, возникшее в результате редукции соцветия. Из верхушечного расположения одиночных цветков возникает в ряде случаев пазушное их расположение, что можно проследить уже в пределах *Magnoliales*. Соцветия возникли из олиственных побегов, несущих одиночные верхушечные цветки. Этот процесс возникновения соцветий из одиночных верхушечных цветков происходил неоднократно в разных линиях эволюции покрытосеменных. Группировка цветков в соцветия, несомненно, облегчает их опыление. Соцветия делятся на две большие группы — цимозные, или симподиальные (верхоцветные, конечные) и ботрические, или моноподиальные (бокоцветные, бесконечные), у соцветий первого рода главная ось рано заканчивается цветком и тем самым ограничивается в росте, а остальные цветки появляются на боковых осях, отходящих ниже конечного цветка и обычно перерастающих главную ось. Для симподиальных соцветий характерно поэтому распускание цветков в нисходящей (базипетальной) последовательности и частое перерастание конечного цветка боковыми ветвями. У монопо-

диальных же соцветий главная ось заканчивается цветком не рано или не заканчивается вовсе, но, разрастаясь в длину, она развивает по бокам своим цветки. Для моноподиальных соцветий характерно поэтому распускание цветков в восходящей (акропетальной) последовательности.

МИКРОСПОРАНГИИ И МИКРОСПОРЫ

Обычно каждая тычинка (микроспорофилл) несет две отделенных связником двугнездных «половинки пыльника». В большинстве случаев оба гнезда каждой половинки рано или поздно соединяются вследствие разрушения разделяющей их перегородки. У некоторых растений, как например, у *Drosera*, все четыре микроспорангия соединяются в один четырехгнездный пыльник. Меньше четырех гнезд наблюдается редко. В результате разделения отдельных микроспорангиев прослойками стерильной ткани у некоторых покрытосеменных образуются пыльники с многокамерными гнездами, как у *Annonaceae*, *Ochnaceae*, *Mimosaceae* и др.

Микроспорангии покрытосеменных вскрываются посредством лежащего под эпидермой эндотеция, или «фиброзного слоя». Клетки эндотеция разрастаются радиально, и от их внутренней тангентальной стенки отходят фиброзные полоски, заканчивающиеся близ внешней стенки. У ряда специализированных покрытосеменных эпидерма пыльников редуцировалась, у некоторых же водных растений фиброзные утолщения не образуются, и специальные приспособления для раскрывания пыльников отсутствуют. Фиброзный слой микроспорангиев покрытосеменных отличается большим разнообразием строения у разных их представителей. В зависимости от строения и расположения фиброзных клеток раскрывание микросинангиев (или отдельных микроспорангиев) происходит продольными трещинами, поперечными щелями, дырочками, клапанами или крышечками. Чаще всего они раскрываются продольной щелью, что является наиболее примитивным способом раскрывания.

Из материнских клеток (микроспороцитов) в результате двух последовательных или одновременных делений образуется тетрада микроспор. Микроспоры обычно скоро обособляются друг от друга и располагаются свободно в полости гнезда или бывают окружены периплазмодием, в случае наличия последнего. Однако в некоторых семействах, как *Winte-*

raceae, Droseraceae, Empetraceae, Ericaceae, Juncaceae и др. микроспоры остаются соединенными в тетрады вплоть до первого деления их ядра и даже до опыления. Кроме тетрад, встречаются также диады, состоящие из двух микроспор, как, например, у *Scheuchzeria palustris*. У многих представителей *Mimosaceae* тетрады объединены в более сложные комплексы, или полиады, содержащие от 8 до 64 микроспор, а у подсемейства *Cynanchoideae* семейства *Asclepiadaceae* микроспоры соединены в еще более сложные и специализированные образования, называемые поллиниями. У большинства *Orchidaceae* тетрады образуют небольшие комочки или целые поллинии. Однако у огромного большинства покрытосеменных пыльцевые зерна встречаются разобщенными друг от друга — в виде монад.

Развитие мужского гаметофита происходит внутри микроспоры, причем оно сводится лишь к двум делениям содержимого микроспоры. Микроспоры начинают прорастать еще внутри микроспорангия, и их содержимое делится здесь один или два раза. Поэтому к моменту раскрытия пыльника микроспоры уже не являются одноклеточными спорами, но превращаются в мужской гаметофит, который вместе с оболочкой микроспоры называется палинологами «пыльцевым зерном». Многие авторы строго разграничивают эти два понятия и микроспорами называют только одноклеточную стадию развития, в то время как другие авторы употребляют их как синонимы. Для палинологии, которая представляет собой учение о строении спородермы, или споровой оболочки, различия между микроспорами и пыльцевыми зернами не имеют значения, так как они касаются лишь внутреннего содержимого. Так как мужской гаметофит начинает свое развитие внутри оболочки микроспоры, то оболочка пыльцевого зерна является оболочкой микроспоры. Поэтому, когда речь идет о строении или эволюции оболочки, мы с одинаковым правом можем употреблять термины «микроспора» и «пыльцевое зерно». Термин микроспора имеет в палинологии даже некоторые преимущества, так как оболочка формируется именно у микроспоры, в то время как пыльцевое зерно не образует своей оболочки. Другими словами, пыльцевое зерно представляет собой оболочку микроспоры с заключенной внутри нее ранней стадией развития мужского гаметофита. Однако, исходя из того, что в палинологической литературе обычно принят термин «пыльцевое зерно», то в следующем параграфе, так же как в специальной части употребляется именно этот термин.

Поверхность микроспоры и пыльцевого зерна, обращенная к центру тетрады, называется проксимальной, а противоположная ей, обращенная наружу, — дистальной. В центре проксимальной поверхности находится проксимальный полюс, дистальный полюс располагается в центре противоположной поверхности. Воображаемая линия, соединяющая проксимальный и дистальный полюсы и проходящая через центр материнской тетрады, называется полярной осью. Экватор пыльцевого зерна — это очертание плоскости, перпендикулярной полярной оси, отстоящей на равном расстоянии от полюсов. Одиночные пыльцевые зерна, лишенные пор и борозд и равномерно покрытые экзиной, принято называть бесполлюсными, или аполярными (сем. *Laugaceae*, *Musaceae*, роды *Smilax*, *Populus* и др.). Для большинства покрытосеменных характерны равнополюсные, или изополярные пыльцевые зерна, у которых обе поверхности — дистальная и проксимальная — полностью сходны между собой (*Betula*, *Linaria*, *Illicium*, *Artemisia* и многие другие). У некоторых покрытосеменных наблюдаются разнополюсные, или гетерополярные пыльцевые зерна, у которых дистальная поверхность отлична от проксимальной (*Juglans*, *Carya*, *Zannichellia*, *Heliconia*, *Schisandra*). К гетерополярным пыльцевым зернам также относятся все дистально-апертурные пыльцевые зерна. Наконец, известны также многополюсные, или полиполярные пыльцевые зерна (например, *Nitraria sibirica*). У многополярных пыльцевых зерен наблюдается увеличение числа полюсов до четырех, и в связи с этим изменяется число и расположение борозд.

Пыльцевые зерна, так же как и споры, делятся на две большие группы — радиально-симметричные и билатерально-симметричные, менее часто встречаются асимметричные.

Форма и очертания пыльцевых зерен зависят в значительной мере от симметрии. При изучении ископаемой пыльцы палинологи чаще всего наблюдают очертания пыльцевых зерен (рис. 24—26). Поэтому здесь мы приводим только очертания пыльцевых зерен в оптическом разрезе при рассмотрении их с полюса и с экватора.

Измерения пыльцевых зерен производятся следующим образом: у билатерально-симметричных пыльцевых зерен измеряются длина полярной оси, продольный диаметр (длина) и поперечный диаметр (ширина); у радиально-симметричных — длина полярной оси и эква-

ториальный диаметр. Практически же у билатерально-симметричных пыльцевых зерен измеряется длина и ширина, так как такие зерна в боковом положении встречаются очень ред-

тено связан с цитоплазмой и практически почти неотделим от нее, и внешнего, который более тесно связан с вышележащими слоями, чем с внутренней интиной. Внешний слой интины нельзя отнести к вышележащим слоям,

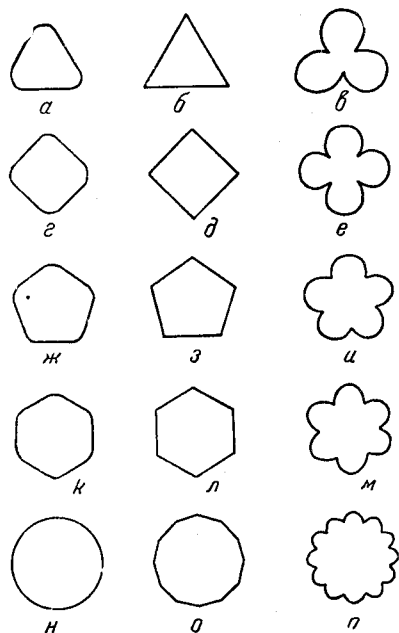


Рис. 24. Очертание полярных проекций радиально-симметричных пыльцевых зерен: а — округло-треугольные; б — треугольные; в — трехлопастные; г — округло-четырёхугольные; д — четырёхугольные; е — четырехлопастные; ж — округло-пятиугольные; з — пятиугольные; и — пятилопастные; к — округло-шестиугольные; л — шестиугольные; м — шестилопастные; н — округлые; о — многоугольные; п — много-лопастные

ко. У радиально-симметричных пыльцевых зерен, если они имеют очень короткую полярную ось, большей частью возможно бывает измерить только экваториальный диаметр.

Пыльцевые зерна покрыты защитной оболочкой — спородермой, обычно состоящей из нескольких слоев. Количество слоев оболочки выявляется обработкой пыльцевых зерен кислотами и щелочами и окрашиванием основным фуксином. Внутренние слои оболочки и клеточное содержимое легко растворяются в кислотах и щелочах, тогда как наружные, более устойчивые, почти не растворимы. Основным фуксин окрашивает только самые наружные слои оболочки и ее скульптуру.

Растворимые слои были названы Фрицше интиной (intina, intinium). Интина состоит из двух слоев — внутреннего тонкого, который

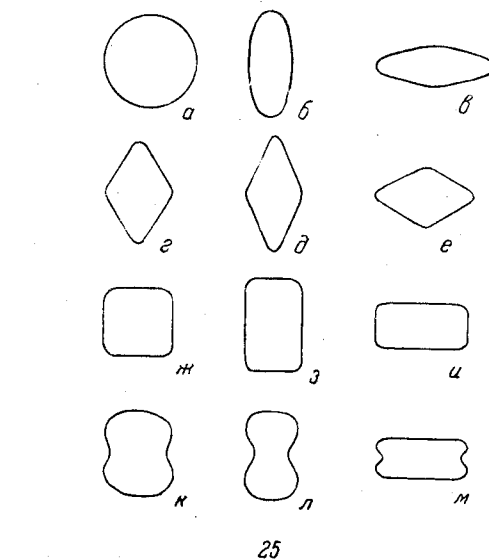


Рис. 25. Очертания в экваториальной проекции радиально-симметричных пыльцевых зерен: а — округлые; б — эллиптические; в — сплюснуто-эллиптические; г — ромбические; ж — и — четырехугольные; к, л — вдавленно-эллиптические; м — сплюснутые вдавленно-эллиптические

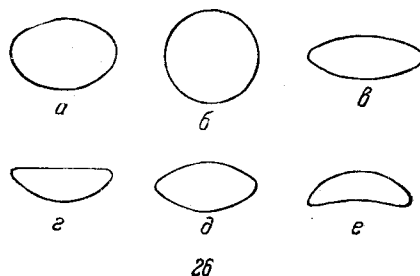


Рис. 26. а—в — очертание полярных проекций билатерально симметричных пыльцевых зерен: а — эллиптические; б — округлые; в — продолговато-эллиптические; г—е — очертание экваториальных проекций билатеральных пыльцевых зерен (г — плосковыпуклые; д — двояковыпуклые; е — вогнуто-выпуклые)

потому что он, как и внутренний слой интины, растворяется под действием кислот и щелочей. От внутреннего слоя интины он, в свою очередь, отличается тем, что не участвует в образовании пыльцевой трубки. Этот слой присут-

ствуется у очень многих пыльцевых зерен, обладающих или очень тонкой экзиной или порами.

Фрише первый обратил внимание на наличие толстого наружного слоя интины у пыльцевых зерен *Cupressaceae*, *Onagraceae* и других семейств и назвал его эксинтина. Эксинтину можно наблюдать и у пыльцы многих однодольных растений. У поровых пыльцевых

настоящее время различают пять основных слоев спородермы: два слоя интины и три слоя экзины.

- Спородерма: интина — 1) внутренняя интина
2) наружная интина
экзина — эндэкзина:
3) нэкзина
— эктэкзина:
4) мэкзина
5) сэкзина: подстилающий слой, столбиковый слой и покров.

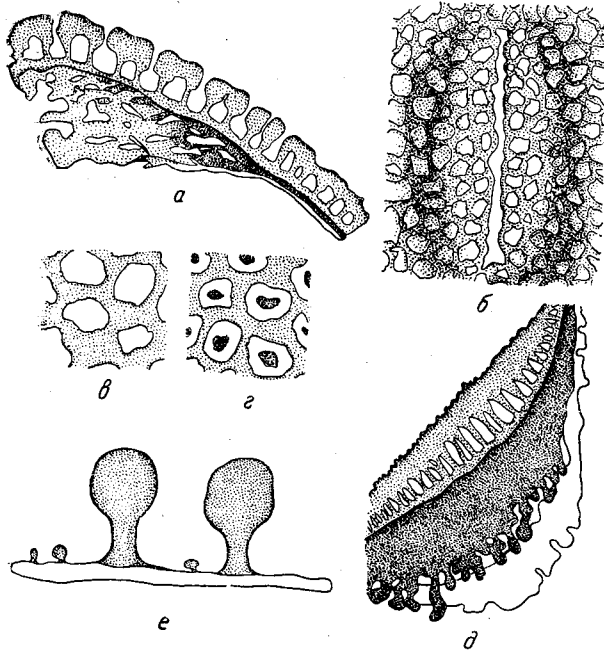


Рис. 27. Строение экзины пыльцевого зерна: а — срез экзины пыльцевого зерна *Tilia cordata* L., $\times 2500$; б, в — перфорированный тегиллум пыльцевого зерна *Tilia cordata* L. при опущенном тубусе микроскопа; г — при поднятом, $\times 2000$; е — *Chamaenerion angustifolium* (L) Scop., рисунок части экзины пыльцевого зерна, $\times 2500$; д — *Lilium martagon* L., рисунок части экзины пыльцевого зерна, $\times 2000$

зерен — *Betula*, *Alnus*, многих — *Rosaceae* — эксинтина заметно утолщена под порами и образует при этом подушковидные утолщения (opacus, onci).

Наружные слои оболочки — экзина (exina, exinium) состоят из очень стойких органических соединений и выдерживают высокие температуры и обработку концентрированными кислотами и щелочами. У ископаемой пыльцы сохраняется только экзина. Основным веществом, составляющим экзину, является спорополленин, количеством которого в оболочках пыльцы различных видов неодинаково. Химический состав и структура отдельных слоев экзины также неоднородны. Слои по-разному преломляют свет и в различной степени окрашиваются анилиновыми красителями. В

Эндэкзина (endexinium), или нэкзина — внутренний слой экзины отличается от всех лежащих выше слоев тем, что он не окрашивается основным фуксином, оставаясь сероватым и хорошо преломляющим свет (рис. 27, табл. I, см. рис. 1—3). Эндэкзина всегда присутствует, если имеются слои, лежащие выше ее. Последние исследования сверхтонких срезов оболочек спор и пыльцевых зерен плауновидных и голосеменных с помощью электронного микроскопа позволили обнаружить пластинчатый (лямеллятный) характер структуры нэкзины у спор *Lycopodium* и пыльцевых зерен *Cryptomeria*, *Ephedra*, *Cedrus* и других. Подобного пластинчатого слоя в оболочке пыльцевых зерен покрытосеменных не было обнаружено, нэкзина здесь составлена короткими пластинками, различным образом ориентированными.

Обычно непосредственно над эндэкзиной располагаются слои эктэкзины, верхние из которых образуют структурные элементы, распределение и форма которых обуславливает крайнее разнообразие текстуры и скульптуры экзины (рис. 28). Эктэкзина (ectexinium), или сэкзина (sexinium) интенсивно окрашивается основным фуксином и несколько буреет при ацетализе. Ультратонкая структура сэкзины зернистая. Сэкзина состоит из пленки, иногда очень тонкой, и расположенных на ней скульптурных элементов различной величины и формы. Эктэкзинные элементы, иногда соединяясь в верхних своих частях, образуют покрыв (tegillum) сплошной или перфорированный (рис. 27, б, в, г). При электронном микроскопировании оболочки *Clivia miniata* и оболочки злаков Б. Афзелиус и Д. Роули (Afzelius, 1955; Rowley, 1960) обнаружили наличие еще одного ранее неизвестного слоя, состоящего из тапетального материала, который заполняет ячейки сетки, располагаясь между столбиками, и покрывает их сверху. Этот слой состоит из рыхлого зернистого материала, растворяется при ацетализе.

У поровых пыльцевых зерен двудольных растений можно наблюдать слой, который находится между группой эктэксинных слоев и эндэксиной. Г. Эрдтман в 1943 г. назвал его мезэксиной. Этот же слой Фрицше описал под названием интэксины (intexina, intexinium) на

дающих мэкзиной, можно привести пыльцу *Tilia*, *Chamaenerion*, *Casuarina*, *Betula* и многих других. У пыльцевых зерен большинства однодольных мэкзинный слой отсутствует.

Следует, однако, отметить, что название эктэксина нельзя применять к конкретным

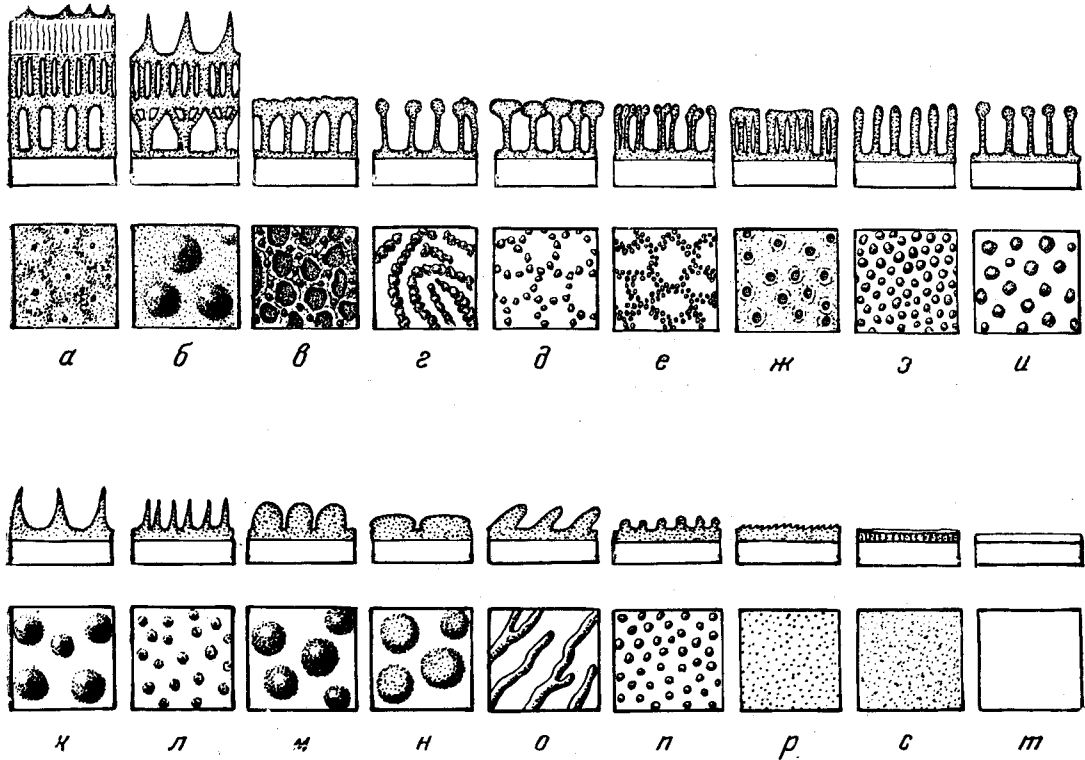


Рис. 28. Схематическое изображение расположения структурных элементов эскины пыльцевых зерен: а — трехслойно-стерженьковая (текстурная), мелкошиповатая (*Echinops ritro* L.); б — двухслойно-стерженьковая (текстурная) шиповатая (*Centaurea cyanus* L.); в — текстурно-сетчатая (*Tilia sibirica* Вauer); г — ребристая, стерженьковая (*Acer pseudoplatanus* L.); д — сетчатая, однорядно-стерженьковая (*Butomus umbellatus* L.) е — сетчатая, двурядно-стерженьковая (Sparganiaceae, Турhасеae); ж — ямчатая (Eriocaulaceae); з — столбчатая (*Gentiana pneumonanthe* P.) и — булавовидная (*Lomandra effusa* L. a. d. l.); к — крупно-шиповатая (*Malva alcea* L.); л — мелко-шиповатая (*Hydrocharis morsusrauae* L.); м — сглаженно-коническая (*Asarum arifolium* Mich.); н — бородавчатая (*Ensete edule* (Gmel.) Ноган.); о — ребристая нестерженьковая (*Spathiphyllum cochlearispathum* Engl.); п — бугорчатая (*Dracaena aurea* H. M. a. n. n.); р — зернистая (Cyperaceae); с — пятнистая текстура (Poaceae); т — гладкая (Zingiberaceae)

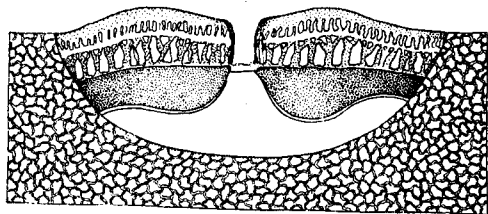
примерах *Oenothera mollis* и *Clarkia elegans* (Frizsche, 1837, стр. 106, таб. XII, см. рис. 10, 14). В последней работе Г. Эрдтмана мезэксина не упоминается, так же как и в работе Фегри и Иверсена (Faegri and Iversen, 1950). Мезэксина была отнесена Эрдтманом к эктэксине, а Фегри и Иверсен присоединили ее к эндэксине.

Мэкзина (mexina, mexinium) представляет собой особый рыхлый грубозернистый слой, сильно утолщающийся под порами (рис. 29). В качестве примеров пыльцевых зерен, обла-

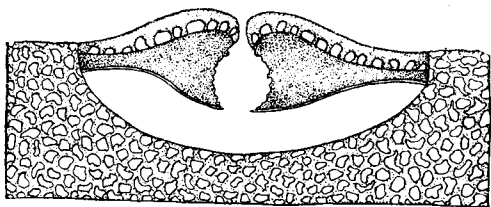
отдельным слоям, так как эктэксина представляет собой целую группу слоев.

Характер поверхности эскины (см. рис. 28) обусловлен различным расположением и формой структурных элементов эктэксинного слоя. Структурные элементы большей частью представлены в виде палочек-стерженьков (basillum, — la). Иногда стерженьки, срастаясь в своих верхних частях, образуют покров (tegillum). В этом случае эскина может быть названа покровной, или тегиллятной. Край пыльцевого зерна при этом в оптическом раз-

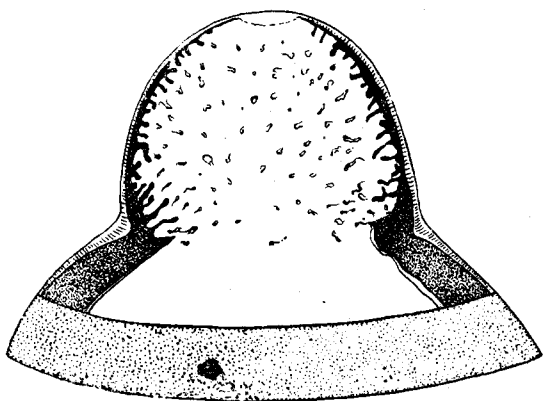
резе будет ровным. Узор экзины, обусловленный внутренним ее строением, может быть сетчатым или пятнистым (см. рис. 28, в, с). Если же структурные элементы не покрыты пленкой, а образуют на поверхности оболочки



а



б



в

Рис. 29. Строение поры: а — *Centaurea cyanus* L.; б — *Tilia cordata* L.; в — *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., $\times 2000$

скульптуру, то такой тип экзины может быть назван скульптурным. Скульптурные образования хорошо заметны по краю оптического разреза пыльцевого зерна в виде шипов, бородавок, ребрышек, палочек, зернышек и т. п. (см. рис. 28). Последними работами по электронному микрофотографированию оболочек пыльцевых зерен было доказано наличие каналов в экзине, соединяющих различные ее слои с цитоплазмой.

Тип скульптуры и текстуры экзины у известной нам пыльцы покрытосеменных является надежным систематическим признаком иногда для видов, но чаще для родов и семейств.

Пыльцевые зерна большинства покрытосеменных растений обладают специальными местами выхода пыльцевой трубки, так называемыми апертурами (apertura). Они могут быть представлены бороздами или порами. Форма апертур, их строение и количество являются одним из важнейших систематических признаков в пределах рода и часто семейства.

Борозда чаще всего представляет собой вытянутое в длину углубление в экзине, покрытое тонким слоем экзины, который называется бороздной мембраной. Исключением являются пыльцевые зерна некоторых семейств, у которых бороздная мембрана имеет экзинный слой и скульптуру, сходную с общей поверхностью зерна (сем. Aponogetonaceae; роды *Cabomba*, *Corsia*, *Dillenia* и немногие другие). В некоторых случаях на бороздной мембране имеются отдельные зерна экзины, сгруппированные в виде крышечки — оперкулума. После искусственной или естественной фоссилизации оперкулум часто утрачивается.

Очертания борозд довольно разнообразны. Оно может быть эллиптическим — вытянутым или широким, почти округлым, как у пыльцы *Drimys*, с закругленными концами, как у пыльцы видов *Lilium*, иногда концы борозд бывают щелевидно-заостренные, как у пыльцы *Egicaseae*. В некоторых случаях очертания борозд почти совпадают с очертанием пор, и бывает трудно решить, является ли этот тип пыльцы бороздно-поровым или просто поровым (пыльца *Ambrosia*, *Xanthium*, *Dipsacaceae* и некоторых др.). Количество борозд у пыльцевых зерен колеблется от одной до тридцати и более.

Поры могут представлять собой сквозные отверстия в экзине, или отверстия пор бывают закрыты поровой мембраной. Иногда на поровой мембране имеются зерна экзины, как у пыльцы видов *Liquidambar* или *Alisma*. У пыльцевых зерен злаков экзинные зернышки соединены в оперкулум. В зависимости от толщины слоев поры подразделяются на ободковые («окаймленные») и простые. У ободковых пор ободок окружает отверстие поры. Он образуется за счет утолщения верхнего, среднего или нижнего слоя экзины. Ободковые поры могут различаться формой канала. У пыльцы злаков канал поры цилиндрический, у пыльцы *Tilia cordata* и *Centaurea cyanus* канал поры несколько расширен в ниж-

ней части; апертуры пыльцы *Tilia* могут рассматриваться либо как удлиненные поры, либо как укороченные борозды. Особым типом поры является так называемая камерная пора. Однако в большинстве случаев у пор, описываемых в литературе как «камерные», настоящей камеры нет. Так, например, у пыльцы *Tillia* или *Aralia* «камера» образована за счет утолщения одного из слоев экзины. Но в некоторых случаях имеется свободное ничем не заполненное пространство под поровым отверстием. Хорошим примером настоящей камерной поры являются поры пыльцевых зерен *Chamaenerion angustifolium*. Различия между порами заключаются также и в характере поверхности внутренних слоев экзины, окружающих пору: она может быть гладкой или неровной (например, зубчатой, как у пыльцы *Myrica*, или с бахромчатыми выростами, как у пыльцевых зерен *Chamaenerion angustifolium* (см. рис. 29, в).

Во многих группах растений весьма существенным признаком при различении систематических единиц является форма, характер края и размеры порового отверстия у пыльцы. Так, например, пыльца видов рода *Alnus* различается формой порового отверстия, пыльца родов семейства *Restionaceae* различается между собой характером края, формой и размерами порового отверстия.

Места прорастания различным образом располагаются на поверхности пыльцевых зерен. Они могут находиться на одном из полюсов или вблизи него, на обоих полюсах, могут пересекать экватор, быть рассеянными по всей поверхности пыльцевых зерен. Реже апертуры вообще отсутствуют. Полярные апертуры бывают монополярные и диполярные. У пыльцевых зерен покрытосеменных полярная апертура располагается на дистальном полюсе и называется дистальной апертурой. Дистальная апертура, имеющая удлиненное очертание, называется дистальной бороздой (*sulcus*, -*ci*). При наличии двух дистальных борозд последние располагаются ближе к латеральным сторонам пыльцевого зерна. Такие двудистальнобороздные (бисульфатные) пыльцевые зерна встречаются среди *Bromeliaceae*, *Agacaceae* (*Palmae*), *Agacaceae*, *Dioscoreaceae* и некоторых других семейств. Однодистальнобороздные (унисульфатные) пыльцевые зерна присущи многим однодольным и низшим двудольным. Такого типа пыльцевые зерна имеют много общего в своем строении с пыльцой *Cycadales*, некоторых *Bennettitales* и *Ginkgoales*.

Дистальная пора (*ulcus*, -*ci*) весьма типична для пыльцевых зерен ветроопыляемых семей-

ств однодольных растений — *Flagellariaceae*, *Restionaceae*, *Poaceae* (рис. 30) и др.

Дистальная трехщелевая пора (*trichotomosulcus*) известна только у пыльцы однодольных, главным образом из семейств пальмовых и лилейных.

Экваториальными апертурами называются места прорастания, расположенные в экваториальной плоскости или пересекающие экватор. Если они имеют удлиненное очертание и вытянуты меридионально, их называют меридиональными бороздами (*colpus*, -*pi*) или иногда кольцами.

Экваториальные апертуры, имеющие округлые очертания, называются порами (*porus*, -*gi*).

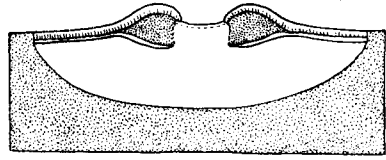


Рис. 30. Строение поры *Aeluropus litoralis* (Genon) Pall., $\times 2000$

Трехпоровые пыльцевые зерна характерны для многих двудольных.

Большому числу двудольных свойственна пыльца, имеющая сложные апертуры — и борозды и поры. Поры совмещаются с бороздами, причем поры большей частью располагаются в центре борозд. Пыльцевые зерна подобного строения называются борозднопоровыми или кольпоратными. В некоторых случаях, например, у пыльцы сем. *Wogaginaceae*, поровые борозды чередуются с бороздами, лишенными пор, — такие пыльцевые зерна называются разнобороздными или гетерокольпанными. Поверхность обычного бороздного и борозднопорового пыльцевого зерна можно разделить на следующие области — два апокольпиума и мезокольпиумы. Апокольпиумы располагаются у дистального и проксимального полюсов, составляя безапертурную часть поверхности. Площади апокольпиумов зависят от длины борозд. Мезокольпиумы являются областями, ограниченными двумя соседними бороздами; число мезокольпиумов зависит от числа борозд. Размеры апокольпиумов и мезокольпиумов являются часто надежными диагностическими признаками.

В большинстве случаев диаметр поровых отверстий не вполне совпадает с шириной борозд. Поры могут быть вытянуты в экваториальном или меридиональном направлении. Иногда края экваториально вытянутых пор,

сливаясь, образуют одну экваториальную борозду. Если поровое отверстие полностью совпадает с очертанием борозды, то эти, по существу, сложные апертурсы, называются поровыми аперттурами.

Нередко короткие бороздки, называемые ругами (*rugae*), бывают рассеяны по всей поверхности пыльцевого зерна. Такие пыльцевые зерна называются рассеянобороздковыми. Тип пыльцевого зерна постоянен в пределах вида, рода, часто, семейства и служит важным систематическим признаком.

ЭВОЛЮЦИЯ ОБОЛОЧКИ ПЫЛЦЕВЫХ ЗЕРЕН

Наиболее примитивным типом строения оболочки микроспор и пыльцевых зерен покрытосеменных является оболочка с одной полярной

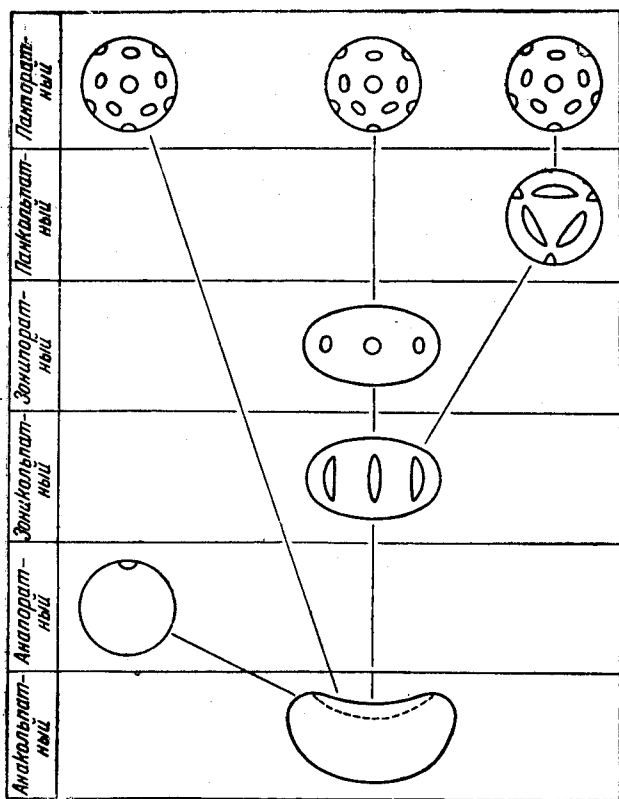


Рис. 31. Схема эволюции основных типов строения оболочки микроспор покрытосеменных (Тахтаджян, 1959)

бороздой (рис. 31). Полярная борозда чаще всего помещается на дистальном полюсе микроспоры (и пыльцевого зерна), как у Магно-

liaceae и Nymphaeaceae, реже она занимает проксимальный полюс, как у Apocynaceae. Дистальное расположение является, по всей вероятности, более примитивным, чем проксимальное. Некоторые микроспоры с дистальными бороздами, например, микроспоры рода *Magnolia*, мало отличаются от микроспор Cusadaceae или *Ginkgo*. Однобороздные микроспоры характерны для некоторых наиболее примитивных семейств двудольных, особенно для семейств порядка Magnoliales. Они характерны также для большинства однодольных. Иногда, как например, у пыльцы Agaceae, Bromeliaceae и др. встречаются две дистальные борозды.

У пыльцы некоторых семейств, как например, у Lauraceae, произошла редукция полярной борозды. Интина здесь сильно утолщена, а экзина превратилась в нежную прозрачную пленку; вследствие этого функция борозды исполняется здесь всей поверхностью микроспоры. Редукция борозды произошла также у микроспор ряда водных однодольных, где она осуществилась, однако не путем утолщения интины, а в результате утоньшения и, наконец, полного исчезновения экзины, связанного с гидрофилией (*Elodea*, *Hydrocharis*, *Najas* и др.).

В другом направлении шла эволюция дистальной борозды у пыльцы ветроопыляемых однодольных, где в результате ее укорочения и редукции образовалась одна дистальная пора. Однопоровые микроспоры характерны для Flagellariaceae, Restionaceae и т. д. Этот тип микроспор достиг наиболее высокого уровня специализации у злаков. У некоторых однодольных, как Limncharitaceae и Alismataceae, из однобороздных микроспор возникли многопоровые микроспоры с порами, рассеянными по всей поверхности зерна.

Из однобороздных микроспор типа Magnoliaceae в процессе эволюции возникли трехбороздные микроспоры (см. рис. 31), которые характеризуются тремя меридиональными бороздами, пересекающими экватор под прямыми углами. По своему положению меридиональные борозды не соответствуют, таким образом, полярной борозде однобороздных микроспор.

Трехбороздные (трикольчатные) микроспоры встречаются только у покрытосеменных, характеризуя большинство двудольных и даже такие примитивные семейства, как Trochodendraceae и Tetracentraceae. У примитивных типов трехбороздных микроспор мембрана борозды сплошная, неперфорированная, как у *Trochodendron*, *Tetracentron*, Hamamelidaceae, Ranales, Papaveraceae и др. Более же специа-

лизированные трехборзднопоровые (трикольпоратные) микроспоры, как у *Fagaceae*, *Rosaceae*, *Lamiaceae* *Caprifoliaceae* и многих других, характеризуются наличием отверстия в пленке борозды.

Во многих направлениях эволюции двудольных из трехборздных микроспор возникают многоборздные (поликольпатные) микроспоры. Многоборздные микроспоры встречаются в очень различных семействах, причем очень часто в одном и том же семействе и нередко даже в пределах одного и того же рода имеются также и трехборздные формы. Так, например, в пределах рода *Anemone* встречаются как трехборздные, так и многоборздные микроспоры. Очевидно, переход трехборздного типа в многоборздный не связан со столь резким изменением структуры оболочки, как переход одноборздного типа в многоборздный. Более специализированные формы многоборздных микроспор характеризуются наличием отверстия в мембране борозды (многоборзднопоровые микроспоры). В некоторых случаях наблюдается чередование перфорированных и неперфорированных борозд (разноборздные, или гетерокольпатные микроспоры).

Другим направлением эволюции трехборздных микроспор является уменьшение числа борозд до двух (см. рис. 31). Такие двуборздные (дикоальтные) микроспоры характерны, например, для *Calycanthaceae*, *Hypocoit*, некоторых зонтичных и др. В некоторых случаях, как например, у *Populus*, возникла безборздная (акольпатная) микроспора.

Из микроспор с меридиональными бороздами возникли в некоторых группах двудольных рассеянноборздкового (периругатные) микроспоры. У рассеянноборздковых микроспор борозды ориентированы в разных направлениях и разбросаны по всей их поверхности. Рассеянноборздкового микроспоры встречаются, например, у некоторых видов *Anemone*, *Clematis*, *Ranunculus* и *Corydalis*, у ряда сложноцветных и т. д. Число бороздок доходит иногда до 30.

Подобно тому, как из одноборздных микроспор возникли однопоровые и многопоровые формы, так и трехборздные и многоборздные типы дали начало трехпоровым и многопоровым микроспорам. Независимо от числа и расположения пор, они бывают двух основных типов. Более примитивные типы пор, например, у пыльцы *Berberidaceae*, *Ranunculaceae*, *Liquidambar* и др. характеризуются тем, что они не представляют собой еще сквозного отверстия в экзине и имеют эндэксиновую пленку (слепые поры). Мембрана поры у них

покрыта зернышками и мало отличается от экзины, края поры не утолщенные, слабо выраженные, неровные, зазубренные, иногда как бы изорванные или даже почти бахромчатые. Слепые поры очень мало отличаются от примитивных борозд типа микроспор *Hamamelidaceae*, *Berberidaceae* и *Ranunculaceae*. Более специализированные типы пор бывают, наоборот, обычно сквозные, с перфорированной экзиной. Края их резко оконтурены и часто утолщенные, ровные.

У трехпоровых микроспор все три поры расположены вдоль экватора, и они возникли, несомненно, в результате редукции трех меридиональных борозд. Трехпоровые микроспоры характерны, например, для *Muricaceae*, *Casuarina*, *Platycodon* и многих других двудольных. Многопоровые же микроспоры бывают двух типов. В одном случае, как у *Pterocarya*, *Theligonum* и др., поры расположены вдоль линии экватора. Подобные экваториальнопоровые микроспоры возникли, несомненно, из меридианальноборздных форм. Однако в большинстве случаев поры не приурочены к экватору и рассеяны по всей поверхности микроспоры. Рассеяннопоровые микроспоры характерны, например для *Liquidambar*, *Buxus*, большинства *Caryophyllaceae*, для *Chenopodiaceae*, *Malvaceae*, *Cucurbitaceae*, *Plantago* и очень многих других двудольных. Во многих случаях рассеяннопоровые микроспоры произошли, вероятно, из экваториальнопоровых микроспор в результате увеличения числа пор. Возможность такого увеличения доказывается, например, тем, что у многих растений, например, у видов *Betula* наряду с трехпоровыми микроспорами встречаются иногда также четырехпоровые и даже 5—6- и 7-поровые. Повидимому, во всех тех случаях, когда многопоровый тип возникает из меридианальноборздного, он всегда бывает вначале экваториальнопоровым. При возникновении же многопоровых микроспор из рассеянноборздкового (полиругатного) типа они, естественно, оказываются с самого начала рассеяннопоровыми. Убедительным доказательством этого являются промежуточные образования между бороздами и порами, наблюдаемые, например, у *Anemonella* и некоторых видов *Ranunculus*.

СЕМЕЗАЧАТОК, МЕГАСПОРАНГИИ И МЕГАСПОРА

По своей форме и ориентации семезачатки покрытосеменных могут быть нескольких типов, которые, однако, иногда переходят один в другой. Если ось семезачатка и семеножка

МУЖСКОЙ И ЖЕНСКИЙ ГАМЕТОФИТ. ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

находятся на одной прямой, то семезачаток называется атропным (ортотропным), или прямым. Гораздо более распространены анатропные, или обращенные семезачатки, т. е. семезачатки, загнутые вниз на 180° и приросшие вследствие этого своим боком к удлинённой семеножке. Анатропные семезачатки характерны для большинства покрытосеменных и представляют собой, по-видимому, исходный тип. Если семезачатки повернуты лишь на 90° , они называются гемитропными (гемианатропными), или полуобращенными. Гемитропные семезачатки являются промежуточным типом между анатропными и атропными семезачатками. В тех случаях, когда семезачаток вследствие более сильного разрастания одной стороны становится изогнутым, он называется кампилотропным, или полусогнутым. Если же семезачаток перегибается посередине таким образом, что мегаспорангий имеет в продольном разрезе подковообразную форму, то он называется амфитропным, или согнутым.

В связи с тем что семезачатки покрытосеменных оказались защищенными в замкнутых вместилищах, образованных мегаспорофиллами, они подверглись ряду существенных изменений. В то время как у голосеменных преобладают массивные семезачатки с толстыми обычно покровами и со сравнительно большим запасом питательных веществ, у покрытосеменных семезачатки небольшие, часто очень мелкие, с более слабо развитыми покровами и совершенно лишены запасов питательных веществ. Эта экономия материала на построение семезачатка оказалась очень важным биологическим преимуществом покрытосеменных, и позволила, в частности, значительно повысить семенную продуктивность.

У подавляющего большинства раздельнолепестных двудольных, у части спайнолепестных (*Plumbaginales*, *Primulales*, *Ericales* и *Ebenaceae*) и у большинства однодольных семезачатки имеют двойной интегумент. Из двух интегументов лишь внутренний является, вероятно, настоящим интегументом. Что же касается внешнего интегумента, то он произошел, по всей вероятности, из купулы голосеменных предков. В разных линиях эволюции покрытосеменных из двойного интегумента возник простой интегумент. В большинстве случаев простой интегумент возник в результате полного слияния обоих покровов, но в некоторых случаях он образовался в результате недоразвития внутреннего или наружного покрова. Иногда в результате редукции покров семезачатка исчезает полностью.

Мужской гаметофит покрытосеменных крайне упрощен и редуцирован. Все развитие гаметофита вместе с процессом сперматогенеза сводится лишь к двум делениям. Так как проталлиальная клетка здесь не образуется, то все содержимое микроспоры соответствует антеридиальной клетке. Поэтому первое же деление содержимого микроспоры дает начало большой клетке трубки и маленькой генеративной клетке. Генеративная клетка делится, или, находясь еще в микроспоре, или же в пыльцевой трубке, и дает начало двум спермиям. Женский гаметофит покрытосеменных очень редуцирован и возникает в результате минимального числа клеточных делений. Первое деление ядра функционирующей мегаспоры приводит к образованию двух ядер, которые расходятся к полюсам сильно удлинённой мегаспоры, а между ними образуется крупная вакуоля. В результате двух последовательных делений этих ядер у каждого полюса получается по четыре ядра. Возникает восьмиядерная стадия развития женского гаметофита. В процессе дальнейшего развития от каждого полюса отходит по одному ядру в центральную часть гаметофита. Эти так называемые полярные ядра сближаются в центральной части и сливаются или сразу же или только перед оплодотворением, а иногда и вовсе не сливаются. В результате слияния полярных ядер образуется центральное ядро, или ядро центральной клетки женского гаметофита, называемое часто «вторичным ядром» зародышевого мешка. Три из четырех ядер каждого полюса облекаются цитоплазмой, превращаясь в плотно друг к другу прилегающие клетки. Из халазальных ядер формируются антиподы, а из трех микропиллярных ядер образуется одна яйцеклетка и две синергиды. Таково строение «нормального» восьмиядерного (и семиклеточного) женского гаметофита. Он наблюдается у подавляющего большинства покрытосеменных, причем, несмотря на то что способы его возникновения могут быть различны, окончательное строение в основных чертах поразительно однородно. Таким образом, у покрытосеменных мы наблюдаем совершенно новый тип женского гаметофита, резко отличающийся от взрослых гаметофитов всех архегониальных голосеменных, но сохранивший некоторые черты их ранних фаз развития. Он является наиболее упрощенным из известных в растительном мире женских гаметофитов, состоит из минимального количества клеток и требует для своего образования наи-

меньшего количества клеточных делений. В физиологическом же отношении он является наиболее совершенным типом женского гаметофита.

Если у голосеменных микроспоры попадают непосредственно на мегаспорангий, то у покрытосеменных они попадают на поверхность рыльца, покрытую различными выростами в виде сосочков или волосков. Липкая поверхность рыльца способствует удерживанию микроспор. Под влиянием веществ, выделяемых рыльцем, микроспоры прорастают. Содержимое микроспоры, одетое интиной, начинает высываться через отверстие в экзине или утонченное место в ней наружу в виде небольшого сосочка. Сосочек этот растет и становится тонкой нитевидной пыльцевой трубкой. Пыльцевая трубка врастает сначала в рыльце, а затем прокладывает себе дорогу по тканям стилодия или столбика и проникает в конце концов внутрь семезачатка в женский гаметофит. Войдя в женский гаметофит и достигая яйцевого аппарата, пыльцевая трубка изливает свое содержимое. Один из спермиев сливается с яйцеклеткой (сингамия), другой же — с двумя полярными ядрами (тройное слияние). В результате сингамии образуется диплоидная зигота, в результате тройного слияния — триплоидное первичное ядро эндосперма. Это «двойное оплодотворение», как его называют после открытия этого явления С. Г. Навашиным в 1898 г., представляет собой характерную особенность покрытосеменных, резко отличающую их от всех остальных представителей растительного мира. Возникновение двойного оплодотворения было важным достижением в эволюции семенных растений. Оно позволило достичь максимальной экономии материала на построение высокосовершенного женского гаметофита покрытосеменных и крайнего ускорения процесса его образования. Универсальность процесса двойного оплодотворения для всех покрытосеменных, разножающих половым путем, говорит о тесной связи этого явления с происхождением цветка и о глубокой его древности.

СЕМЯ

После оплодотворения и зигота и первичное ядро эндосперма начинают обычно через очень короткий период покоя зиготы развиваться дальше. Первым делится обычно ядро эндосперма, т. е. образование эндосперма начинается раньше, чем развитие зародыша. С образованием зародыша происходит превращение всего семезачатка в семя. В строении семени

сохраняются основные особенности строения семезачатка, но покровы достигают здесь часто значительной дифференциации.

Зрелое семя состоит из зародыша, более или менее развитого эндосперма (который иногда, как у орхидных, совершенно отсутствует) и семенной кожуры. Кроме того, из остатков ткани мегаспорангия (нуцеллуса) иногда образуется еще одна питательная ткань, или перисперм (например у *Piperaceae* и *Zingiberales*).

В процессе эволюции покрытосеменных происходило уменьшение количества и исчезновение эндосперма в зрелых семенах и соответствующее увеличение размеров зародыша. У более примитивных покрытосеменных, например, у *Magnoliales*, мы наблюдаем обильный эндосперм и очень маленький зародыш с мало развитой почечкой. У подвинутых же групп, наоборот, зародыш разрастается, а эндосперм уменьшается или даже исчезает. Здесь мы наблюдаем нечто аналогичное тому, что происходит в животном мире, где у высших форм зародыш в теле матери достигает большего развития.

Уменьшение количества эндосперма связано с увеличением размеров зародыша. Наличие более крупного зародыша создает возможность для отложения запасных веществ в самом зародыше — в его семедолях. Это является весьма значительным прогрессом, так как пища, откладываемая в семедолях, более доступна для прорастающего зародыша, чем пища окружающего его эндосперма.

Зародыш у большинства покрытосеменных состоит из корешка, стебелька, семедоль и почечки. Корешок представляет собой зачаток главного корня. Иногда имеются зачатки придаточных корней. Стебелек, или подсемедольное колено (гипокотиль), переходит книзу в зародышевый корень, или корешок, который развивается при дальнейшем росте растения в главный корень. Вверху стебелька находится два или один зародышевых листьев или семедоль. Лучше всего развиты семедоли в семенах без эндосперма, где в них откладываются запасные вещества. На верхушке стебелька находится зародышевая почка, или почечка (плюмула), в которой можно отличить точки роста стебля и один или даже несколько листьев. Из почечки развивается впоследствии первичный побег. На основании строения своих зародышей покрытосеменные делятся на две большие группы (подклассы) — двудольных и однодольных. У первых зародыш имеет в огромном большинстве случаев две семедоли, у вторых же он снабжен одной семедолью.

Однодольный тип зародыша встречается лишь у покрытосеменных и произошел в процессе эволюции из двудольного, который характерен также для многих голосеменных.

Семенная кожура (спермодерма) образуется большей частью или даже целиком из интегумента семезачатка. В состав кожуры иногда входит весь покров семезачатка, но чаще всего она развивается только из наружных слоев покрова, а остальная его часть разрушается во время развития семени. Семенная кожура имеет обычно очень сложное гистологическое строение и состоит из характерных отчетливо выраженных слоев различных типов клеток. Строение семенной кожуры имеет поэтому большое систематическое значение.

ПЛОД

Плодом называется орган покрытосеменных растений, который образуется из цветка, как правило, после оплодотворения, содержит внутри себя одно или несколько семян и служит для их формирования, защиты и распространения.

Строение плода в основном сохраняет признаки тех органов цветка, из которых он возникает, но в процессе развития и созревания многих, особенно сочных, плодов первоначальные структуры подвергаются глубоким морфологическим и гистологическим изменениям, маскируются, а признаки собственно плода выступают все более ясно. Поэтому зрелый плод отличается от соответствующих органов цветка так же сильно, как и семенная кожура от интегумента семезачатка. Плод состоит из перикарпия (околоплодника) — разросшейся и видоизмененной стенки завязи, нередко с участием других органов, одного или нескольких гнезд (полостей внутри перикарпа) и заключенных внутри них семян, прикрепленных к плацентам. В перикарпе гистологически всегда различимы экзокарий (внеплодник), мезокарий (межплодник) и эндокарий (внутриплодник) различной трещины, строения и консистенции у разных плодов. Иногда различают также комплексные образования из двух соседних слоев, например, склеренхимный мезэндокарий (косточка вишни и других представителей семейства *Amygdalaceae*).

Только у наиболее примитивных плодов, возникающих из верхнего апокарпного гинецея, в образовании плода принимают участие лишь плодолистики («голый» плод). Однако и здесь в большей или меньшей степени участвует цветочная ось. Если у *Aquilegia* она представлена коротким и широким конусом

между листовками, то у *Myosurus* длина ее весьма значительна, а у *Fragaria* цветоложе сильно разрастается ко времени созревания плода, становится сочным и сладким.

В процессе эволюции в связи с прогрессивной специализацией плодов развитием различных приспособлений к защите и распространению семян, в формировании плода принимают все большее участие и другие органы цветка и соцветия. К ним относятся: гипантий, околоцветник, чашечка, венчик и тычинки, прицветники и т. д. У менее высокоорганизованных плодов, возникающих из верхней завязи, эти органы остаются при плодах в засохшем состоянии и создают лишь дополнительный защитный покров или неспециализированные средства распространения семян. У более совершенных форм происходит полное срастание наружных цветковых и внецветковых органов с гинецеем с образованием нижней завязи, нижнего плода и весьма разнообразных и специализированных приспособлений к диссеминации.

Достаточно полной разработанной морфогенетической классификации плодов, охватывающей их разнообразие и показывающей происхождение одним типом из других, до сих пор нет. В связи с приспособлением к различным агентам распространения семян, в различных линиях развития покрытосеменных возникают конвергентные формы («коробочки», «ягоды», «костянки», псевдомономерные плоды и т. д.), которые создают дополнительные трудности для суждения об их истинном происхождении. Несмотря на это, основные типы плодов и линии их развития можно считать установленными. Поскольку наиболее существенная часть плодов образуется из плодолистиков, главные типы их определяются типом гинецея. Поэтому плоды делятся на апокарпные и ценокарпные. Последние подразделяются на синкарпные, паракарпные и лизикарпные.

Апокарпные плоды (рис. 32, *a—d*). Самым примитивным типом апокарпных плодов является ациклическая многолисточка (*Magnoliaceae*, *Trollius*, *Caltha*), состоящая из спирально расположенных на более менее удлиненном цветоложе многочисленных плодиков — листовок, вскрывающихся сверху вниз по брюшному шву, реже на спинке вдоль средней жилки (некоторые *Magnoliaceae*). Дальнейшая эволюция ациклической многолисточка проходила, по-видимому, несколькими путями.

В результате уменьшения числа листовок образовались пяти-, трех- и однолисточка (*Aconitum*, *Delphinium*, *Consolida*). Другой линией эволюции ациклической многолисточка

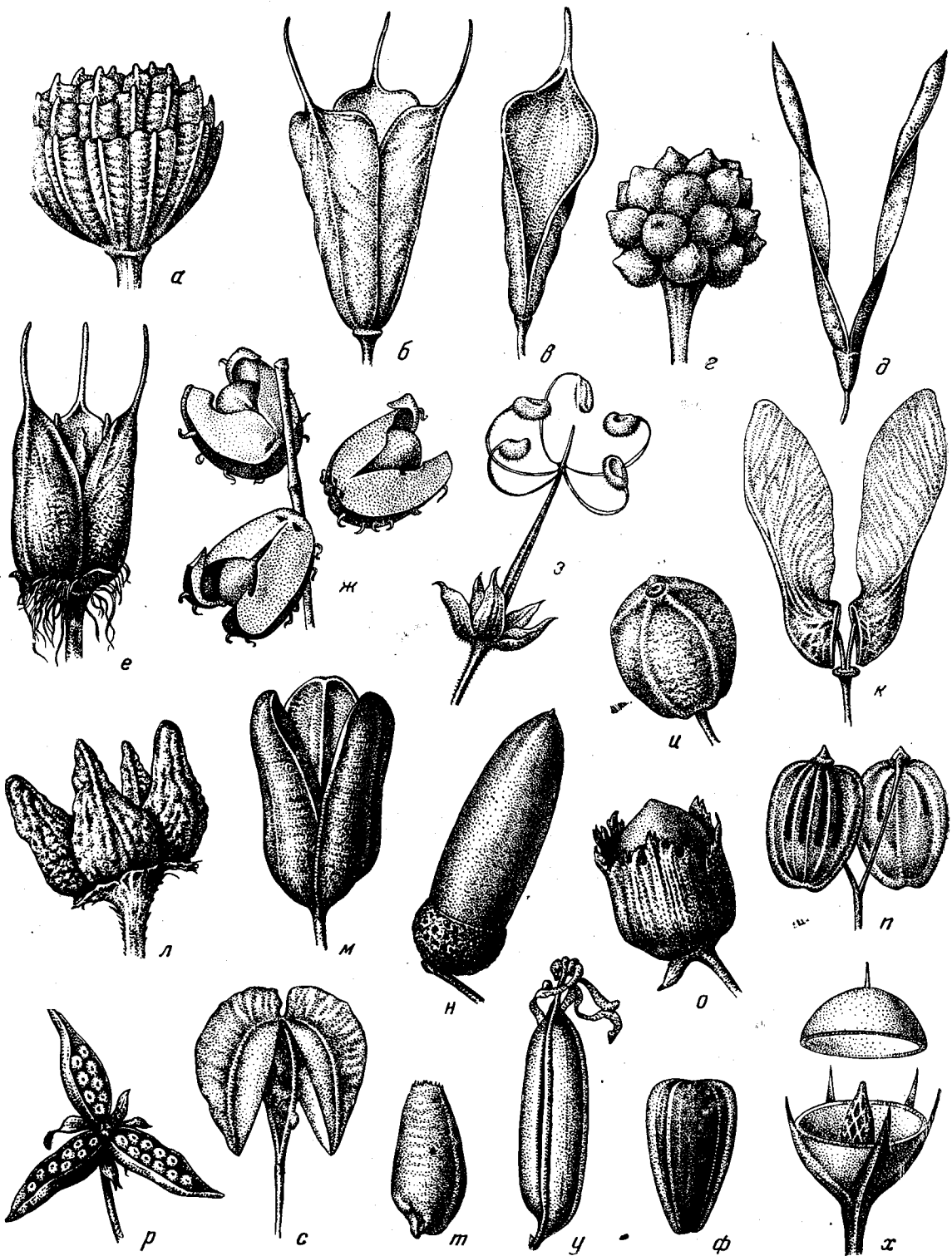


Рис. 32. Типы плодов. Апокарпные плоды: а — многолистовка *Trollius europaeus* L.; б — трехлистовка *Aconitum excelsum* Reichenb.; в — однолистовка *Delphinium consolida* L.; г — многоорешек *Ficaria verna* Huds.; д — боб *Caragana arborescens* Lam. Синкарпные плоды: е — верхняя синкарпная коробочка *Hypericum perforatum* L.; ж — рэгма *Ricinus communis* L.; з — стерigma *Geranium pratense* L.; и — карцерула *Tilia cordata* Mill.; к — двукрылатка *Acer tataricum* L.; л — ценобий *Lithospermum arvense* L.; м — нижняя синкарпная коробочка *Iris sibirica* L.; н — жолудь *Quercus robur* L.; о — орех *Corylus avellana* L.; п — вислоплодник *Heracleum sibiricum* L. Паракарпные плоды: р — верхняя паракарпная коробочка *Viola arvensis* Murr.; с — стручочек *Thlaspi arvensis* L.; т — зерновка *Triticum aestivum* L.; у — нижняя паракарпная коробочка *Orchis maculata* L.; ф — семянка *Helianthus annuus* L. Лизикарпные плоды: х — лизикарпная крыночка, *Anagallis arvensis* L. (Каден, 1955)

явилось приспособление к распространению семян животными путем суккулентизации перикарпия. При этом возникла сочная многолистровка, характерная, например, для большинства Аппокасеае, для *Schisandra* и др. Подобный же процесс происходил при образовании из сухой однолистровки сочной однолистровки *Actaea*.

Третье направление специализации связано с редукцией числа семян в каждом плодике до одного и с потерей способности вскрываться при созревании. Это обеспечивало лучшую защиту зародыша и привело к образованию ациклического многоорешка с кожистым или более менее деревянистым перикарпием, характерного для *Anemone*, *Ranunculus*, *Clematis* и некоторых других *Ranunculaceae*, для *Potentilla*, *Geum* и других розоцветных. Особым видом многоорешка является плод *Fragaria* и *Duchesnea*, у которых многочисленные плодики того же типа расположены на разрастающемся после цветения мясистом и сочном плодоложе. Такой плод называется земляникой. У погруженного многоорешка лотоса (*Nelumbo*) плодики опущены в разросшуюся ось цветка, у цинарродия (*Rosa*, *Calycanthaceae*, *Monimiaceae*) они располагаются на внутренней поверхности чашевидного или кувшинчатого гипантия, образованного в основании вогнутым плодоложем, а сверху сросшимися между собой нижними частями чашелистиков, лепестков и тычинок. Все эти типы отличаются от типичного ациклического многоорешка лишь расположением плодика, а не их строением. При дифференцировке перикарпия каждого плодика на деревянистый защитный мезокарпий (косточку), сочный мезокарпий и тонкий, но плотный кожистый экзокарпий многоорешек превращается в приспособленную для распространения животными многокостянку (*Kerria*, *Rubus*, *Menispermaceae*), которая путем редукции числа членов дает однокостянку (*Prunus*, *Amygdalus* и другие *Amygdalaceae*).

Четвертое направление эволюции многолистровки — образование боба — типа плода, свойственного бобовым. От листовки боб отличается только тем, что при созревании раскрывается одновременно по брюшному шву и средней жилке единственного плодолистика. Преимущество такого способа вскрывания заключается в том, что при созревании благодаря дифференцировке так называемого пергаментного слоя из волокон склеренхимы створки могут мгновенно раскручиваться и разбрасывать семена. Помимо типичного вскрывающегося боба, у некоторых групп бобовых появляются различные видоизменения его, связанные со способом распространения

семян. К ним относятся членистый боб *Cornilla* и *Hedysarum*, скрученный боб *Medicago*, орешковидный боб *Onobrychis*, крылатый боб *Pterocarpus*, сочный боб *Ceratonia* и многие другие.

Пятым направлением эволюции примитивных апокарпиев является циклизация, переход от спирального расположения членов к круговому, с образованием циклической многолистровки *Illicium*, *Crassulaceae*, циклической пятилистровки *Aquilegia*. Если предыдущие линии развития дали «слепые ветви», то это направление имело гораздо большее значение для эволюции типов плодов, поскольку срастание первоначально свободных листовок дало начало большой группе ценокарпных плодов. Среди последних первичными следует считать синкарпные, так как участие в построении их элементарных листовковидных членов у ряда форм проявляется чрезвычайно ярко (например, у *Saxifragaceae*, *Liliaceae* — *Melanthoideae*).

Синкарпные плоды. (рис. 32, e — n). Промежуточной стадией от циклической многолистровки к типичному ценокарпному плоду является синкарпная многолистровка, которая характеризуется тем, что при созревании вскрывается по брюшным швам верхних свободных частей плодолистиков. Примерами синкарпной многолистровки могут служить плоды *Nigella* из *Ranunculaceae*, а также плоды *Trochodendron* и *Tetracentron*, многих *Wintegaseae*, некоторых видов *Spiraea* и т. д.

Из синкарпной многолистровки возникла большая группа плодов, объединенная в сборный тип верхней синкарпной коробочки, являющейся уже типичным ценокарпием. Этот тип включает многие чрезвычайно разнообразные формы и при дальнейшем развитии морфологии безусловно должен быть разбит на ряд более мелких групп. От синкарпной многолистровки коробочка отличается более полным срастанием составляющих ее плодолистиков и более специализированным вскрыванием плода.

Раскрывание зрелых коробочек происходит различными способами. Обычно оно обуславливается тем, что стенки их вследствие неравномерного высыхания клеток натягиваются и разрываются по линиям наименьшего сопротивления тканей, определяющимися во время созревания. Чаще всего образование отверстий для выхода семян происходит путем продольного раскрывания, начиная от верхушки. Трещины образуются вдоль перегородок, между сросшимися боковыми частями соседних плодолистиков (септицидия), по брюшному шву каждого из них (вентрици-

дия), вдоль спинки, в районе средней жилки плодолистика (дорзицидия) или по боковым сторонам его (латерицидия). В зависимости от появления тех или иных трещин, можно различить разные типы вскрывания¹. Наиболее примитивным является такой, когда коробочка разделяется на отдельные составляющие ее плодолистки, вскрывающиеся подобно листовкам (*Veratrum*, *Colchicum* — септивентрицидия). Второй тип, при котором коробочка вскрывается по средним жилкам и брюшным швам (*Tulipa*, *Lilium*, *Hyacinthus* и мн. др. — септидорзицидия) более специализирован, чем первый. Еще более специализированными являются септилаторальное вскрывание коробочек Ericaceae и др., связанное с отделением створок от центральной колонки, а также образование дырочек у продырявленных коробочек *Antirrhinum*, *Linaria* и поперечной кольцевой трещины у кузовков *Hyoscyamus* или *Plantago*.

Особыми специализированными типами синкарпных коробочек являются такие, от которых при созревании отделяются открытые (стеригма *Geranium*) или дополнительно вскрывающиеся гнезда (рэгма Euphorbiaceae). Дробные плоды распадаются на закрытые орешкообразные мерикарпии, число которых соответствует числу плодолистиков (двукрылатка *Acer* и др. типы). Особым типом синкарпного плода является ценобий (Lamiaceae, Boraginaceae), от которого отделяются четыре замкнутых односеменных эрема — выроста спинных частей плодолистика.

Производными от синкарпных коробочек являются также крылатки *Eucommia*, *Ulmus*, *Hemiptelea*, *Pteroceltis*. Они развиваются из верхней псевдомономерной синкарпной завязи, у которой околоплодник при созревании образует тонкую окантину в виде крыла.

Из синкарпных коробочек в некоторых линиях эволюции возникают также синкарпные костянки. Более примитивные типы их являются многокосточковыми (Aquifoliaceae, *Rhamnus*). Из многокосточковых возникают и однокосточковые (например, некоторые пальмы). Очень редко встречается дробная костянка (Speogaceae, Muorogaceae и др.).

Другим рядом видоизменений синкарпной коробочки, также приспособленным для распространения семян с помощью животных, являются синкарпные ягоды. Они бывают большей частью многосеменными и характеризуются главным образом тем, что в зрелом состоянии обладают целиком мясистым или сочным околоплодником (виноград, некоторые

Solanaceae, пальмы, *Convallaria*, *Paris* и др.).

К ягодообразным синкарпным плодам относят и померанец, или гесперидий, но в отличие от ягод его перикарпий снаружи железистый, внутри волокнистый, а гнезда выполнены крупными сочными волосками (подсем. Argantioideae семейства Rutaceae).

Помимо перечисленных выше верхних синкарпных плодов, значительное число типов развивается и из нижних завязей. При этом среди нижних плодов намечаются конвергентные направления развития, приводящие к формам, внешне похожим на многие из разобранных ранее. Так, нижняя синкарпная коробочка с септидорзальным вскрыванием представлена у Amaryllidaceae, Iridaceae и Cannaceae, нижняя ягода — у Vacciniaceae, костянка — у Agaliaceae и Caprifoliaceae, нижние дробные плоды — у Rubiaceae и Apiaceae.

Одним из наиболее примитивных нижних синкарпных плодов является яблоко (сем. Malaceae), которое возникло из синкарпной пятилистовки с неполным срастанием между плодолисточками в результате обрастания ее гипантием, при созревании становящимся мясистым. Яблоко имеет от пяти до одного гнезда с одним-двумя или многими семенами в каждом. Каждый плодолистик при этом либо образует твердую «косточку» из одревесневшей склеренхимы (*Cotoneaster*), либо имеет хрящеватый эндокарп и наружные мясистые слои, сливающиеся с тканью гипантия (*Malus*, *Pyrus* и др.).

Для некоторых Agaliaceae (*Myodocarpus*) и большинства зонтичных характерен очень специализированный тип дробного синкарпного плода, называемый вислоплодником. Он состоит из двух мерикарпиев, разъединяющихся в зрелости по линии срастания плодолистиков и удерживающихся некоторое время на длинных, обыкновенно двураздельных нитях колонки, представляющих собой сутуральные участки обоих плодолистиков.

Очень специализированными типами нижних синкарпных плодов являются также жолудь и орех. Эти невскрывающиеся односеменные плоды образуются из многогнездного гинецея путем недоразвития гнезд и семезачатков. Жолудь (*Quercus*) имеет кожистый околоплодник и снабжен плюской, состоящей из большого числа чешуевидных прицветников. У ореха (*Corylus*) перикарпий более или менее деревянистый, сильно склерифицированный, а плюска состоит из трех сросшихся листовидных прицветников.

Своеобразным типом плода является гранатина, характерная для рода *Punica*. Она развивается из гинецея с двумя расположенными

¹ Подробности см. Каден (1962).

друг над другом мутовками плодолистиков. При созревании губчатый околоплодник разрывается неправильными трещинами и частично освобождает семена с сочной семенной кожурой.

Из синкарпных плодов возникли, с одной стороны, паракрапные (рис. 32, *p—ф*), а с другой — лизикарпные плоды (рис. 32, *х*).

П а р а к а р п н ы е п л о д ы. Основными типами паракарпных плодов являются паракарпные коробочки. Расположение семян у них париетальное или на выдающихся внутрь единственного гнезда плацентах. Вскрытие происходит обычно створками вдоль средних жилок плодолистиков (дорзицидия у *Viola*, *Salicaceae*, *Orobanchaceae*, *Gesneriaceae* и др.) или по швам их срастания (септицидия у *Gentianaceae*). Иногда образуются продольные щели по обе стороны швов (латерицидия у нижней коробочки *Orchidaceae*), или в перикарпии возникают небольшие дырочки (маковка *Papaver*).

Особым типом паракарпной коробочки является стручок, вскрытие которого происходит путем отделения створок (обычно снизу вверх) от «рамки», образованной срастанием краев двух плодолистиков, несущих семена в два ряда. У некоторых *Paraceae* и *Sarracenaceae* стручковидная коробочка вполне одногнездная, у типичного стручка крестоцветных формируется ложная перегородка путем сращения плацентарных выростов рамки. Видоизменениями стручка являются дробный стручок *Raphanus raphanistrum*, орешковидный односеменной стручок *Bunias*, крылатый стручок у *Sameraria* и *Isatis* и т. д. Паракарпные орешковидные плоды встречаются также у *Fumaria*, *Syringaceae* и др.

Особым типом паракарпного¹ плода считается зерновка злаков. Она представляет собой нераскрывающийся односеменной плод, у которого тонкий околоплодник настолько тесно прилегает к семенной кожуре, что кажется сросшимся с ней.

Очень специализированным типом паракарпного плода является также семянка сложноцветных, образованная из двуплодолистиковой нижней завязи. Семянка содержит лишь одно семя, не вскрывается при созревании и часто несет хохолок. Он представляет собой видоизмененную чашечку и играет важную роль при переносе плодов с помощью ветра.

В некоторых линиях эволюции из паракарпных коробочек возникают паракарпные ягоды.

¹ По мнению Н. Н. Кадена (1960а, в, с), зерновка является апокарпным плодом.

Они наблюдаются у многих *Flacourtiaceae*, некоторых *Violaceae*, у *Capparis*, *Passiflora*, *Carica* и др. Особым типом нижней паракарпной ягоды является тыква, многосеменной плод с сочным эндокарпием, мясистым мезокарпием и более или менее твердым экзокарпием. Тыква характерна для многих представителей семейства *Cucurbitaceae*. Известны также паракарпные костянки (*Cocos*).

Л и з и к а р п н ы е п л о д ы. В некоторых группах двудольных из синкарпных коробочек возникли лизикарпные коробочки. Переходные типы к ним встречаются у некоторых представителей подсемейства *Silenoideae* семейства *Caruophyllaceae*. Вполне типичные лизикарпные коробочки имеются среди *Primulaceae*. Вскрытие у большинства их происходит посредством образования зубчиков, причем щели возникают только в верхней части плода и, как и щели створок, либо отделяют края плодолистиков друг от друга (септицидия), либо расщепляют их вдоль средней жилки (дорзицидия). У лизикарпной крыночки *Anagallis* верхняя часть отпадает в виде крышечки. Для семейства *Mugsinaceae* характерна лизикарпная костянка, для *Plumbaginaceae* — лизикарпный орех.

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ

В идеале систематика покрытосеменных, как и всех остальных организмов, должна быть построена на интегральной оценке всей совокупности признаков как структурных, так и функциональных. Однако в действительности классификация и филогения покрытосеменных строится на основе ограниченного числа признаков. Крупные систематические подразделения покрытосеменных основаны главным образом или даже исключительно на признаках репродуктивных органов (цветок, соцветие, плод, семя, реже пыльца и редко зародышевой мешок). В последние годы все чаще используются также данные анатомии древесины, а также цитологии и биохимии. Что касается морфологии вегетативных органов, особенно листьев, то она используется главным образом в систематике низших таксономических единиц.

Филогения покрытосеменных основана почти исключительно на данных морфологии и анатомии современных форм. Изучение ископаемых покрытосеменных все еще ничего не дало существенного для выяснения их эволюции. Поэтому в филогении покрытосеменных все еще очень много нерешенных вопросов, и родственные связи некоторых порядков устанав-

ливаются лишь провизорно. Тем не менее, благодаря совместным усилиям систематиков, морфологов и анатомов установлены вполне надежные основания для эволюционной систематики покрытосеменных. В настоящее время можно считать выясненными основные направления эволюции органов и тканей покрытосеменных. Выяснены как признаки примитивности отдельных структур, так и признаки специализации их. Так, например, уже нельзя сомневаться в том, что лестничная перфорация сосудов примитивнее простой перфорации, гетерогенные древесинные лучи примитивнее гомогенных, а апокарпный гинецей примитивнее ценокарпного. Оценка всей совокупности признаков данной группы дает возможность устанавливать не только высоту ее эволюционного развития, но и родственные связи. Благодаря этому начинают все более отчетливо вырисовываться контуры филогенетической системы покрытосеменных, и родословное их древо уже не кажется теперь столь фантастическим, как это было в начале века.

Основной проблемой филогенетической систематики покрытосеменных является проблема примитивной группы, т. е. вопрос о том, какие из современных представителей этого класса являются наиболее примитивными. От того или иного решения этого центрального вопроса зависит и характер всей филогенетической системы покрытосеменных. Если исходить из примитивности так называемых «однопокровных» («монохламидей») или того или иного из представителей этой искусственной и крайне гетерогенной группы старой систематики, то в основании дендрограммы окажутся растения с редуцированными и крайне специализированными анемофильными и однополыми цветками. Если же, наоборот, рассматривать в качестве наиболее примитивных покрытосеменные с энтомофильными и обоеполыми цветками, имеющими длинную ось цветка, спиральное и неопределенное расположение его частей, апокарпный гинецей и т. д., то в основании родословного древа окажутся представители порядка *Magnoliales*, среди которых целый ряд гомоксилных (бессосудистых) родов с архаической древесиной примитивного голосеменного типа.

Научное решение вопроса о примитивном типе покрытосеменных оказалось возможным лишь на известном этапе развития эволюционной морфологии высших растений, после возникновения стробильной теории цветка. Понимание цветка как элементарного укороченного репродуктивного побега — стробила ведет непосредственно к признанию примитивности *Magnoliales*. Но примитивность *Magnoliales*

доказывается не только морфологией цветка, но и эволюционной анатомией древесины, которой окончательно и в положительном смысле решен вопрос о примитивности «гомоксилной» структуры некоторых древесных двудольных (*Winteraceae* и др.), ранее служивший предметом оживленной дискуссии. Примитивность *Magnoliales* доказывается также палинологически, т. е. морфологией оболочки микроспор.

В свете «магнолиевой» доктрины и стробильной теории цветка оказалось возможным выяснить природу цветка «монохламидей» и многие вопросы их филогении. Однопокровные оказались искусственным конгломератом, состоящим из групп совершенно разного родства. Цветки их оказались редуцированными и упрощенными в результате приспособления к ветроопылению, а наличие рудиментарных листиков околоцветника, стаминодиев и пистиллодиев доказывает их происхождение из более примитивных обоеполых и энтомофильных цветков. Вторичность и высокая специализированность «однопокровных» в настоящее время настолько хорошо обоснована, что встречающееся еще иногда в литературе признание примитивности тех или иных «монохламидных» семейств является, несомненно, анахронизмом и не может, поэтому служить предметом серьезной дискуссии.

Примитивность порядка *Magnoliales* в целом не говорит еще, однако, о том, что все его представители сохранились на низшем уровне развития покрытосеменных растений. Наоборот, *Magnoliales* в течение длительного пути их эволюционного развития подверглись, как и другие покрытосеменные, специализации, благодаря которой среди них уже не осталось ни одного представителя со всей совокупностью примитивных признаков. Признаки примитивности *Magnoliales* рассеяны, хотя и очень неравномерно, среди различных их представителей, и очень трудно поэтому решить вопрос о том, какой род или какое семейство является самым примитивным для всего порядка. Благодаря сильно выраженному среди *Magnoliales* явлению эволюционной разновозрастности признаков, нет ни одного семейства или даже рода, у которого все признаки сохранились на одном и том же уровне примитивности. Однако относительно наибольшее количество признаков примитивности мы все же находим у *Magnoliaceae*, *Winteraceae*, *Degeneriaceae* и *Himantandraceae*.

Построение филогенетической системы порядков и семейств покрытосеменных основывается исключительно на изучении современных форм (рис. 33), и мы не будем поэто-

более статичными, чем наиболее отсталые формы статической концепции вида в систематике современных растений. Это положение в систематической палеоботанике усиливается еще тем, что описанием новых видов ископаемых покрытосеменных занимаются часто исследователи, являющиеся дилетантами в ботанике и не знакомые с индивидуальной возрастной, экологической и географической изменчивостью современных растений и с характером этой изменчивости. Поэтому в палеоботанике «таксономическая инфляция» принимает часто крайние формы, и нередки случаи, когда чуть ли не каждый отпечаток листа описывается как новый вид.

Если «пульверизатор» современных видов все же описывает часто реально существующие внутривидовые таксоны, то дробительская работа в палеоботанике приводит к гораздо менее утешительным результатам. В палеоботанике всегда есть опасность подмены систематики видов классификацией образцов. И если систематик ископаемых растений станет на скользкий путь поисков морфологического тождества, то он неизбежно скатится на порочный путь музейной «систематики» образцов.

Проблема разграничения видовых и индивидуальных, возрастных, сезонных, экологических и прочих признаков является главной проблемой в систематике ископаемых покрытосеменных, как и вымерших растений вообще. Попытка разрешения этого вопроса приводит неизбежно к более широкому пониманию объема вымершего вида по сравнению с современным. Палеоботаник имеет дело с «линнеонами», но отнюдь не с «жорданонами». Вымершие виды известны нам лишь фрагментарно, по отпечаткам листьев, микроспорам, плодам и семенам, стеблям и очень редко цветкам. При этом, если даже эти части и могут быть обнаружены все вместе, мы не можем быть уверены, что они относятся к одному растению или даже к одному виду. Поэтому размах изменчивости, например, изменчивость листьев на одном растении, не может быть никогда установлен с полной уверенностью. Отсюда у исследователя, не имеющего предварительного опыта по изучению современной флоры и не знакомого с характером, условиями, формами и границами индивидуальной изменчивости, естественно возникает соблазн выделить столько новых видов, сколько есть у него различных образцов. Эта переоценка морфологических различий между образцами, чаще всего между отпечатками листьев, является главной опасностью на пути систематика ископаемых покрытосеменных.

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ

Данные палеоботаники не дают еще возможности решать вопрос об относительной древности семейств и порядков покрытосеменных. Однако все же можно сказать, что двудольные древнее однодольных, а среди двудольных раздельнолепестные древнее сростнолепестных. Среди раздельнолепестных, в свою очередь, Magnoliales и близкие порядки древнее так называемых «сережкоцветных». Во всяком случае, чем больше мы спускаемся в глубь меловых отложений, тем относительно все более возрастает количество представителей примитивных двудольных (магнолиевые, лавровые и близкие семейства).

Первые покрытосеменные появились, вероятно, еще в недрах юрской или даже триасовой флоры (а по мнению некоторых авторов, даже раньше) и играли лишь ничтожную роль среди господствовавших тогда папоротников и голосеменных. Но начальные стадии эволюции покрытосеменных неизвестны науке, и о юрских покрытосеменных все еще нет никаких палеоботанических данных. Правда, находки ископаемых пыльцевых зерен покрытосеменных указываются для юрских и даже для триасовых отложений, но их принадлежность покрытосеменным в настоящее время подвергается сомнению, а в большинстве случаев даже отрицается (см. Couper, 1958; Hughes and Couper, 1958; Scott, Barghoorn and Leopold, 1960; Hughes, 1961). Отрицается также принадлежность к покрытосеменным тех юрских древесин, которые еще не так давно относились к примитивным покрытосеменным (см. Hsu and Bose, 1952; Bose and Sah, 1954; Kräusel, 1956). Наконец, еще менее достоверными оказались указания на нахождение отпечатков листьев покрытосеменных в юрских и триасовых отложениях. Все они оказались неправильными (см. Kräusel, 1956; Scott, Barghoorn and Leopold, 1960; Hughes, 1961).

Вполне достоверные отпечатки листьев покрытосеменных встречаются лишь начиная с нижнемеловых отложений, т. е. более ста миллионов лет тому назад. Правда, для неокома (начало нижнего мела) мы все еще знаем мало абсолютно достоверных отпечатков листьев покрытосеменных и притом только для Северной Америки (Патуксент, Нижний Шафта и Арундел), но пыльцевой анализ указывает на их существование и в других областях. Но для второй половины нижнего мела (апт и альб) уже известно значительное количество беспорных отпечатков листьев и остатков древесин двудольных, хотя таких находок пока еще сравнительно очень мало. Еще почти

40 лет тому назад в верхнеаптских отложениях южной Англии (Гринсэнд) были обнаружены ископаемые древесины двудольных, при этом довольно редкого типа¹. Одна из них (*Woburnia*) относится, как предполагают, к палеотропическому семейству *Dipterocarpaceae*, а другая (*Artiana*) является, по-видимому, представителем семейства *Theaceae*. Систематические же связи остальных древесин пока еще остаются невыясненными, но, как указывала Мэри Стопс (*Stopes, 1912, 1915*), впервые описавшая эти древесины, среди них нет ни одной, которая имела бы примитивную структуру. Все они являются древесинами специализированного типа.

С древесиной южной Англии более или менее одновозрастны отпечатки листьев покрытосеменных, открытые еще в прошлом столетии в Португалии в верхнеаптских отложениях Серкала близ Торрес Ведрас. Из 18 видов, установленных во флоре Серкала, 4 вида португальский палеоботаник Тейшера относит к покрытосеменным (*Teixeira, 1948, 1950*). Ни один из этих четырех видов не удается отнести к ныне существующим родам, и их относят поэтому к «формальным» родам.

На территории СССР аптские покрытосеменные известны только из отложений никанской свиты в Южном Приморье, где они найдены только в самых верхах этой свиты. На полуострове Муравьева-Амурского были найдены «загадочные», по словам А. Н. Криштофовича, *Proteophyllum reniforme* и *P. cordatum*, в Суйфунском бассейне — однодольное *Pandanophyllum ahnerlii*, а в верхней свите Сучана — двудольные *Aralia lucifera* и *Cissites prodromus*. Эти немногочисленные покрытосеменные были обнаружены в окружении чисто нижнемеловой флоры, состоящей из многочисленных папоротников, цикадовых, беннеттитовых и хвойных — всего до 100 видов (*Криштофович и Принада, 1932; Криштофович, 1957*).

Аптские покрытосеменные найдены также в США, где они известны в нижнеаптской флоре Лакота (всего 1% покрытосеменных) и в верхнеаптской флоре Фансона, где они составляют почти половину всего видового состава. На территории Западной Канады покрытосеменные найдены в нижнеаптских слоях Блэрмора (*Blairmore*), где они не превышают 1% (*Bell, 1956*).

¹ Однако пыльца покрытосеменных в аптских отложениях Великобритании совершенно отсутствует (*Cooper, 1958*), что заставляет сомневаться в правильности датировки древесины (*Scott, Barghoorn and Leopold, 1960*).

К концу нижнего мела встречаемость и обилие покрытосеменных сильно возрастает. Для альба мы имеем уже довольно значительное число находок листьев покрытосеменных, причем из самых различных областей Северного полушария, включая и Арктику, где в апте покрытосеменные еще полностью отсутствуют. Но в альбских таофлорах покрытосеменные выступают все еще вместе с цикадовыми, беннеттитовыми, гинкговыми, хвойными и папоротниками и лишь в немногих случаях получают господство (как во флоре Назаре в Португалии и во флорах Дакота и Аспен в США). Наиболее ранними из таких смешанных альбских флор на территории Европы являются флоры Буаркош и Тавареде в Португалии. В первой из них покрытосеменные составляют $\frac{1}{3}$ видового состава, но во второй они приближаются к половине состава. Покрытосеменные отнесены в большинстве случаев к формальным родам, за исключением *Magnolia delgadoi* и *Aralia calomorpha*, в правильности родового определения которых нет, однако, уверенности.

В СССР известно несколько альбских таофлор, самой ранней из которых является, по-видимому, чрезвычайно интересная флора среднего течения р. Зырянки в бассейне левобережья р. Колымы (Северо-Восточная Сибирь), изученная В. А. Самылиной (*1959, 1960*). Покрытосеменные занимают здесь подчиненное положение. Как отмечает Самылина, покрытосеменные в разрезе среднего течения р. Зырянки встречаются сравнительно редко и в большинстве случаев лишь в виде единичных отпечатков на фоне подавляющего большинства листьев папоротников и голосеменных растений. По числу видов они составляют около 25%, но по числу отпечатков (а следовательно, и по числу особей) лишь ничтожно малую часть всей таофлоры. Господствующими растениями были все еще папоротники, цикадовые, гинкговые и хвойные. Всего Самылиной приводится 22 вида покрытосеменных, большинство которых она относит к формальным родам. Однако некоторые из этих формальных родов чрезвычайно интересны, так как почти без сомнения относятся к таким чисто травянистым семействам, как *Ranunculaceae* (род *Ranuncularpus*) и *Cyperaceae* (род *Caricopsis*), что лишней раз подтверждает большую древность трав как двудольных, так и однодольных. Из естественных родов В. А. Самылина указывает лишь два — *Sassafras* (*Lauraceae*) и *Cercidiphyllum* (*Cercidiphyllaceae*). Кроме того, она указывает на сходство отпечатков описанного ею нового вида *Celastrophyllum kolymensis* с листьями

современного *Trochodendron aralioides* (Trochodendraceae). Хотя Самылина склоняется к признанию альбского возраста тафофлоры Зырянки, но она не исключает также возможности отнесения ее к алгу. Во всяком случае, она считает ее несколько более молодой, чем тафофлору никанской свиты. Наличие покрытосеменных на столь высокой широте указывает на то, что эти отложения имеют скорее всего альбский возраст. Гораздо более ясен возраст тафофлоры кызылшенской свиты Западного Казахстана, определяемой В. А. Вакрамеевым (1952) как средний альб. Из 35 видов растений, описанных им из этой свиты, 14 принадлежат покрытосеменным. В верхнеальбских же отложениях Западного Казахстана покрытосеменные уже преобладают.

В Северной Америке известен целый ряд хорошо изученных и в большинстве случаев хорошо датированных альбских тафофлор с довольно разным процентным содержанием покрытосеменных. В верхнеальбских флорах Дакоты и Аспена (так же как в верхнеальбской тафофлоре Назаре в Португалии) процент видов покрытосеменных достигает уже 85, т. е. они уже доминируют здесь.

Начиная с альба резко возрастает также количество находок пыльцы покрытосеменных. Но до альба покрытосеменные появляются еще довольно редко (особенно в высоких широтах) и по сравнению с голосеменными и папоротниками всюду оказываются в меньшинстве и лишь редко, как во флоре Фансона, достигают 45%. Они играли лишь подчиненную роль, встречались, по-видимому, лишь небольшими популяциями и были представлены относительно небольшим числом особей. При этом бросается в глаза, что покрытосеменные неокотских и аптских тафофлор характеризуются определенной мелколистностью, в то время как в большинстве альбских тафофлор и особенно в сенманских флорах они становятся значительно более крупными и достигают во многих случаях очень больших размеров. Эта мелколистность ранних покрытосеменных Европы, Северной Азии и Северной Америки объясняется, вероятно, тем, что эти флоры были первыми аванпостами надвигающейся на север миграционной волны и поэтому еще находились в относительно неблагоприятных для себя условиях развития. Поэтому в их составе лишь редко встречаются элементы широколиственных лесов.

К концу альба, т. е. к середине мелового периода, происходит одно из наиболее резких и коренных изменений растительного мира суши, и покрытосеменные за сравнительно очень короткий промежуток геологического времени,

исчисляемый несколькими миллионами лет, широко распространяются по всей земле и быстро достигают Арктики и Антарктики. Они появляются в очень большом разнообразии форм и быстро занимают господствующее положение. При этом меловые покрытосеменные принадлежат в большинстве случаев к ныне существующим родам и представлены как формами примитивными (*Magnoliaceae*, *Laugaceae* и близкие семейства, род *Nelumbo* и др.), так и сильно подвинутыми (*Fagaceae*, *Moraceae*, *Euphorbiaceae*, *Salicaceae*, *Juglandaceae* и др.). Совершенно очевидно, что покрытосеменные прошли до этого весьма длительный путь развития и успели за это время дифференцироваться на множество семейств. Они возникли, несомненно, задолго до начала своей экспансии.

Быстрое и массовое распространение покрытосеменных явилось одним из наиболее важных моментов в истории развития органического мира на Земле. Оно означало новый переломный момент в истории всей жизни суши и имело решающее значение для всей дальнейшей судьбы наземного животного мира.

До своей победной экспансии покрытосеменные развивались и достигли довольно высокой организации, вероятно, в какой-то изолированной горной области, откуда им благодаря наступившим физико-географическим переменам удалось вырваться и быстро распространиться по суше. Основным условием быстрого распространения покрытосеменных была, вероятно, их высокая эволюционная пластичность, выразившаяся в необычайном разнообразии форм. Эта их пластичность была обусловлена такими прогрессивными приспособлениями, как возникновение сосудов и ситовидных трубок со спутниками, более совершенная, чем у голосеменных, листовая пластинка, повышение продуктивности фотосинтеза, возникновение замкнутых мегаспорофиллов — плодolistиков, энтомофилия, двойное оплодотворение и др. Достигнув в горах высокого уровня организации и большого разнообразия форм, они легко стали завоевателями обширных равнинных пространств. Особое и, вероятно, решающее значение для возникновения и быстрого развития покрытосеменных имели те сложные взаимоотношения с представителями животного мира, которых мы не наблюдаем обычно у современных голосеменных. К середине мелового периода сопряженная эволюция насекомых и цветков уже достигла очень высокого уровня, и покрытосеменные достигли поэтому очень значительной морфологической и экологической дифференциации.

ЭКОЛОГИЯ И ТАФОНОМИЯ

В экологическом отношении покрытосеменные достигли необычайного разнообразия, несравненно большего, чем голосеменные. В то время как все голосеменные представляют собой автотрофные древесные растения, среди покрытосеменных наряду с автотрофными деревьями и травами известны различные гетеротрофные формы (сапрофиты и паразиты) и наряду с наземными растениями различные водные растения и эпифиты. Разнообразие жизненных форм покрытосеменных с трудом поддается описанию и классификации. Существует целый ряд попыток классификации жизненных форм покрытосеменных, из которых самой разработанной и наиболее распространенной является классификация, предложенная датским ботаником Раункиэром (Raunkiaer, 1905, 1934). Система Раункиэра основана главным образом на наличии или отсутствии специальных приспособлений к перенесению неблагоприятного времени года (зимнего или засушливого) и на разных формах этих приспособлений. Благодаря тому, что Раункиэр положил в основу своей классификации такие наглядные и легко заметные в природе признаки, как высота расположения почек возобновления над поверхностью земли, наличие или отсутствие почечных чешуй и пр., его система жизненных форм оказалась очень практичной и удобной для экологических и биоклиматологических исследований. Раункиэр был, несомненно, прав, считая, что установленные им типы жизненных форм могут быть использованы как биологические индикаторы климатических условий. Тем самым они имеют также немаловажное значение для палеоэкологических исследований.

Система Раункиэра содержит пять основных классов жизненных форм, расположенных по возрастающему приспособлению к перенесению неблагоприятного времени года — зимы или сухого сезона.

I. Фанерофиты (Ph). Это деревья или кустарники (прямостоячие или лианы), у которых почки возобновления находятся выше 25 см над поверхностью почвы, свободно выходя в воздух. Подавляющее большинство ископаемых покрытосеменных, известных по отпечаткам листьев и по остаткам стеблей, относится к фанерофитам. В зависимости от высоты, на которую поднимаются почки, различаются следующие подклассы фанерофитов.

1. Мегафанерофиты (Mg) и мезофанерофиты (Ms). Первые из них представляют собой деревья выше 30 м высоты, а вторые — от 8 до 30 м высоты. Иногда обе эти группы

объединяются и обозначаются тогда символом MM.

2. Микрофанерофиты (Mi). Деревья и кустарники от 2 до 8 м высоты.

3. Нанофанерофиты (N). Кустарники от 25 см до 2 м высоты.

В пределах каждого из этих подклассов различаются вечнозеленые и листопадные растения и растения с почками, снабженными почечными чешуями и лишенными почечных чешуй. Вечнозеленые деревья и кустарники бывают как с почечными чешуями, так и без, но листопадные — почти всегда снабжены почечными чешуями.

Указанные выше подклассы фанерофитов не охватывают, однако, всего их разнообразия, и поэтому их недостаточно для анализа жизненных форм субтропических и, особенно, дождевых тропических лесов. Из обычных в тропиках форм фанерофитов, не упомянутых выше, особенно важны травянистые фанерофиты (например, *Musa*, *Piper*, *Begonia*, некоторые *Urticaceae*), стеблевые суккуленты и эпифиты.

II. Хамефиты (Ch). Сюда входят кустарнички, полукустарники и многолетние травы, у которых почки возобновления находятся не выше 25 см над поверхностью почвы. Хамефитов очень мало в дождевых тропических лесах, но они многочисленны в ксерофильных растительных формациях Средиземноморья, в степях, в тундре и т. д. Отпечатки листьев хамефитов встречаются чрезвычайно редко и лишь в исключительных условиях захоронения, но пыльца, семена и плоды попадают довольно часто. Раункиэр различает четыре подкласса хамефитов, на которых мы не будем здесь останавливаться.

III. Гемикриптофиты (H). Многолетние травы с почками возобновления, расположенными на поверхности или близко к поверхности почвы, где они защищены или мертвым покровом или верхним слоем самой почвы.

Гемикриптофиты представляют собой большую и разнообразную группу. В ископаемом состоянии встречаются реже, чем хамефиты.

IV. Криптофиты (Cr). Почки возобновления находятся под землей (геофиты) или под водой (гелофиты и гидрофиты).

1. Геофиты (G). Почки возобновления находятся под землей.

2. Гелофиты (He) и гидрофиты (Hy). Почки возобновления находятся под водой.

Водно-болотные криптофиты очень часто встречаются в ископаемом состоянии. Часто встречаются их плоды и семена, пыльца и даже отпечатки листьев.

V. Терофиты (Th). Сюда входят все однолетние растения. Их единственными почками возобновления являются почки зародышей семян, все же остальные органы растений отмирают. Таким образом, у терофитов достигается максимальная защита почек возобновления от неблагоприятных влияний среды. Терофиты наиболее характерны для пустынь, где они преобладают над другими жизненными формами. В ископаемом состоянии остатки терофитов встречаются значительно реже, чем остатки предыдущих типов.

Как показал Раункиэр, разные типы климатов характеризуются разными «спектрами» жизненных форм, т. е. разными их процентными соотношениями. Он различает четыре основные типы фитоклиматов, характеризующиеся каждый доминированием той или иной жизненной формы: 1) фанерофитный климат теплых и влажных тропиков; 2) гемикриптофитный климат средних широт, включая как хвойные, так и листопадные леса, а также более влажные типы степей; 3) терофитный климат тропических и субтропических степей и 4) хамефитный климат высоких широт и высокогорий. Для целей палеоэкологических исследований покрытосеменных флор территории Советского Союза наибольший интерес представляют биологические спектры «гемикриптофитного» климата. Не имея, однако, возможности подробно излагать здесь этот вопрос, мы можем отослать читателя к статье С. Кэйна «Жизненные формы и фитоклимат» (S. A. Cain, «Life-forms and phytoclimate», 1950, Bot. Rev. N 1) и к книге С. Кэйна и Г. Кастро «Руководство по анализу растительности» (S. A. Cain and G. M. de Oliveira Castro, «Manual of vegetation analysis», New York, 1959).

Для палеоэкологических исследований покрытосеменных флор очень важны также размеры листовой пластинки, которые в какой-то степени связаны с климатическими условиями и имеют поэтому экологическое значение. Для того чтобы облегчить статистическое изучение этого вопроса, Раункиэр установил следующие шесть классов размеров листовой пластинки

- I. Лептофиллы — до 25 мм^2
- II. Нанофиллы — $9 \times 25 = 225 \text{ мм}^2$ ($2,25 \text{ см}^2$)
- III. Микрофиллы — $9^2 \times 25 = 2025 \text{ мм}^2$ ($20,25 \text{ см}^2$)
- IV. Мезофиллы — $9^3 \times 25 = 18\ 225 \text{ мм}^2$ ($182,25 \text{ см}^2$)
- V. Макрофиллы — $9^4 \times 25 = 164\ 025 \text{ мм}^2$ ($1640,25 \text{ см}^2$)
- VI. Мегафиллы — размеры превышают предыдущий класс.

Таким образом, максимальные размеры лептофиллов достигают 25 мм^2 , а в следующих пяти классах каждый последующий превышает размеры предыдущего в 9 раз. Употребление этой классификации рядом авторов для экологического изучения различных типов растительности показало ее большое удобство (см. Cain и Castro, 1959). Как показали специальные исследования, в дождевых тропических лесах преобладает класс мезофиллов (обычно более 75%), в то время как в горных тропических «мшистых лесах», так же как в лесах субтропической зоны, процент мезофиллов падает приблизительно до 50%, а процент мегафиллов, наоборот, возрастает.

Конечно, для палеоэкологии покрытосеменных важны не только размеры листьев, но и форма листьев, в частности край листовой пластинки, текстура пластинки, характер и густота ее жилкования, число устьиц на единицу поверхности и степень их погруженности, толщина кутикулы и т. д. Отметим, в частности, что как показали исследования Синнотта и Бэйли (Sinnott and Bailey, 1915), пальчатолопастные листья с пальчатым жилкованием почти не встречаются среди тропических древесных растений и, наоборот, довольно часто встречаются у деревьев умеренной зоны. Ряд семейств, имеющих в умеренной зоне виды с пальчатым жилкованием, в тропиках представлены исключительно видами с перистым жилкованием. Кроме того, как отметили те же авторы, листья тропических деревьев преимущественно цельнокрайние, в то время как у деревьев субтропической и, особенно, умеренной зоны они бывают очень часто зубчатыми, пильчатыми или городчатыми. Поэтому, если данная ископаемая флора представлена почти исключительно цельными, перистонервными и цельнокрайними листьями, то это указывает на ее тропический или же южносубтропический характер. Если же в ископаемой флоре много пальчатолопастных листьев, а среди цельных перистонервных листьев много обладают зубчатым краем, то это указывает на то, что флора скорее всего умеренного или северносубтропического типа. Следует лишь отметить, что если умеренные флоры резко отличаются по этим признакам от тропических, но в субтропических флорах мы найдем все переходы от первых ко вторым.

Чем ближе в систематическом отношении вымершие покрытосеменные растения к ныне живущим видам, тем надежнее их палеоэкологическая интерпретация. Поэтому чрезвычайно важной предпосылкой палеоэкологических исследований является разностороннее исследование тех представителей современной

флоры покрытосеменных, которые наиболее близки к вымершим формам. Подробное экологическое, анатомическое и морфологическое изучение таких, например, родов, как *Magnolia*, *Liriodendron*, *Cinnamomum*, *Litsea*, *Sassafras*, *Cercidiphyllum*, *Liquidambar*, *Castanopsis*, *Myrica*, *Comptonia* и многие другие, имеет чрезвычайно большое значение для палеоэкологии покрытосеменных. Но оно имеет значение только при условии, если таксономическое положение вымерших форм установлено правильно. Многие грубые ошибки в палеоэкологии и палеогеографии покрытосеменных имеют своим источником неверные определения. Так например, неправильное определение субтропических растений в чисто умеренных арктических флорах Гренландии и Шпицбергена привело в свое время Геера и других к выводу о существовании субтропического климата на высоких широтах. Вот почему палеоэкологический метод требует широкого и разностороннего знакомства с современным растительным миром, особенно с современными типами растительности, их флористическим составом и экологией (Cain, 1944).

Правильное определение вымерших покрытосеменных требует прежде всего хорошего знания ныне живущих растений. Палеоботаник должен быть прежде всего квалифицированным ботаником, хорошо знакомым с важнейшими достижениями систематики, морфологии, анатомии, экологии и географии современных покрытосеменных. При этом, чем моложе геологический возраст вымерших покрытосеменных, тем важнее знание современных форм.

Успешное определение ископаемых остатков покрытосеменных зависит от трех условий: 1) достаточной степени сохранности и изученности растительных остатков; 2) достаточной степени изученности близких ныне живущих форм и 3) достаточно правильного сопоставления первых со вторыми. В настоящее время, когда техника палеоботанических исследований заметно усовершенствовалась и продолжает прогрессировать, лимитирующим фактором все в большей степени становится второй, т. е. степень изученности современных покрытосеменных, особенно жилкования их листьев, их плодов и семян, пыльцевых зерен и древесины. Так, например, недостаточная точность определений многих плодов и семян из эоценовых лондонских глин в значительной степени объясняется тем, что плоды и семена современных покрытосеменных описаны недостаточно полно и по ним отсутствуют сколько-нибудь удовлетворительные справочники. Еще в большей степени это относится к сте-

пени изученности устьичного аппарата листьев покрытосеменных и их жилкования. Сравнительного материала по современным покрытосеменным, необходимого для палеоботанических определений, все еще очень недостаточно.

В определении ископаемых растений, т. е. в правильном сопоставлении ископаемых остатков с ныне живущими представителями таксона, имеют очень большое значение данные экологии и географии. При определении молодых флор мы должны руководствоваться следующим правилом, сформулированным Р. Чэни (Chaney, 1925): чем ближе от местонахождения ископаемой флоры произрастают ныне живущие аналоги, тем, вообще говоря, вероятнее возможность их таксономического сопоставления. И только если исследователь не находит близких форм в ближайших областях, его внимание должно обратиться к областям все более и более удаленным. Чем в меньшей степени изменились климатические условия в области нахождения ископаемой флоры с момента ее захоронения, тем более вероятно нахождение близких форм в современной флоре. В областях, испытавших влияние оледенения или ксеротермических фаз, ископаемые флоры имеют наименьшее число близких форм в современном растительном мире. В таких случаях таксономически близкие современные формы мы должны искать прежде всего в наиболее близких убежищах реликтовых форм.

Когда мы уже определили хотя бы некоторые господствующие роды данной ископаемой флоры, мы уже можем искать, начиная опять-таки с ближайших областей, аналогичную ей по составу современную флору. Если нам удалось правильно установить современный аналог изучаемой нами ископаемой флоры, то это, в свою очередь, облегчает дальнейшее определение систематического состава нашей флоры. На значение этого метода особенно большое внимание обращает Р. Чэни (Chaney, 1938), сделавший очень много для палеоэкологии покрытосеменных растений. Как правильно указывает этот автор, установление аналогов ископаемой флоры среди современных типов флор и растительности может быть, в свою очередь, использовано для проверки предварительных старых определений. В результате этой проверки старые определения родов и видов могут быть заменены новыми, более соответствующими флористическому составу и экологическим особенностям данного типа флоры и растительности.

Экологическое изучение ископаемой флоры требует статистического анализа ее состава. Замечательным образцом изучения количест-

венных отношений ископаемой флоры является работа Чэни (Chaney, 1924) о миоценовой флоре Бридж-Крик в штате Орегон. Он исходит из того, что установление доминантных видов дает ботанику ключ к выяснению общего характера растительности и даже к ее реконструкции в терминах современных растительных ассоциаций со сходными доминантами. В работе, посвященной сравнительному изучению флоры Бридж-Крика и современного состава секвойевого леса (Chaney, 1925), он устанавливает их поразительное флористическое и экологическое сходство. Для этого Чэни и его помощник подсчитали 20 611 ископаемых образцов, который они извлекли из 98 кубических футов флороносной породы, взятой из типичного местонахождения для флоры Бридж-Крика. Для сравнения с составом ископаемой флоры они добыли сравнимую информацию, касающуюся современного секвойевого леса. Они определили и подсчитали листья, собранные на пробных участках в 1 кв. фут, заложенных на 42 бассейнах аккумуляции вдоль речки, протекающей в секвойевом лесу. В результате было собрано 8 422 листа и плода. Сравнение данных по ископаемой флоре Бридж-Крика и по современному секвойевому лесу показывают большое сходство в их составе. Это сходство особенно ясно, когда сравниваются виды, встречающиеся наиболее обильно в двух флорах. Так, *Alnus carpinoides* (53,59%), *Sequoia langsdorfii* (15,07%), *Quercus consimilis* (8,96%) и *Umbellularia* sp. (8,82%) составляют 85,44% во флоре Бридж-Крика, в то время как в соответствующей ей современной растительности *Alnus rubra* (27,36%), *Sequoia sempervirens* (39,35%), *Quercus densiflora* (5,46%) и *Umbellularia californica* (13,27%) составляют 85,44% в листьях и плодах, накопившихся в бассейнах.

Были установлены корреляции между числом листьев и деревьев в современном лесу для того, чтобы создать основу для оценки возможного числа деревьев каждого из важнейших видов в лесу Бридж-Крика. Эти корреляции были установлены между листьями каждого вида, найденного в 42 станциях в современном секвойевом лесу, и числом индивидуальных растений этих видов в радиусе 50 футов каждой станции. В результате Чэни приходит к выводу, что размеры корреляции для листьев достаточно высоки, чтобы указать отношение между числом листьев в отложениях речки и числом соседних деревьев. Эти корреляции делают возможным ряд предсказаний о числе видов деревьев разных видов, которые были в лесу Бридж-Крик.

Качественные сравнения между секвойевым лесом Бридж-Крика и современным лесом указывает на то, что первый был более разнообразным, но количественное изучение показывает, что доминанты были близко сходны.

Чэни и Сэнборн (Chaney and Sanborn, 1933) в их исследовании количественных отношений флоры Гошен исчислили число фоссилий каждого вида (основанного на 1000 образцах) и определили процентный состав. Однако они провели оценку дальше посредством применения коррекционных факторов, что позволило выяснить возможное число растений. Для определения числа особей каждого вида они делали некоторые довольно произвольные поправки, которые нуждаются в экспериментальной проверке. Так, они исходят из того, что число листьев на дереве приблизительно вдвое больше, чем на кустарнике, и что тонкий (бумажистый) лист имеет вдвое меньше шансов сохраниться в ископаемом состоянии, чем толстый (кожистый) лист, что, однако, не обосновано ими статистическим анализом. Кроме того, Чэни и его последователи совершенно не учитывают химических особенностей листьев и наличия или отсутствия в них тех или иных консервирующих начал (эфирные масла, дубильные вещества и пр.). Экспериментальное и статистическое изучение всех этих вопросов является одной из насущных задач ботанической тафономии.

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Остатки покрытосеменных обычно представлены отпечатками листьев, оболочками пыльцевых зерен, кусками древесины, плодами и семенами. Лишь очень редко, как, например, в ископаемых смолах (янтарь, копал) встречаются цветки или части цветков. Покрытосеменные часто встречаются в континентальных отложениях и являются очень ценным, а иногда даже единственным палеонтологическим материалом для определения геологического возраста вмещающих отложений. В последнее время наряду с отпечатками листьев большое значение для стратиграфии континентальных отложений начинают приобретать ископаемые плоды, семена и пыльцевые зерна. Наконец, остатки покрытосеменных являются незаменимыми индикаторами климатических условий прошлого.

Как известно, растительный мир имеет первостепенное значение для характеристики физико-географических условий как настоящего, так и прошлого. Еще Ч. Дарвин писал: «Путешественник должен быть ботаником,

так как растительность составляет главный признак ландшафта». Но значение ботанических данных не менее важно и для географии прошлых геологических эпох. Для палеогеографии же кайнозойской эры особое значение приобретают покрытосеменные. То обстоятельство, что виды и даже роды покрытосеменных не имеют обычно такого широкого распространения, как многие виды морских животных, имеет как отрицательную, так и положительную сторону. Отрицательная сторона заключается в большей трудности и меньшей надежности определения геологического возраста вмещающих отложений по сравнению с определением возраста на основании морской фауны. Однако и в этом отношении остатки покрытосеменных очень важны для корреляции толщ, развитых в разных частях того или иного бассейна, и вообще для ограниченной территории, характеризующейся сходными условиями палеоклимата и осадконакопления. Но, несмотря на свои недостатки, палеоботанический метод приобретает первостепенное значение в тех случаях, когда, как в континентальных отложениях, нет морской

фауны и единственной основой для определения возраста являются остатки покрытосеменных. При осторожном применении палеоботанического метода изучение остатков покрытосеменных может дать ценные указания о геологическом возрасте толщи. Нужно только помнить, что «геолог-стратиграф в своих исследованиях должен быть прежде всего биологом и не забывать основных законов распределения жизни на земном шаре» (А. Н. Криштофович). Он должен помнить, в частности, о существовании широтной и вертикальной зональности в географическом распределении растительных сообществ. Он должен также учитывать, что даже в пределах одной ограниченной территории состав и структура растительных сообществ может очень сильно меняться в зависимости от геоморфологических и почвенных условий, от экспозиции склона и т. д. Поэтому одновозрастные ископаемые флоры могут даже в пределах одного небольшого района резко различаться по своему составу. Все это чрезвычайно усложняет работу стратиграфа-палеоботаника и требует от него крайней осторожности в выводах.

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

ПОДКЛАСС DICOTYLEDONES

ПОРЯДОК 1. MAGNOLIALES

СЕМЕЙСТВО MAGNOLIACEAE

A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Вечнозеленые или листопадные деревья или реже кустарники. Листья очередные, простые, цельные или редко лопастные или выемчатые, перистонервные, снабженные большими прилистниками. Цветки одиночные, обычно обоеполые, с апокарпным гинецеем, состоящим обычно из многочисленных плодolistиков, расположенных в спиральном порядке. Пыльцевые зерна однобороздные, в дистальном и проксимальном положениях от широко- до удлинненно-эллиптических; борозда длинная, с гладкой, реже слабозернистой мембраной; экзина двухслойная (иногда различим только один слой); скульптура тонкозернистая, почти гладкая, крупнозернистая, извилисто-бугорчатая, образованная слиянием плоских, расплывчатых бугорков, или крупнобугорчатая. Плодики раскрывающиеся вдоль спинки. Семена крупные, с более или менее мясистым наружным слоем кожуры. 10 родов и около 180 видов, распространенных главным образом в субтропических областях Северного полушария, причем наибольшее число видов сосредоточено в Восточной Азии, в Малезии и в юго-восточной части Северной Америки; в Азии южным пределом их распространения служит о-ва Ява, а в Америке они заходят в юго-восточную Бразилию; западная граница в Азии проходит в Кумаоне (Гималаи).

В ископаемом состоянии достоверные остатки известны с начала верхнего мела.

* Составил А. Л. Тахтаджян (описание пыльцы — С. Р. Самойлович).

Наибольшее распространения семейство достигло в третичном периоде.

Magnolia L., 1753. Тип рода — *Magnolia virginiana* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии часто встречаются отпечатки листьев и семена, реже пыльца и плоды (табл. II, фиг. 1). Деревья с вечнозелеными или опадающими листьями. Листья очередные, обычно цельные, цельнокрайние, большей частью эллиптические или обратнояйцевидные, реже продолговатые, продолговато-лопастчатые, продолговато-ланцетные или почти округлые, у основания более или менее клиновидные или реже округлые, редко сердцевидные или с ушками, у вершины остроконечные, округлые или редко более или менее глубоко выемчатые, обычно крупные, иногда очень большие (у *M. henryi* D u p p до 65 см дл.); прилистники приросшие к черешкам и по опадении оставляют на них заметные следы; главная жилка хорошо выражена и более или менее резко выступающая; вторичные жилки отходят от главной под острым углом, более или менее широко расставленные, обычно очередные, по 7—20 и более с каждой стороны, обычно более или менее изогнутые, не доходя до края листа, они сворачивают дугообразно кверху и соединяются со следующей передней жилкой, образуя с ней обычно ясно заметную петлю, за которой вдоль края пластинки идет ряд все уменьшающихся петель, выделяющихся из остальной сети более мелких жилок; часто бывают выражены также более тонкие промежуточные жилки; третичные жилки, не всегда ясно выраженные, соединяют обычно

сильно изломанными линиями соседние вторичные жилки; жилки следующих порядков образуют ячейки (ареолы) большей частью в виде неправильных многоугольников, обычно более крупных у листопадных форм; внутри более крупных ячеек обычно видны разветвления жилок последнего порядка (табл. I, фиг. 5; табл. II, фиг. 2). Цветки верхушечные, крупные. Пыльцевые зерна однобороздные, 40,0—92,8 м экваториальная ось; 22,0—54,4 м полярная ось; экзина тонкая; скульптура эктэкины от тонкозернистой, почти гладкой, до густо неравно-крупнозернистой или изви-

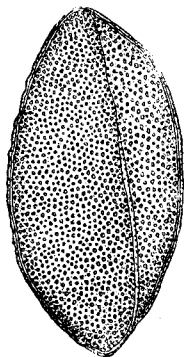


Рис. 34. *Magnolia* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$. Палеоцен, Ивдельский район, Вост. склон Урала (колл. ВНИГРИ)

листо-плоскобугорчатой; текстура эндэкины более или менее заметно столбчатая; контур пыльцевых зерен от ровного до слабо-мелко-волнистого (рис. 34).

Пыльцевые зерна *Magnolia* сходны с пыльцой *Liriodendron chinense*, отличаясь большими размерами и менее грубой скульптурой. Плоды многолистовки, прямые и цилиндрические, с тесно расположенными листовками (подрод *Magnoliastrum* DC) или согнутые и как бы скрученные, с более расставленными листовками (подрод *Gwilimia* Rottler). Семена крупные, до 1 см в поперечнике, сердцевидные, после раскрытия листовки висячие некоторое время на длинной нитевидной семеножке, верхушечная часть которой остается на семени в виде придатка, сохраняющегося в ископаемом состоянии (рис. 35; табл. I, фиг. 6). С в. мела. В. мел Зап. Урала (р. Лозьва), Зап. Казахстана и Сахалина, палеоген Украины, Нижнего Поволжья (окр. Камышина), Южного Урала, Зайсанской котловины (г. Ашутас), Зап. Сибири и Зее-Буринской равнины на Дальнем Востоке, миоцен Грузии, Донецкого бассейна (Амвросиевка),

Северо-Западной Сибири (близ г. Тары), плиоцен Западной Грузии. Кроме того, найдены семена во многих пунктах по р. Оби и р. Иртышу в Западной Сибири (олигоцен-миоцен). Вне СССР: в. мел Зап. Европы, западного побережья Гренландии близ о. Диско, С. Америки, палеоген и неоген Зап. Европы, Британских островов, западного побережья Гренландии, Шпицбергена, Японии, Китая и С. Америки. Остатки семян описаны из олиго-

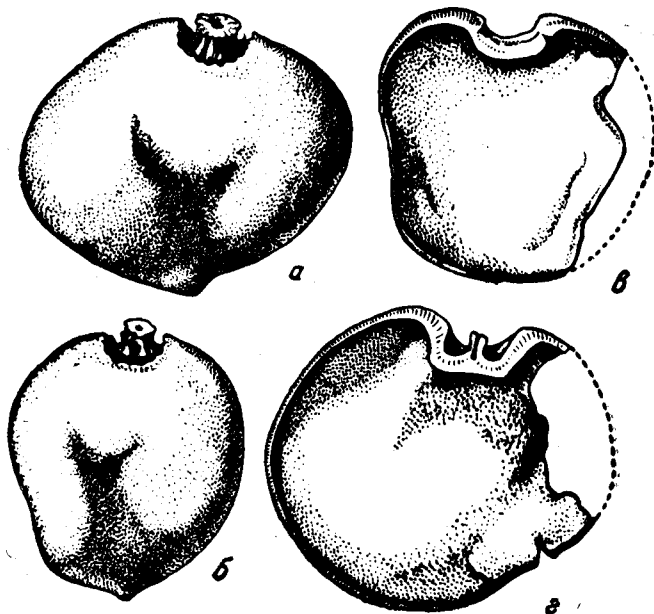


Рис. 35. а—б — *Magnolia lilistellata* Dof. — семена, $\times 6$; в—г — *Magnolia denudatifomis* Dof. — половинки семян, $\times 6$. Миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

цена — миоцена и миоцена Германии, плиоцена Нидерланд (Тегелен), Германии, Зап. Карпат и Японии. По пыльце с в. альба. В. альб-Тургайской впадины; в. мел Приморского края, в. мел — н. палеоцен Урала, Сев. Казахстана; эоцен Украины (бучакский ярус), Западно-Сибирской низменности, Сев. Казахстана, Сев. Сахалина; олигоцен — миоцен южных р-нов Европейской части СССР, Кавказа (Майкоп), Сев. Казахстана, Зап. и Вост. Сибири, Приморского края; миоцен Карпат; н. плиоцен Приморского края; сармат Сев. Кавказа; киммерий Грузии. Вне СССР: н. третичные Зап. Шотландии, Германии. По отпечаткам листьев многие виды *Magnolia* почти неотличимы от представителей близких родов *Talauma* Juss., *Manglietia* Blume, *Alcitantandra* Dandy и др. Поэтому многие определения листовых остатков магнолий являются условными. Наиболее сомнительные меловые остатки листьев типа магнолии приходится

поэтому относить часто к формальному роду *Magnoliiphyllum* Krasser. Гораздо более достоверны определения остатков плодов и семян. Современное распространение: Восточная и Юго-Восточная Азия и Северная и Центральная Америка; на территории СССР дико произрастает один вид *M. obovata* Thunb. (Южн. Курильские о-ва). Около 80 видов.

Liriodendron L., 1753. Тюльпанное дерево. Тип рода — *Liriodendron tulipifera* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья, плоды, плодики, семена и пыльца. Деревья с опадающими листьями. Листья очередные, на длинных черешках, у основания более или менее клиновидные, округлые, усеченные или реже слегка сердцевидные, на верхушке усеченные или выемчатые, иногда с маленьким остроконечием на дне выемки, являющимся продолжением главной жилки листа; пластинка листа с каждой стороны с одной-тремя широкояйцевидными лопастями, редко цельная; прилистники большие, опадающие; главная жилка хорошо выражена, выступающая тонкая, прямая или слегка изогнутая; вторичные жилки тонкие, отходят от главной под острым углом, широко расставленные, очередные или почти супротивные, слегка изогнутые, простые или ветвящиеся, часто чередующиеся с более тонкими промежуточными жилками, не доходя до края пластинки, они сворачивают дугообразно к более развитым из них, являющимися средними жилками лопастей, и соединяются с ними, образуя петлю, за которой вдоль края пластинки идет ряд все уменьшающихся тонких петель; в листьях с заостренными лопастями средние жилки лопастей доходят обычно до верхушки лопастей; тонкие третичные жилки соединяются более или менее изломанными линиями соседние вторичные жилки; жилки следующих порядков образуют ячейки обычно в виде неправильных многоугольников, внутри которых находятся тончайшие разветвления жилок последнего порядка (табл. II, фиг. 3). Цветки верхушечные большие. Пыльцевые зерна однобороздные, 33,8—80,0 м экваториальная ось; 23,5—62,5 м полярная ось; в дистальном и проксимальном положениях от эллиптических до широко-эллиптических; скульптура эктэкины крупнозернистая или неравно-крупнобугорчатая, зернистая между бугорками, бугорки до 4—5 м, гладкие, округло-угловатые; текстура зернистая; контуры пыльцевых зерен и краев борозды слегка неровные или крупноизвилистые (рис. 36); пыльцевые зерна с крупнозернистой экзиной отличаются от сходных пыльцевых зерен неко-

торых видов *Magnolia* меньшими размерами и более грубой скульптурой. Плоды многоорешки, цилиндрические, состоящие из многочисленных тесно расположенных одно-двусменных сплюснутых деревянистых орешков, каждый из которых снабжен спередиверху длин-

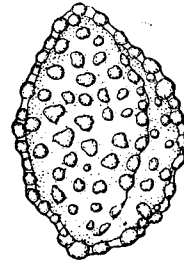


Рис. 36. *Liriodendron* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; палеоцен, Ивдельский район, Вост. склон Урала (колл. ВНИГРИ)

ным узким крыловидным придатком, представляющим собой разросшийся стилодий. Семена от 3 до 7 мм длины, неправильной формы (от продолговато-овальных до обратнойцевид-

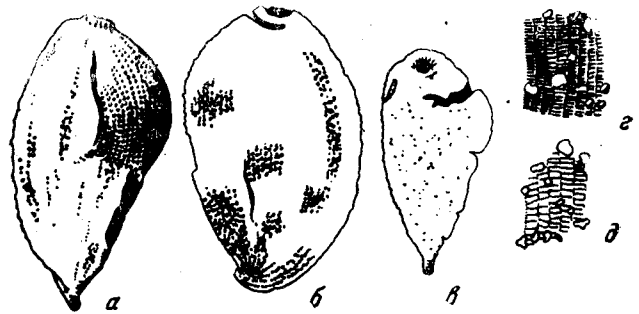


Рис. 37. *Liriodendron geminata* Kirchh.: а—в — семена, г, д — детали поверхности, $\times 9$; миоцен, с. Киреевское, на Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

ных), изогнутые в оси, слегка сплюснутые, семенная кожура тонкая, кожистая, с горловидным микропиларным концом, прикрытым крышечкой, не сохраняющейся в ископаемом состоянии; поверхность ее шероховатая с крупными прямоугольными ячейками, ориентированными поперек семени и расположенными в продольные ряды; по шероховатой поверхности беспорядочно рассеяны неправильно округлые, сплюснутые бугорки; цвет семян серо-коричневый (рис. 37; табл. I, фиг. 4).

С в. мела. В. мел Западной Сибири (?), миоцен Зап. Сибири, миоцен Ростовской области (Крынка близ Таганрога), плиоцен Вост. Ка-

захстана (Бухтарма). Семена известны из олигоцена-миоцена Зап. Сибири, миоцена Украины плиоцена Урала. Вне СССР: в мел С. Америки, палеоген Англии и Исландии, неоген Швейцарии, Италии, Нидерланд, Германии, Зап. Карпат, Кореи, Японии, С. Америки. По пыльце с н. мела. Н. мел Вост. Казахстана; мел Южн. Урала, в мел Приморского края; олигоцен Воронежской области, Ниж. Дона, Тургайской впадины, Приморского края; миоцен Закарпатья, Кавказа, Вост. Казахстана, Приморского края, Сахалина. Вне СССР: эоцен С. Америки (свита грин ривер). Современное распространение: Китай (Зап. Хубей, Цзянси) и атлантическая С. Америка, где на севере достигает широты 45°. В роде два вида.

СЕМЕЙСТВО WINTERACEAE LINDLEY, 1836

В 1937 г. Кирхгеймер (Kirchheimer) описал из эоценовых янтарей Калининграда формальный род *Drimysophyllum* Kirshh. (тип рода *D. succineum* Kirshh.). Им описаны инклюдзы листьев с хорошо выраженными устьицами. Листья небольшие, цельные и цельнокрайние, с перистым жилкованием (табл. II, фиг. 4;



Рис. 38. *Drimysophyllum succineum* Kirshh. — отпечаток нижней части листа; эоцен, янтари Прибалтики (Kirchheimer, 1937)

рис. 38). Кирхгеймер считает, что по жилкованию и строению устьичного аппарата описанный им род стоит ближе всего к современному роду *Drimys* Forst.

СЕМЕЙСТВО

ANNONACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Деревья или кустарники, преимущественно вечнозеленые, реже листопадные, с очеред-

ными и обычно двухрядно расположенными листьями. Листья простые, цельные, перисто-нервные, лишенные прилистников. Цветки обычно обоеполые, одиночные или в соцветиях, с тремя чашелистиками и обычно с шестью лепестками в двух кругах. Тычинки многочисленные, спиральные. Гинецей апокарпный, состоящий из многочисленных плодолистиков. Семена с обильным и руминированным эндоспермом и маленьким зародышем — 119 родов и около 2100 видов, распространенных в тропических и отчасти субтропических областях Азии, Африки, Америки и Австралии, с наибольшим количеством родов в Старом Свете, особенно в Азии и Австралии.

Ископаемые остатки Аннопасеае указываются для меловых и третичных отложений Северной и Южной Америки и Западной Европы. На территории Советского Союза не было обнаружено достоверных остатков представителей семейства Аннопасеае. Приводимая И. В. Палибиным (1937) из неогеновых отложений Западной Грузии (Годердзи) *Annona dsundzeana* Palib. оказалась при проверке определения видом магнолии — *Magnolia dzundzeana* (Palib.) Takht. Многие виды *Annona*, приводимые для третичных отложений Западной Европы, также недостоверны. Более достоверны семена анноновых из эоценовых лондонских глин, описанных под названием *Annonospermum* Reid et Chandler, и семена листопадного рода *Asimina*, найденные в третичных бурогольных отложениях Рейнской области (Западная Германия). Нахождение рода *Asimina* возможно также на территории СССР.

Asimina Adanson, 1763. Тип рода — *Annona triloba* L.; современный. В ископаемом состоянии известны листья и семена. Листопадные деревья до 15 м высоты. Листья 15—30 см длины, обратно-продолговато-яйцевидные, на верхушке коротко заостренные, постепенно суживающиеся к основанию, цельнокрайние, кожистые, с перисто-петлевидным жилкованием; вторичные жилки отходят под острым углом, несколько изогнутые кверху и более или менее извилистые. Плод — многоягода. Семена 2—2,5 см длины. Возможно нахождение в третичных отложениях южных областей Советского Союза. Вне СССР: третичные отложения Зап. Европы и С. Америки. Современное распространение: субтропические и умеренно-теплые районы С. Америки. Восемь видов.

* Составил А. Л. Тахтаджян.

ПОРЯДОК 2. LAURALES

СЕМЕЙСТВО

Lauraceae A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Деревья или реже кустарники, редко паразитные травы, обычно вечнозеленые, редко листопадные (виды *Lindera*, *Sassafras*). Листья обычно очередные, реже супротивные или мутовчатые, цельные или реже лопастные (*Sassafras* и виды *Lindera*), цельнокрайние, без прилистников. Жилкование перистое или реже более или менее пальчатое (часто трех-нервное, как у видов *Litsea*, *Neolitsea*, *Lindera*, *Cryptocarya*, *Cinnamomum* и др.) и обычно с густой сетью; главная жилка толстая, резко выделяется от обычно значительно более тонких вторичных жилок; вторичные жилки более или менее дугообразно изогнутые, реже почти прямые, камптодромные или брохидодромные, иногда разветвленные у края; третичные жилки перпендикулярны вторичным, извилистые или прямые, простые или разветвленные, нередко образуют неправильную сеть; сеть четвертичных жилок большей частью резко выражена, мелкая, полигональная. Цветки в соцветиях, обычно мелкие, обоеполые или иногда (как у *Sassafras*) однополые, актиноморфные, трехчленные или реже пяти- или двухчленные. Пыльники вскрываются клапанами. Пыльцевые зерна обычно безапертурные, редко однобороздные (*Umbellularia*), округлые, часто смятые; экзина тонкая, 2(?)-слойная (обычно различим один слой); скульптура от густо- или редко-рассеянной, мелкошиповатой или шиповато-бугорчатой до редко-длинношиповатой, с шипами длиной до 3,5 м. Гинецей псевдомономерный. Плод ягода или реже, как у *Persea*, костянквидный. До 50 родов и около 1100 видов, распространенных в тропических и субтропических областях обоих полушарий. Достоверно известно с нижнего мела (*Sassafras*). Выделение целого ряда родов в ископаемом состоянии по листьям часто бывает условным, так как по своей морфологии листья многих видов, принадлежащих разным родам, не различаются. Отпечатки, описанные Пименовой (1937) как *Lindera* и Вахрамеевым (1952) как *Laurphyllum*, определены ошибочно. Совершенно недостоверны также представители Lauraceae, приводимые Корниловой (1954, 1958) для палеогеновых отложений Казахстана. Приводимую Байковской (1950) *Lindera* следует

* Составили Т. Н. Байковская с участием А. Л. Тахтаджяна (*Apollonias*, *Actinodaphne*, *Neolitsea*, *Lindera* и *Trianthera*), (описание пыльцы — С. Р. Самойлович, описание древесины — И. А. Шилкина).

относится к *Sassafras*. Приводимые Пименовой (1954) представители Lauraceae недостоверны. Неопределенные до рода пыльцевые зерна типа лавровых: в мел — палеоцен Сев. Казахстана, южных районов Европейской части СССР; эоцен — олигоцен Приаралья; олигоцен Сев. Казахстана; майкоп, сармат Сев. Кавказа.

Persea Boehmer, 1760. (*Alseodaphne* Nees, 1831; *Machilus* Nees, 1831). Тип рода — *Laurus persea* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья и плоды. Вечнозеленые деревья или кустарники. Листья большей частью крупные, эллиптические, округлые, широколанцетные, изредка ланцетные; основание закругленное или ширококлиновидное, реже клиновидное, верхушка обычно коротко заостренная. Жилкование перистое, редко перисто-дугонервное; вторичные жилки слабо изогнутые или почти прямые, дугообразные лишь у самого края, часто несколько извилистые и разветвленные, обычно брохидодромные; иногда между ними развиты промежуточные жилки; третичные жилки извилистые или ломаные, часто разветвленные, перпендикулярны вторичным и их ответвлениям, реже они сплетаются в неправильную сеть; полигональная сеть жилок четвертого порядка и более мелких выражена отчетливо (табл. III, фиг. 1). Плоды костянквидные. Семя шаровидное. С в. мела. В СССР указывается из в. мела Каратау, эоцена правобережной Украины, Поволжья, в. олигоцена (н. миоцена) — плиоцена Кавказа. Все определения, за исключением отпечатков из Каратау и из эоцена Могильно в правобережной Украине (Шмальгаузен, 1884), недостоверны. Приводимые Красновым (1910) и Палибиным (1937) *P. palaemorpha* Schimp. и *P. lalages* Schimp. сомнительны, а указанные виды в действительности Шимпером не устанавливались. Вне СССР: палеоцен — плиоцен Европы, в. мел — плейстоцен С. Америки, в. мел, олигоцен и миоцен Ю. Америки. Современное распространение: тропические и субтропические области Азии и особенно Америки; один вид (*P. indica* Spreng.) растет на о. Мадейра и на Канарских островах. Более 200 видов.

Apollonias Nees, 1833. Тип рода — *Laurus barbusana* Cavaia, 1801; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Вечнозеленые деревья. Листья от продолговато-эллиптических до широколанцетных. Жилкование перистое; вторичные жилки

более или менее дугообразно изогнутые или почти прямые, обычно несколько извилистые, очередные, брохидодромные; местами видны промежуточные недоразвитые вторичные жилки; третичные жилки извилистые или ломаные, образующие сеть неправильных ячеек; ячейки (ареолы), образованные четвертичными жилками, обычно многоугольные, у *A. barbuzana* (Cav.) A. Br. очень мелкие (табл. II, фиг. 5). С неогена. В СССР известен только из неогеновых отложений Годердзского перевала (Западная Грузия). Вне СССР: плиоцен Франции и Италии. Современное распространение: два вида, один из которых — *A. barbuzana* (Cav.) A. Br. произрастает во влажных горных лесах на Канарских островах, а второй *A. arnotii* Nees — распространен в Восточной Индии. Ископаемые формы, найденные на территории Европы и Кавказа, близки или тождественны *A. barbuzana*.

Ocotea Aublet, 1775 (*Nectandra* R. Olander, 1778; *Oreodaphne* Nees et Martius, 1833). Тип рода — *Ocotea guianensis* Aublet, 1775; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Вечнозеленые деревья или кустарники. Листья большей частью не очень крупные, широколанцетные, ланцетные, эллиптические. Основание обычно клиновидное, верхушка коротко заостренная, выгнутая или закругленная. Жилкование перистое, реже перисто-дугонервное; вторичные жилки более или менее дугообразно изогнутые (преимущественно у края) или почти прямые, камптодромные или брохидодромные; иногда нижние пары вторичных жилок отходят под более острым углом; при этом (или при наличии базальных жилок) вторичные жилки, отходящие выше середины листа, часто короткие, образуют с главной угол близкий к прямому; вторичные жилки соединяются между собой на некотором расстоянии от края; третичные жилки образуют обычно неправильную сеть (табл. II, фиг. 6). С в. мела. В СССР установлен в эоцене правобережной Украины, в плиоцене Абхазии. Приводится также для эоцена Туркмении. Вне СССР: указывается из эоцена — плиоцена Европы, палеоцена — плиоцена С. Америки и из н. миоцена Аргентины. Современное распространение: главным образом тропические и отчасти субтропические области Америки, а также Южн. Африка, Мадагаскар, Маскаренские острова, с одним видом в Макаронезии (*O. foetens* (Ait.), Webl. et Berth.). Несколько видов.

Cinnamomum Boehmer, 1760. Коричник, коричный лавр. Тип рода — *Cinnamomum*

zeylanicum Blume, 1825; современный. В ископаемом состоянии известны листья, цветки и плоды. Вечнозеленые деревья и кустарники. Листья эллиптические, ланцетные, реже яйцевидные и обратнояйцевидные, с заостренной, иногда вытянутой верхушкой и клиновидным, реже закругленным основанием. Жилкование перисто-дугонервное, изредка терриное; базальные жилки достигают обычно верхней части листа; вторичные жилки в числе 1—3 пар, у форм с перисто-дугонервным жилкованием отходят от главной преимущественно в верхней части листа, иногда выше середины; они тонкие, малозаметные, значительно дугообразно изогнутые, большей частью, очередные, брохидодромные; нижние вторичные жилки часто теряются в ткани листа; от базальных жилок к краю обычно отходят тонкие ответвления; третичные жилки более или менее перпендикулярны главной и вторичным жилкам, часто разветвленные, соединяют последние между собой; реже они образуют полигональную сеть (табл. II, фиг. 7; табл. III, фиг. 2, 3). Цветки мелкие, обоеполые или реже полигамные. Околоцветник трехчленный, в двух кругах, состоит из почти разных долей, сросшихся внизу в короткую трубочку. Фертильных тычинок девять (или шесть), расположенных в три круга; стаминодиев три, составляющих четвертый круг. Тычинки двух внешних кругов с интронными пыльниками и лишены железок; тычинки внутреннего круга с экстронными пыльниками и парными железками у оснований нитей; пыльники четырехгнездные, очень редко двухгнездные. Завязь яйцевидная; рыльце дисковидное или щитковидное. Плод костяковидный, сидящий в чашеобразно расширенной и утолщенной цветочной трубке. С в. мела. В СССР — известен в эоцене правобережной Украины, эоцене — плиоцене Кавказа; эоцене Поволжья, Башкирии, Южн. Урала и Туркмении; эоцене — среднем олигоцене Казахстана, в гелветском ярусе Закарпатской области, в эоценовых янтарях Прибалтики (цветки и листья). Указания Геера (1878) и Криштофовича (1937) для верхнемеловых отложений Сахалина, Палибина (1905) для третичных отложений Командорских островов, Криштофовича — для цагайских отложений Буреинского бассейна и третичных отложений Приморья (1925) и Корниловой для Казахстана (1958) являются ошибочными или сомнительными. Вне СССР: в мел — плиоцен Европы и С. Америки, третичные отложения Борнео и Австралии, эоцен Египта. Современное распространение: тропические и субтропические области Южной, Восточной и Юго-Восточной

Азии, острова Тихого океана и Сев. Австралия. Около 100 видов.

Cinnamomophyllum Kräusel et Weyland, 1950. Тип рода — *Cinnamomum scheuchzeri* Nees; миоцен Европы. Род по органу, установленный для обозначения листьев типа *Cinnamomum*. Установление рода *Cinnamomophyllum* в таком его объеме нельзя признать вполне оправданным, так как в огромном большинстве случаев определение отпечатков листьев *Cinnamomum* (и в том числе *C. scheuchzeri*) при наличии обильного материала не представляет принципиальных затруднений.

Actinodaphne Nees, 1831. Тип рода — *Actinodaphne pruinosa* Nees, 1831; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Вечнозеленые деревья с обычно мутовчатыми листьями. Жилкование перистое; вторичные жилки более или менее дугообразно изогнутые, обычно несколько извилистые, очередные, часто разветвленные в верхней части, брехидродромные; часто имеются промежуточные вторичные жилки; третичные жилки извилистые или ломаные, образуют сеть неправильных ячеек; четвертичные жилки образуют густую сеть мелких полигональных ячеек (табл. III, фиг. 4). С олигоцена. В СССР в неогеновых отложениях Годердзского перевала (Зап. Грузия). Вне СССР: олигоценные отложения Франции (Центральный массив). Современное распространение. Южная, Восточная и Юго-Восточная Азия. До 70 видов.

Sassafras Boehmer, 1760. Тип рода — *Laurus sassafras* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Листопадные деревья. Листья в очертании широкоовальные, ромбические или эллиптические, трехлопастные, цельные, иногда с одной развитой лопастью. Основание клиновидное, обычно избегающее на черешок; верхушки лопастей заостренные, нередко постепенно суженные в удлиненные острие или оттянутые; лопасти обычно ланцетные, центральная — часто несколько перетянута у основания; бухты между лопастями закругленные. Жилкование пальчато-перистое или перистое, но с сильно развитой парой базальных жилок; базальные жилки ответвляются от главной на некотором расстоянии от основания и заканчиваются в верхушках боковых лопастей; вторичные жилки и ответвления базальных тонкие, дугообразные, камптодромные, соединяются между собой на некотором расстоянии от края; в бухтах между лопастями заканчивается по одной вторичной жилке, от которой

у самого края отходят две веточки, огибающие бухту и соединяющиеся с окончаниями соседних вторичных жилок лопастей (так называемые маргинальные жилки, характерные для рода *Sassafras*); третичные жилки образуют крупную неправильную сеть, иногда они ломаные, разветвляющиеся, располагаются между вторичными или между ними и главной жилкой; пространство между третичными

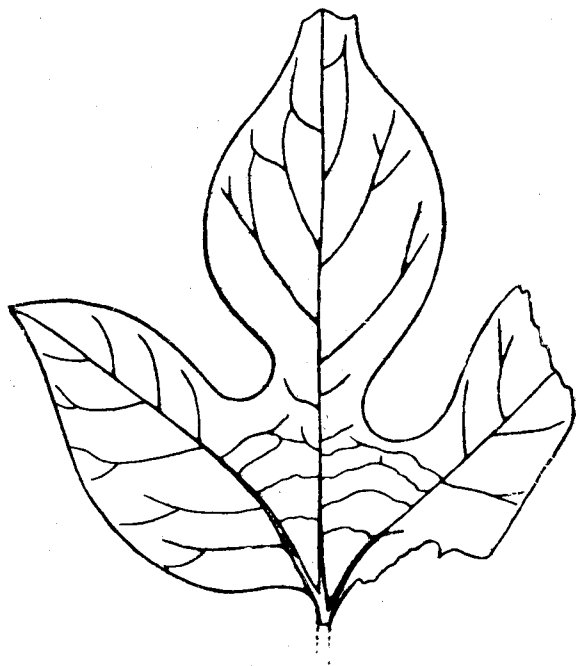


Рис. 39. *Sassafras polevoyi* (Крышт.) Jarm. — отпечаток листа; сеноман—турон, гияльская свита, Сахалин (колл. А. Н. Криштофовича)

жилками занято полигональной сетью жилок четвертого и более высоких порядков (табл. III, фиг. 5; рис. 39). Плод костянквидный, продолговатый, на утолщенной плодоножке. С н. мела. В СССР установлен в н. мелу бассейна Колымы, в гияльской свите Сахалина (сеноман—турон), где первоначально был описан А. Н. Криштофовичем как *Aralia polevoyi* Krysh. и позднее переопределен А. В. Ярмоленко как *Sassafras polevoyi* (Krysh.) Jarm., а также и в сеномане Армении (Ауш), в сеномане—туроне Зап. Казахстана, в эоценовых и верхнеолигоценных отложениях Казахстана, и в сарматских отложениях Ростовской области (Крынка). Вне СССР: указывается из в. мела — плиоцена Европы, из постмиоценовых отложений Японии, н. мела — плейстоцена С. Америки, в. мела Ю. Америки. Современное распространение

ние: континентальный Китай, Тайвань, приатлантические штаты Северной Америки, Три вида.

Litsea Lamark, 1791 (*Malapoenna* Adanson, 1763; *Tetranthera* Jacquin, 1797). Тип рода — *Litsea chinensis* Lamark, 1789; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Вечнозеленые, изредка листо-

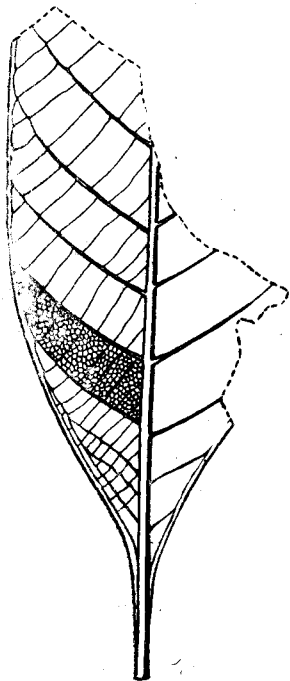


Рис. 40. *Litsea clathrata* (Schmalh.) Baik. (*Tetranthera clathrata* Schmalh.) — отпечаток нижней половины листа; эоцен, Екатеринополье, Киевская область (Шмальгаузен, 1884)

падные деревья или кустарники. Листья, большей частью крупные широко-эллиптические или эллиптические, реже ланцетные. Жилкование перистое, изредка перисто-дугонервное; вторичные жилки очередные, обычно неправильно дугобразно изогнутые, почти всегда неразветвленные, камптодромные; недоразвитые жилки встречаются редко; третичные жилки преимущественно резкие, почти прямые, мало разветвленные, перпендикулярны вторичным; полигональная сеть четвертичных и более мелких жилок часто выражена менее резко, чем у *Persea* и *Laurus* (табл. III, фиг. 6; рис. 40). С в. мела. В СССР указывается из палеоцена Зее-Буреинской равнины и Поволжья, эоцена и нижнего олигоцена Украины,

эоцена Туркмении и неогена Западной Грузии. Вне СССР: верхнемеловые — плиоценовые отложения Европы, миоцен Китая, плиоцен Тонкина, палеоцен — эоцен С. Америки, верхний мел Ю. Америки, эоцен Египта. Современное распространение: тропические и субтропические области Азии, Австралии и Америки. На севере виды *Litsea* доходят до Японии, Кореи и С. Америки. Около 400 видов.

Neolitsea Merrill, 1906. Тип рода — *Laurus cassia* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Вечнозеленые деревья. Листья продолговатые или широколанцетные, с заостренной, иногда более или менее вытянутой верхушкой и клиновидным основанием. Жилкование перистое, с удлиненными выше середины листа; поднимающимися выше середины листа; вторичные жилки в числе двух-четырех пар, ответвляющиеся от главной обычно несколько ниже середины пластинки; они дугобразно изогнуты, очередные, брохидодромные; третичные жилки более или менее перпендикулярны главной и вторичным жилкам, часто разветвленные; жилки четвертого порядка образуют сеть мелких полигональных ячеек (табл. III, фиг. 7). С палеоцена. В СССР известен из неогеновых отложений Зап. Грузии (Годердзи). Вне СССР: палеоцен Бельгии. Современное распространение: тропические и субтропические области материковой Азии и Малазии. На севере достигают Кореи и Японии. Около 80 видов.

Lindera Thunberg, 1783. Тип рода — *Lindera umbellata* Thunb., 1783; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Вечнозеленые или листопадные деревья или кустарники. Листья цельные или реже цельные и трехлопастные (*L. obtusiloba* Bl., *L. triloba* (Sieb. et Zucc.) Bl., *L. cercidifolia* Hemsl.). Жилкование у цельных листьев перистое, перисто-дугонервное или пальчато-трехнервное; у листьев с перистым жилкованием вторичные жилки более или менее дугобразно изогнутые, иногда несколько извилистые, обычно очередные или в верхней части почти супротивные, часто разветвленные у края, брохидодромные; нередко заметны недоразвитые промежуточные жилки; третичные жилки извилистые или ломаные, часто разветвленные; пространство между третичными жилками занято обычно мелкой сетью жилок четвертого и пятого порядков (табл. IV, фиг. 1). Перисто-дугонервные листья некоторых видов, как *L. strychnifolia* Villar (Япония) во многом сходны по жилкованию с некоторыми видами рода *Cinnamomum*, *Litsea*,

Neolitsea и *Cryptocarya*, в то время как листья с перистым жилкованием часто очень сходны с листьями ряда видов *Litsea* и некоторых других родов Lauraceae. Трехлопастные же листья с трехнервным жилкованием очень сходны с листьями *Sassafras*. Поэтому определение отпечатков листьев видов рода *Lindera* связано с большими трудностями и лишь редко бывает достоверным. С в. мела. В СССР встречается в плиоцене Западной Грузии (Кодор). Вне СССР: указывается для палеогена и неогена Европы, неогена Японии и в. мела — плейстоцена С. Америки. Современное распространение: умеренные, субтропические и тропические области Южной, Восточной и Юго-Восточной Азии, а также С. Америка. Около 100 видов, большинство из которых приурочено к Восточной и Юго-Восточной Азии. В С. Америке только два вида.

Laurus L., 1753. Тип рода — *Laurus nobilis* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья, пыльца и плоды. Вечнозеленые деревья или кустарники. Листья цельные, иногда с волнистым краем, с заостренной или притупленной верхушкой и клиновидным или закругленным основанием. Жилкование перистое; вторичные жилки более или менее дугообразно изогнутые, или почти прямые, иногда несколько извилистые, обычно очередные или почти супротивные, нередко разветвленные у края, брохидодромные; местами заметны промежуточные недоразвитые жилки; третичные жилки извилистые или ломаные, часто разветвленные, преимущественно перпендикулярные вторичным жилкам, реже третичные жилки образуют сеть неправильных ячеек; пространство между третичными жилками занято мелкой, резко выделяющейся, полигональной сетью жилок четвертого порядка (табл. IV, фиг. 3). Пыльцевые зерна без борозд и пор; диаметр 24,0—59,2 м, округлые, часто смятые, с тонкой экзиной; скульптура экзины мелкошиповатая (табл. IV, фиг. 2); при препарировке пыльцы под влиянием химической обработки конические шипики нередко превращаются в округлые бугорки. Плод костянквидный, на утолщенной к верхушке плодоножке. С в. мела. В СССР встречается в палеоцене Донбасса, в эоценовых отложениях Правобережной Украины, Башкирии, Мугоджар, Туркмении, в среднем олигоцене Казахстана, эоцене — плиоцене Кавказа, н. сармате Ростовской области (Крынка). Указания Геера (1878) и Ярмоленко (1935) на находку *Laurus* из верхнемеловых отложений Буреинского Цагаяна и Каратау основаны на ошибочном определении.

Приводимый Ананьевым (1948) отпечаток *Laurus* из третичных отложений р. Кеми в Чулымо-Енисейском бассейне недостоверен. Вне СССР: указывается из верхнемеловых — четвертичных отложений Европы, миоцена — плиоцена Тонкина, в. мела — плиоцена С. Америки и из третичных отложений Австралии. По пыльце с в. альба. В альб Казахстана; в. мел — олигоцен Казахстана; в. олигоцен Воронежской области; караган Вост. Предкавказья; сармат Сев. Казахстана, киммерийский ярус Грузии. Современное распространение: Средиземноморье, Канарские острова, о. Мадейра. Два вида.

Trianthera Conwentz, 1886. Тип рода — *Trianthera eusideroxyloides* Conw., 1886; эоцен Прибалтики. В ископаемом состоянии известны цветки. Цветки мелкие, обоеполые, на цветоножке. Цветоножка несколько длиннее цветка, коротко опушенная. Околоцветник трехчленный, в двух кругах, с обеих сторон коротко опушенный; внутренние листики околоцветника более длинные. Стаминодии чешуевидные, короче листиков околоцветника. Тычинок три, с четырехгнездными экстрордными пыльниками. Гинецей неизвестен. Род *Trianthera* описан из эоценовых янтарей Прибалтики. Конвенц сближает этот род с современным родом *Eusideroxylon* Teijsm. et Binn., распространенным в Юго-Восточной Азии. Возможность его близости к *Eusideroxylon* признает также Костерманс (Kostermans, 1957).

Daphnogene Unger, 1845. Тип рода — *Phyllites cinnamomifolia* Brongniart, 1828; эоцен Парижского бассейна. В ископаемом состоянии известны листья. Листья цельные, большей частью, широколанцетные или эллиптические, преимущественно крупные, иногда с выгнутой верхушкой. Жилкование перисто-дугонервное; базальные жилки ответвляются несколько выше основания листа и соединяются со вторичными около его середины; вторичные жилки обычно в числе 5—8 пар камптодромные или брохидодромные; третичные жилки, большей частью, образуют неправильную сеть (табл. IV, фиг. 4). Проблематичный род, выделенный первоначально Унгером (1840), Genera et species plantarum fossilium, p. 424) и исправленный Шимпером ввиду того, что все виды, отнесенные к нему Унгером, оказались принадлежащими другим родам, главным образом, *Cinnatomum*. Шимпер (Schimper 1870—72, v. II, p. 850) в свой диагноз включил и трехлопастные листья, которые относятся к *Sassafras*. Многие виды, причисляемые к этому роду, представляют собой *Cin-*

namotum. Все листья типичных *Daphnogene* принадлежат в действительности тем видам *Persea*, *Litsea*, *Ocotea*, *Phoebe*, которые имеют листья с перисто-дугонервным жилкованием. С эоцена — до в. олигоцена, изредка указывается в в. миоцене. В СССР установлен в эоценовых отложениях Правобережной Украины и в палеоцене — эоцене Мугоджар. Определение Корниловой (1950) из среднего олигоцена Казахстана ошибочно.

Laurinium Unger, 1845 (*Laurinoxylon* Felix, 1884). Тип рода — *Laurinium xyloides* Ung., 1845; третичные отложения Италии. Формальный род, описанный по строению древесины. Годичные кольца выражены отчетливо или неотчетливо. Годичные слои относительно широкие. Сосуды умеренно многочисленные, средние и мелкие. Тангентальный диаметр средних сосудов до 150 μ , мелких — не более 100 μ . Перфорация простая или простая и лестничная, последняя характерна для мелких сосудов. Поровость стенок сосудов очередная или промежуточная между очередной и супротивной. Поры окаймленные, свободные или сомкнуты и тогда имеют шестиугольную форму. Внутренние отверстия пор узкие, включенные. Волокнистые трахеиды или волокна либриформа составляют основную массу древесины. Поры на тангентальных стенках трахеид немногочисленные, окаймленные. Спорадически встречаются септированные волокна, которые приурочены к лучам. Древесина рассеянососудистая, переход от ранней древесины к поздней постепенный. Просветы сосудов одиночные или в цепочках по два-три рисунка не образуют. Древесинная паренхима вазикентричная, обычно образует обкладку вокруг сосудов в один-два слоя. Вся паренхима тягловая. Поры между стенками клеток паренхимы и сосудами простые или полуокаймленные, в одном вертикальном ряду, по пять-шесть пар. Лучи гетерогенные, двурядные, реже однорядные, при встрече с сосудами иногда изгибаются. Высота — от 4 до 26 слоев, обычно 13—15. Поры простые. Характерным признаком древесины является наличие масляных клеток различной формы: округлой, яйцевидной или конусовидной. Приурочены они к лучам или к лучам и паренхиме (табл. V; VI — фиг. 1а). С мела. Палеоген — неоген Закавказья (Годердзи, Апшерон). Вне СССР: меловые отложения Мадагаскара (альб); эоцен Канады (Брандон), эоцен Арканзаса (Джексон, Вилкокс); миоцен С. Америки (Йеллоустонский парк), третичные отложения Калифорнии, Новой Гвинеи, о-ва Сардинии, Германии, Чехословакии, Венгрии. Под назва-

нием *Laurinium* описаны ископаемые древесины, имеющие сходство с древесиной современных *Laugaceae*. Автор рода сближает древесину *Laurinium* с древесиной современного рода *Laurus* L. Вне СССР древесины *Laurinium* встречаются очень часто в третичных отложениях. Анатомическая характеристика древесин, относимых к формальному роду *Laurinium*, настолько различна, что составить точное его описание очень трудно. Наше описание базируется на древесинах *Laurinium*, описанных из третичных отложений СССР. Описание же Унгера настолько схематично и расплывчато, что не может служить основой для описания *Laurinium*.

Perseoxylon Felix, 1886. Тип рода — *Perseoxylon aromaticum* Felix, 1886; третичные отложения Венгрии. Слои прироста выражены неотчетливо. Древесина рассеянососудистая. Сосуды обычно одиночные, округлые, реже группами из двух сосудов, обычно окруженные чехлом из паратрахеальной паренхимы. Радиальный диаметр их до 170 μ , а тангентальный — 110—130 μ , но иногда тангентальный диаметр не превышает 100 μ , при том же радиальном диаметре. Членики сосудов короткие, часто заполнены тиллами. Боковые стенки члеников сосудов покрыты круглыми, округло-угловатыми, ячеисто расположенными, но не соприкасающимися окаймленными порами, до 8 μ диаметром. Перфорационные пластинки расположены очень косо. Перфорация простая. Древесинная паренхима паратрахеальная, но сосуды иногда целиком окружены ею. Лучи гетерогенные, до 30 слоев клеток в высоту и, большей частью, 3—4 клетки в ширину, веретенovidные; линейные лучи одиночные или их нет. Краевые клетки лучей квадратные, срединные — лежащие, сильно вытянутые радиально. Среди квадратных краевых клеток луча резко выделяются вертикально-яйцевидные секреторные клетки (табл. VI, 2а—в). С олигоцена. В СССР: олигоцен Закавказья (майкопская свита). Вне СССР: миоцен С. Америки (Йеллоустонский парк), третичные отложения¹ Венгрии, Калифорнии, Чехословакии, Колорадо. Связь с современным родом *Persea* вполне вероятна.

Вне СССР: *Aniba* Aubl., 1775; *Beilschmidia* Nees, 1831; *Cinnamomoides* Seward, 1925; *Crowella* Reid et Chandler, 1933; *Daphnophyllum* Heer, 1869; *Endiandra*

¹ Возраст более точно не установлен.

R. Brown, 1810; *Laurocalyx* Reid et Chandler, 1933; *Laurocarpum* Reid et Chandler, 1933; *Laurophyllum* Goepfert, 1857;

Lauroxylon Meschinelli et Squinabol, 1893; *Protovansara* Reid et Chandler, 1933.

ПОРЯДОК 3. ARISTOLOCHIALES

СЕМЕЙСТВО ARISTOLOCHIACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Многолетние травы или вьющиеся или прямостоящие полукустарники и кустарники. Листья очередные простые, цельнокрайние, обычно сердцевидные или яйцевидно-продолговатые, реже удлинено или ланцетно-продолговатые, с брохидодромным жилкованием. Нижняя пара вторичных жилок начинается от основания листа, обычно односторонне ветвящаяся с веточками, образующими все уменьшающиеся кверху петли; следующая пара вторичных жилок большей частью удаленная от нижних. Цветки обоеполые, актиноморфные или чаще зигоморфные, одиночные или в пазушных кистях. Чашечка трехчленная, сростнолистная, венчиковидная. Венчик обычно отсутствует. Тычинок большею частью шесть. Гинецей синкарпный или паракарпный, редко полуапкарпный. Плод — обычно многосеменная коробочка. 10 родов и более 600 видов, распространенных в тропических, субтропических и умеренных областях.

В ископаемом состоянии известно с мела, но более достоверно с палеогена, чаще всего встречаясь в олигоцен-миоценовых флорах Европы и С. Америки.

Aristolochia L., 1753. Кирказон. Тип рода — *Aristolochia rotunda* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны преимущественно листья, реже плоды. Листья простые, черешковые, большей частью от сердцевидно-округлых до яйцевидно-продолговатых, реже удлинено-продолговатых, цельнокрайние. По форме и по характеру жилкования листья *Aristolochia* проявляют сходство с листьями некоторых родов семейств *Agaliaceae*, *Sterculiaceae*, *Cucurbitaceae*, *Malpighiaceae* и др. Однако для встречающихся в ископаемом состоянии яйцевидно-продолговатых листьев характерна более или менее заостренная верхушка, обычно удаленная от основания вторая пара вторичных жилок. Для ряда видов характерны базальные жилки, в нижней части идущие по самому краю выемки у основания листовой пластинки, а также угловато-извилистые вторичные жилки; третичные жилки сильные, более или менее перпендикулярные вторичным, ветвящиеся; ячейки мелкие, неправильно угловатой формы (табл. VII, фиг. 2, 3). С эоцена. Средний плиоцен Западной Грузии. Вне СССР: в эоцен — плиоцен Европы и С. Америки. Современное распространение: тропические и умеренные области обоих полушарий. Около 300 видов.

Вне СССР: *Asarum* L., 1753.

ПОРЯДОК 4. NYMPHAEALES

СЕМЕЙСТВО САВОМВАСЕAE A. RICHARD, 1828**

Водные многолетние растения с корневищами, приподнимающимся стеблем, редко ветвящимся, с очередными щитовидными округлыми длинночерешковыми листьями, плавающими на поверхности воды или (у *Cabomba*) также и подводными, сильно рассеченно-перистыми, в очертании сердцевидными. Цветки одиночные, длинночерешковые, пазушные, обоеполые, циклические. Чашелистиков и лепестков по три. Тычинок 3—18. Гинецей из 2—18 свободных плодolistиков. Плод многоорешек; орешки кожистые, листовкообразные, но нераскрывающиеся, одно-четырёхсеменные.

В семействе два рода: *Cabomba* — 4 вида, распространенных в тропических и умеренных областях Ю. и С. Америки; *Brasenia* (монотипный) — в тропических и умеренных областях всех континентов, кроме Европы.

В ископаемом состоянии известна *Brasenia*. В Европе от эоцена до ресс — вюрма.

Brasenia Schreber, 1789. Тип рода — *Brasenia schreberi* Gmelin, 1791; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Водное растение с корневищем, изогнутым, редко ветвистым стеблем, с очередными щитовидными листьями на черешках, с одиночными, кожистыми, нераскрывающимися, 1—2 семенными плодами. Семена 2—4×1—3 мм, эллипсоидальные, с выпадающей крышечкой на верхушке, главным образом с твердой и

* Составил А. А. Колаковский.
** Составил П. И. Дорофеев.

плотной кожурой со столбчатой структурой; отдельные столбики иногда выдаются над общей внешней поверхностью, образуя бугорки; эпидермис тонкий из характерных петлевидных клеток (рис. 41, 42). Монотипный род. С эоцена. Олигоцен, миоцен Белоруссии, Зап. Сибири, Ростовской области, плиоцен Воронежской области, плейстоцен (до ресс—вюрма) Костромской, Калининской, Московской, Туль-

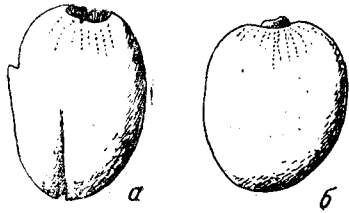


Рис. 41. *Brasenia tuberculata* C. et E. M. Reid—семена, $\times 9$: а—миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева); б—плиоцен, Воронежская область (колл. П. И. Дорофеева)

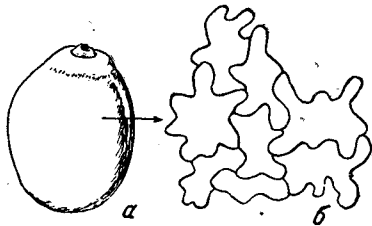


Рис. 42. *Brasenia schroeteri* Szafeg: а—семя, $\times 9$; ресс—вюрм, с. Микулино, Смоленская область; б—деталь поверхности (колл. П. И. Дорофеева)

ской, Воронежской, Смоленской областей, Белоруссии. Вне СССР: эоцен, олигоцен Англии, миоцен Польши, Германии, плиоцен Голландии, Германии, Польши, Японии, плейстоцен Зап. Европы. Современное распространение: водоемы тропических и теплоумеренных областей Юго-Восточной Азии (от Индии до р. Уссури), Африки, Америки, Австралии.

СЕМЕЙСТВО NYMPHAEACEAE SALISBURY, 1805*

Водные многолетние травянистые растения с корневищами, прямым или приподнимающимся стеблем или однолетние, бесстебельные растения с крупными сердцевидными длинночерешковыми листьями, плавающими на поверхности воды. Цветки одиночные, крупные,

на длинных цветоножках, спироциклические, с 4—12 чашелистиками и многочисленными лепестками. Тычинки многочисленные, образующие переходы к лепесткам. Пыльцевые зерна однобороздные или зонально-однобороздные; в боковом положении с дистальной стороны округлые или эллипсоидальные; борозды широкие или узкие; экзина 2—3-слойная; скульптура крупно- или мелкошиповатая или гладкая. Гинецей синкарпный, состоящий из 5—35 плодолистиков; завязь верхняя, полунижняя или нижняя. Плоды — ягодообразные, 8—35-семенные. Семена мелкие (*Nymphaea*) или крупные. В семействе четыре рода и около 80 видов, распространенных по водоемам тропиков и умеренных областей Северного полушария.

Достоверные остатки представителей семейства (семена, пыльца) известны с эоцена. Сомнительные и трудно определяемые, хотя очень вероятные, отпечатки корневищ и плодов (*Anoectomeria Sargata*) описаны из олигоцена — миоцена Франции, отпечатки корневищ, плодов, листьев (*Nymphaeites Sterberg*) указываются из мела Европы и Сибири. Семена *Holopleura Caspari*, *Clatroleura Weber* из неогена Европы принадлежат *Brasenia*.

Nymphaea L., 1753. Тип рода — *Nymphaea alba* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны отпечатки листьев, главным же образом встречаются семена и пыльца. Водные многолетние травянистые растения с корневищами, крупными длинночерешковыми листьями, плавающими на поверхности воды, крупными цветками, ягодообразными многосеменными плодами. Листья 10—30 см в поперечнике, глубоко сердцевидные, цельнокрайние, с пальчатым жилкованием. Пыльцевые зерна зонально-однобороздные, экваториальная ось 55—70 м; полярная ось 35—60 м; в боковом положении эллиптические; борозда узкая, опоясывающая пыльцевое зерно на дистальной стороне; края борозды неровные; мембрана борозды тонкая, гладкая; экзина двухслойная, тонкая; скульптура на проксимальной стороне булавовидношиповатая, шипы крупные; на дистальной стороне экзина мелко неяснобугорчатая; контур шиповатый (рис. 43 а—б). Семена анатропные, 0,8—3,2 \times 0,8—2,3 мм, эллипсоидальные, на верхушке слабозаостренные с небольшой крышечкой; кожура тонкая, поверхность коричневатая, блестящая, образованная округлопрямоугольными, в контуре лопастными клетками с черной серединой, расположенными в продольных рядах. С миоцена. Миоцен Зап.

* Составил П. И. Дорофеев (описание пыльцы — Е. Д. Заклинская).

Сибири, плиоцен Воронежской области и Н. Дона (семена). Вне СССР: миоцен Зап. Европы (отпечатки листьев). По пыльце с палеоцена. Палеоцен—олигоцен юга Европейской части СССР; олигоцен—миоцен Дальнего Востока; третичные отложения Казахстана, Урала, Зап.-Сибирской низменности. В Зап. Европе пыльца рода указывается с юры. Современное распространение: водоемы

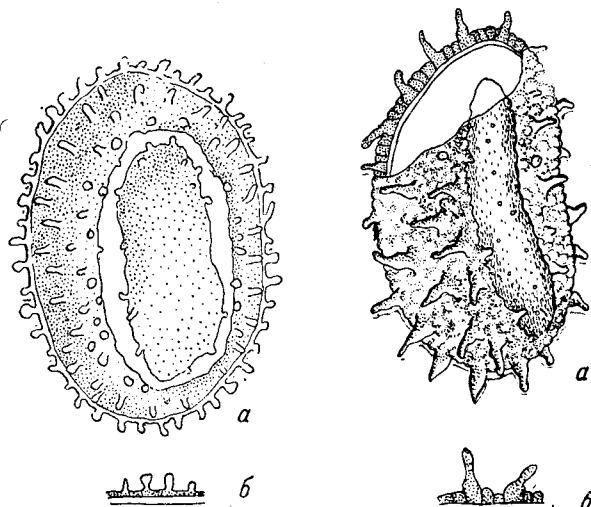


Рис. 43. *Nymphaea* sp.: а — пыльцевое зерно, $\times 800$; б — деталь строения экзины $\times 800$. Ср. олигоцен, Казахстан (колл. ГИН)

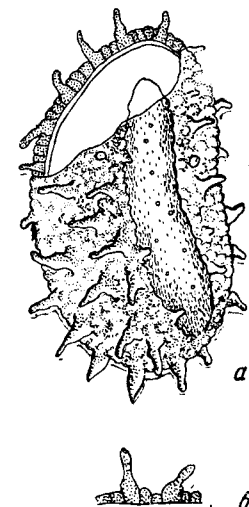


Рис. 44. *Nuphar* sp.: а — пыльцевое зерно, $\times 800$; б — деталь строения экзины, $\times 800$. Ср. эоцен, Нижний Дон (колл. ГИН)

всех континентов, кроме арктических и пустынных областей, главным образом в умеренных областях. Более 30 видов.

Nuphar J. E. Smith, 1808 (1809). Тип рода — *Nymphaea lutea* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена и пыльца. Водные многолетние растения с корневищами, длинночерешковыми листьями, плавающими на поверхности воды, с крупными цветками, ягодовидными многосеменными плодами. Пыльцевые зерна однобороздные, экваториальная ось 50—65 μ , полярная ось 34—40 μ ; в боковом положении эллиптические; борозда длинная, широкая с закругленными концами, края неровные, мембрана борозды неяснобугорчатая, экзина двухслойная, толстая; эндэксина тонкая с неясной структурой; структура эктэксины слитностолбчатая, со стерженьковыми шиповатыми выростами; скульптура экзины крупношиповатая, шипы неравновеликие (рис. 44). Семена 3—7 \times 2—5 мм, яйцевидные или эллипсоидальные,

с косой крышечкой на верхушке; кожура толстая, коричневая или черная, блестящая, снаружи с 4—6-угольными, очень крупными клетками, различными в деталях у разных видов (рис. 45). С олигоцена. По семенам олигоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен Украины, плиоцен Н. Дона и Воронежской области. Вне СССР: плиоцен Польши и Голландии. По пыльце с эоцена. Эоцен Украины, Н. Дона;

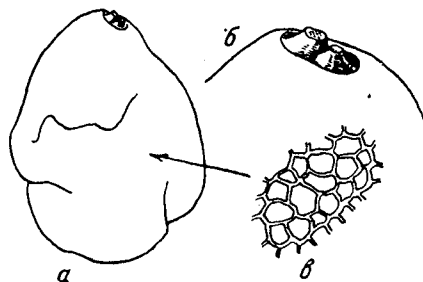


Рис. 45. *Nuphar* sp.: а — семя, $\times 9$; б — крышечка, $\times 16$; в — деталь поверхности, $\times 100$. Олигоцен, д. Белоярка на р. Тавде (колл. П. И. Дорофеева)

олигоцен — миоцен Казахстана; миоцен Зап.-Сибирской низменности; плиоцен Европейской части СССР. Современное распространение: умеренные области Северного полушария. Около 10 видов.

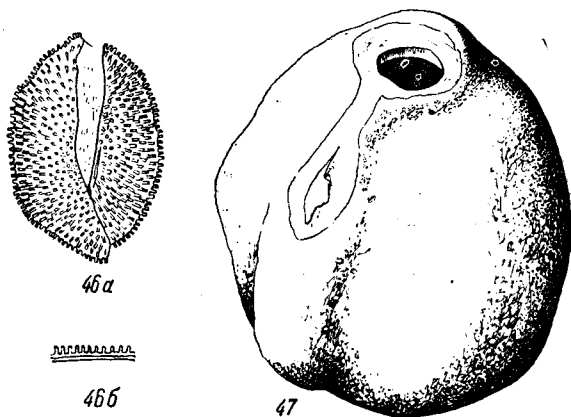


Рис. 46. *Euryale* sp.: а — пыльцевое зерно, $\times 800$; б — деталь экзины, $\times 800$. Н. миоцен, Дальний Восток (колл. ГИН). Рис. 47. *Euryale ferox* Salisb. — семя, $\times 9$; миндель—рисс, г. Лихвин на р. Оке (колл. П. И. Дорофеева)

Euryale Salisbury, 1805. Тип рода — *Euryale ferox* Salisbury, 1805; современный. В ископаемом состоянии известны семена и пыльца. Бесстебельное водное, сильно колючее растение с крупными (до 130 см в диаметре) листьями, плавающими на поверхности

воды, крупными цветками, шаровидными многосеменными плодами. Пыльцевые зерна зонально-однобороздные; размеры 40—48 μ , в боковом положении эллиптические, часто смятые или разорванные в области борозды; борозда узкая, почти полностью опоясывает пыльцевое зерно в экваториальной области; края борозды ровные; мембрана гладкая или неясно-шиповатая; экзина двухслойная; скульптура мелкошиповатая; контур игольчато-городчатый (рис. 46). Семена 9—12 мм длины, яйцевидные или эллипсоидальные, с характерной сплюснуто-конической крышечкой на вер-

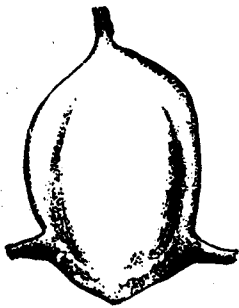


Рис. 48. *Ceratophyllum demersum* L. Плод, $\times 9$; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

хушке, толстостенные, кожистые, с крупными клетками на поверхности (рис. 47), иногда с большими сосцевидными отростками в основании. С олигоцена. По семенам: миоцен Зап. Сибири, плиоцен Воронежской области, Татарии; плейстоцен р. Оки (Лихвин). Вне СССР: плиоцен Германии и Голландии, плиоцен Польши. По пыльце с олигоцена. Олигоцен

Дальнего Востока (район оз. Ханка); олигоцен — миоцен Н. Дона; плиоцен Европейской части СССР. Современное распространение: спокойные водоемы Южной и Восточной Азии от Индии до р. Уссури. Монотипный род.

Вне СССР: *Anoectomeria* Saporta, 1865; *Nymphaeites* Sternberg, 1825; *Protobarclaya* Reid et Chandler, 1933.

СЕМЕЙСТВО CERATOPHYLLACEAE S. F. GRAY, 1821*

Монотипное семейство.

Ceratophyllum L., 1753. Роголистник. Тип рода — *Ceratophyllum demersum* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды, редко встречаются и менее достоверны отпечатки листьев. Водные травянистые растения без корней, с мутовчатыми сидячими листьями, дихотомически ветвящимися до ланцетных или нитевидных долей, зубчатых по краю, с мелкими цветками. Гинецей состоит из одного плодолистика с длинным стилодием и одним атропным висячим семезачатком. Плоды 3—4 \times 1,5—2 мм, эллиптические, двояковыпуклые, распадающиеся по шву на две створки, с 1, 3, 5 или многими колючками или с оторочкой по краю; стенки толстые, деревянистые; внешняя поверхность гладкая или бугорчатая, внутренняя — гладкая, с 1—3 ветвящимися жилками (рис. 48). Достоверные остатки с олигоцена. Олигоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен Украины, Н. Дона, плиоцен Воронежской области, Н. Дона, Украины. Вне СССР: буроугольные отложения Германии, миоцен и плиоцен Польши, Германии. Современное распространение: водоемы всех континентов. Шесть видов.

ПОРЯДОК 5. NELUMBONALES

СЕМЕЙСТВО NELUMBONACEAE DUMORTIER, 1829*

В семейство входит один род.

Nelumbo Adanson, 1763. Лотос. Тип рода — *Nelumbo nucifera* Gaertner, 1788; современный. В ископаемом состоянии часто встречаются отпечатки листьев, реже корневища, плоды, пыльцевые зерна и части цветка. Многолетние водные травы с сильно развитыми толстыми и узловатыми, обычно клубневидными ползучими корневищами. Листья

двух типов; одни подводные, сидячие, чешуевидные, другие надводные, черешчатые, центрированно-щитовидные (т. е. с черешком, прикрепленным к центру пластинки) более или менее овальные или почти округлые, плавающие или возвышающиеся над водой; плавающие листья плоские, воздушные, широко воронковидные; жилкование подводных листьев параллельное, причем довольно ясно заметна более толстая средняя жилка, заканчивающаяся на верхушке листа заостренным; жилкование надводных листьев лучистое, состоящее из 12—25 расходящихся из центра и резко

* Составила Н. С. Снигиревская (описание пыльцы — Е. Д. Заклинская).

* Составил П. И. Дорофеев.

выступающих на нижней стороне пластинки главных жилок; главные жилки не вполне равноценны, так как всегда ясно заметна одна более толстая перистая средняя жилка, являющаяся продолжением черешка, и две супротивные ей жилки, по которым пластинка бывает свернута в листосложении; средняя жилка, доходя до края пластинки, которая образует здесь выемку, заканчивается здесь в виде острия; от средней жилки отходят под острым углом вторичные жилки, анастомозирующие с соседними главными жилками; остальные главные жилки листа более или менее одинаковые, но со стороны противоположной средней жилки они располагаются более тесно; каждая из них несколько раз вильчато ветвится: приблизительно на расстоянии четверти своей длины от края пластинки главная жилка вильчато раздваивается под углом около 40° , причем вторичные жилки вновь дихотомируют под углом $45-60^\circ$, а третичные дихотомируют под углом $60-115^\circ$ (чаще всего ближе к 90°); далее жилки четвертого порядка вновь дихотомируют под углом 130° , и веточки этих жилок дуговидно соединяются с соответствующими веточками соседних жилок, образуя петли, параллельные краю пластинки; часто следующие за ними более мелкие жилки дихотомируют еще несколько раз, обильно анастомозируя между собой и образуя петли; поэтому к самому краю пластинки выходят жилки 7—9 порядков, которые, однако, кончаются не свободно, а также петлевидно сливаются, образуя единую замкнутую систему жилок; начиная от основания, все главные жилки анастомозируют между собой посредством тонких боковых жилок, образующих тонкую сеть, состоящую из ячеек неправильных очертаний (табл. VI, фиг. 3). Цветки одиночные, на длинных цветоножках, крупные, обоеполые, спиральные. Пыльцевые зерна трехбороздные, диаметр $54-60 \mu$; в полярном положении трехлопастные; борозды неясно выраженные, короткие, клиновидные, на концах заостренные, края борозд неровные; мембрана борозд гладкая; экзина двухслойная, толстая; скульптура слитностолбчатая; контур волнистый (рис. 49). Гинецей апокарпный, из многочисленных свободных плодolistиков, погру-

женных в разросшееся над андроцеом обратноконическое цветоложе. Плод многоорешек. Орешки с очень твердым околоплодником. Семена с большим массивным зародышем. С в. мела. В. мел Дальнего Востока (Цагаян), палеоцен Зее-Бурейнской равнины на Дальнем Востоке, ср. олигоцен Северного Приаралья, эоцен—в. олигоцен Зайсанской впадины, палеоген Украины, миоцен Зап. Сибири, третичные отложения западного Сахалина. Вне СССР: в. мел Египта, южной Франции, Португалии, Зап. Гренландии (?), С. Америки, третичные отложения (от палеоцена до

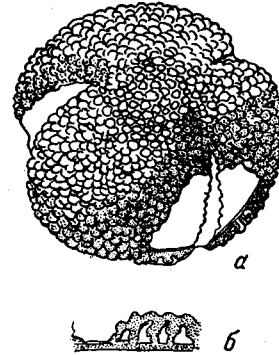


Рис. 49. *Nelumbo* sp.:
а — пыльцевое зерно, наклонное положение, $\times 800$; б — деталь экзины; $\times 1200$. Н. миоцен, Дальний Восток (колл. ГИН)

плиоцена) Зап. Европы, палеоген Сев.-Вост. Китая, Японии, третичные отложения (от палеоцена до плиоцена) С. Америки, плейстоцен Индии (Кашмир). В Западной Европе лотос был богато представлен до верхнего плиоцена. По пыльце с эоцена. Эоцен Казахстана; миоцен Дальнего Востока, Енисейского района; олигоцен — плиоцен Вост. Забайкалья. Вне СССР: юрские угли Шотландии; олигоцен—миоцен Зап. Европы. Современное распространение: тропические и субтропические области Евразии (на территории Европы только в дельте Волги), Северо-Восточной Австралии и Северной и Центральной Америки, а также в Вест-Индии, Колумбии и Северо-Восточной Бразилии. Два вида.

ПОРЯДОК 6. ILLICIALES

СЕМЕЙСТВО ILLICIACEAE VAN TIEGHEM, 1900

Из третичных отложений Западной Германии Kräusel и Weyland описали два вида рода *Illicium* L., причем указаны также эпидермальные структуры. Кроме того, виды *Illicium*

отмечаются для третичных отложений Англии и Северной Америки, а также для плиоцена Австралии. На территории СССР нахождение ископаемых остатков рода *Illicium* вполне возможно.

СЕМЕЙСТВО SCHISANDRACEAE G. DON,
1831*

Вечнозеленые или листопадные кустарники с прямостоячими или вьющимися стеблями. Листья очередные, простые, цельные, перисто-нервные. Цветки мелкие, одиночные, пазушные, однополые, актиноморфные. Околоцветник из нескольких или многих листиков, расположенных в двух или многих рядах и слабо дифференцированных на чашелистики и лепестки. Тычинок 4—80, с нитями, по крайней мере у основания сросшимися в колонку. Гинецей из 12—300, апокарпный, спиральный. Плод многокостянка — два рода и 47 видов, распространенных в Восточной Азии, Индии и Малайзии с одним видом в юго-восточной части Северной Америки.

Schisandra Michaux, 1803. Тип рода — *Schisandra coccinea* Michaux, 1803; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Листья яйцевидно-эллиптические, реже продолговатые или продолговато-ланцетные, большей частью отдаленно мелко-железисто-зубчатые, реже почти цельнокрайние. Вто-

ричные жилки очередные, в числе 6—12 пар, соединяющиеся друг с другом все уменьшающимися петлями и отсылающие коротенькие веточки в зубчики края. Имеются по одной-три промежуточные жилки, ветвящиеся и соединяющиеся со вторичными. Ячейки сеточки довольно крупные, с входящими в них ветвящимися жилками, с веточками, не доходящими до контурных жилок ячейки (табл. VII, фиг. 4). С плиоцена. Плиоцен Абхазии. Вне СССР: плиоцен Японии. Современное распространение: Вост. и Южная Азия и С. Америка (один вид). 25 видов.

Kadsura Kaempfer, 1810. Тип рода — *Uvaria japonica* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. По строению листьев очень сходно с *Schisandra*. Имеется ряд видов, у которых довольно хорошо выражена зубчатость края листа (табл. IV, фиг. 7). С олигоцена. Плиоцен Абхазии. Вне СССР: олигоцен Рейнской области. Современное распространение: тропические и субтропические области Южной и Восточной Азии. 22 вида.

ПОРЯДОК 7. RANALES

СЕМЕЙСТВО
MENISPERMACEAE S. L. DE JUSSIEU, 1789 **

Вьющиеся или редко прямостоящие вечнозеленые или листопадные кустарники или маленькие деревья с очередными простыми (редко тройчатыми), большей частью цельными, реже пальчатолопастными, обычно пальчатонервными листьями. Цветки мелкие, обычно актиноморфные, однополые. Пыльцевые зерна трехбороздные, реже трехбороздно-трехпоровые; в экваториальном положении эллиптические; в полярном округло-трехлопастные; борозды длинные; поры, если они есть, — нечеткие, при экваториальном положении пыльцевых зерен намечаются в виде слабого изгиба линий борозд у экватора; экзина толстая, двухслойная (может быть различим один слой); скульптура сетчатая, более или менее толстостенная, с некрупными ячейками; контур пыльцевых зерен мелкоизвилистый. Гинецей апокарпный. Плодики более или менее серповидно изогнутые и костянквидные или реже сухие. Около 75—80 родов и до 400

видов, распространенных главным образом в тропических странах, с немногими представителями в умеренных зонах Северного и Южного полушария.

В ископаемом состоянии представители семейства известны, начиная с верхнего мела, но более многочисленны в третичном периоде. Пыльца семейства без родового определения известна со ср. эоцена (Украина, Сев. Кавказ, Приаралье, Павлодарское Прииртышье) и олигоцена (Павлодарское Прииртышье).

Cocculus D. C., 1818. Тип рода — *Menispermum villosum* Lam., 1798; современный. В ископаемом состоянии известны только отпечатки листьев. Вьющиеся или прямостоящие кустарники, вечнозеленые или листопадные. Листья простые (табл. IV, фиг. 5), цельные или лопастные, цельнокрайние, от широко яйцевидных овальных или почти округлых до линейных, нередко неравнобокие, на черешках; жилкование пальчатое, пальчато-дуговидное или реже перистое, но во всех случаях петле-видное (брохидродромное). Плод многокостянка; отдельные костянки обратнояйцевидные или почти шаровидные, с уплощенной поперечно ребристой косточкой. С в. мела. В мел Центрального Казахстана (Сев.-Зап. Каратау) и Южного Закавказья (сел. Ауш в Дарала-

* Составил А. А. Колаковский.

** Составили А. Л. Тахтаджян, П. И. Дорофеев (*Sinomenium*) и Т. Д. Колесникова (*Stephania*); описание пыльцы — С. Р. Самойлович.

гезе). Известен один вид *S. extinctus* V e l e l. Вне СССР: в мел Европы (Чехия) и С. Америки, палеоген и неоген Зап. Европы и Балканского полуострова (Болгария), миоцен С. Америки. Современное распространение: Восточная и Южная Азия, Африка, Гавайские острова и С. Америка. Около 12 видов.

Sinomenium Diels, 1910. Тип рода — *Menispermum acutum* Thunberg, 1786; современный. В ископаемом состоянии известны косточки плодиков. Лазящий, листопадный кустарник, с сердцевидными или овальными, цельнокрайними листьями, с 5—7 пальчато расходящимися главными жилками. Плод многокостянка. Костянки с одной — тремя косточками. Косточки 2,8—5,0×4,0—5,6 мм, в очертании полукруглые, с боков сжатые, распадающиеся на две симметричные половинки, по внешнему краю с гребенчато расположенными бугорками, на боках с полукруглыми валиками из двух рядов бугорков, расположенных параллельно внешнему краю на каждой стороне, изнутри гладкие; стенки толстые, деревянистые (рис. 50). С олигоцена. Олигоцен, миоцен Зап. Сибири, мэотис Одессы, плиоцен Абхазии и Воронежской области. Вне СССР: олигоцен Германии, плиоцен Франции, Польши, Японии. Современное распространение: Япония и Центр. Китай. Монотипный род.

Menispermum L., 1753. Тип рода — *Menispermum canadense* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии встречаются отпечатки листьев, пыльца и косточки плодиков. Вьющиеся полукустарниковые растения. Листья с длинными тонкими черешками, прикрепленными к нижней части или почти у основания пластинок, которые таким образом более или менее ясно щитовидные; пластинки трех-семилопастные или цельные, у основания более или менее сердцевидные, выемчатые или усеченные, с пальчатым жилкованием; от места прикрепления черешка радиально отходит семь (реже больше) главных жилок, средняя из которых прямая и заканчивается в верхушечном остроконечии листа, а остальные несколько дуговидно изогнуты вперед и, соединяясь друг с другом и со средней жилкой, образуют крупные петли, постепенно уменьшающиеся к вершине листа; тонкие жилки последних порядков образуют сеть из четырехугольных или многоугольных ячеек. Полярная ось пыльцевых зерен 18,5—24,0 м, диаметр 15,5—21,0 м (рис. 51; табл. VII, фиг. 1а—б). Плод многокостянка. С эоцена. Плиоцен Зап. Грузии (Меоре-Атара). Вне СССР: эоцен Англии (остатки косточки), плиоцен Франции (Кан-

таль и Мена). К роду *Menispermum* относятся, вероятно, также некоторые формы, описанные под названием *Menispermites*. С турона (турон Зап. Сибири), сенон Якутии. По пыльце: олигоцен, миоцен Приморского края; плиоцен Прикамья. Современное распространение: Вост. Сибирь, Дальний Восток, Сев. Китай, Корея, Япония и атлантическая С. Америка. Два близких вида.

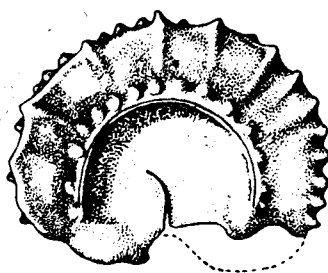


Рис. 50. *Sinomenium cantalense* (E. M. Reid) Dogof. — косточка, ×9; олигоцен, с. Козюлино в устье р. Томи, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

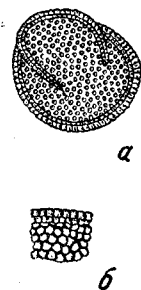


Рис. 51. *Menispermum* sp.: а — пыльцевое зерно, наклонное положение, ×800; б — деталь скульптуры, ×1350. Олигоцен, р. Тым, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ)

Stephania Loureiro, 1790. Тип рода — *Stephania rotundata* Loureiro, 1790; современный. В ископаемом состоянии известны косточки плодиков. Лазящие кустарники или слабо одревесневающие лианы, редко травы. Листья щитовидные, цельные, треугольные, яйцевидные или почти округлые. Плод — многокостянка. Плодики костянки; косточка в очертании обратнойщевидная или почти округлая, в основании суженно-усеченная, сплюснутая с обеих сторон, с двумя рядами бугорков или шипиков, часто снабженная поперечными ребрышками, у большинства современных представителей рода с отверстием посередине (табл. IV, фиг. 6). С миоцена. В СССР: миоцен Зап. Сибири (Заобский яр). Вне СССР: плиоцен Японии. Современное распространение: преимущественно в тропических и субтропических областях Вост. Азии, Австралии, Вост. и Южн. Африке. Более 30 видов.

Menispermites Lesquereux, 1874. Тип рода — *Menispermites obtusiloba* Lesquereux, 1874. В мел С. Америки. Органород, описанный по отпечаткам листьев. Листья крупные, кожистые или полужокистые, широко дельтовидные, более или менее явственно трехлопастные. Жилкование пальчатое трех-пятинервное, от пельтатного или почти пельтатного, усеченного или почти сердце-

видного основания главные жилки краспедодромные, концы их доходят до краев лопастей; но их ответвления образуют серию петель, как у современного вида *Menispermum canadense*.

С низов в. мела. В. мел Северной Сибири, Дальнего Востока, Северного Приаралья (Тас-Аран) и Зап. Казахстана. Вне СССР: в. мел и палеоген С. Америки, в. мел Гренландии, палеоген Зап. Европы. Принадлежность *Menispermites* к семейству Menispermaceae не вызывает сомнений. Наибольшие связи он обнаруживает с современным родом *Menispermum*.

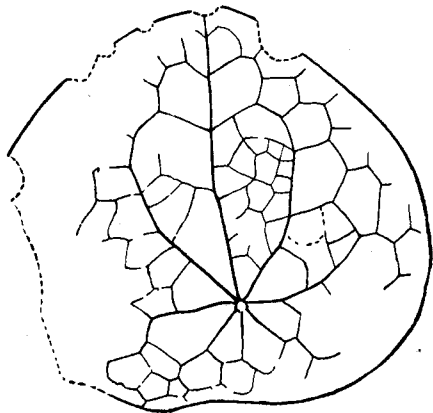


Рис. 52. *Nelumbites tenuinervis* (Fontaine) Berry. Отпечаток листа. Н. мел, С. Америка (Berry, 1911)

Nelumbites Berry, 1912. Тип рода — *Menispermites virginianensis* Fontaine, 1889; свита Патапско атлантического побережья США. Органород, описанный по отпечаткам листьев (табл. IX, фиг. 1). Листья пальчатые и более или менее округлые, иногда почти овальные, с ровным или волнистым краем. Точка прикрепления черешка чаще всего расположена эксцентрически и несколько смещена к нижнему краю, реже расположена ближе к центру. Жилкование более или менее радиально-лучистое, камптодромное (рис. 52). С альба. Альб Зап. Казахстана. Вне СССР: альб и низы в. мела Америки, меловые отложения Гренландии (слой Атане).

Свой род *Nelumbites* Берри выделил для обозначения некоторых древних меловых форм, одни из которых ранее относились к *Menispermites* (*M. virginianensis* Fontaine и *M. tenuinervis* Fontaine), а другие к *Nelumbo* (*N. primaeva* Berry). В отличие от *Nelumbo* род *Nelumbites* характеризуется мелкими размерами, наличием глубоких ушек и другим характером жилкования. Поэтому был, вероят-

но, прав Сьюрд (Seward, 1935), который считал более правильным относить *Nelumbites* к Menispermaceae. Вероятно, ближе всего он стоит к современным родам *Cissampelos* L. и *Stephania* Lour.

СЕМЕЙСТВО

RANUNCULACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Однолетние или многолетние травы, реже лианы и кустарники, с очередными простыми и сложными, пальчаторассеченными листьями, с правильными и неправильными цветками, одиночными или в соцветиях. Цветки обычно обоеполые. Тычинки многочисленные, расположены по спирали. Пыльцевые зерна трех типов: трехбороздные; четырехбороздные (две борозды меридиональные, две экваториальные); диаметр 22—35 м; в полярном положении трех-четырёхлопастные, в экваториальном — округлые; борозды длинные, широкие, клиновидные, заостренные по концам; мембрана борозд гладкая, тонкая; экзина двухслойная, тонкая, скульптура мелкобугорчатая или мелкозернистая. Последний тип — многопоровые, диаметр 18—20 м; очертания округло-многоугольные в любом положении; поры простые, погруженные, крупные; экзина двухслойная, толстая; контур гладкий или волнистый. При аналитических работах большинство родов определяется в пределах семейства. Гинецией апокарпный, реже более или менее синкарпный, обычно из нескольких или многочисленных плодолистиков, но иногда мономерный. Плоды апокарпные многолистовки или многоорешки, реже синкарпные многолистовки и однолистовки, иногда плодики сочные, ягодообразные. В семействе около 50 родов и свыше 1500 видов, распространенных главным образом в холодной и умеренной зонах Северного полушария.

В ископаемом состоянии достоверные представители семейства установлены по плодам, начиная с олигоцена (*Clematis*, *Ranunculus*). С меньшей достоверностью определяются отпечатки листьев *Clematis*, *Helleborus*, *Ranunculus* из миоцена Зап. Европы и плиоцена Европы. По пыльце с эоцена. Эоцен Приаралья, Казахстана; олигоцен Украины, Кавказа, Н. Дона. Вне СССР: миоцен Зап. Европы.

Delphinium L., 1753. Тип рода — *Delphinium perigrinum* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Травянистые растения. Пыльцевые

* Составил П. И. Дорощев (описание пыльцы — Е. Д. Заклинская; описание рода *Ranuncularpus* — В. А. Самылина).

зерна меридионально-трехбороздные, диаметр 27—31 μ ; в полярном положении трехлопастные, в боковом — округлые; борозды длинные, клиновидно заостренные; мембрана гладкая; экзина двухслойная, тонкая, скульптура плоскобугорчатая, контур волнистый (рис. 53).

С в. мела. В. мел Павлодарского Прииртышья, эоцен Сев. Приаралья; олигоцен — плиоцен юга Европейской части СССР, Казах-

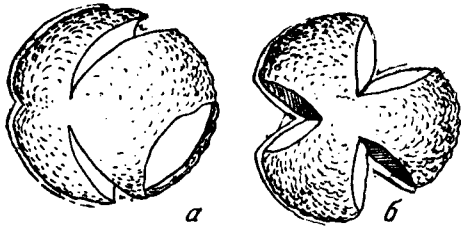


Рис. 53. *Delphinium* sp. Пыльцевые зерна: а — наклонное положение; б — полярное положение, $\times 800$. Оligocen, Н. Дон (колл. ГИН)

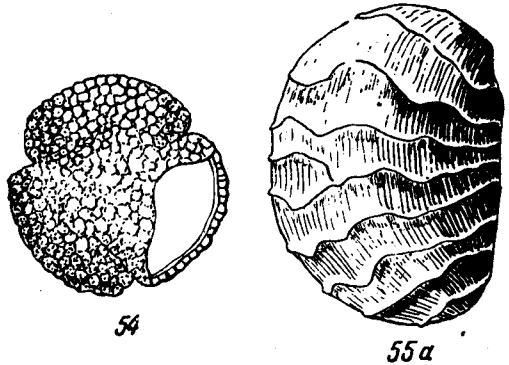
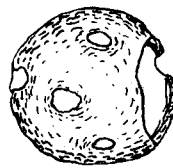


Рис. 54. *Ranunculus* sp. Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; в. олигоцен, Сев. Казахстан (колл. ГИН). Рис. 55. а — *Ranunculus aquatilis* L. — плод, $\times 16$; плиоцен, Н. Дон (колл. П. И. Дороева); б — *Ranunculus sceleratus* L. — плод, $\times 16$; плиоцен, Н. Дон (колл. П. И. Дороева)



55б



56



57а



57б

скульптура крупнобугорчатая; контур волнистый (рис. 54). Плоды — многоорешки; орешки 2—3 мм длины, овальные или косо-обратнояйцевидные, двояковыпуклые или плоские, иногда к основанию суженные почти в ножку, на верхушке с косым столбиком, у большей части видов на боках с узкой или довольно широкой каймой по краю, с ячеистой или бороздчатой поверхностью в середине (рис. 55). С олигоцена. По плодам: олигоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен Украины, Белоруссии и Нижнего Дона, плиоцен Камы, Воронежской области, Украины. Вне СССР: олигоцен Англии, плиоцен Польши, Англии, Франции, Голландии. По пыльце с олигоцена. Оligocen Европейской и Азиатской частей СССР. Современное распространение: все континенты, главным образом холодная и умеренные зоны. Около 600 видов.

Thalictum L., 1753. Тип рода — *Thalictum aquilegifolium* L., 1753; современный.

стана и Ср. Азии. Современное распространение: Европа, Сибирь, Передняя и Ср. Азия, Индия, Восточная Азия. С. Америка. Около 360 видов.

Ranunculus L., 1753. Тип рода — *Ranunculus acris* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды и пыльца (указываются также и отпечатки листьев). Однолетние или многолетние травы. Пыльцевые зерна меридионально-трехбороздные, диаметр 25—35 μ ; в полярном положении трехлопастные, в боковом — округлые; борозды короткие, клиновидные, неглубокие, широкие, заостренные; мембрана гладкая; экзина двухслойная, толстая; структура крупнозернистая,

В ископаемом состоянии известны плоды и пыльца. Многолетние травы. Пыльцевые зерна многопоровые, диаметр 13—25 μ ; угловато-округлые; поры простые, в количестве 8—11, несимметрично расположенные, крупные, круглые с неровными краями; мембрана гладкая или с мелкими бугорчатыми выростами; экзина двухслойная, толстая; структура эктэкины волокнистая, скульптура неяснобугорчатая, контур волнистый (рис. 56). Плоды — многоорешки; орешки 2—4 мм длины, эллипсоидальные, иногда веретеновидные, обычно сплюснутые, распадающиеся на две симметричные створки по шву, по бокам ребристые, иногда по ребрам крылатые, толстостенные,

деревянистые (рис. 57, а, б). С олигоцена. По плодам: миоцен Зап. Сибири, миоцен Н. Дона. Вне СССР: плиоцен Польши. По пыльце с олигоцена. Олигоцен — плиоцен Азиатской и Европейской частей СССР. Современное распространение: главным образом умеренные области Европы, Азии, Африки, С. и Ю. Америки. Около 250 видов.

Ranunculicarpus Samylna, 1960. Тип рода — *Ranunculicarpus quinquecarpellatus* Sam., 1960. В ископаемом состоянии известны изолированные плоды. Плод — многолистовка, состоит из нескольких листовок, в каждой из которых в два ряда располагаются небольшие семена. Один вид (табл. VII, фиг. 5). Нижний мел (апт — альб) р. Зырянки (бассейн р. Колымы).

СЕМЕЙСТВО

BERBERIDACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Многолетние травянистые растения, кустарники, реже низкие деревья, листопадные или вечнозеленые. Листья очередные, иногда только прикорневые, простые или сложные (*Epi-*

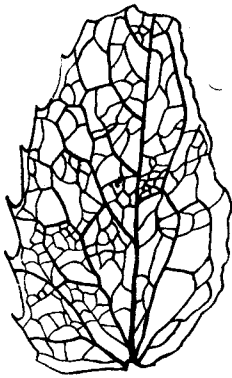


Рис. 58. *Mahonia* cf. *aquifolium* Nutt. Отпечаток неполного листочка, $\times 3$. Плиоцен, р. Кодор, Абхазия (колл. А. А. Колаковского)

medium, *Mahonia*), прилистники колючие или превращенные в колючки. Жилкование перистое. Цветки обоеполые, в пазушных или конечных кистях или метелках, редко одиночные. Гиценой псевдомономерный. Плод обычно ягода, реже коробочка и орехообразный. 8 родов и около 300 видов, распространенных глав-

ным образом в умеренных внетропических областях Северного полушария; только род *Berberis* заходит в Южное полушарие, встречаясь в Южной Америке и на Огненной Земле. В ископаемом состоянии известно только два рода — *Berberis* и *Mahonia*, встречающихся в олигоценовых и миоценовых отложениях Европы и С. Америки.

Berberis L., 1753. Тип рода — *Berberis vulgaris* L. 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена и листья. Вечнозеленые, полувечнозеленые (с часто опадающей листвой) или листопадные кустарники, редко маленькие деревца. Листья очередные, простые, яйцевидные, ланцетные, эллиптические или обратнойцевидные, у вершины округлые, тупые или острые, к основанию внезапно или постепенно суженные, с низбегающей по черешку пластинкой; по краю колючезубчатые, мелкокореснитчато-пильчатые или цельнокрайние. Жилкование перистое; главная жилка, к верхушке заметно утончающаяся, вторичные жилки, угловато изгибаясь, соединяются между собой, образуя сеть характерных угловатых петель на довольно большом расстоянии от края листа; над этими петлями, вследствие ветвления вторичных жилок, образуются последующие ряды все уменьшающихся петель, достигающих края листа и соединяющихся с ними тонкими веточками, отходящими непосредственно в край листа или в зубцы; третичные жилки образуют довольно рыхлую сеть (табл. VIII, фиг. 1, а, б).

С олигоцена. В СССР: сарматские отложения Ростовской области (Крынка) и Краснодарского края (Армавир). Вне СССР: олигоцен С. Америки. Современное распространение: почти вся Европа, Средиземноморье, Центр. Азия, Китай, Япония, С. Америка, откуда некоторые виды заходят через Анды на Огненную Землю. Более 150 видов.

Mahonia Nuttall, 1818. Тип рода — *Berberis aquifolium* Pursh., 1814; современный. В ископаемом состоянии известны только листья. Вечнозеленые кустарники или небольшие деревца. Листья сложные непарноперистые, жесткокожистые, с прилистниками или без них. Листочки от округлых или широкояйцевидных до узколанцетных в очертании, с шиповатым, длинно-зубчато-извилистым или тонкозубчатым краем; боковые неравнобокие. Жилкование отдельных листочков перистое. Главная и вторичные жилки выдающиеся; вторичные жилки отходят под углом 30—45°, угловато изгибаются и образуют короткие петли, доходящие примерно до половины полуширины пластинки; над этими петлями, вслед-

* Составила Т. Д. Колесникова.

ствии ветвления вторичных жилок, образуется второй ряд петель, за которыми — все уменьшающиеся к краю листа петли, от которых отходят веточки, заканчивающиеся в зубчиках (рис. 58; табл. VIII, фиг. 2, 3). С эоцена. Плиоценовые отложения Абхазии (р. Кодор). Вне СССР: наибольшее число видов известно

из олигоценовых и миоценовых отложений С. Америки, а также из олигоцена Италии, миоцена Швейцарии и Франции. Современное распространение: преимущественно в приатлантических штатах С. Америки, а также в Вост. и Ю. Азии. Около 50 видов.

ПОРЯДОК 8. TROCHODENDRALES

СЕМЕЙСТВО

TROCHODENDRACEAE SEEMANN, 1864*

В семействе один род.

Trochodendron Siebold et Zuccarini, 1838. Тип рода — *Trochodendron aralioides* Sieb. et Zucc., 1838; современный.

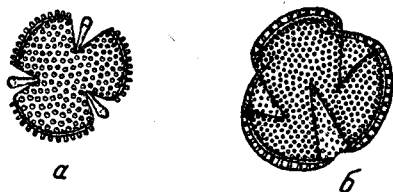


Рис. 59. *Trochodendron* sp. Пыльцевое зерно: а — полярное положение, $\times 800$; б — наклонное положение, $\times 800$. Олигоцен, Приморье (колл. ВСЕГЕИ)

В ископаемом состоянии известны пыльцевые зерна. Вечнозеленое дерево с кожистыми городчато-пильчатыми листьями с перистым жилкованием. Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые; диаметр 21,2—24 μ , округло-углова-

тые; борозды широкие, заостренные, со слабо очерченными краями; мембрана борозд толстая с зернистой скульптурой; экзина двухслойная; скульптура сетчатая, с толстыми стенками ячей (рис. 59). С мела. Мел Нижне-Зейской депрессии; эоцен Камчатки; олигоцен Южно-Уссурийского края. Современное распространение: Япония, Корея и о. Тайвань. Монотипный род.

СЕМЕЙСТВО

TETRACENTRACEAE VAN TIEGHEM, 1900

В семействе один монотипный род *Tetracentron* Oliv., распространенный в Центральном и Юго-Западном Китае и в Бирме. Отпечатки листьев *Tetracentron* вполне могут быть обнаружены в умеренных верхнемеловых и третичных флорах северных областей Советского Союза. Не вполне достоверные отпечатки листьев типа *Tetracentron sinense* указываются для Гренландии (Seward and Cowley, 1935). Однако следует иметь в виду, что листья *Tetracentron* очень похожи на листья *Cercidiphyllum* и отпечатки их могут быть иногда практически неразличимы.

ПОРЯДОК 9. HAMAMELIDALES

СЕМЕЙСТВО CERCIDIPHYLLACEAE

VAN TIEGHEM, 1900**

Листопадные деревья. Листья супротивные или почти супротивные, широкоовальные округлые или яйцевидные, иногда вытянутые в ширину, городчато-пильчатые. Жилкование перисто-дугонервное; вторичные жилки в числе одной-трех пар; третичные жилки, тонкие, перпендикулярны базальным и главной, часто разветвленные, изогнутые или ломаные; пространство между ними занято сетью более мелких жилок, образующих вытянутые жилки. Цветки мелкие, однополые, без околоцветника. Гинецей апокарпный, из одного пло-

долистика. Плод однолистовка с деревянистым эндокарпием, 1,5—2 см длины. Семена сплюснутые. Монотипное семейство. В ископаемом состоянии семейство известно начиная с в. мела (сеноман — турон). Установленный в нижнемеловых отложениях Казахстана и Колымы *Cercidiphyllum potomacense* (Ward) Vachr. очень проблематичен (Вахрамеев, 1952; Самылина, 1960).

Cercidiphyllum Siebold et Zuccarini, 1846. Тип рода — *Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc., 1846; современный. В ископаемом состоянии известны листья, древесина, плоды и семена. Листья обычно средней величины, эллиптические или широко округлые с сердцевидным, широко закругленным или срезанным основанием и заостренной

* Составила Н. С. Громова.

** Составила Т. Н. Байковская.

или закругленной верхушкой. Край мелкопильчатый, городчатый, иногда волнистый, или листья цельнокрайние. Базальные жилки более или менее дугообразные, в числе 2—6, наиболее развиты соседние с главной, достигающие обычно верхней части листа; крайние базальные жилки часто образуют с главной угол, близкий к прямому, они короче остальных; от базальных жилок отходят многочисленные

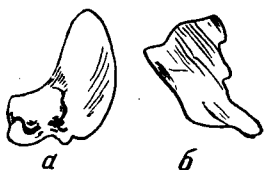


Рис. 60. *Trochodendrospermum* sp. а—б—отпечатки семян, $\times 2$. Датский ярус (Чагаян низовьев р. Бурей), Амурская область (колл. А. Н. Криштофовича)

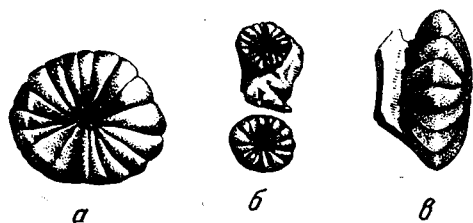


Рис. 61. *Nordenskioldia borealis* Heeg. а—в—отпечатки плодов; датский ярус (Чагаян низовьев р. Бурей), Амурская область (колл. А. Н. Криштофовича)

дугообразные ответвления, петлевидно соединяющиеся вдоль края и дающие короткие ответвления в зубцы; вторичные жилки тонкие, дугообразные, очередные или почти супротивные, ответвляются от главной в верхней части листа; они камптодромные или окончание их смешанное, как и у ответвлений базальных жилок (табл. IX, фиг. 6). Семена сплюснутые, на одном конце крылатые. С палеоцена. Палеоцен Дальнего Востока (иногда описывался как *Grewia crenata*), Камчатка, средне- и верхнеолигоценовые отложения Казахстана. Вне СССР: палеоценово-миоценовые отложения С. Америки, миоцен Японии и Кореи. В Европе известен в средне- и верхнемиоценовых отложениях под названием *Grewia crenata* Unger (отпечатки листьев) и в эоцене Англии (древесина). Современное распространение: Центральный и Западный Китай, Японии. Два близких вида.

Trochodendroides Bergh, 1922. Тип рода — *Populus arctica* Heeg, 1868; нижнетретичные отложения Атанекердлука в Гренландии. Известны листья, плоды и семена. Листопадные деревья. Листья эллиптические, округлые или широкоокруглые с ширококлиновидным, закругленным или срезанным основанием, редко основание слегка сердцевидное. Верхушка заостренная, иногда вытянутая или широкозакругленная. Край городчатый, пильчатый или фестонобразный, реже волнистый или ровный. Жилкование перисто-дугонервное; базальные жилки в числе двух-четырех, редко шести, часто разветвленные, ближние к центральной обычно более изогнуты, чем остальные, достигают верхней части листа (табл. IX, фиг. 2—4). Плоды двух типов — 1) *Trochodendrocarpus arcticus* Krysht. — ланцетные с заостренной и закругленной верхушкой, с тонкой продольной и иногда поперечной исчерченностью, напоминают по форме листовки *Cercidiphyllum* (табл. IX, фиг. 5); 2) *Nordenskioldia borealis* Heeg — шаровидные, несколько сплюснутые сложные плоды с параллельными бороздами, сходящимися в центре, несколько сходны с плодами *Trochodendron* (рис. 60). Листья и плоды никогда не были найдены на одном побеге, но в большинстве случаев отпечатки их находятся вместе. Семена мелкие (рис. 61), с одним крылом (*Trochodendrospermum arcticum* Krysht.). Проблематичный сборный род, листья которого первоначально были выделены Геером в различные виды *Populus*. Бэрри (Bergh, 1922) установил ошибочность этого определения и увязал их с сем. Trochodendraceae, к которому первоначально относили и *Cercidiphyllum*. С листьями самого *Trochodendron* листья *Trochodendroides* не имеют ничего общего. Поэтому Браун (Brown, 1939) отнес все виды *Trochodendroides* к *Cercidiphyllum*, с чем, однако, нельзя согласиться, так как несмотря на чрезвычайное сходство с ним *T. arctica*, *T. smilacifolia* (Newb.) Krysht. и *T. richardsonii* (Heeg) Krysht. значительно от него отличаются. Не увязываются с *Cercidiphyllum* и плоды двух типов. Они свидетельствуют о том, что *Trochodendroides* следует понимать как систематическую группу, более крупную, чем род. С сеномана — турона до палеоцена. Сеноман — турон Дальнего Востока, датский ярус и палеоцен Азиатской части СССР. Вне СССР: в мел — палеоцен арктических областей, ламарийские — палеоценовые, изредка эоценовые и олигоценовые (в последних, по-видимому, ошибочно) отложения С. Америки.

СЕМЕЙСТВО
EUPTELEACEAE VAN TIEGHEM 1900*

Монотипное семейство.

Euptelea Siebold et Zuccarini, 1835. Тип рода — *Euptelea polyandra* Sieb. et Zucc., 1835; современный. Листопадные деревья с зубчатыми перистонервными листьями. Пыльцевые зерна 5—9-поровые, округлые; диаметр 25—30 м; поры крупные от 3,4 до 8,5 м в диаметре со слегка неровными краями, поровые мембраны с зернистой скульптурой; экзина тонкая двухслойная, скульптура мелко-сетчатая; контур пыльцевых зерен слабоволнистый (рис. 62).

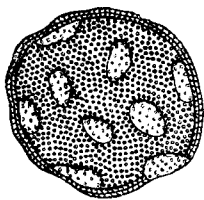


Рис. 62. *Euptelea* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$.
Олигоцен, Приморье
(колл. ВСЕГЕИ)

С палеогена. Палеоген Нижне-Зейской депрессии, Сахалина; олигоцен Южно-Уссурийского края. Современное распространение: Восточная Азия и Гималаи. Пять видов.

СЕМЕЙСТВО НАМАМЕЛИДАСЕАЕ R. BROWN, 1818**

Листопадные, реже вечнозеленые кустарники и деревья. Листья простые, очередные, иногда несимметричные, разнообразной формы от округло-овальной до ланцетной; вершина острая или тупая, иногда вытянутая в узкое длинное острие (*Sycopsis*, *Distylium*); основание округлое или клиновидное, реже сердцевидное; край цельный, волнистый, выемчато-зубчатый или зубчатый, причем зубцы иногда начинаются только с половины длины листа или в верхней трети его, очень редко имеется всего по одному зубчику в верхней трети листа (*Eustigma*); зубцы тупые или острые, иногда со щетинками от выдающихся жилок. Жилкование перистое; вторичные жилки камптодромные или все краспедодромные или смешанные; краспедодромные жилки все более или менее прямые с немногочисленными ответвлениями, отходящими в зубцы или дуговидно-изогнутые,

с многочисленными (2—6) ответвлениями, также в свою очередь ветвящимися и входящими в зубцы; у некоторых родов развиты от двух до четырех базальных жилок также с ответвлениями; третичные жилки ясно заметные прямые или извилистые, отходящие под прямым углом. Цветки мелкие, четырех-пятичленные, раздельнополые или обоеполые, без околоцветника или с простым и двойным околоцветником. Пыльцевые зерна трехбороздные, реже трехборозднопоровые; четырехбороздные, трех-семипоровые, многопоровые и шестипоровые (с шестью укороченными бороздами), в полярном положении — трехлопастные, трехлопастно-округлые, неправильно-округлые или округлые; в экваториальном — от сплюсненно-эллиптических до эллиптических; борозды длинные или очень короткие, обычно широкие, с закругленными или заостренными концами и зернистой, реже гладкой мембраной; поры от округлых до эллиптических, плохо выражены, с нечеткими неровными краями и часто зернистой мембраной; у бороздно-поровых пыльцевых зерен поры целиком помещаются в пределах широких борозд; экзина двухслойная; скульптура от грубо- до тонкосетчатой с ячейками равной или различной величины. Плод — кожистая или деревянистая коробочка, раскрывающаяся обычно по створкам. 21 род и более 100 видов, распространенных в субтропических и тепло-умеренных областях обоих полушарий.

В ископаемом состоянии достоверные представители семейства известны с палеогена. Однако выделение таких родов, как *Hamamelis*, *Parrotia* и *Fothergilla* часто бывает условным, так как по своей морфологии листья этих родов отличаются очень мало, характеризуясь лишь преобладанием той или другой формы листьев и соответственно с этим небольшим различием в жилковании. Новый род *Hamamelidanthium*, выделенный Конвенцией по цветку из янтарей Прибалтики, сомнителен. По пыльце с турона. Турон Зап.-Сибирской низменности; ср. эоцен Украины и Приаралья; эоцен-олигоцен Казахстана; олигоцен Приморского края; в. олигоцен и миоцен Кавказа. Вне СССР: в. миоцен Зап. Европы.

Distylium Siebold et Zuccarini, 1835. Тип рода — *Distylium racemosum* Sieb. et Zucc., 1835; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Вечнозеленые деревья и кустарники, с ланцетными эллиптическими, цельнокрайними кожистыми листьями. Плод — деревянистая растрескивающаяся двугнездная коробочка с одним семе-

* Составила Н. С. Громова.

** Составили Е. Ф. Кутузкина и Т. Д. Колесникова (*Distylium*) (описание пыльцы — С. Р. Самойлович).

нем в каждом гнезде. Семя обратнойцевидное или веретеновидное в очертании, выпуклое, распадающееся на две симметричные половинки, постепенно суженное к основанию, сбоку которого находится крупный овальный рубчик. Оболочка семени буровато-коричневая или черная, блестящая, деревянистая. С верхнего олигоцена. Верхнеолигоценые отложения Башкирии. Вне СССР: плиоцен Японии. Современное распространение: Япония, Китай, Гималаи и Ява. Шесть видов.

Parrotia С. А. Meyer, 1831. Тип рода — *Hamamelis persica* DC., 1830; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Листопадные деревья. Листья несимметричные, обратнойцевидные, реже яйцевидные, эллиптические или овальные. Основание округлое, клиновидное или слабо сердцевидное. Вершина заостренная, притупленная или тупая. Край зубчатый, реже волнистый или слабо выемчатый. Зубцы треугольные, простые или двойные, тупые или острые (от кончика жилки, часто выступающей из зубца), обычно начинаются с середины листа или выше. Верхние зубцы мельче нижних. Жилкование перистое. Главная жилка сильно выступающая, прямая, часто кверху коленчатая. Вторичные краспедодромные жилки в числе 6—8, прямые или слегка изогнутые, иногда у края разветвляющиеся или при двойных зубцах, отсылающие веточки в каждый зубчик. Нижняя пара вторичных жилок обычно соединяется наверху с веточкой верхней пары вторичных жилок и отсылает кнаружи веточки, соединяющиеся петлями друг с другом. Третичные жилки тонкие, отходящие от вторичных под прямым углом, соединяющиеся посередине своей длины и образующие два ряда продолговатых сегментов (табл. IX, фиг. 8). Плод — деревянистая двухгнездная, двусемянная коробочка. Монотипный род, распространенный в настоящее время в Сев. Иране и Ленкорани. В Ленкоранской низменности образует значительные насаждения совместно с каштанолистным дубом, грабом, дзельквой и другими породами, с подлеском из мушмулы и боярышника. В горах до 1200 м ниже уровня моря. Достоверные находки с эоцена. Ср. олигоцен Казахстана (Кенкоуз и Чаграй). Эоценовые янтари Калининградской области, сармат Молдавской ССР (Наславцы, Гидыгич), Украины и Ростовской области, Сев. Кавказа (Армавир), Закавказья (Нахичевань), сармат — ср. плиоцен Закарпатья и Сев. Кавказа. Вне СССР: олигоцен — плиоцен Зап. Европы и эоцен Шпицбергена и С. Америки. Находки Лекере (*Parrotia grandidentata* Lesq., *P. (?) wincheli*

Lesq., *P. canfieldii* Lesq.) из верхнемеловых отложений С. Америки малодостоверны.

Fothergilla Murr., 1774. Тип рода — *Fothergilla gardenii* Murr., 1774; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья и плоды. Листопадные кустарники. Листья на коротких черешках, часто несимметричные, удлинено-овальные, реже ланцетные, яйцевидные, обратнойцевидные. Основание клиновидно- или округлосуженное. Вершина заостренная или тупая. Край зубчатый, редко цельный. Зубцы широкотреугольные, обычно более острые, чем у видов рода *Hamamelis* и *Parrotia*, начинающиеся с верхней трети листа. Жилкование перистое; главная жилка прямая; нижняя пара базальных жилок оканчивается, как и остальные вторичные жилки, в вершинах зубцов или чаще не доходя до зубца соединяется петлей с верхней парой жилок; у цельнокрайних форм все вторичные жилки камптодромные (табл. IX, фиг. 9). Плод — двухгнездная коробочка. С олигоцена. Ср. — в. олигоцен Казахстана (Ашутас), сармат Украины (Амвросиевка) и Молдавской ССР (Наславцы). Вне СССР: в. миоцен Венгрии (Токай и Талья), миоцен Китая (Шаньдун). Современное распространение: юго-вост. часть С. Америки. Четыре вида.

Corylopsis Siebold et Zuccarini, 1836. Тип рода — *Corylopsis spicata* Sieb. et Zucc., 1836; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья и плоды. Листопадные кустарники или небольшие деревья. Листья простые, иногда несимметричные, яйцевидные или продолговато-яйцевидные, редко округло-яйцевидные. Вершина заостренная или тупая, иногда внезапно вытянутая в тонкое острие (*C. wilsonii* Hemsl.). Основание сердцевидное. Край зубчатый, к вершине выемчатозубчатый, редко цельный. Зубцы притупленные или острые, с сильно выступающими жилками в виде щетинок. Жилкование перистое; главная жилка прямая, иногда кверху слегка коленчатая; вторичные жилки прямые, иногда у края разветвленные, краспедодромные; базальные жилки, в числе четырех-пяти; прямые или изогнутые, с ответвлениями по всей их длине, идут в вершины зубцов, причем нижние базальные жилки короче выше расположенных; третичные жилки более или менее извилистые, отходящие под прямым углом от вторичных, образуют узкие продолговатые сегменты (табл. VIII, фиг. 5). Плод — обратнойцевидная, усеченная наверху коробочка, с двумя отогнутыми назад клювиками и с двумя семенами. С олигоцена. Олигоцен Сахалина. Оли-

гоцен Зап. Сибири (семена). Вне СССР: плиоцен Голландии, Польши и Японии. Современное распространение: Гималаи и Восточная Азия. Около 12 видов.

Hamamelis L., 1753. Тип рода — *Hamamelis virginiana* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья, плоды и пыльца. Листопадные деревья и кустарники. Листья очередные, несимметричные, яйцевидные, обратнойяцевидные, преобладают овальные и широкоовальные. Вершина тупая или острая, иногда вытянута в короткое острие. Основание округло- или клиновидно-суженное. Край зубчатый или выемчато-зуб-

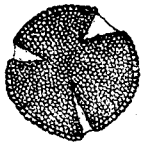


Рис. 63. *Hamamelis* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$.
Олигоцен, бассейн, р. Майхэ, Приморье (Седова, 1956)

чатый. Зубцы простые или с двумя-тремя дополнительными мелкими зубчиками, начинающиеся обычно немного ниже середины листа, реже выше или от самого основания. Жилкование перистое; веточки отходящие от нижней пары боковых жилок камптодромные или входят в вершины зубцов (табл. IX, фиг. 7). Цветки четверного типа, в трех-четырёхцветковых кистях. Пыльцевые зерна трехбороздные, реже трехбороздно-поровые, диаметр — 12,7—22,4 μ ; в полярном положении от трехлопастных до трехлопастно-округлых; в экваториальном — эллиптические или сплюсненно-эллиптические; борозды длинные, довольно широкие, заостренные, с легко разрушающейся зернистой, реже гладкой мембраной; поры, если они есть, нечетки, меридианально вытянутые, целиком помещаются в пределах широких борозд; экзина двухслойная (часто различим один слой); скульптура четкая, мелко-сетчатая, ячейки различной величины, что различимо только с иммерсией; контур пыльцевых зерен мелковолнистый (рис. 63; табл. VIII, фиг. 4). Пыльцевые зерна *Hamamelis* сходны с пыльцой *Loropetalum*, отличаясь более тонкой и менее грубо-сетчатой экзиной. Плод деревянистая двухгнездная, двустворчатая коробочка. С палеоцена—эоцена. Сармат Молдавской ССР (Наславцы), неоген Зап. Закавказья (Годердзи). Вне СССР: палеоцен (эоцен) Аляски; миоцен С. Америки, Польши

и Китая (Шаньдун); в. плиоцен Франция (Могудо). По пыльце с турона. Турон Зап. Сибирской низменности. Ср. эоцен Украины (бучакский ярус), Приаралья; олигоцен Приморского края; в. олигоцен-н. миоцен Сев. Кавказа (ср. и в. майкоп). Современное распространение: Япония, Китай и вост. часть С. Америки. Шесть видов.

Кроме того, из этого семейства известны: из плиоцена Японии роды *Fortunearia* Rheder et Wilson, а также формальные роды — *Hamamelites* Saporta из третичных отложений С. Америки и *Corylopsites* Mathiesen из палеоцена Гренландии.

СЕМЕЙСТВО ALTINGIACEAE LINDLEY, 1846*

В ископаемом состоянии встречаются листья, плоды и пыльца. Листопадные или вечнозеленые деревья. Листья простые, очередные, лопастные или цельные. Жилкование пальчатое или перистое; вторичные жилки слегка изогнутые или прямые, камптодромные или у края соединяющиеся друг с другом крупными петлями, от которых иногда отходят ответвления в вершины зубцов, часто смешанные (табл. VIII, фиг. 6). Цветки в многоцветковых головках, однодомные, редко обоеполые, безлепестные. Пыльцевые зерна многопоровые, округлые или округло угловатые; поры имеют рассеянное, или закономерное («ругатное», — Эрдтман, 1952); расположение, от округлых до эллиптических, с неровными или ровными краями и зернистой мембраной; экзина двухслойная, столбчатая, покровная, скульптура зернистая (ямчатая?). Плод коробочка с одним-двумя семенами. Два рода и десять видов, распространенных в Западной и Восточной Азии, в Малазии и в С. и Центр. Америке.

Liquidambar L., 1753. Тип рода — *Liquidambar styraciflua* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии встречаются древесина, листья, плоды и пыльца. Листопадные деревья. Годичные слои выражены довольно отчетливо. Древесина рассеянносудистая, просветы сосудов небольшие, одиночные или редко радиально и тангентально сдвоенные (табл. X, фиг. 1, 2). Очертания просветов округло-угловатые, стенки сосудов очень тонкие. Перфорации лестничные, с большим числом переключений (до 25); межсосудистая поровость лестничная. Механическая ткань представлена волокнистыми трахеидами

* Составила Е. Ф. Кутузкина (описание пыльцы — С. Р. Самойлович).

с тонкими и толстыми стенками. Поры волокон окаймленные, округлые в одном вертикальном ряду. Древесинная паренхима диффузная, скудная, тяжелая. Лучи смешанно-гетерогенные, одно-четырёхрядные, высота лучей однорядных до 18 слоев, многорядных — около 50 слоев. На радиальном срезе однорядные лучи составлены стоячими клетками, а многорядные из стоячих по краям и лежащих — в средней части. Обычны и обильны тиллы и камедные ходы травматического происхождения, которые располагаются в виде однорядного слоя вдоль границы годовичного кольца.

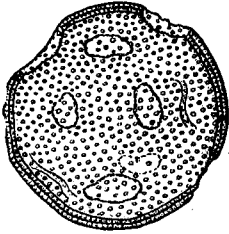


Рис. 64. *Liquidambar* sp. Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$. Оligocen, р. Тым, Западно-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ)

Очертания полостей камедных ходов обычно угловатые (табл. X, фиг. 1—2). Листья простые, очередные, трех-семи лопастные, со слабыми черешками и опадающими прилистниками. Лопasti широкотреугольные или яйцевидные с вытянутой верхушкой (иногда с перетянутым основанием), или линейные. Край железисто-зубчатый или железисто-пильчатый, иногда с дополнительными редкими крупными зубцами. Жилкование пальчатое; мощные базальные жилки в числе, равном количеству лопастей, идут в вершины последних, причем нижние базальные жилки отходят не от черешка, как остальные, а от жилок верхней пары боковых лопастей; вторичные жилки очередные, дугообразно изогнутые, соединяющиеся друг с другом петлями, от которых отходят тонкие ответвления в вершины зубцов. Пыльцевые зерна многопоровые: диаметр 19,2—42,0 μ , от округлых до угловато-округлых; пор 9—15, они неравномерно рассеяны или расположены «ругатно» (Эрдтман, 1952), различной величины (большей частью крупные), округлые или эллиптические, с неровными нечеткими или ровными краями и крупнозернистой мембраной; экзина двухслойная, покровная, часто смятая (рис. 64; табл. X, фиг. 3, 4); скульптура эктэкины крупнозер-

нистая (ячеистая). Коробочка с затвердевшим загнутым столбиком.

С палеоцена. Обычен в миоценовых и плиоценовых отложениях Советского Союза. Кроме того, встречаются в олигоцене Казахстана, Приморья, Западной и Восточной Сибири. По древесине нижний и средний олигоцен Казахстана. Указания Т. Н. Байковской и А. Н. Криштофовича из Амвросиевки неустойчивы. Вне СССР: эоцен—плиоцен Зап. Европы; палеоцен—плейстоцен С. Америки (включая Аляску); миоцен Гренландии; эоцен—плиоцен Японии; миоцен Китая (Шаньдун). Указание ряда авторов (Лекере, Нолтон, Ньюберри) на находки из верхнемеловых отложений С. Америки (штат Небраски, Канзас), малоустойчивы. По пыльце с н. палеоцена. Н. палеоцен Вост. склона Урала; эоцен—олигоцен Казахстана, нижн. Приангарья; олигоцен Воронежской области, Крыма, Ср. Урала, Южн. Приуралья, Зап.-Сибирской низменности, Сев. Казахстана; в. олигоцен—миоцен Кавказа (майкоп, чокрак, караган); миоцен Прибалтики, Урала, Зап.-Сибирской низменности Казахстана, Прибайкалья, Приморского края, Камчатки, Сахалина; плиоцен Зап. Приуралья, Сахалина; ачкагыл Южн. Кахетии. Вне СССР: Ср. и в. третичные отложения Средней Европы. Современное распространение: Малая Азия, Восточная Азия (Центральный Китай, о-в Тайвань, Япония), Ява, С. Америка, Мексика. Четыре вида.

СЕМЕЙСТВО PLATANACEAE DUMORTIER, 1829*

Листопадные деревья. Листья крупные, пальчатолопастные или цельные (только у вымерших форм). Жилкование пальчатое или перистое (у вымерших видов); вторичные жилки большей частью краспедодремные; третичные жилки резкие, параллельные, перпендикулярны вторичным, обычно изогнутые в средней части, иногда разветвленные. Цветки мелкие, однополые, трех-шестичленные, в густых однополых головчатых соцветиях. Пыльцевые зерна трехбороздные, диаметр 16,5—22,5 μ ; в полярном положении трехлопастные или трехлопастно-округлые; в экваториальном — почти округлые, слегка сплюснутые с полюсов; борозды короткие, широкие, с закругленными концами и зернистой мембраной, экзина двухслойная, обычно резко обрывается у края борозды; скульптура мелкосетчатая; контур пыльцевых зерен мелкогородчатый. Пыльца платана сходна с пыльцевыми

* Составила Т. Н. Байковская (описание пыльцы — С. Р. Самойлович, описание древесины — И. А. Шилкина).

зернами *Distylium* (сем. Hamamelidaceae), отличающаяся меньшими размерами. Гинецей апокарпный. Плоды обычно многоорешки, редко почти многолистовки, образующие, плотные шаровидные соплодия. Семейство в настоящее время включает один род *Platanus* L.

К *Platanaceae* причисляют ископаемые роды *Credneria* Zenker, *Protophyllum* Lesq., *Aspidiophyllum* Lesq., *Pseudoprotophyllum* Hollick и *Pseudoaspidiophyllum* Hollick. Выделение последних двух, сделанное Голликом (Hollick, 1930) не является обоснованным, так как они вполне укладываются в *Platanus*, *Protophyllum* и *Aspidiophyllum*. Нельзя считать зубчатость края достаточным признаком для выделения родов в данном случае (*Pseudoprotophyllum* и *Pseudoaspidiophyllum*), так как среди *Protophyllum* и *Aspidiophyllum* имеются формы с зубчатым краем (*Protophyllum praestans* Lesq., *Aspidiophyllum dentatum* Lesq.). Кроме того, и современный *Platanus* наравне с цельнокрайними листьями имеет также зубчатые. Выделенный Рихтером (Richter, 1905) род *Paracredneria* мало обоснован, и подобные отпечатки следует относить к *Credneria*.

Platanus L., 1753. Тип рода — *Platanus orientalis* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья, плоды и пыльца. Листья в очертании обычно ромбические или широко-округлые, трех-семилопастные или цельные (табл. XI). Основание чаще клиновидное, иногда длинновытянутое, реже закругленное, прямо срезанное или слегка сердцевидное. Верхушки у цельных листьев или лопастей заостренные, реже закругленные. Жилкование пальчато-перистое или ложно пальчато-перистое; базальные жилки прямые или слегка изогнутые, с многочисленными ответвлениями в сторону края; вторичные жилки, как и у *Aspidiophyllum*, разветвляются мало; окончание жилок краспедодромное; третичные жилки резкие, параллельные, перпендикулярны вторичным, прямые, чаще изогнуты в средней части, иногда разветвленные (рис. 65 а). Пыльцевые зерна диаметром 16,5—22,5 м (рис. 65 б; табл. X, фиг. 5). Морфологические особенности см. в описании семейства. Пыльца рода *Platanus* сходна с пыльцевыми зернами *Distylium* (сем. Hamamelidaceae), отличающаяся меньшими размерами. Сеномана. Все разделы в. мела от Урала до Сахалина и Камчатки. Встречается также в нижнетретичных отложениях Дальнего Востока, Сахалина; в н. миоцене Башкирии; н. сармате Ростовской области, Молдавии, сармате Сев. Кавказа; плиоцене Кавказа, торгоне—сармате

Закарпатской области. Отпечатки плодиков (*Platanocarpus ovatus* Jagm.) установлены в сеномане — туроне Каратау. Вне СССР: широко распространен в верхнемеловых и третичных отложениях Европы и С. Америки. По пыльце с сеномана. Сеноман — турон Казахстана; сеноман — турон (кийская свита) Чулымо-Енисейского бассейна и Якутии; сенон (нижнесымская подсвита) Зап.-Сибирской

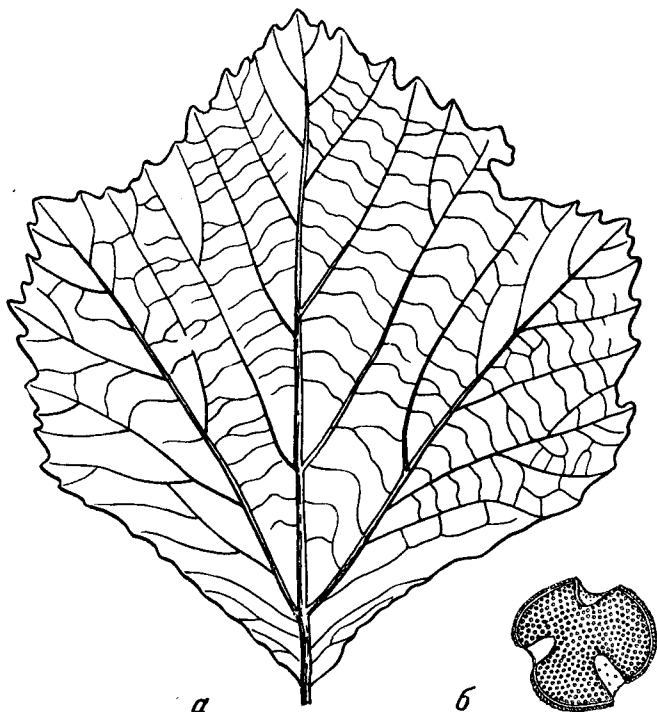


Рис. 65. а — *Platanus cuneifolia* (Bronn) Vachg. — отпечаток листа; сеноман—турон, д. Симонова, Чулымо-Енисейский бассейн (Heeg, 1878); б — *Platanus* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; олигоцен (н. майкоп), р. Урух, Сев. Кавказ (Гладкова, 1953)

низменности; в. мел. — олигоцен Павлодарского Прииртышья; палеоцен — н. миоцен Сев. Кавказа; олигоцен Воронежской области, Приморского края; н. миоцен Вост. Казахстана; сармат низовьев Днепра, Крынки; киммерий Грузии. Свообразным видом *Platanus*, характеризующимися двумя парами базальных жилок, выходящих из одной точки у основания листа следует считать *Protoacerophyllum perfoliatum* Romanova, описанный Э. В. Романовой (1960) из верхнемеловых отложений Зайсанской впадины (его следовало бы назвать *Platanus acerophylloides*). Современное распространение: от Средиземноморья до Гималаев и от Мексики до Канады. Восемь видов.

Credneria Zenker, 1833 (*Paracredneria* Richter, 1905). Тип рода — *Credneria integerrima* Zenker, 1833; сеноман—турон Саксонии (Кведлинбург). Известны листья. Листья цельные, округлые, продольно-овальные, реже угловатые, пятиугольные, часто вытянутые в ширину, иногда с двумя едва выступающими лопастями, расположенными вблизи

сеноман, турон, сенон Зап. Европы. В С. Америке более или менее достоверна из туронских отложений Мэрилэнда (свита Маготи) и из сеномана — сенона Аляски.

Включение Веленовским и Виникларом в род *Credneria* трехлопастных листьев с клиновидным основанием необоснованно, и их следует относить к платанам. Дальневосточные и американские *Credneria* не вполне типичны и, по видимому, более близки к *Protophyllum*.

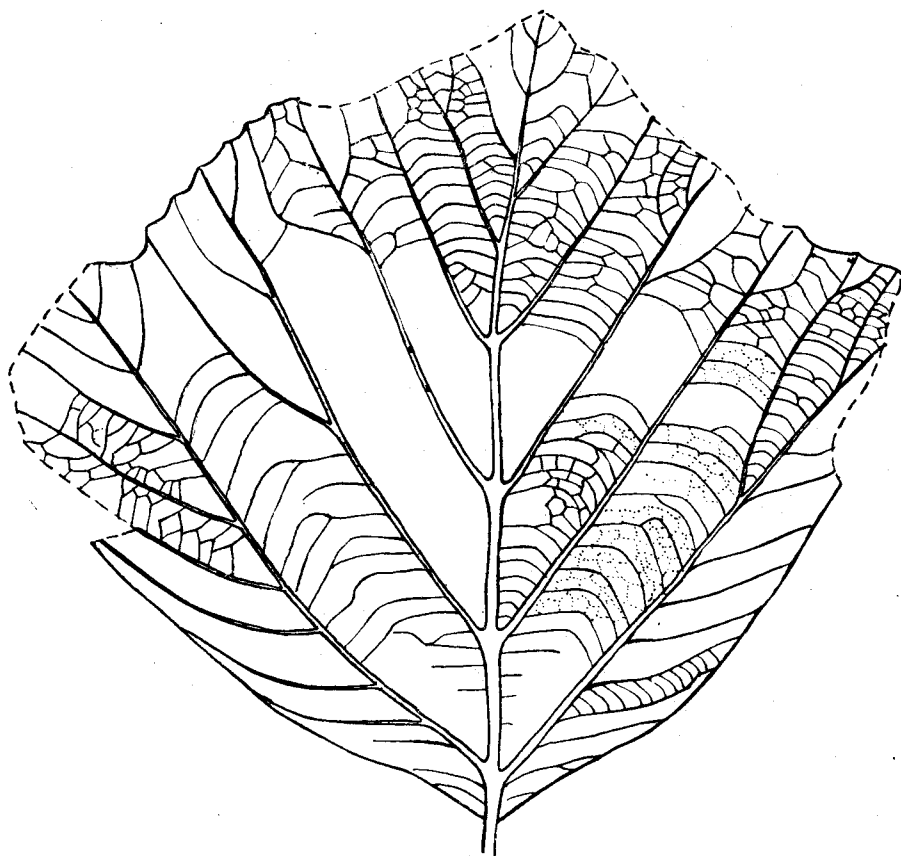


Рис. 66. *Credneria archangelskii* Vachr. Отпечаток листа. Сеноман—турон, Кульденен-Темир, Зап. Казахстан (Вахрамеев, 1952)

верхушки листа. Основание от неширокого прямосрезанного до закругленного иногда слабосердцевидного. Край цельный или выемчато-зубчатый. Жилкование тройчато-пальчатое; под базальными жилками располагаются две пары коротких жилок, отходящих от главной почти под прямым углом; базальные и вторичные жилки прямые или слегка изогнуты, краспедодромные, с многочисленными ответвлениями (рис. 66).

С сеномана до датского яруса. Сеноманско-туронские отложения Западного Казахстана (Кульденен-темир), Чулымо-Енисейского бассейна и Дальнего Востока; датские отложения Зее-Бурейнской равнины. Вне СССР:

образно-изогнутые с многочисленными ответвлениями, отходящими, главным образом, от наружной их стороны. Вторичные жилки разветвлены значительно меньше, чем у *Protophyllum*. Окончания их смешанное (брохидодромное при ровном крае и краспедодромное — при зубчатом). От нижней части главной жилки, а также иногда от базальных в основание листа идут тонкие короткие жилки. Они также часто бывают разветвленные. Если главная жилка начинается невысоко, то эти недоразвитые жилки перпендикулярны главной (табл. XII, фиг. 1). Сеноман—турон. Сеноманско-туронские отложения Зап. Казахстана (Куль-

Aspidiophyllum

Lesqueux, 1874

(*Pseudoaspidiophyllum*

Hollick, 1830). Тип ро-

да — *Aspidiophyllum trilob-*

batum Lesqueux,

1874; свита Дакота, сено-

ман—турон (Канзас в

С. Америке). Известны

только листья. Листья в

очертании большей ча-

стью ромбические, трех-

лопастные, щитовидные.

Лопасты обычно широкие,

боковые меньше цент-

ральной; верхушки их за-

кругленные или коротко

заструнные (табл. XII,

фиг. 1). Основание широ-

ко-клиновидное, закруг-

ленное или щитковидное

(главная жилка входит в

пластинку листа обычно

в средней или верхней ча-

сти основания). Край

цельный, волнистый или

выемчато-зубчатый. Жил-

кование пальчато-перис-

тое. Базальные жилки

прямые или слегка дуго-

денен-Темир) и Чулым-Енисейского бассейна. Вне СССР: сеноман—турон С. Америки.

Protophyllum Lesquereux, 1874
(син. частично *Pseudoprotophyllum* Hollick,

патовидные, реже эллиптические, очень редко удлинненно-клиновидные. Основание слегка сердцевидное, прямосрезанное или закругленное. Верхушка обычно коротко заостренная или широкоокруглая. Край цельный, волнистый

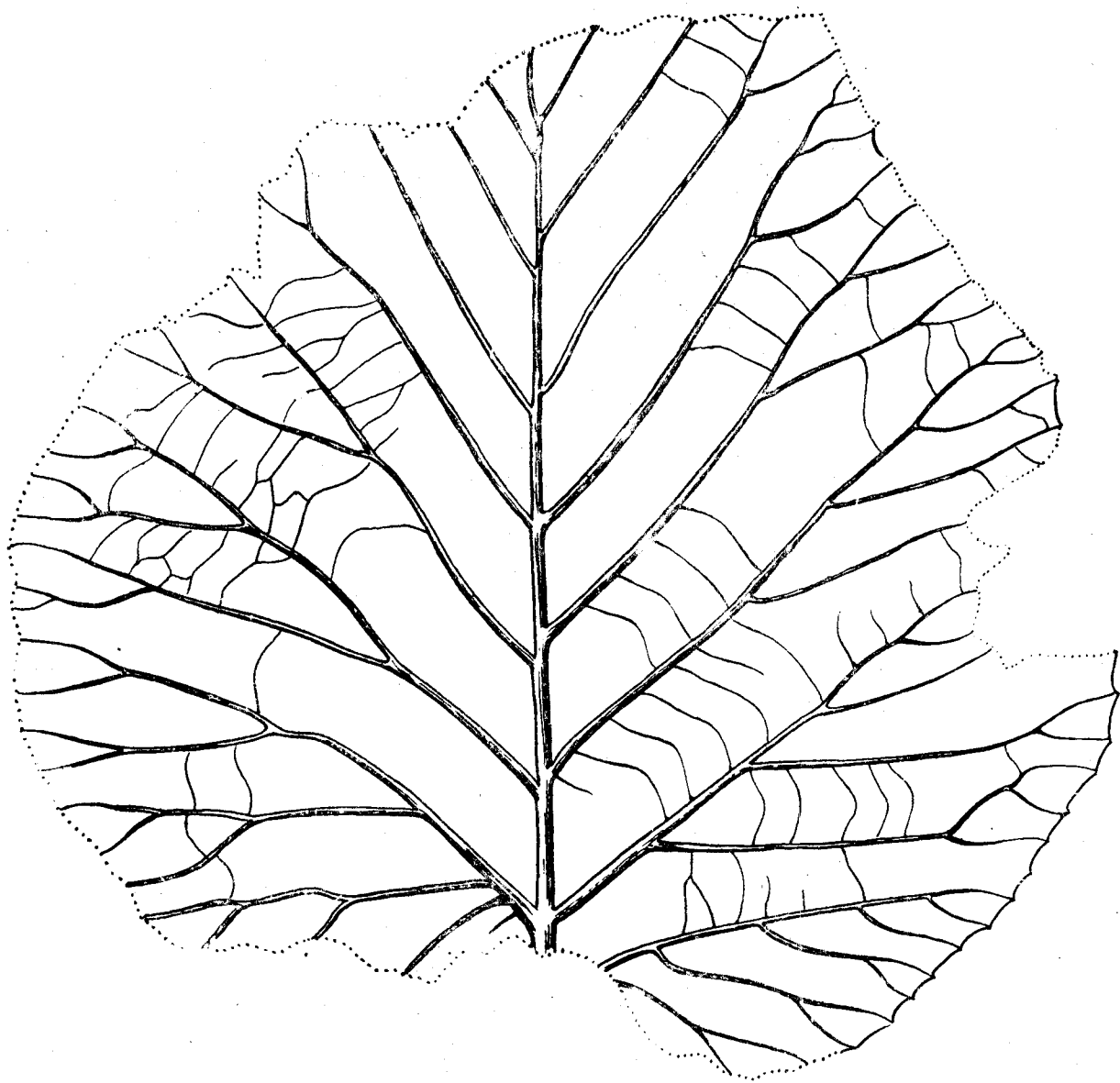


Рис. 67. *Protophyllum sternbergii* Lesq. — отпечаток листа. Сеноман—турон, Сахалин (колл. А. Н. Криштофовича)

1930). Тип рода — *Protophyllum sternbergii* Lesq., 1874; свита Дакота, сеноман—турон (Канзас в С. Америке). Известны только листья. Листья большей частью щитовидные крупные, широкоовальные, округлые или ло-

или выемчато-зубчатый. Жилкование перистое или неясно пальчато-перистое. Вторичные жилки мощные, прямые или слегка дугообразно изогнутые, обычно сильно разветвленные, особенно нижняя пара, если она имеет вид

базальных. Вторичные жилки и их ответвления краспедодромные, иногда частично кампододромные. У щитовидных листьев от глав-

бассейна, датский ярус Новосибирских островов. Особенно обилен он в гилацкой свите Сахалина. Вне СССР: сеноман—турон и сенон С. Америки, наиболее обычен в отложениях свиты Дакота и на Аляске.

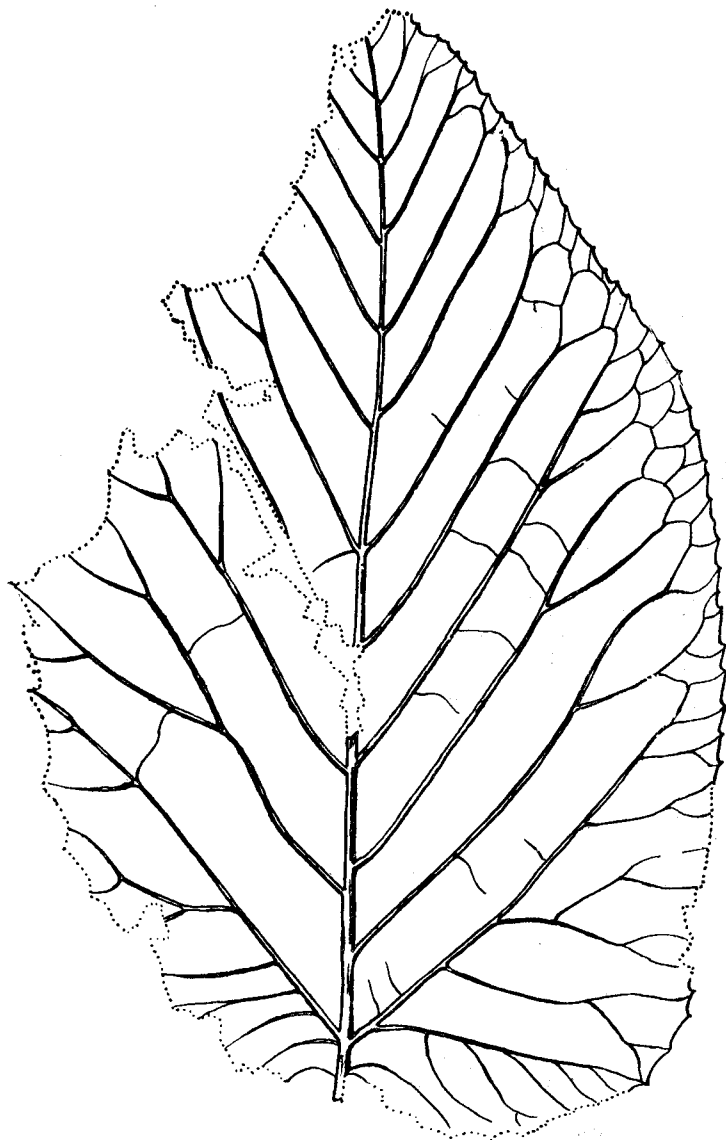


Рис. 68. *Protophyllum ignatianum* Kryshch. et Baik. — отпечаток листа. Сеноман—турон, Сахалин (колл. А. Н. Криштофовича)

ной жилки и нижних боковых отходят в основании тонкие, короткие, также разветвленные жилки (рис. 67, 68). Сеноман—датский ярус. Сеноманско-туронские — датские отложения Дальнего Востока и Северо-Восточной Азии, сеноман—турон Западного Казахстана и сеноман-турон—датский ярус Чулымо-Енисейского

Plataninium Unger, 1842. Тип рода — *Plataninium acerinum* Unger, 1842; местонахождение и возраст неизвестны. Древесина с отчетливо выраженными годовыми кольцами, рассеяннососудистая. Сосуды одиночные или реже в группах по два-три просвета, или в цепочках по два-четыре; очертания просветов округлые или несколько угловатые. Сосуды тонкостенные, малого или среднего диаметра. Перфорации простые и лестничные, число перекладин у последних 12—20 (реже больше), иногда перекладины бифуркируют. Все перфорации расположены на боковых стенках. Волокнистые трахеиды составляют основную массу древесины, толстостенные, с более или менее редкими окаймленными порами. Древесинная паренхима аполитрахеальная, диффузная и метатрахеальная, в коротких однорядных тангентальных цепочках по четыре-пять клеток в цепочке. Переход от ранней древесины к поздней незаметный, граница годовичного слоя слегка волнистая, выражена отчетливо из-за наличия узкого слоя терминальной древесины, состоящего из двух-четырех рядов сплюснутых волокон. Лучи малочисленные, гомогенные, узкие — одно-четырёхрядные и широкие — шестидвадцатирядные; высота лучей достигает 100—120 клеток. Лучи веретеновидные, иногда наблюдается рассечение широких лучей на более мелкие. Кристаллы довольно обычны как в клетках паренхимы, так и в полостях сосудов и даже волокон. С эпоэна. В СССР: олигоцен Закавказья (майкопская свита). Вне СССР: миоцен С. Америки (Йеллоустонский парк), Калифорнии, третичные отложения¹ Германии, Австрии, Польши, Канады.

Связь с современным родом *Platanus* вполне вероятна.

Вне СССР в ископаемом состоянии указываются также роды *Platanophyllum* Font. и *Platanites* Mathiesen.

¹ Более точно возраст не установлен.

ПОРЯДОК 10. URTICALES

СЕМЕЙСТВО

EUCOMMIACEAE VAN TIEGHEM, 1900*

Монотипное семейство.

Eucommia Oliver, 1890. Эвкоммия. Тип рода — *Eucommia ulmoides* Oliver, 1890; современный. В ископаемом состоянии встречаются плоды и листья. Листопадные деревья. Листья крупные, без прилистников, эллиптические или удлинненно-яйцевидные с закругленным или широко-клиновидным

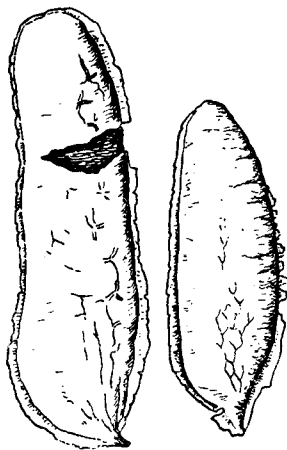


Рис. 69. *Eucommia europaea* Maedler. — плоды, $\times 6$. Оligocen, Реженка, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

основанием и заостренной вытянутой верхушкой. Край пильчатый, неравнопильчатый, изредка двоякопильчатый; зубцы иногда прижатые, иногда серповидные. Жилкование перистое; вторичные жилки обычно очередные, реже супротивные, брохидодромные (местами от петьль вблизи края отходят очень тонкие веточки в зубцы), большей частью довольно круто (под углом около 45°) ответвляются от главной, большей частью в числе 5—8 пар, дугообразно изогнутые; третичные жилки отчетливые, редко расставленные, извилистые, ломаные, разветвленные или слегка дугообразно изогнутые, соединяют вторичные между собой, большей частью перпендикулярны последним; сеть жилок следующих порядков полигональная; в мелких ячейках заметно окончание очень тонких разветвленных жилок (табл. XII, фиг. 2). Гинецей псевдомономерный. Плод на ножке, нераскрывающийся,

сплюснутый и крылатый, тонкостенный, односеменной; крылья целиком окружают плод, снизу соединяясь клиновидно, вверху — образуя выемку; поверхность крыльев сетчатая; мезокарп волокнистый из спутанных волосков (рис. 69; табл. XIII, фиг. 4а, б). С в. олигоцена (н. миоцена). В СССР: установлена в в. олигоцене (н. миоцене) Зап. Сибири (плоды); н. сармате Ростовской области, Украины (Орехов), (плоды и листья), Молдавской ССР (Наславцы); плиоцене Кавказа. Вне СССР: указывается из плиоцена Карпат и Германии (плоды) и из н. плиоцена Японии (плоды). Современное распространение: Центральный и Западный Китай. Род монотипный.

СЕМЕЙСТВО ULMACEAE MIRBEL, 1815*

Вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники. Листья простые, цельные, часто асимметричные, зубчатые, реже цельнокрайные, перистонервные, иногда с сильно развитыми базальными жилками. Цветки обоеполые или однополые, мелкие невзрачные, безлепестные; чашелистики травянистые, обычно в числе четырех-пяти, реже больше. Пыльцевые зерна 2—12-поровые; в полярном положении от округлых до округло-угловатых; в экваториальном — от округлых до широко-эллиптических; поры экваториальные, у четырехпоровых пыльцевых зерен — попарно наклоненные друг к другу длинными осями или незакономерно рассеянные, бескамерные, от округлых до эллиптических, с ровными или извилистыми краями, гладкой или зернистой мембраной; экзина двухслойная, эктэкина около пор утолщена, реже не утолщена; скульптура слабо-заметная, густомелкозернистая или более или менее рельефная червеобразно-извилистая (типа скульптуры *Ulmus*) или грубая, толсто-стенно-сетчатая; гинецей синкарпный, обычно псевдомономерный. Плод односеменной орех, часто крылатый или плод костянообразный. 16 родов и более 150 видов, широко распространенных в тропических, субтропических и умеренных областях всего земного шара, за исключением пустынных областей и бассейна Амазонки.

В ископаемом состоянии известны только листопадные роды, имеющие большей частью зубчатые листья и распространенные в тепло-

* Составили И. А. Ильинская (*Ulmus* и *Celtis*), С. К. Черепанов (*Zelkova*) и П. И. Дорофеев (*Aphananthe*); описание пыльцы — С. П. Самойлович, описание древесины — И. А. Шилкина.

* Составила Т. Н. Байковская.

умеренных, умеренных и субтропических областях. С верхнего мела. В третичное время широко известно для Евразии и С. Америки. По пыльце известно с эоцена.

Ulmus L., 1753. Тип рода — *Ulmus glabra* Hudson, 1762; современный. В ископаемом состоянии известны листья, плоды, цветки и пыльца. Деревья, реже кустарники, преимущественно листопадные, изредка с листьями, остающимися до конца года. Листья корогко-черешковые с косым основанием и дважды зубчатым краем, очень редко зубчики простые (табл. X, фиг. 7; табл. XII, фиг. 3). Жилкование перистое, вторичные жилки большей частью у основания листа сближенные и отходящие от средней почти под прямым углом, все кончаются в зубчиках, причем часть из них предварительно дихотомирует; у края от каждой вторичной жилки отходит вниз в бухточку более тонкое ответвление; третичные жилки, частые, большей частью очень тонкие, друг с другом анастомозирующие, проходят перпендикулярно вторичным жилкам. Цветки большей частью обоеполые, безлепестные, с колокольчатой четырех-восьми (чаще пятилопастной чашечкой и с тычинками), соответствующим в числе чашелистикам. Пыльцевые зерна 3—12 (чаще 4—5)-поровые; диаметр 19,0—50,0 μ ; в полярном положении округло-шпоровые или округлые, в экваториальном-сплюсненно-эллиптические; поры экваториальные или неравномерно рассеянные, с неровными краями; экзина двухслойная (иногда различим один слой), эктэкина обычно утолщена вокруг пор снаружи; скульптура червеобразноизвилистая, от слабо до отчетливо рельефной; контуры пыльцевых зерен от слабо до резко извилистых (табл. XII, фиг. 4). Отличается от сходных пыльцевых зерен *Zelkova* менее грубой скульптурой, не образующей сетки. Гинецей псевдомономерный. Плод крылатый с маленьким семенем, находящимся в центре округлого или овального крыла, крыло на верхушке с маленькой выемкой, жилки на крыле тонкие, радиальные друг с другом анастомозирующие, у основания плода сохраняется чашечка (табл. X, фиг. 6). С палеоцена почти во всех листопадных флорах. Дальний Восток и Сахалин с низов третичного периода до миоцена включительно, третичные отложения Зап. Сибири до 60°; олигоцен Казахстана; неоген Киргизии и юга Европейской части СССР, включая Кавказ. Вне СССР: эоцен Шпицбергена, Земли Гриннели и Гренландии; палеоцен—плейстоцен Зап. Европы и С. Америки; миоцен и плиоцен Китая, плиоцен Японии. По пыльце со ср. эоцена.

Ср. эоцен Украины, Сев. Казахстана; Зап.-Сибирской низменности; олигоцен—плиоцен повсеместно. Вне СССР: с эоцена Зап. Европы; в эоцен Зап. Венесуэлы; миоцен Албании. Современное распространение: умеренные области Северного полушария и горы тропической Азии. Около 30 видов.

Hemiptelea Planchon, 1872. Тип рода — *Hemiptelea davidii* Planch., 1872; современный. Дерево или кустарник. Листья 2—5 см длины, эллиптические или продолговато-эллиптические, с 8—12 парами жилок, остроконечные, с округлым или полусердцевидным основанием, пильчато-городчатые, сверху с единичными волосками, оставляющими по опадении круглый след, снизу рассеянно опушенные по жилкам, похожи на листья *Zelkova* и некоторых видов *Ulmus*. Плод косо срезанный орех 6 мм длины с крыльями в верхней части. Вполне возможно нахождение в ископаемом состоянии. Современное распространение: Китай и Корея, по бесплодным каменистым склонам. Монотипный род.

Zelkova Sprach, 1811. Тип рода — *Planera crenata* Michauxi; 1831 современный. В ископаемом состоянии встречаются листья, пыльца и плоды. Деревья и деревца с опадающими листьями. Листья двухрядно-очередные, на коротких черешках или почти сидячие, яйцевидные, эллиптические до ланцетных, острые, остроконечные или тупые, у основания слегка неравнобокие, округлые или чуть сердцевидные, реже округло-клиновидные, по краю просто городчато- или зубчато-пильчатые, с тупыми, округленно-острыми и оттянутыми в отчетливое остроконечие зубцами. Жилкование перистое; средняя жилка резко выступающая, прямая, к верхушке более тонкая; вторичные жилки отходят под довольно острым углом, очередные или почти супротивные, в числе 4—15 (18) пар, все заканчиваются в зубцах, но перед вхождением в них слегка загибаются вверх, от изгибов вторичных жилок отходят вниз в бухточки короткие жилки; третичные жилки тонкие, неясно выраженные, соединяют слегка извилистыми или изломанными линиями соседние вторичные жилки; жилки последующих порядков образуют ячейки в виде неправильных, четырех-пяти-угольников (табл. XII, фиг. 5б). Пыльцевые зерна четырех-пятиэкваториально-поровые; диаметр 26,5—35,2 μ , весьма сходные с пыльцевыми зернами *Ulmus* и *Planera* (рис. 70; табл. XII, фиг. 6). От тех и других отличаются более рельефной и грубой скульптурой, имеющей к тому же у некоторых видов *Zelkova*

сетчатый характер. Сходство с пыльцой *Planera* заключается в наличии у некоторых зерен межпоровых арок (рис. 71). Плоды бескрылые орехи, одиночные, очень редко парные, горбато-яйцевидные, с выступающим швом по бокам, на вершине со смещенным в бок носиком и двураздельным коротким клювиком, сетчато-морщинистые, почти сидячие, 3—5 мм высоты и ширины (табл. XII, фиг. 5 а). С н. олигоцена. Нижний олигоцен Восточного Закавказья (гора Дарры-даг), олигоцен Казахстана (Мын-сай, Ержилян-сай, Ашутас), Приморского края и Сахалина, палеоген Амурской области (Амурский Цагаян), миоцен Молдавии, Украины, Ростовской области, Краснодарского края (Армавир), Казахстана (Бухтарма) и Северной Киргизии (Терской—Алатау); неоген Закавказья; пост-плиоцен Амурской области (Асташиха). Указание для в. мела Каратау (Кызыл-джар) сомнительно. Олигоцен-плиоцен Зап. Европы и Восточной Азии (Корея, Япония и Северо-Восточный Китай). Указания для в. мела и палеогена Гренландии и эоцена Аляски весьма недостоверны и, по-видимому, ошибочны. По пыльце с в. эоцена. В. эоцен Зап.-Сибирской низменности; эоцен—миоцен Казахстана; олигоцен Прибалтики, Воронежской области, Кавказа (н. майкоп), Приангарья, Приморского края; миоцен Львовской области (тортон), Саймен (меотис), юга Европейской части СССР, Южн. Приуралья, Кавказа (чокрак, караган), Казахстана, Средникана, Прибайкалья, Приморского края, Сахалина; плиоцен Сев. Сахалина; киммерий Грузии; акчагыл Южн. Кахетии; апшерон Прикаспия. Вне СССР: третичные отложения Зап. Европы. Все остатки листьев на территории Евразии, определявшиеся старыми авторами как *Planera*, в большей своей массе относятся к *Zelkova*. Лишь незначительная часть остатков не обладает достаточно надежными диагностическими признаками для отнесения их ни к одному из названных родов. Ископаемые остатки рода *Zelkova* из Северной Америки нуждаются в критическом пересмотре. Современное распространение: о-в Крит, Закавказье, Северный Иран, Китай, Корея и Япония. Шесть видов.

Aphananthe Planchon, 1848. Тип рода — *Aphananthe philippinensis* Planch., 1848; современный. В ископаемом состоянии известны эндокарпы. Листопадные или вечнозеленые деревья или кустарники. Листья на черешках эллиптические или яйцевидные с оттянутой верхушкой, по краю зубчатые. Цветки одно- или двуполые; тычиночные цветки в густых щитковидных соцветиях; пе-

стичные цветки в пазухах верхних листьев, пяти- редко четырехмерные. Завязь верхняя, плод костянообразный. Косточки 4—6×3—4,5 мм, яйцевидные или овальные, слегка сплюснутые, на верхушке с небольшой выемкой, в которой помещается характерный, до-

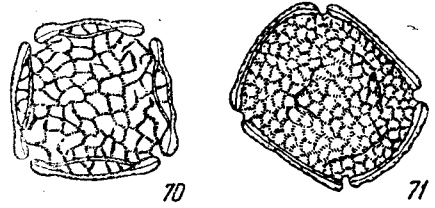


Рис. 70. *Planera* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, ×800. Миоцен, Белый Яр, Западно-Сибирская низменность (Зауер, 1956). Рис. 71. *Zelkova* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, ×800. Олигоцен, р. Тым, Западно-Сибирская низменность (Зауер, 1953)

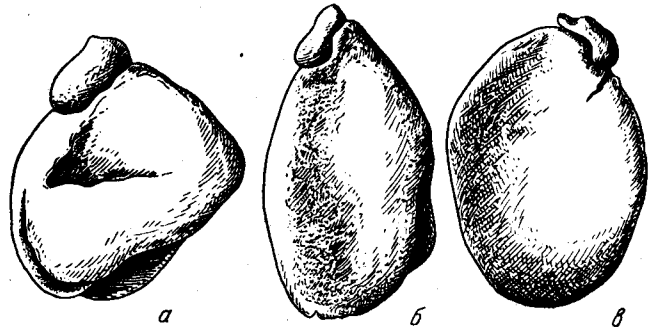


Рис. 72. *Aphananthe tenuicostata* Doroф. а—в — косточки, ×9. Олигоцен, с. Козюлино, р. Томь, Западно-Сибирская низменность (колл. П. И. Дорофеева)

вольно толстый придаток. Стенки толстые, на изломе показывают столбчатые клетки. Поверхность гладкая или слегка шероховатая (рис. 72). С олигоцена. Олигоцен Зап. Сибири. Вне СССР: плейстоцен Японии. Современное распространение: Вост. Азия и прилегающие острова — от Австралии до Японии. Четыре вида.

Pteroceltis Maxim., 1873. Тип рода — *Pteroceltis tatarinovii* Maxim., 1873; современный. Дерево. Листья яйцевидные или продолговато-яйцевидные, остроконечные, с широко-клиновидным основанием, 3,5—8 см длины, неравно-крупнозубчатые, с трехбазальными жилками. Плод — крылатый орех, крыло с выемкой на верхушке. Известен из в. олигоцена Рейнской области (отпечатки

листьев), а также из третичных отложений Японии (плоды) и Шотландии (пыльца). Вполне возможно нахождение на территории СССР. Современное распространение: Сев. и Центр. Китай, Монгольская Народная Республика. Монотипный род.

Celtis L., 1753. Тип рода — *Celtis australis* L., 1953; современный. В ископаемом состоянии известны листья, пыльца и плоды. Листопадные, реже вечнозеленые деревья, кустарники, очень редко лианы. Листья неравнобокие, продолговато-яйцевидные, яйцевидные или продолговато-эллиптические, боль-

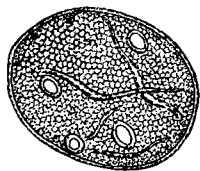


Рис. 73. *Celtis* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$. Н. миоцен, р. Кубань, Сев. Кавказ (Гладкова, 1953)

шей частью с косым основанием и оттянутой в цельнокрайное острие верхушкой. Край большей частью острозубчатый, реже цельный. Жилкование перисто-дуговидное; базальные жилки дуговидно соединяются у края со следующей парой вторичных жилок; вторичные жилки большей частью в числе пяти пар, очередные, отходят от средней под углом $30-40^\circ$ и у края дуговидно соединяются друг с другом, посылая в зубцы ответвления более мелкого порядка; в интервале между базальными и первой парой вторичных жилок иногда развиты промежуточные жилки; третичные жилки отходят от средней и вторичных жилок под прямым углом (табл. XIII, фиг. 1). Пыльцевые зерна трех- и многопоровые; диаметр $24,0-55,0 \mu$; в полярном и экваториальном положениях округлые, часто смятые; поры не закономерно рассеянные (при наличии трех-экваториальные), чаще крупные, окаймленные, с ровными краями и гладкой или зернистой мембраной; экзина однослойная (при небольших увеличениях), тонкая, сминающаяся, или двухслойная, более толстая, в обоих случаях слабо утолщена около пор снаружи; скульптура зернистая или тонко густозернистая; контуры пыльцевых зерен ровные (рис. 73, табл. XIII, фиг. 2) трехпоровые зерна очень сходны с пыльцой *Pteroceltis*. Морфологически близка к пыльце *Cellis*

пыльца *Pistacia*, отличающаяся неровными краями пор и более рельефной бугорчато-шиповатой скульптурой, определяющей неровность внешнего контура. Плод костянообразный; косточка неправильно овальная с ямчатой поверхностью. С эоцена Н. сармат Донбасса (Крынка), неоген Закавказья, плиоцен Меоре-Атара Годерзи и Южного Казахстана (Ленгер). Вне СССР: эоцен — плиоцен С. Америки, олигоцен — плиоцен Зап. Европы. По пыльце с в. эоцена. В. эоцен — н. миоцен Приаралья; н. олигоцен Зап.-Сибирской низменности, олигоцен Прибалтики, Воронежской области, Кавказа (хадум, майкоп), Сев. Казахстана, Приангарья, Приморского края; миоцен Предкарпатья, Сахалина, Камчатки; н. миоцен Приморского края, караган Кавказа, сармат южных районов Европейской части СССР; плиоцен Грузии (киммерий), Сев. Сахалина. Современное распространение: теплоумеренная, субтропическая и тропическая Азия, экваториальная Африка, теплоумеренная и субтропическая С. Америка, Центр. Америка и север Ю. Америки. Около 70 видов.

Отпечатки из ср. олигоцена Калининградской области, отнесенные к формальному роду *Ulmacites* C a s p. (Conwetz, 1886) не содержат необходимых диагностических признаков для отнесения их к сем. Ulmaceae.

Ulmium Unger, 1842 (*Ulmoxylon* Kaiser, 1879). Тип рода — *Ulmium lapidarium* Unger, 1842 (миоценовые отложения Штирии — Австрия). Органород, описанный по древесине. Годичные кольца выражены отчетливо: $0,9-2,0$ мм ширины. Древесина состоит из сосудов, волокнистых трахеид, лучевой и тяжелой паренхимы. Сосуды крупные ($250-300 \mu$) и мелкие ($40-60 \mu$), все с простой перфорацией. Межсосудистая поровость очередная, имеются спиральные утолщения. Сосуды часто заполнены тиллами. Древесные волокна (волокнистые трахеиды) диаметром до 15μ толстостенные, с точечной полостью. Паренхима вазикентричная, тонкостенная, до 25μ в диаметре. Древесина кольцесосудистая, с концентрацией крупных сосудов в ранней части годичного кольца. Просветы крупных сосудов одиночные или лежат парами и отделены вазикентричной паренхимой от соседних. Мелкие сосуды с трахеидами и паренхимой образуют группы неопределенного очертания. Лучи преимущественно веретеновидные до четырех-пяти клеток в ширину и до $25-30$ слоев в высоту, часто с одного конца с длинным в пять-шесть клеток крылом. Слабогетерогенные (табл. XIII, фиг. 3а — в). С олигоцена. В СССР: олигоцен Закавказья

(майкопская свита), Зап. Сибири (р. Кемь). Вне СССР: олигоцен Британской Колумбии, миоцен Глайденберга, н. миоцен Венгрии, Сардинии, Пьемонта, Калифорнии; третичные отложения Венгрии. Недостоверные остатки (*Ulmium* sp.) описаны из в. мела Зап. Канады. Связь древесины типа *Ulmoxylon* с видами современного рода *Ulmus* вполне вероятна.

СЕМЕЙСТВО MORACEAE LINK, 1831*

Вечнозеленые или листопадные деревья, кустарники, лианы, изредка многолетние травы. Листья очередные, большей частью с опадающими прилистниками, простые, цельные или лопастные, зубчатые или цельнокрайние. Цветки мелкие, однополые, в симподиальных соцветиях. Пыльцевые зерна двухпоровые; в экваториальном положении от округлых до широко-эллиптических; в полярном — округлые, трехугольно-округлые или широко-эллиптические; поры, если их две — расположены большей частью близ концов эллиптических пыльцевых зерен, если три —

поднята, или слегка, или заметно приподнята; скульптура большей частью слабозаметная, от тонкозернистой до зернистой; контуры пыльцевых зерен ровные. Гинецей синкарпный, псевдомономерный. Плоды большей частью костянковидные, реже орехи, в соплодиях, часто более или менее сросшиеся между собой. Около 70 родов и 100 видов, распространенных в тропиках и субтропиках всего земного шара с единичными видами в более высоких широтах в областях с теплым климатом.

В ископаемом состоянии известно с в. мела Евразии, С. Америки и Гренландии, было широко распространено в палеоцене — эоцене Европы и С. Америки. Пыльцевые зерна семейства не определенные до рода: в. мел — палеоцен Павлодарского Прииртышья; ср. эоцен Украины: в. эоцен Сев. Приаралья, южн. Эмбы: олигоцен Воронежской области, южн. Эмбы, Кавказа (н. майкоп), Устюрта, Павлодарского Прииртышья; миоцен Карпат; плиоцен Поволжья, Туркмении.

Morus L., 1753. Тип рода — *Morus nigra* L., 1753; современный. В ископаемом

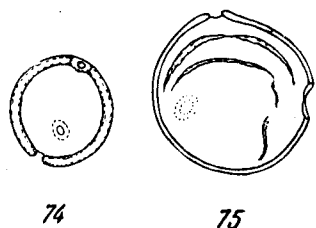


Рис. 74. *Morus* aff. *alba* L. — пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$. Миоцен, р. Подкаменная Тунгуска (Морева, 1956). Рис. 75. *Morus* aff. *nigra* L. — пыльцевое зерно, полярное положение. Миоцен, Белый Яр, Западно-Сибирская низменность (Зауер, 1956)

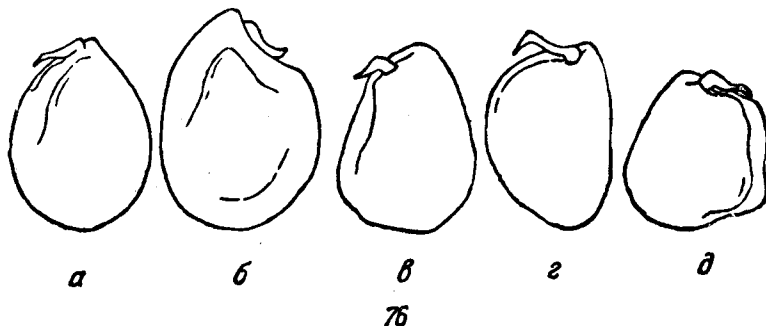


Рис. 76. *Morus* cf. *alba* L.: а—д — семена, $\times 15$. Мэотис, Одесса (колл. П. И. Дорофеева)

экваториально или почти экваториально, в остальных случаях расположены неравномерно; поры небольшие или довольно крупные, округлые, более или менее четко окаймленные, чаще с ровными краями и гладкой или зернистой в центре мембраной; экзина двухслойная (без иммерсии различим один слой), около пор чаще не утолщена, не при-

состоянии известны семена и пыльца. Деревья или кустарники с очередными цельными или лопастными, по краю зубчатыми листьями с тремя основными жилками, сережчатыми соцветиями и многосеменными соплодиями. Пыльцевые зерна двух-трехпоровые, редко четырехпоровые, диаметр 16,0—25,6 μ ; в экваториальном и полярном положениях округлые (у современных видов пыльцевые зерна резко различаются по величине; так у *M. nigra* диаметр = 24,0—36,0 μ , у *M. alba* диаметр = 13,0—18,0 μ); поры четко окаймленные, крупные (*M. aff. alba*), или мелкие (*M. aff. nigra*); экзина около пор не приподнята (*M. aff. alba*) или слабо приподнята (*M. aff. nigra*); скульптура слабозаметная, тонкозернистая, без иммерсии выглядит почти гладкой (рис. 74, 75). Пыльцевые зерна сходные с таковыми

* Составила И. А. Ильинская (описание пыльцы — С. Р. Самойлович), описание родов *Morus*, *Broussonetia* и *Moroidea* — П. И. Дорофеев.

Brussonetia, отличающаяся большими размерами и более четким окаймлением пор. Семена 1,0—2,0×1,0—2,0 мм, яйцевидные, округлые, часто неправильные, двояковыпуклые, на верхушке с косой выемкой, из которой выдается отросток корешка зародыша; кожура нетолстая, измятая, снаружи шероховатая, матовая, коричневая, с очень мелкими округлошестиугольными ячейками, изнутри — неправильноймчатая, блестящая (рис. 76). С мела. По семенам с олигоцена. Олигоцен — миоцен Зап. Сибири, миоцен Н. Дона, Украины, плиоцен Самарской Луки, Н. Дона, Абхазии. По пыльце с альба. Альб Русской плат-



Рис. 77. *Maclura* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, ×800. Плиоцен, Небит-Даг, Зап. Туркмения (колл. ВНИГРИ)

формы, Казахстана; сеноман Южн. Урала; эоцен Украины (Никополь), Приаралья; олигоцен Украины, Сев. Кавказа, Казахстана; миоцен Сев. Кавказа (в. майкоп, чокрак, сармат), Зап.-Сибирской низменности, Сибирской платформы. Определение отпечатков листьев из акчагыла Закавказья (Палибин, Петрова и Цырина, 1934) ошибочно. Современное распространение: Китай, С. Америка (от Канады до Мексики). 10 видов.

Maclura Nuttall, 1818. Тип рода — *Maclura aurantiaca* Nutt., 1818; современный. В ископаемом состоянии известна пыльца. Пыльцевые зерна трехпоровые, реже четырехпоровые; диаметр 18,0—21,0 м, в экваториальном положении широко-эллиптические; в полярном — трехокруглые или округлые. Поры маленькие, четко окаймленные, экзина около пор не приподнята; скульптура зернистая, неравномерно-рассеянная. Пыльцевые зерна *Maclura* сходны с пыльцой *Humulus*, отличающаяся меньшим диаметром пор и более четко различимой, неравномерно-рассеянной зернистостью экзины (рис. 77). Со ср. эоцена. Ср. и в. эоцен (тасаранская свита) Приаралья; олигоцен (хадум, майкоп) Вост. Предкавказья; плиоцен Зап. Туркмении. Современное распространение: южная часть С. Америки от Виргинии до Арканзаса, Джорджия и Техас. Монотипный род.

Ficus L., 1758. Тип рода — *Ficus carica* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья и соплодия. Вечнозеленые, реже листопадные деревья, кустарники и лианы. Листья цельные или лопастные, цельно-

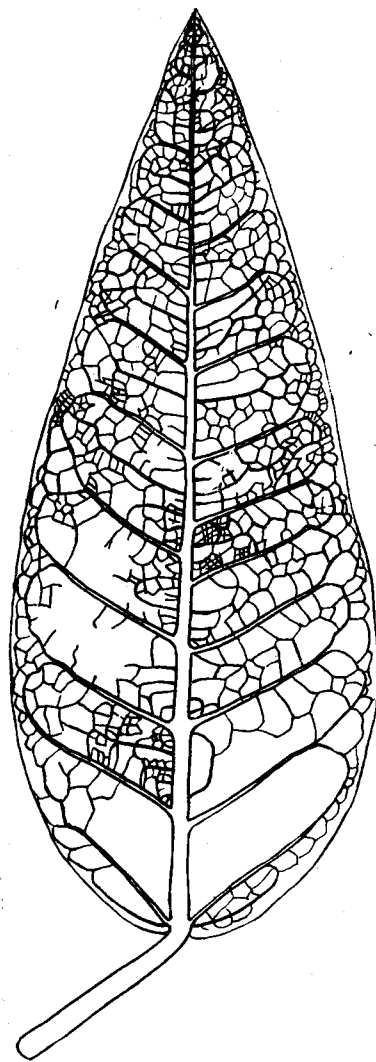


Рис. 78. *Ficus marionii* Laurent. — отпечаток листа. Н. олигоцен, Селас (Célas), Франция (Laurent, 1899)

крайние или пильчатозубчатые, на толстых, большей частью коротких черешках; пластинка симметричная, редко асимметричная, чаще эллиптическая с округлым или округло-клиновидным основанием, реже яйцевидная с сердцевидным основанием; верхушка острая, часто оттянута в длинный кончик, или округлая. Для всех видов характерно наличие, по крайней мере, одной пары супротивных (у асим-

метричных — слегка смещенных) жилок, отходящих от самого основания и достигающих следующей пары вторичных жилок; промежуточные жилки более или менее развиты в каждом интервале от 1 до 8; средняя жилка более или менее толстая у основания, быстро утончающаяся к верхушке; в остальном жилкование очень разнообразно: у лопастных дланевидное, у цельных перистонервное, с сильно развитыми базальными жилками, или же все вторичные жилки развиты одинаково; вторичные жилки от частых и перпендикулярных средней до относительно редких, проходящих под очень острым углом, они соединяются дуговидно у края или же соединены краевой жилкой; у листьев с развитыми базальными жилками третичные жилки перпендикулярны вторичным, прямые или дихотомизирующие и своими разветвлениями образующие извилистое продолжение промежуточных жилок; у других форм третичные жилки перпендикулярны средней, или же часть третичных жилок перпендикулярна средней, а часть вторичной (рис. 78). Плоды в ягодообразных соплодиях грушевидной или шаровидной формы до 5—7 см длины. С в. мела. В СССР большинство определений сомнительно. Наименее сомнительны: в мел Сев. Урала (Лозьва), Казахстана и Дальнего Востока (Буреинский Цагаян), эоцен правобережья Днепра, неоген Зап. Закавказья; третичные отложения Сахалина. Вне СССР: в мел — неоген С. Америки и Зап. Европы. Современное распространение: в тропиках и субтропиках всего земного шара с немногими представителями в более высоких широтах — в Китае, Закавказье и Южной Африке. Более 600 видов.

Broussonetia L'Héritier, 1799. Тип рода — *Morus papyrifera* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны эндокарпы. Листопадные деревья или кустарники. Листья цельные или трехлопастные, в контуре яйцевидные, на длинных черешках; верхушка оттянута, основание сердцевидное или закругленное; край зубчатый. Тычиночные цветки в сережках, пестичные — в шаровидных головках. Завязь верхняя. Плоды — костянкovidные, раздельно сидящие на шарообразно расширяющемся цветоложе. Эндокарпы мелкие, в контуре округлые или косояйцевидные, двояковыпуклые с характерным для всего семейства придатком на верхушке; стенки толстые, крепкие; поверхность с округлыми, крупными или мелкими бугорками или морщинистая, коричневого цвета (рис. 79). С эоцена. Оligocen — миоцен Зап. Сибири, миоцен Украины. Вне СССР: эоцен Англии.

Moroidea Chandler, 1957. Тип рода — *Moroidea boveyana* Chandler, 1957. Формальный род, установленный по эндокарпам неизвестных родов сем. Moraceae. Косточки 2—4 мм, яйцевидные, слегка скошенные, на верхушке с характерным придатком, слабо или сильнодвояковыпуклые. Стенки толстые, крепкие или тонкие, кожистые. Поверхность

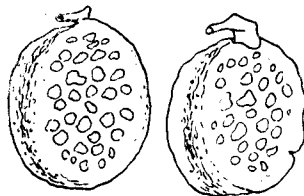


Рис. 79. *Broussonetia tertaria* Dogof. — косточки, $\times 16$. Оligocen, д. Реженка, Западно-Сибирская низменность (колл. П. И. Дорофеева)



Рис. 80. *Moroidea tymensis* Dogof. — эндокарпии, $\times 16$. Оligocen, р. Тым, Зап.-Сибирская низменность (колл. П. И. Дорофеева)

гладкая, шероховатая или ячеистая (рис. 80). С олигоцена. Оligocen Зап. Сибири. Вне СССР: олигоцен Англии.

Вне СССР: в ископаемом состоянии указываются, кроме того, рода: *Artocarpus* Forster, указание для плиоцена Абхазии ошибочно *Artocarpoides* Saporta, *Artocarpidium* Unger, *Dorstenia* L., *Coussapoa* Aublet, *Eremophyllum* Lesquereux, *Ficophyllum* Fontaine, *Ficoxylon* Kaiser, *Protoficus* Saporta, *Pouroma* Aublet, *Pseudolmedia* Tracul., *Brosimum* Swartz.

СЕМЕЙСТВО CANNABACEAE ENDLICHER, 1837*

Травы. Цветки мелкие, невзрачные, анемофильные, однополые, в сложных симподиальных соцветиях. Пыльцевые зерна поровые, обычно с тремя порами. Два рода и пять ви-

* Составила С. Р. Самойлович.

дов, распространенных в северной умеренной зоне.

В ископаемом состоянии известна только пыльца рода *Humulus*.

Humulus L., 1753. Хмель. Тип рода — *Humulus lupulus* L., 1753; современный. Пыльцевые зерна трехпоровые (редко двухшестипоровые); диаметр 18,0—25,6 м; в экваториальном и полярном положениях округлые; поры экваториальные или несколько смещенные с экватора, довольно крупные, четко окаймленные, экзина вокруг пор слегка приподнята; скульптура слабозаметная, зерни-

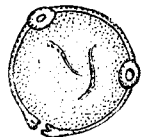


Рис. 81. *Humulus* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$. Миоцен, север Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ)

стая, равномерно-рассеянная. Сходны с пыльцой *Cannabis* и *Maclura*, отличаясь от первой значительно меньшими размерами, а от второй большим диаметром пор и менее заметной равномернорассеянной зернистостью экзины (рис. 81). С олигоцена. Олигоцен Ср. Урала; н. миоцен Вост. Предкавказья; миоцен Зап.-Сибирской низменности. Современное распространение: умеренные области Северного полушария. Три вида.

СЕМЕЙСТВО

URTICACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Однолетние или многолетние травы, реже полукустарники или деревья. Листья очередные или супротивные, простые или надрезанные, цельнокрайние или зубчатые. Цветки очень мелкие, обычно актиноморфные, безлепестные, анемофильные, почти всегда однополые, в симподиальных соцветиях. Гинецей псевдомономерный, из двух плодolistиков. Плоды мелкие, орехи или костянковидные, часто заключенные в неоппадающую чашечку. До 45 родов и около 600 видов, распространенных в тропических и субтропических странах; некоторые виды широко распространены в умеренных областях.

В ископаемом состоянии представители семейства известны с олигоцена.

* Составил П. И. Дорофеев.

Urtica L., 1753. Тип рода — *Urtica dioica* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Однолетние или многолетние травы с яйцевидными или эллиптическими зубчатыми по краю листьями, кистевидными соцветиями. Плоды — мелкие

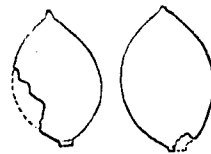


Рис. 82. *Urtica* cf. *dioica* L. — плоды, $\times 15$; понт, с. Табаки, Измаильская область (колл. П. И. Дорофеева)

орехи 0,9—1,6 \times 0,5—0,9 мм, яйцевидные или овальные, двояковыпуклые, почти плоские, на верхушке заостренные, основание закругленное, слегка выемчатое или с очень короткой ножкой; оболочка тонкая, снаружи мелкоячеистая, матовая, серо-коричневая (рис. 82). С миоцена. Миоцен Зап. Сибири, плиоцен Воронежской области и Украины. Вне СССР: плиоцен Голландии и Англии. Современное распространение: умеренные области Северного полушария. Около 40 видов.

Boehmeria Jacquin, 1760. Рами. Тип рода — *Boehmeria ramiflora* Jacquin, 1760; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Небольшие деревья, кустарники, полукустарники, травы с яйцевидными или лопастными листьями, расположенными супротивно или очередно с кистевидными соцветиями.



Рис. 83. *Boehmeria nikitinii* Dogof. — плоды, $\times 15$. Олигоцен, с. Красный Яр, р. Иртыш (колл. П. И. Дорофеева)

Плоды — мелкие орехи 1,1—1,6 \times 0,9—1,0 мм, яйцевидные, широкояйцевидные, почти плоские или широковеретеновидные, толстые, на боках острые; верхняя половина и бока с брюшной и спинной сторон прикрыты эпикарпием, образующим характерную кайму; стенки тонкие; поверхность гладкая с мелки-

ми ячейками или с рисунком из невысоких ребрышек. (рис. 83). С олигоцена. Оligocen, миоцен Зап. Сибири, миоцен Ростовской области, Украины, Белоруссии; плиоцен Воронежской области и Украины. Современное распространение: от тропических до теплоумеренных областей Америки и В. Азии. Около 50 видов.

Pilea Lindley, 1821. Тип рода — *Pilea muscosa* Lindley, 1821; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Однолетние или многолетние травы. Листья супротивные, яйцевидные с оттянутыми верхушками, цельнокрайние. Цветки мелкие, невзрачные в соцветиях. Плоды — орехи, 1,2—1,9 мм длины, яйцевидные, двояковыпуклые, в основании закругленные с выемчатым или короткотрубчатым местом прикрепления. Стенки трехслойные: внутренний слой тонкий, коричневый с характерными мелкими ячейками типа *Urtica* и немногими, довольно крупными бугорками; средний слой толстый, паренхимный, иногда деревянистый; верхний слой тонкий, коричневаточерный, блестящий. Поверхность морщинисто-бугорчатая (рис. 84). С олигоцена. Оligocen, миоцен Зап. Сибири, миоцен Польши; плиоцен Франции, Англии. Современное распространение: умеренные и тропические области В. Азии и Америки, главным образом Южной. Около 200 видов.

Forskohleanthium Conwentz, 1886. Тип рода — *Forskohleanthium nudum* Con-

wentz, 1886 (янтари Прибалтики). Проблематичный род, описанный по неполно сохранившемуся мужскому цветку (один чашелистик и тычинка). Конвенц сближает этот род с современными *Forskohleae*.

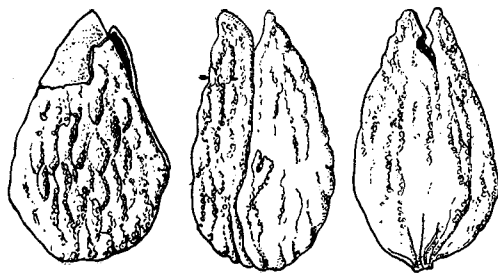


Рис. 84. *Pilea cantalensis* (E. M. Reid) Doroф. — плоды, $\times 30$. Миоцен, с. Киреевское на р. Оби (колл. П. И. Дороева)

Род *Urticarpum* Reid et Chandler, 1933 приводится из эоцена лондонских глин. Кроме того, указываются *Laportea* Gaudich., *Girardinia* Gaudich. из третичных отложений Европы и Зап. Сибири, наличие которых, как и многих других родов этого семейства, вполне вероятно. Роды *Credneria* Zeuner, *Protophyllum* Lesquereux, *Macclintockia* Heer, причисляемые некоторыми исследователями к сем. *Urticaceae*, в действительности принадлежат к другим семействам.

ПОРЯДОК 11. FAGALES

СЕМЕЙСТВО FAGACEAE DUMORTIER, 1829*

Преимущественно деревья, реже кустарники, вечнозеленые или листопадные. Листья очередные, простые, от округлых до линейноланцетных, реже почти сердцевидные, мелкие или крупные (до 35 см в длину), цельнокрайние, зубчатые, колючезубчатые, городчатые, однажды или дважды округло или остролопастные или раздельные, голые, реже опушенные, от тонких до грубо кожистых у некоторых субтропических и тропических видов. Жилкование тесно связано с характером края листа. Цельные и цельнокрайние листья (большинство видов рода *Pasania*, *Lithocarpus* и некоторые *Castanopsis* и *Quercus*) имеют типично камптодромное жилкование; при появлении зубцов в верхней части листа (*Castanopsis*, *Caclobalanopsis*, некоторые *Pasania*

и *Quercus*) жилкование в нижней части листа сохраняется камптодромным, а в верхней становится краспедодромным; когда же листья от основания зубчатые, то жилкование всего листа краспедодромное (*Castanea*, *Dryophyllum* и многие *Quercus*) или не типично камптодромное (*Fagus*). У большинства родов вторичные жилки расположены на более или менее равном расстоянии, очередные, редко имеют супротивные, прямые или несколько дугобразные, в разном числе, от 2—3 до 30 пар. Некоторые дубы имеют вторичные жилки, расположенные на неравном расстоянии, иногда ветвящиеся; кроме того, нередко имеются промежуточные жилки, ветвящиеся и соединяющиеся со вторичными; никогда не бывает пальчатого жилкования. Третичные жилки обычно многочисленны, близко друг к другу расположенные, простые или вильчато ветвящиеся; ячейки сеточки, ареолы, образованные самыми последними разветвлениями жилок, обычно резко выступающие, часто

* Составил А. А. Колаковский (описание пыльцы — С. Р. Самойлович, описание древесины — И. А. Шилкина).

очень мелкие преимущественно округлые или неправильно угловатые. Цветки мелкие, невзрачные, однополые, однодомные или реже двудомные (*Nothofagus*), безлепестные, собранные обычно в однополые сережковидные соцветия. Чашелистиков обычно шесть, чешуевидных, более или менее сросшихся. Тычинок обычно вдвое больше, чем чашелистиков, реже их меньше или, наоборот, много. В мужских цветках большинства родов имеется рудментарный гинецей. Пыльцевые зерна трехборзднопоровые, трехборздные, экваториально-многопоровые или экваториально-борздно-виднопоровые; в экваториальном положении от эллиптических до широко эллиптических, сильно сплюснутых; в полярном — округлые, трехлопастно-округлые, трехлопастные или многолопастные; борозды от коротких до длинных, большей частью узкие, заостренные; поры от крупных до мелких, округлые или вытянутые меридионально, борздновидные; экзина двухслойная, гладкая, зернистая или шиповатая. Гинецей синкарпный, состоит обычно из трех плодolistиков, иногда из большего их числа; завязь нижняя. Плод — односеменной орех с кожистым или твердым околоплодником, заключенным в деревянистую обычно плюску. Семя с крупным зародышем без эндосперма. Восемь родов и более 600 видов, распространенных в тропических, субтропических и умеренных странах обоих полушарий. Семейство широко распространено по земному шару. Главные центры распространения *Fagus*, *Castanea* и *Quercus* — северная внетропическая область, а *Pasania*, *Lithocarpus*, *Cyclobalanopsis*, *Castanopsis* и некоторые вечнозеленые дубы в субтропической и тропической Азии и тихоокеанской С. Америки. Род *Nothofagus* характерен для Южного полушария. В ископаемом состоянии указывается с нижнего мела, но достоверно известно с верхнего мела. Наибольшего развития и распространения семейство достигало в третичное время (особенно *Fagus*, *Castanea* и *Quercus*). По пыльце известны, начиная с конца раннего мела.

Fagus L., 1753. Тип рода — *Fagus sylvatica* L., 1735; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья, плоды, древесина и пыльца. Листья опадающие, от удлиненно-яйцевидно-продолговатых до яйцевидно-округло-овальных, у основания обычно клиновидно суженные или округлые, на верхушке коротко треугольные или постепенно заостренные, зубчатые от основания, только в верхней части или цельнокрайние; главная жилка сильная, к верхушке утончающаяся;

вторичные жилки очередные или супротивные и очередные вместе, большей частью прямые, обычно к краю листа более сильно расставленные, не ветвящиеся; промежуточных жилок нет; жилкование у зубчатых листьев краспододромное, у цельнокрайних и неправильно зубчатых нетипично кампододромное (с сильно утонченной веточкой петли), а у тупозубчатых сохраняется кампододромия, но в тоже время часто имеется коротенькая веточка, отходящая в зубец; третичные жилки почти перпендикулярны вторичным, тонкие, расставленные, большей частью извилистые, ветвящиеся; ответвления их, соединяющиеся в средней части, часто образуют более или менее округлые или неправильно угловатые ячейки; ячейки большей частью неправильно четырехугольные, обычно незамкнутые, с утолщенной на конце веточкой, входящей внутрь ее (табл. XIV, фиг. 1, 2). Годичные кольца выражены довольно отчетливо, граница слоя извилистая, слои узкие. Древесина состоит из сосудов — волокнистых трахеид, тяжевой и лучевой паренхимы. Сосуды умеренно-многочисленные, все одного типа, мелкие (36—80 м), членики с клювиком или без него. Перфорации только простые, расположены на горизонтальной конечной стенке членика. Тангентальные стенки сосудов несут многочисленные поры; поровость очередная или переходного типа; поры довольно крупные, округлые или, реже, вытянутые, отверстия крупные, включенные, овальные. Волокнистые трахеиды толстостенные, с узкой (почти точечной) полостью. На тангентальных стенках окаймленные поры лежат в одном вертикальном ряду. В очертании поры округлые, отверстия включенные, но иногда встречаются и узкие, пересекающие окаймленные отверстия. Между стенками сосудов и трахеид имеются мелкие окаймленные поры с отверстиями, доходящими до окаймления. Древесина рассеянно-сосудистая. В ранней древесине просветы сосудов более многочисленные, чем в поздней, переход от ранней древесины к поздней — постепенный. Просветы одиночные и сомкнуты по два-четыре. Очертания просветов сосудов овальные. Стенки утолщены. Паренхима диффузная или вазоцентричная, скудная; вся тяжевая. На тангентальных стенках клетки несут простые, многочисленные поры, овальные по форме. Поры между сосудами и клетками паренхимы полуокаймленные, расположены в двух или трех вертикальных рядах. Лучи узкие и широкие (однорядные и многорядные). Многорядные лучи от 12 до 16 рядов клеток в ширину, высота — более 10 мм, узкие лучи — однодвурядные. При встрече с сосудами лучи незна-

чительно изгибаются; при переходе из одного годового слоя в другой, значительно расширяются, а граница годового слоя изгибается внутрь слоя. Двурядные лучи с однорядным окончанием в 5—8 слоев (табл. XIV, фиг. 3а—б). Пыльцевые зерна трехборздно-поровые, диаметр 24,0—56,0 м; в экваториальном положении округлые или слабо полярно-сплюснутые, в полярном — округлые, борозды чаще короткие, шелевидные, заостренные, поры крупные (превышают ширину борозд), неясноокаймленные, с неровными краями, бескамерные или линзовидно-камерные; экзина двухслойная; эктэкзина у пыльцы некоторых видов утолщена около пор, эндэкзина обычно подстилает дно последних; скульптура эктэкзины от средне- до крупно-неравнозернистой; контуры пыльцевых зерен неровные (рис. 85; табл. XIII, фиг. 5). Женские цветки, окруженные снизу плюской, с тремя волосистыми стилодиями. Плод трехгранный, острорезный орех с плотной кожистой оболочкой; орехи по два-четыре, окружены плюской. Описаны до 30 ископаемых видов, которые могут быть сгруппированы в пять-шесть более реальных. К современным видам более близки третичные буки, относящиеся к типам *F. pliocenica* S a p., *F. antipovii* Неег, *F. attenuata* Г о е р р. и др. С в. мела. В СССР известен с палеогена (Приморская область, Поволжье, Кавказ), но более широкого распространения достигал в миоцене — плиоцене (Дальний Восток, Казахстан, Зап. Сибирь, южная часть РСФСР, Предкавказье и Закавказье). Из янтарей Прибалтики описан женский цветок. В плейстоцене отмечен главным образом в Европейской части РСФСР, в Предкавказье и Закавказье. Вне СССР: для среднего мела С. Америки и Европы, но достоверно с начала третичного периода, когда достигал наиболее широкого распространения, в особенности в областях с умеренной лесной горной флорой. По пыльце с в. мела. В мел Урала; эоцен — олигоцен Тургайской впадины; олигоцен Крыма, Ср. Урала, Башкирии, Оренбургской области; олигоцен — миоцен южных районов Европейской части СССР, Кавказа, Казахстана, Зап.-Сибирской низменности и Вост. Сибири, Приморского края; миоцен Прибалтики, Карпат, Южн. Приуралья, Сахалина; плиоцен Урала, Грузии (понт), Прикаспия (апшерон). Вне СССР: третичные отложения Ср. Европы; плиоцен Вост. Карпат. По древесине: неоген Закавказья (Годердзи). Вне СССР: третичные отложения Германии (бурые угли). Большинство «видов» формального рода *Fegonium* несомненно должны быть определены как

Fagus. Однако *F. caucasicum* Felix, описанный из третичных отложений Апшеронского п-ова, никакого отношения ни к роду *Fagus*, ни к формальному роду *Fegonium* не имеет. Современное распространение: умеренные области Северного полушария (Европа, М. Азия, Кавказ, Восточная Азия и атлантическая С. Америка). Девять видов.

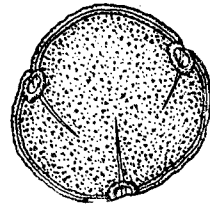


Рис. 85. *Fagus* sp. — пыльцевое зерно, наклонное положение, $\times 800$. Миоцен, север Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ)

Castanea Miller, 1754. Тип рода — *Fagus castanea* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны преимущественно листья, пыльца, реже плоды и очень редко цветки. Листья коротко черешковые, обычно мягкокожистые, простые, от продолговато-яйцевидно-ланцетных до широколанцетных, 6—25 см длины, на верхушке заостренные, при основании клиновидно-суженные или сердцевидные, по краю зубчатые, зубчики в той или иной мере по наружной стороне выпуклые, с шиловидным окончанием. Жилкование краспедодромное; вторичные жилки очередные или супротивные, в числе 12—30 пар, отходящие под углом 45—65°, почти всегда в нижней части слегка вогнутые, а у зубцов слегка выпуклые, но входящие в зубец прямо, не изгибаясь; очень редко ветвящиеся, но тогда веточки заканчиваются в зубцах; иногда имеются промежуточные жилки; третичные жилки более или менее расставленные, отходящие большей частью под прямым углом ко вторичным, часто вильчато ветвящиеся, с веточками расположенными под различным углом; ячейки довольно мелкие, большей частью неправильно четырехугольные, замкнутые (табл. XV, фиг. 1). Мужские цветки в клубочках, собранных в прямостоячие колосья с шестилепестным околоцветником и 10—20 тычинками. Пыльцевые зерна трехборздно-поровые; полярная ось 10,0—22,0 м, экваториальная ось 6,6—15,0 м; в экваториальном положении вытянуто-эллиптические, в полярном — трехлопастные; борозды длинные, уз-

кие; поры небольшие, вытянутые экваториально; экзина двуслойная (иногда различим один слой); скульптура от гладкой до слабо-мелко-зернистой; контуры пыльцевых зерен ровные (рис. 86, табл. XV, фиг. 2). Плод состоит из одного, двух-трех орехов, окруженных общей шаровидной растрескивающейся плюской, густо усаженной твердыми пучками игл. С мела, но достоверно с эоцена. В олигоцене Приморской области, Сахалина, Казахстана, в миоцене Приморской области, Украины, Кавказа и в плиоцене Закавказья. Из янтарей Прибалтики описаны мужские цветки. Вне СССР:

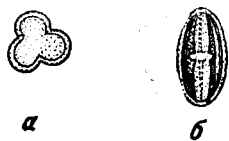


Рис. 86. *Castanea* sp. — пыльцевое зерно: а — полярное положение, б — экваториальное положение. $\times 800$. Палеоцен, Вост. склон Урала (колл. ВНИГРИ)

в миоцене — плиоцене Европы, С. Америки и Ю.-В. Китая, доходя до плейстоцена в более южных районах. По пыльце с в. альба. В. альб. Казахстана; альб, сеноман-турон Урала, Чулымо-Енисейского бассейна; в. мел — палеоцен Павлодарского Прииртышья; н. палеоцен Вост. склона Урала; ср. эоцен Украины, Южн. Эмбы, Урала, Зап.-Сибирской низменности, Казахстана; олигоцен Прибалтики, Воронежской области, Украины, низовьев Дона и Волги, Ср. Урала, Зап.-Сибирской низменности, Казахстана, Приморского края; миоцен Прибалтики, Предкарпатья, южных районов Европейской части СССР, Южн. Приуралья, Зап.-Сибирской низменности, Казахстана, Приангарья, Сев. Тянь-Шаня, Сахалина, Приморского края; киммерий Грузии. Вне СССР: эоцен — миоцен Германии; миоцен Албании; плиоцен Ср. Европы и Вост. Карпат. Современное распространение: теплоумеренные влажные области Северного полушария (Ю. Европа, С. Африка, Кавказ, М. Азия, Гималаи, Вост. Азия, атлантическая С. Америка). 12 видов. Описано более 20 ископаемых видов, но большинство из них входит в круг форм, близких современным *S. sativa* Mill. и *S. pumila* Mill.

Castanopsis (D. Don.) Spach., 1842. Тип рода — *Quercus armata* Roxb., 1832; современный. В ископаемом состоянии известны листья, пыльца и редко древесина. Листья

кожистые, вечнозеленые, обычно удлинненно или ланцетно-продолговатые, с клиновидным или округло-клиновидным основанием, на верхушке обычно оттянутые, в верхней части или почти от основания зубчатые, реже цельно-

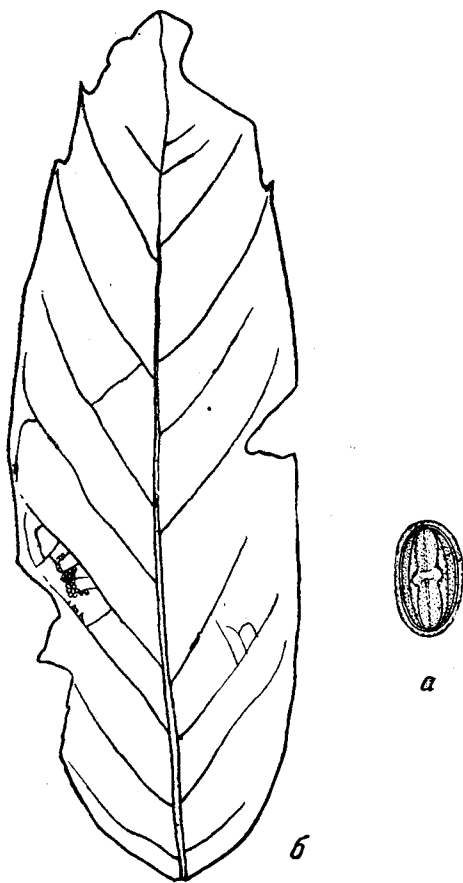


Рис. 87. а — *Castanopsis* sp. — пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; олигоцен, р. Тым, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ); б — *Castanopsis elisabethae* Kola k. — отпечаток листа; плиоцен Море-Атара, Абхазия (колл. А. А. Колаковского)

крайние (рис. 87б). У цельнокрайних листьев жилкование камптодромное, а у зубчатых — смешанное, в нижней части камптодромное, а в верхней краспедодромное или переходное — с сохранением петель вторичных жилок близ зубцов, в которых входит лишь слабо развитая коротенькая веточка; вторичные жилки супротивно сближенные или в нижней части листа супротивные, более или менее дугообразные; у некоторых цельнокрайних форм имеется еще по несколько промежуточных жилок между вторичными, ветвящихся и соединяющихся со вторичными; третичные

жилки большей частью почти перпендикулярны вторичным, многочисленные, обычно вильчато разветвленные; ячейки мелкие, большей частью неправильно округлые или угловатые, замкнутые (табл. XVI, фиг. 3). Древесина состоит из сосудов, волокнистых элементов и лучевой паренхимы. Сосуды широкие с простыми перфорациями на поперечной стенке. Мелкие сосуды встречаются очень редко. Межсосудистая поровость очередная, поры окаймленные, округлые или слегка ромбовидные. Волокна многочисленные, составляют основную массу древесины; тонко- и толстостенные. Наличие окаймленных пор указывает на то, что волокна следует отнести к типу волокнистых трахейд. Поры окаймленные, округлые, с включенными отверстиями. На стенках волокон, примыкающих к сосудам, расположены многочисленные окаймленные поры, округлой формы с включенными отверстиями. Паренхима диффузно-вазигентричная, веретеновидная или тяжевая, по семь-восемь клеток в тяже. Лучи многочисленные, однорядные, высотой от 3 до 30 слоев, слабо гетерогенные, составлены из лежачих и квадратных клеток. Лучи расположены друг от друга на расстоянии двух-четырех волокон (табл. XIV, фиг. 4). Пыльцевые зерна очень сходны с пылью *Castanea*, отличаясь, в среднем, несколько большими размерами — 12,7—28,3 м в диаметре (рис. 87а; табл. XIV, фиг. 5). Плод состоит из одного-трех орехов, заключенных в твердую, замкнутую или раскрывающуюся обертку, снаружи колючую или покрытую бугорками или ребрами. Эоцен — плиоцен. В СССР отмечен только для миоцена Аджарии (древесина) и плиоцена Абхазии. Вне СССР: эоцен (редко) миоцен и плиоцен С. Америки и Европы. По пыльце: с эоцена. Эоцен Украины, Приуралья, Вост. Казахстана; эоцен — олигоцен Приаралья; олигоцен — миоцен Прибалтики, Зап.-Сибирской низменности. Вне СССР: палеоцен — миоцен Германии. По древесине: неоген Закавказья (Годердзи). Вне СССР: третичные отложения Германии (бурые угли). Современное распространение: Юго-Восточная и Восточная Азия и один вид в тихоокеанской С. Америке. Около 110 видов.

Lithocarpus Blume, 1825. Тип рода — *Lithocarpus javensi* Blume, 1825; современный. В ископаемом состоянии известны только листья. Вечнозеленые деревья. Листья кожистые, обычно крупные, цельные, линейно-продолговатые, часто на верхушке оттянутые. Жилкование брехидродромное. Вторичные жилки в числе 15—30 пар, обычно дугообраз-

но изогнутые близ края и соединяющиеся друг с другом все уменьшающимися петлями; третичные жилки почти перпендикулярны вторичным, более или менее сближенные, часто вильчато ветвящиеся; ячейки мелкие, округлые, замкнутые (табл. XVI, фиг. 2). Плод — желудь с плоской, у которой края срослись в кольца.

Плиоцен Абхазии. Вне СССР отмечен только для плиоцена Калифорнии. Современное распространение: тропические и субтропические области Восточной Юго-Восточной Азии. Около 100 видов.

Cyclobalanopsis Oersted, 1866. Тип рода — *Quercus myrsinaefolia* Blume, 1850; современный. В ископаемом состоянии известны только листья. Вечнозеленые деревья. Листья кожистые, большей частью крупные, обычно удлинненно-продолговатые, реже яйцевидноовальные, с округлым основанием, на верхушке оттянутые, крупнозубчатые в верхней части, редко почти от основания, зубцы большей частью туповатые, редко листья цельнокрайние. Жилкование камтодромное у цельнокрайних листьев и смешанное у зубчатых — к нижней части камтодромное, а в верхней краспедодромное, но всегда с хорошо выраженным ответвлением вторичной жилки около зубца, направленного вверх и соединяющегося с соседней вторичной жилкой (рудимент отрезка петли в камтодромном жилковании); редко наблюдаются веточки вторичных жилок, направленные во вторичные зубчики края или петлеобразно соединяющиеся с этой же вторичной жилкой; вторичные жилки большей частью расставленные, почти всегда дугообразно изогнутые около края; третичные жилки почти перпендикулярны вторичным, сближенные или расставленные, более или менее извилистые, часто вильчато ветвящиеся; иногда хорошо заметны жилки четвертого порядка, перпендикулярные третичным; ячейки мелкие, почти округлые, замкнутые (рис. 88). Плод — желудь с плоской, у которой края срослись в кольца. С миоцена. Плиоцен Абхазии. Вне СССР: очень редок в ископаемом состоянии, всего отмечено два вида в Европе и один в Китае. Современное распространение: субтропические области Восточной Азии от Гималаев до Японии и Тайваня. Около 80 видов.

Pasania Oersted, 1866. Тип рода — *Pasania glabra* Oersted, 1866; современный. В ископаемом состоянии отмечены листья и плоды. Вечнозеленые деревья. Листья кожистые, продолговатые, яйцевидно-продолговатые, с клиновидным или округлым, часто неравнобоким основанием, на верхушке

обычно оттянутые, цельнокрайние или зубчатые в верхней части. У цельнокрайних и туповато-зубчатых листьев, представленных в иско-

в зубах; у некоторых видов достаточно ясно выражена брохиодромия такого же типа, как и на листьях *Laurus*; вторичные жилки дугообразные или несколько извилистые, нередко ветвящиеся, отходят обычно под острым углом от главной; иногда имеются промежуточные жилки, соединяющиеся со вторичными; третичные жилки извилисто-угловатые, простые или вильчато-ветвистые; ячейки мелкие, обыч-

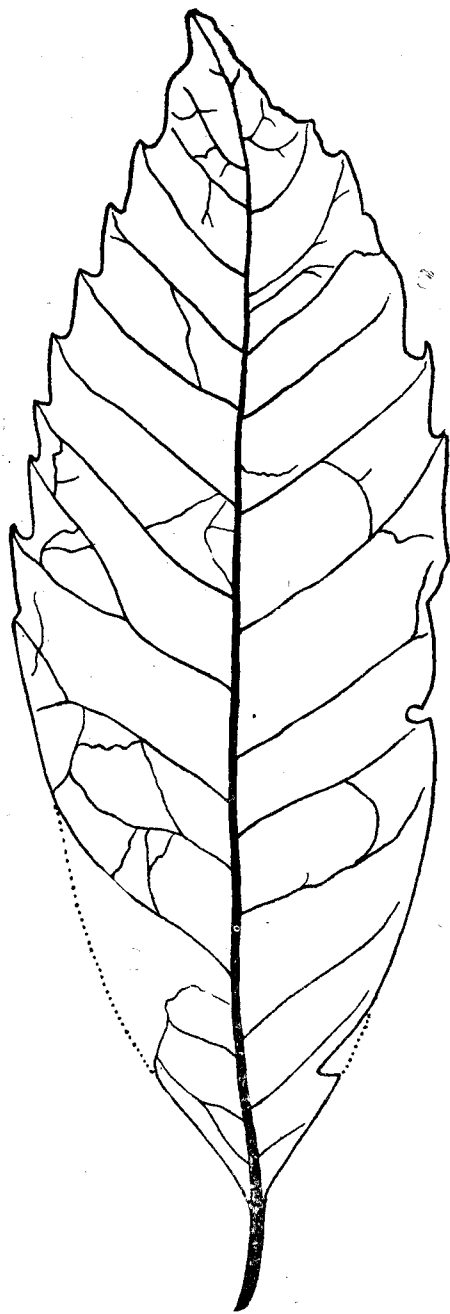


Рис. 88. *Cyclobalanopsis kryshfovichii* Kolak. — отпечаток листа. Плиоцен, Абхазия (колл. А. А. Колаковского)

паемом состоянии, жилкование камптодромное, с боковыми веточками, отходящими от петьль вторичных жилок и заканчивающихся

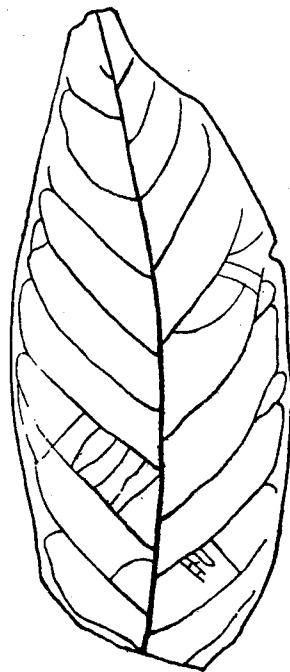


Рис. 89. *Pasania* cf. *glabra* Oer st. — отпечаток листа. Плиоцен Меоре-Атара, Абхазия (колл. А. А. Колаковского)

но неправильно округлые, или угловатые, замкнутые (рис. 89). Желудь с тонкой оболочкой; плюска чашевидная или дисковидная, со свободными или сросшимися при основании прицветниками. Плиоцен Абхазии. Вне СССР: крайне редок в ископаемом состоянии (возможно, что смешивался с *Laugaseae*), но на Балканах, где в плиоцене отмечено два вида, подтвержден находением характерной плюски. Один вид отмечен также для третичных отложений Сев. Вьетнама (Тонкин). Современное распространение: тропические и субтропические области Юго-Восточной Азии, с одним видом в тихоокеанской С. Америке. Более 100 видов.

Quercus L., 1753. Тип рода — *Quercus robur* L., 1753. В ископаемом состоянии чаще всего встречаются листья, пыльца, реже пло-

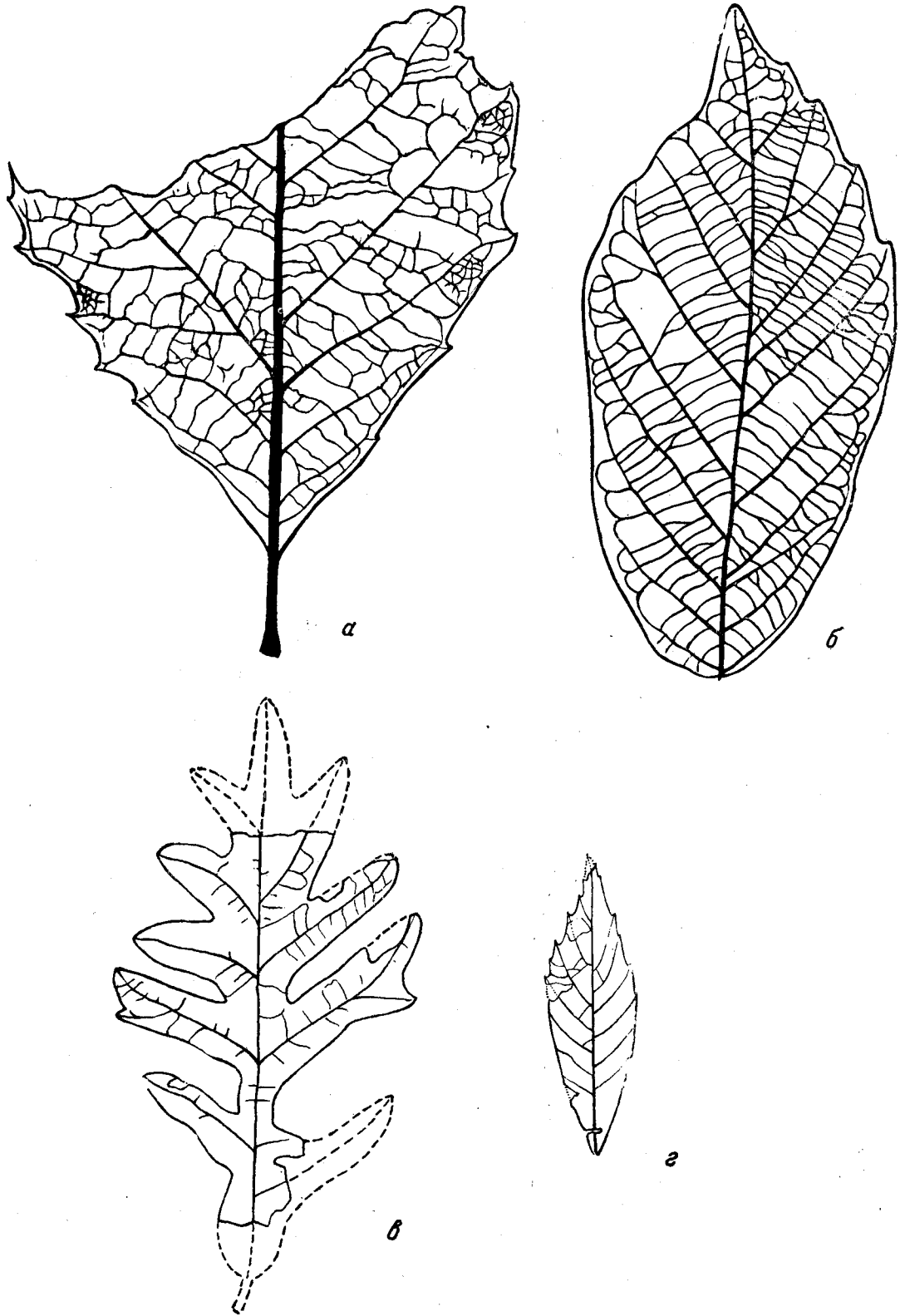


Рис. 90. Реконструированные отпечатки листьев *Quercus*: а—*Q. meoreatharica* Колак.; б—*Q. sosnowskyi* Колак.; в—*Q. cerris* L.; г—*Quercus drymeja* Heeg—отпечаток листа. Плиоцен, Абхазия (колл. А. А. Колаковского)

ды, древесина и мужские соцветия. Листья по форме и характеру рассеченности края отличаются чрезвычайным полиморфизмом (рис. 90). Наиболее типичными являются листья продолговатые, овальные, яйцевидные, обратнояйцевидно-клиновидные, реже линейно-ланцетные или почти округлые, тупо или остро зубчатые, округло или остро однажды- или дваждылопастные или в различной степени рассеченные, реже цельнокрайние. Жилкова-

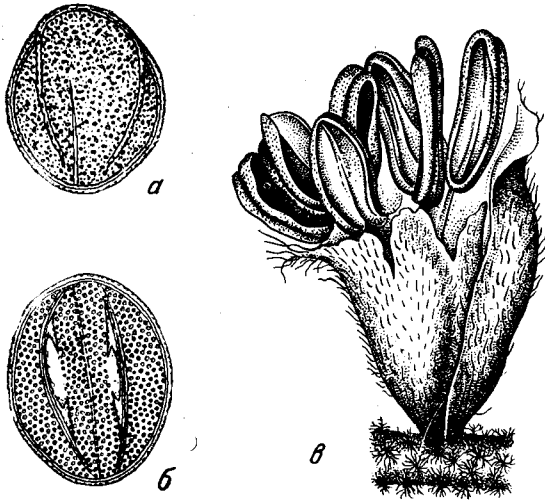


Рис. 91. а — *Quercus* sp. — пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; н. палеоцен, Вост. склон Урала, Ивдельский район (колл. ВНИГРИ); б — *Quercus* sp. — пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; олигоцен, Зап.-Сибирская низменность (Зауер, 1955); в — *Quercus piligera* Casp., цветок, $\times 15$ (Conwentz, 1886)

ние у цельных и цельнокрайних листьев камптодромное, у зубчатых и лопастных — краспедромное, реже у листьев зубчатых жилкование смешанное — в нижней части камптодромное, а в верхней — краспедромное. Вторичные жилки большей частью очередные, расположены на более или менее равном расстоянии друг от друга (виды секций *Phellos*, *Cerris*, *Ilex* и др.) напротив, у листьев лопастных жилки расположены на неравном расстоянии и нередко имеются промежуточные жилки, ветвящиеся и соединяющиеся со вторичными жилками; довольно часто наблюдается ветвление вторичных жилок, обычно при краспедромном жилковании; у некоторых гималайских и североамериканских дубов из секций *Ilex* и *Cerris* наблюдается образование развилки вторичной жилки около зубца с одной веточкой, входящей в зубец, а второй, идущей вдоль края листа, а затем соеди-

няющейся со следующей вторичной жилкой; иногда это наблюдается и у лопастных листьев из секции *Robur*; признак, характерный для ископаемого рода — *Dryophyllum*; у лопастных листьев вторичные жилки на лопастях ветвятся перисто и их веточки соединяются камптодромно близ края лопасти; более редко концы жилок ветвятся дихотомически, иногда дважды (некоторые североамериканские дубы); третичные жилки обычно более или менее перпендикулярны вторичным, многочисленные, большей частью прямые, простые или вильчато ветвящиеся; ячейки обычно мелкие, неправильно округлые или угловатые без свободной входящей внутрь их веточки (замкнутые ареолы) или у некоторых видов (секция *Phellos*) внутрь довольно крупных ареол входит разветвленная жилка, не смыкающаяся с краем ареол (не замкнутые ареолы) — табл. XV, фиг. 3; табл. XVI, фиг. 1. Мужские цветки в длинных поникающих сережках с тонким стержнем; околоцветник мелкий, 4—7 (чаще 6) — отдельный до середины или почти до основания; тычинок 4—12, чаще 6. Пыльцевые зерна трехбороздные; полярная ось — 14,0—50,0 μ , экваториальная ось — 9,0—40,0 μ ; в экваториальном положении от эллиптических до округлых, в полярном — от трехлопастно-округлых до трехлопастных; мезокольпиумы более или менее выпуклые; борозды длинные или короткие, обычно узкие, заостренные; некоторые пыльцевые зерна имеют разрывы бороздной мембраны: у экватора (ложные поры — рис. 91); экзина двухслойная, обычно толстая; скульптура густая, от мелко- до крупнозернистой, редко едва заметная; контуры пыльцевых зерен обычно неровные (см. рис. 91; табл. XV, фиг. 4); пыльцевые зерна *Quercus* отличаются от «кверкоидной» пыльцы *Viola* двухслойной экзиной, не утолщенными краями борозд и более грубой скульптурой, от пыльцевых зерен *Ranunculus* — нерезкой границей между слоями экзины и отсутствием радиальной ее штриховатости в оптическом разрезе. Плод желудь с сильно разросшейся деревянистой плоской, у типичных дубов (*Quercus* s. str.) плюска имеет спирально расположенные чешуи, в различной степени развитые. С верхнего мела. В СССР: более или менее достоверно известно до 30 видов дубов, относящихся большей частью, по-видимому, к секциям *Cerris*, *Robur* и *Prinus* подрода *Lepidobalanus*, секции *Ilex* подрода *Protobalanus*; значительно меньше видов секции *Phellos* и *Rubrae* подрода *Erythrobalanus*. Немного дубов известно из мела Европейской части СССР (секция *Phellos* и, возможно, секция

Ilex); довольно много дубов из олигоцена — миоцена (секции *Ilex*, *Phellos*, *Cerris*, *Rubrae*) Европейской части СССР, Казахстана, Алтая, Дальнего Востока, Вост. Сибири, Кавказа, а также из плиоцена (секции *Cerris Ilex*, *Robur*) Европейской части СССР, Кавказа. Ископаемая древесина дуба известна из мела, олигоцена Европейской части СССР и н. миоцена Зап. Закавказья. Цветки дуба известны в балтийском янтаре (рис. 91в). Вне СССР: широко распространен от мела до плейстоцена, преимущественно в умеренных и реже субтропических областях обоих полушарий. По пыльце с альба. Альб Южн. Эмбы, Казахстана, Чулымского бассейна; палеоцен За-волжья, Вост. склона Урала; эоцен Прибалтики; эоцен — миоцен юга Европейской части СССР, Урала, Сев. Казахстана; олигоцен Прибалтики, Крыма, Башкирии, Зап.-Сибирской низменности, Сев. Казахстана, Приангарья, Приморского края; миоцен Прибалтики, Кавказа, Южн. Приуралья, Сибири, Камчатки, Сахалина; плиоцен Закавказья, Приморского края, Сахалина, Камчатки. Вне СССР: третичные отложения Ср. Европы; миоцен и плиоцен Албании; плиоцен Вост. Карпат. Современное распространение: преимущественно внетропические области Северного полушария, но немало видов, свойственных тропикам и субтропикам Азии, реже в горах северной части Ю. Америки; центры видо-вого разнообразия рода — Восточная Азия и С. Америка. Около 600 видов.

Dryophyllum Debeu ex Saporta, 1868. Тип рода — *Myrica curticellensis* W a t e l e t, 1866; нижний эоцен Белло. Род известен только в ископаемом состоянии в виде отпечатков листьев. Листья простые, от яйце-видно-продолговатых до узко ланцетно-линей-ных и почти линейных, обычно с длинно отя-нутой верхушкой и клиновидным основанием, почти от основания однажды остр. пильчатые. Жилкование краспедодромное; вторичные жилки в числе 15—30 пар, сближенные, реже расставленные, прямые или слегка дугообраз-ные, обычно около зубца с боковой веточкой, соединяющейся со следующей вторичной жил-кой, третичные жилки почти перпендикуляр-ны вторичным, более или менее расставлен-ные, простые или вильчато разветвленные (рис. 92; табл. XVI, фиг. 4). Род олиготипный, насчитывающий около пяти-шести видов, до-вольно богато представленных в эоцене — оли-гоцене Европы и С. Америки. В СССР: извест-но три близких вида рода, которые являются руководящими для эоцена — олигоцена Вост. Казахстана, Украины и Кавказа (?).

Quercinium U n g e r, 1842 (*Quercoxylon* Hofmann, 1929). Тип рода — *Quercinium austriacum* U n g e r, 1842; третичные отложе-ния Австрии. Формальный род, установленный по древесине. Годичные кольца отсутствуют или выражены отчетливо, слои относительно широкие 0,5—1,2 см. Древесина состоит из

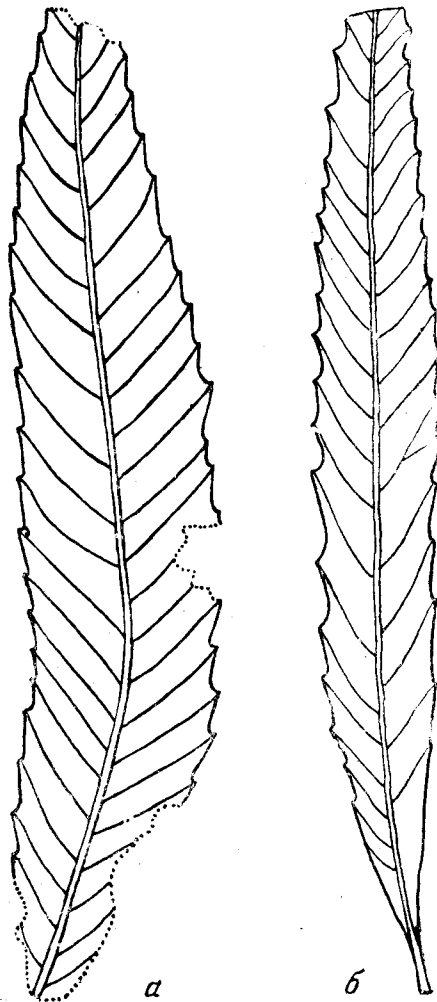


Рис. 92. Отпечатки листьев: а — *Dryophyllum curticellense* (Wat.) Saporta; б — *Dryophyllum kryshstofovitchii* Iljinskaja. Н. олигоцен Кийн-Кириш, Зайсанский бассейн (кол. И. А. Ильинской)

сосудов волокнистых трахейд и тяжевой и лучевой паренхимы. Сосуды тонкостенные, крупные и мелкие, все с простой перфорацией. Поры на боковых стенках сосудов окаймленные, округлые в очередном расположении. Сосуды составлены из коротких члеников без клювика. Волокнистые трахеиды тонко и толстостенные, на боковых стенках несут окаймленные, округ-

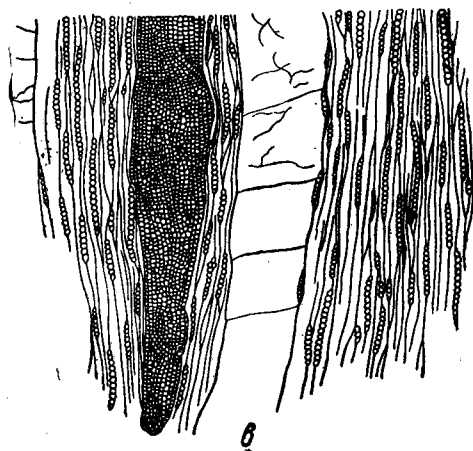
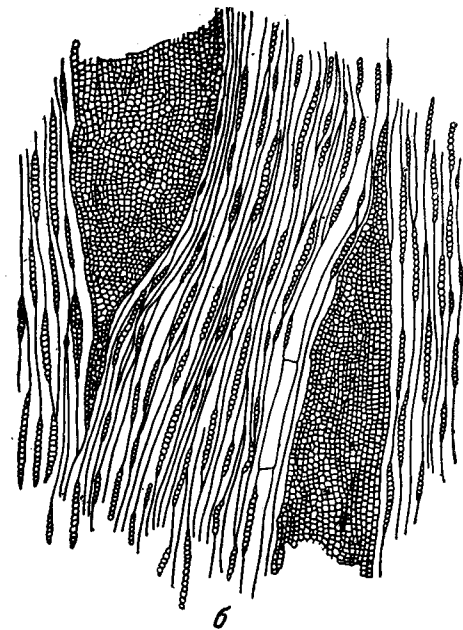
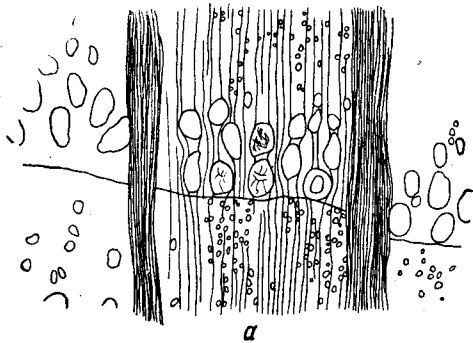


Рис. 93. Древесина *Quercinium rossicum* Mercklin: а — поперечный разрез; б — тангентальный разрез; в — тангентальный разрез, $\times 65$. Неоген, Днепропетровская область (Mercklin, 1855)

лые, с включенными отверстиями поры, которые лежат свободно в одном вертикальному ряду. Древесина кольцесосудистая иногда с тенденцией к кольцесосудистости. Просветы сосудов одиночные, в ранней древесине очень крупные и крупные, в поздней — мелкие. Переход от ранней древесины к поздней резкий. Для видов, имеющих сходство с современным родом *Quercus*, характерно образование просветами рисунка, который носит название «языки пламени» (*Q. rossicum* Mercklin). Если годовичные кольца отсутствуют, то просветы рисунка не образуют (*Q. lithocarpoides*). Граница годовичного кольца отчетливая



Рис. 94. *Nothofagidites* ex. gr. *fuscus* Coopersop — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$. Н. олигоцен, бассейн р. Майхэ, Приморье (Седова, 1956)

благодаря различиям в величине сосудов и их расположению в ранней и поздней древесине. Паренхима обильная, вместе с просветами сосудов образует рисунок, вся тяжевая. Поры на радиальных стенках простые. Лучи однородные и многорядные. Наиболее многочисленными однородными лучами, многорядными лучами имеют до 10 рядов в ширину и от 0,5 см до 4,5 см в высоту. Наблюдается захождение волокнистых трахеид в лучи. Лучи однородные или слабогетерогенные. Сосуды часто заполнены тиллами (рис. 93). С эоцена. Неоген Украины (Днепропетровск), палеоген — неоген Закавказья, п-ов Апшеронский, Годердзи. Вне СССР: эоцен Франции, миоцен С. Америки (Йеллоустонский парк), миоцен — плиоцен Калифорнии, миоцен — плиоцен Зап. Европы; третичные отложения Австрии, Венгрии, Чехословакии, Силезии. Древесина этого типа широко распространена в третичных отложениях. Включает древесины, имеющие сходство либо с родом *Quercus* (*Q. rossicum*), либо с группой родов (*Q. lithocarpoides*).

Nothofagidites Erdtman, 1947. Тип рода — *Nothofagidites flemingii* Cooper, 1953; средний эоцен — нижний олигоцен Новой Зеландии. Известен только по пыльце. Пыльцевые зерна экваториально-многопоровые или экваториально-бороздновиднопоровые

вые, диаметр 19,2—64,0 м; в полярном положении от угловато-округлых до угловато-многолопастных, с вогнутыми, прямыми или выпуклыми мезопориумами; в экваториальном — эллиптические, от сплюснутых до сильно сплюснутых, пор четыре-девять, меридионально-вытянутых, от эллиптических четких окаймленных, до трещиновидных с рваными краями. Экзина одно- или двухслойная, тон-

кая или толстая; скульптура зернистая или шиповатая (рис. 94) (табл. XVI, фиг. 5).

С турона. Турон Зап.-Сибирской низменности; маастрихт—датский ярус Зап.-Сибирской низменности; олигоцен Приморского края. Вне СССР: в мел, ср. эоцен и миоцен Новой Зеландии; олигоцен — плиоцен Австралии; поздне- и послеледниковые отложения Финляндии, Канады и Огненной Земли.

ПОРЯДОК 12. BETULALES

СЕМЕЙСТВО BETULACEAE S. F. GRAY, 1821*

Листопадные деревья или кустарники. Листья очередные, простые, цельные, редко лопастные (некоторые современные садовые формы), большей частью зубчатые, со свободными, часто опадающими прилистниками. Жилкование перистое; жилки второго порядка входят прямо в зубчики (краспедодромные), реже у края петлевидно соединяющиеся (камподромные); жилки третьего порядка либо более или менее прямые, перпендикулярные жилкам второго порядка, либо многократно ветвящиеся, образующие мелкочаистую сеть жилок четвертого порядка. Цветки однополые в однополых сережковидных соцветиях, мужские цветки в длинных сережках. Пыльцевые зерна трех-семипоровые; в очертании в полярном положении от трех-семиугольных до округло трех-семиугольных; в экваториальном — эллиптические, поры простые и камерные, экваториальные; экзина двухслойная, эктэкзина столбчатая, покровная (отдельные столбики часто трудно различимы), гладкая или со слабо зернистой текстурой; пыльцевые зерна имеют более или менее ясно выраженные арки. Сходны с пыльцевыми зернами семейства Мугисасеае. Женские сережки с опадающими или остающимися трехлопастными прицветными чешуями. Плод плоский односеменной орех с более или менее развитыми пленчатыми или кожистыми крыльями. Два рода и до 170 видов, распространенных, главным образом, в умеренных областях Северного полушария. Верхний мел — ныне. В третичном периоде также было широко распространено в обоих полушариях. По пыльце с в. мела.

Alnus Gaertner, 1791. (*Alnophyllum* Staub, 1897). Тип рода — *Betula alnus a-glutinosa* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья, сережки, плоды,

* Составил И. В. Васильев (описание пыльцы — Н. Д. Мчедlishvili; описание древесины — И. А. Шилкина).

древесины, пыльца. Листья очередные, опадающие, на черешках, простые, симметричные, яйцевидные или округлые, по краю пильчато-

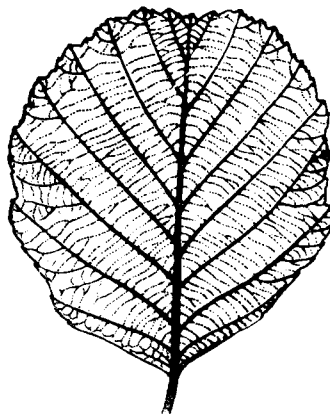


Рис. 95. *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. — лист, современный

зубчатые до городчатых или двоякозубчатых (среди современных имеются виды с почти цельнокрайними листьями), на вершине отгнута заостренные или закругленные, у основания от клиновидных до сердцевидных (рис. 95, 96). Жилкование перистое; жилки второго порядка в количестве от 5 до 20 пар краспедодромные (выходящие прямо в зубцы) или иногда разветвляющиеся на множество веточек, которые и заходят в зубцы; жилки третьего порядка соединяют жилки второго порядка под прямым углом, между собой слабо анастомозируют (табл. XVII, фиг. 1, 6). Мужские цветки в длинных сережках. Пыльцевые зерна (3)—4—5—(7)—поровые, диаметр 18—35 м; в полярном положении (3)—4—5—(6—7)—угольные, в экваториальном — эллиптические. Поры камерные, камеры обратноворонковидной формы. Эктэкзина у пор приподнимается и утолщается. Экзина двухслойная, эктэкзина столбчатая, покровная, эндэкзина тоньше эктэкзины, глад-

кая или со слабо зернистой текстурой; пыльцевые зерна имеют арки, которые протягиваются от поры к поре (рис. 97; табл. XVII, фиг. 11). Женские сережки шишкообразные

часто по бокам с двумя перепончатыми крыльями (рис. 95б, 99е—з). С в. мела. В мел Буреи, Анадыря (?); на протяжении всего третичного периода встречается почти повсе-

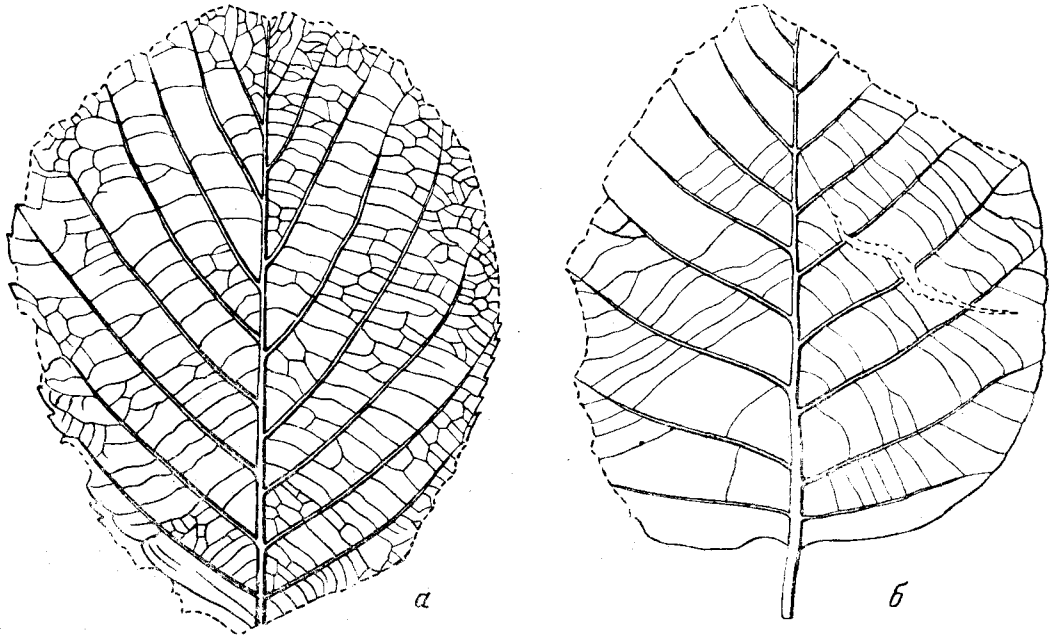


Рис. 96. а — *Alnus hoernesii* Stur — лист; миоцен, Украина (Баранов, 1954); б — *Alnus sporadum* U p g. — лист; миоцен, Зап. Европа

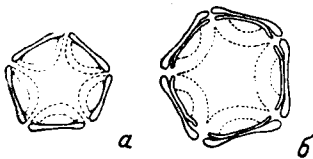


Рис. 97. *Alnus* sp.: а, б — пыльцевые зерна, полярное положение, $\times 800$. Оligоцен, Дальний Восток (колл. ВСЕГЕИ)

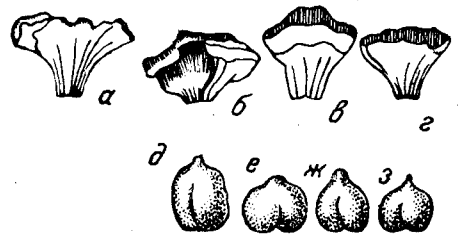


Рис. 99. *Alnus* sp.: а—г — чешуи женских сережек; д—з — плоды, $\times 3$. Плиоцен, Урал (Баранов, 1954)

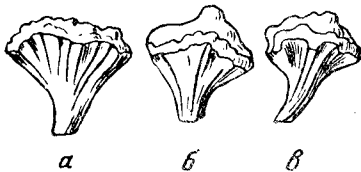


Рис. 98. Чешуи женских сережек *Alnus* sp., $\times 5$. Миоцен, Зап. Сибирь (Баранов, 1954)

с деревянистыми неоппадающими чешуйками крестообразной формы (рис. 98а—в; 99а—г; табл. XVII, фиг. 8, 9, 10). Плод — эллипсоидальный или яйцевидный плоский орешек,

стно на всей территории СССР. Вне СССР: с верхнего мела до ныне Евразии и Америки. По пыльце с в. мела. В мел Зап. Сибирской низменности, Южн. Урала; в палеогеновых и неогеновых отложениях повсеместно. Вне СССР: палеоцен — н. эоцен Германии, ср. эоцен С. Америки; ср. — в. эоцен Германии; в. олигоцен — н. миоцен Германии, Польши; миоцен Европы, ср. миоцен Дании; в. миоцен Австрии, Силезии; плиоцен Германии, Чехословакии, Польши. Современное распространение: умеренные и холодные зоны Северного полушария и Анды (Ю. Америка). Около 50 видов.

Alnites Hisinger, 1837. Тип рода — *Phyllites* (*Alnus*?) *friesii* Nilsson, 1831—1832; верхний мел Швеции. Известны только листья. Листья кожистые, яйцевидные, у основания округлые, к вершине постепенно суживающиеся, по краю пильчато-зубчатые. Жилкование перистое; жилки второго порядка супротивные или более или менее расставленные (очередные), входящие в зубцы; жилки третьего порядка соединяют жилки второго порядка под прямым углом, между собой параллельные, образуют прямоугольные фигуры. Род *Alnites* является искусственным и морфологически неясно очерченным. Его почти невозможно с какой-либо степенью достоверности отграничить от рода *Alnus* Gaertn. Название *Alnites* применяется в двух случаях: 1) для форм, близких к роду *Alnus* из верхнего мела и палеогена и 2) в случае сомнительности принадлежности данного образца к роду *Alnus*. С в. мела до миоцена. Палеоген Саратовской области, Камышин. Вне СССР: палеоген — эоцен Зап. Европы, верхний мел — олигоцен С. Америки.

Betula L., 1753. Тип рода — *Betula alba* L., 1753 (*B. pubescens* Ehrh.), 1790; современный. В ископаемом состоянии известны листья, сережки, плодовые чешуи, плоды, древесина, пыльца. Листья очередные, опадающие, на черешках, простые, симметричные, яйцевидные или эллиптические (у представителей современной секции *Nanae* Rgl., встречающихся также и в четвертичных отложениях, листья округлые), по краю двоякопильчато-зубчатые, к вершине более или менее приостренные, с округлым, усеченным или сердцевидным основанием. Жилкование перистое; жилки второго порядка краспедодромные; от жилок второго порядка часто отходят дуговидные жилки, заходящие в зубцы, жилки третьего порядка тонкие, многократно ветвящиеся и образующие мелкую полигональную сеть (рис. 100—104; табл. XVII, фиг. 2, 5). Мужские цветки в длинных сережках (фиг. 1016; табл. XVII, фиг. 3, 7). Пыльцевые зерна трехпоровые, редко до шести-семи пор, диаметр 15,5—34μ; в полярном положении от трехугольных до округло трехугольных; поры простые и камерные; экзина у пор утолщается либо за счет эктэксинного слоя, либо утолщены оба слоя и раздваиваются; у пыльцы различных видов характер утолщения слоев экзины и раздвоения различен; экзина двухслойная; эктэксина столбчатая, покровная, гладкая или со слабо заметной зернистой текстурой, арки не всегда хорошо различимы (рис. 105, 106; табл. XVII, фиг. 12). Женские

сережки шишковидные, с опадающими плодовыми чешуями; плодовые чешуи трехлопастные, иногда с очень длинным основанием. Плод односеменной плоский орех, эллиптической или яйцевидной формы; снабженный двумя широкими перепончатыми или узкими кожистыми крылышками. С в. мела. В мел (Цагаян) Бурей. В течение всего третичного и четвертичного периодов встречается почти повсеместно на всей территории СССР. Вне СССР: с верхнего мела до ныне в Евразии и С. Америки. По пыльце с в. мела. В мел Сев. и Ср. Урала и северных районов Сибири; третичные отложения — повсеместно. Вне СССР: эоцен Германии, ср. эоцен С. Америки; в олигоцен — н. миоцен Германии, Польши; н. миоцен Германии; ср. миоцен Чехословакии, Силезии, Болгарии; плиоцен Германии, Польши, Чехословакии, ср. и верх. плиоцен Германии. Современное распространение: умеренные и холодные зоны Северного полушария. До 120 видов.

Betulites Göppert, 1836 (1838). Тип рода — *Betulites salzhausensis* Göppert, 1836 (1838); олигоцен — миоцен Зап. Европы. Искусственный, формальный род, не отличающийся от рода *Betula*. Однако иногда при наличии недостаточно хорошо сохранившегося материала, применяют название *Betulites*, пытаясь этим показать неполное соответствие признаков того или иного образца признакам рода *Betula*. С в. мела до миоцена. В мел Сев.-Зап. Каратау (*Betulites westii* Lesq.; Ярмоленко, 1935; табл. 2, фиг. 1, 3, 5; (на фиг. 2, табл. 2) указанной работы под названием *Betulites westii* ошибочно изображены листья рода *Trapa*, как это было правильно отмечено В. Н. Васильевым в работе В. И. Баранова, 1954), Западных Мугоджар и Зап. Сибири (р. Б. Кас); верхний олигоцен — нижний миоцен Курской области. Вне СССР: палеоген — миоцен Зап. Европы; в мел С. Америки.

Betulinium Unger, 1842 (*Betuloxylon* Kaiser, 1880). Тип рода — *Betulinium tenerum* Unger, 1842; третичные отложения Австрии. Годичные кольца выражены отчетливо (*B. rossicum* Merckl.) или неотчетливо. Древесина состоит из сосудов, волокнистых трахеид, тяжелой паренхимы. Сосуды умеренно-многочисленные, среднего диаметра и мелкие. Членики крупных сосудов относительно короткие, с прямой конечной стенкой. Перфорация лестничная, выражена более отчетливо у мелких сосудов. Межсосудистая поровость косая, поры мелкие окаймленные, косорасположенные. Волокнистые трахеиды одного

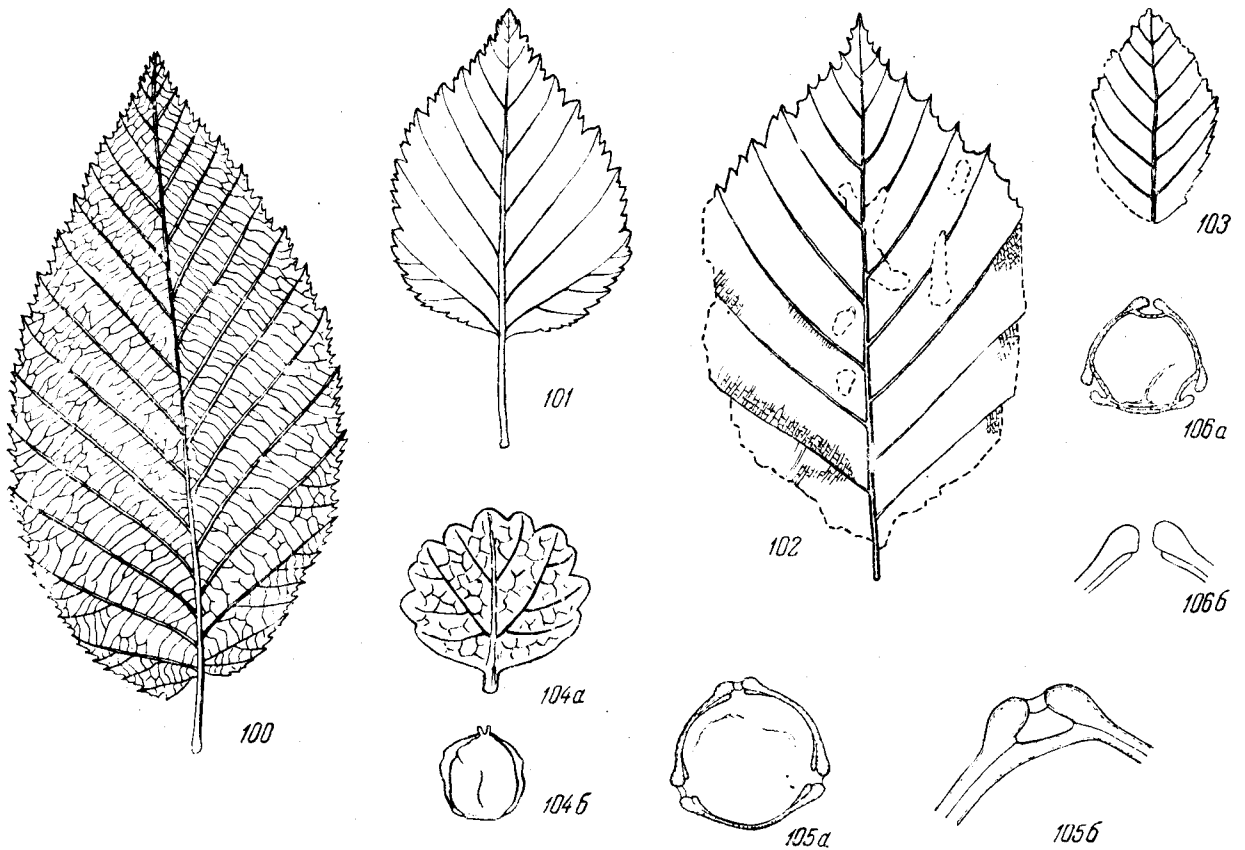


Рис. 100. *Betula papyrifera* Marsh. — лист; современный. Рис. 101. *Betula alba* L. — лист; современный. Рис. 102. *Betula macrophylla* Heeg. — отпечаток листа; миоцен, Украина (Баранов, 1954). Рис. 103. *Betula prisca* Ett. — отпечаток листа; миоцен, Молдавия (Баранов, 1954). Рис. 104. *Betula nana* L.: а — лист, $\times 3$; б — плод, $\times 10$; росс — вурм, д. Муравы в Белоруссии (колл. П. И. Дорофеева). Рис. 105. *Betula* sp.: а — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; б — деталь поры, $\times 1350$. Миоцен, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ). Рис. 106. *Betula* sp.: а — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; б — деталь поры, $\times 1350$. Миоцен, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ)

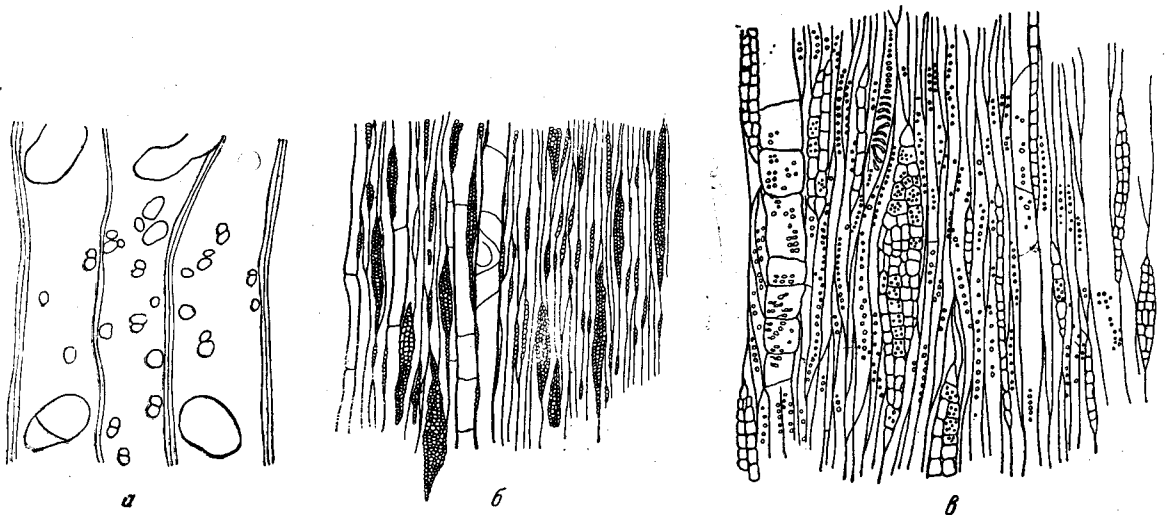


Рис. 107. Древесина *Betulinium rossicum* Mercklin: а — поперечный разрез, $\times 180$; б — тангентальный разрез, $\times 65$; в — тангентальный разрез, $\times 180$. Мел (?), Курская область (Mercklin, 1855)

типа: все тонкостенные или со слегка утолщенными стенками. Волокнистые трахеиды поздней древесины несколько утолщены и сплюснуты в радиальном направлении. Древесина рассеянносудистая, сосуды почти все одного диаметра, различия между поздней и ранней древесиной очень незначительные. Просветы одиночные или в цепочках по два-четыре; очертания просветов многоугольные, стенки слегка утолщены. Паренхима диффузная, тяжевая, немногочисленная. Лучи узкие, от одного до четырех рядов, большей частью дву-трехрядные, высота — до 50 слоев. Гомогенные. На поле перекреста с сосудами клетки лучей могут иметь до десяти мелких пор (рис. 107). С мела. На территории СССР до сих пор описан один вид — *B. rossicum* Mercklin из неизвестного горизонта в Европейской части СССР (под Курском). Вне СССР: в мел Зап. Канады, С. Америки; эоцен Франции, олигоцен Саксонии, миоцен Силезии, Чехословакии; плиоцен Пьемонта, а также Японии. Связь с родом *Betula* из-за неопределенности диагноза весьма сомнительна.

СЕМЕЙСТВО CORYLACEAE MIRBEL, 1815*

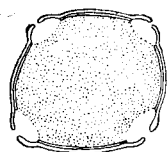
Листопадные деревья, реже высокие кустарники. Листья очередные, на черешках, просго или двоякозубчатые, иногда надрезанные, до слабо лопастных, от округлояйцевидных, редко обратояйцевидных, до продолговатых и ланцетовидных, большей частью с выемчатым, реже с усеченно-округлым основанием. Вторичные жилки в два-три раза тоньше средней, снизу сильно выдающиеся, почти прямые или слегка (нижние иногда довольно сильно) дуговидные, краспедодромные; третичные жилки, образующие анастомозы между вторичными, обычно перпендикулярны к последним, между собой более или менее параллельные, частью вильчато ветвящиеся; жилки четвертого порядка образуют очень мелкую сеточку, состоящую из (3)4—5-угольных ячеек. Цветки однополые, однодомные, в однополых сережках; сережки цилиндрические, мужские — длинные, женские короткие, при плодношении яйцевидные или яйцевидно-цилиндрические или головчатые. Пыльцевые зерна трех-, четырех-пятиспоровые; диаметр 17—34,5 м в полярном положении трехугольные, округло-трех-, четырех-пятиугольные, в экваториальном сплюснуто-эллиптические; поры экваториальные или несколько смещенные, простые (некамерные), поровое отверстие

округлое или эллиптическое, экзина около пор постепенно утончается или слегка утолщается, не раздвоена и нижний слой ее на некотором расстоянии от пор прерывается либо намечается некоторое раздвоение слоев экзины (у пыльцевых зерен *Corylus*); межпоровые арки отсутствуют; экзина двухслойная, с зернистой или сетчатой текстурой. От пыльцевых зерен сем. *Betulaceae* отличаются отсутствием поровых камер и арок. Гинецей псевдомономерный. Плод односеменной орех с деревянистым околоплодником, сросшийся при основании с листоватой оберткой (плюской). Четыре рода и около 100 видов, распространенных в умеренной зоне Северного полушария; многие представители этого семейства растут в умеренном поясе гор субтропиков и даже тропиков Центральной Америки и Юго-Восточной Азии. В ископаемом состоянии встречаются с верхнего мела (датский ярус) Западной Арктики и Восточной Азии (Амур, Сахалин), а с палеоцена до антропогена известны в Европе, Сев. Африке, Азии и в С. Америке.

Ostrya Scopoli, 1771. Тип рода — *Ostrya carpinifolia* Scop.; современный. В ископаемом состоянии изредка встречаются листья, мужские сережки, плодовые обертки, орехи и пыльца. Листья на коротких (в 10—15 раз короче пластинки) черешках, более толстых, чем основание средней жилки. Пластинка яйцевидно-продолговатая или продолговатая, нередко неравнобокая, с острой или заостренной верхушкой, суженная в слегка выемчатое, закругленное или усеченно-закругленное основание. Края неравно или двоякопильчатые, изредка слабо надрезанные; зубцы сужены в остроконечие, обычно тонкое, нередко согнутое и равное самому зубцу или его немного превышающее. Средняя жилка к основанию постепенно утолщенная; боковые — в числе 11—17 пар, тонкие, но снизу сильно выступающие, сверху не врезанные, отходящие под углом в 35—70°, прямые или редко в средней своей части слабо дуговидные, верхние обычно супротивные или попарно сближенные, нижние чаще заметно раздвинутые, верхние между собой параллельные, нижние к краям несколько расходящиеся, изредка две нижние жилки сближены своими основаниями; вторичные жилки нижней пары развивают на всем своем протяжении четырех-шесть (7) третичных коротких, тонких, но резко выступающих наружных веточек, которые входят в нижние зубцы; выше расположенные вторичные жилки, за исключением жилок верхней трети пластинки, также дают одну-

* Составила А. И. Пояркова (описание пыльцы — Н. Д. Мчедlishvili).

три наружные краспедодромные веточки, но лишь в самой верхней своей части; количество их определяется числом промежуточных мелких зубцов, расположенных между крупными зубцами, в которые входят вторичные жилки; иногда от самого основания средней жилки отходит пара дополнительных (базальных) коротких жилок, которые идут близ самого края основания листа и входят в первый зубец; жилки третьего порядка, являющиеся анастомозами между вторичными жилками; частые, тонкие, слабо выдающиеся, особенно



108



109

Рис. 108. *Ostrya* sp. — пыльцевое зерно (полярное положение), $\times 800$; плиоцен, Закавказье (колл. ВНИГРИ).

Рис. 109. *Ostrya* cf. *japonica* Sarg. — плод, $\times 9$; олигоцен, р. Тым, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

в своей средней части, где они нередко истончаются, более или менее изгибистые, нередко уже близ своего основания вильчато делящиеся на две ветви, которые, как и самые жилки, не всегда сохраняют параллельное направление; вообще третичное жилкование у рода *Ostrya* не является столь правильным, как это свойственно представителям рода *Carpinus*; жилки четвертого порядка образуют неправильную сеточку из очень мелких большей частью четырех-пятиугольных ячеек, более мелких и более резко очерченных чем у видов рода *Carpinus* (табл. XVIII, фиг. 12). Мужские сережки до 10 см длины и 5—7 мм ширины, с черепитчато расположенными прижатými чешуями, поперечно-эллиптической формы, с насаженным коротким остроконечием на верхушке. Пыльцевые зерна трех-четырепоровые; диаметр 25—40 μ ; в полярном положении округлые трех-четыреугольные; поры простые, экваториальные; экзина у пор приподнимается, эндэксина обрывается, не достигая отверстия поры; экзина тонкая, легко сминается, двухслойная, текстура мелкозернистая или сетчатая; сходны с пыльцевыми зер-

нами рода *Carpinus* (рис. 108). Орех около 4 мм длины, яйцевидный или продолговато-яйцевидный до веретенообразного, на верхушке зубчатый и часто с остроконечием, с слабо выраженными тонкими продольными ребрышками (сосудистыми пучками) — рис. 109; табл. XVIII, фиг. 13. С датского яруса верхнего мела. В СССР¹: датский ярус Зап. Сибири (бассейн р. Чулыма); олигоцен — миоцен Зап. Сибири; олигоцен Вост. Казахстана (г. Ашутас); сармат Южн. Закавказья (Нахичевань); — верхний сармат — верхний плиоцен (чаудинский ярус) Зап. Закавказья (Гурия). Вне СССР: палеоген Гренландии; олигоцен Кореи и Японии; нижний олигоцен — плиоцен Зап. Европы, запада и среднего запада С. Америки. По пыльце с эоцена. Эоцен — н. олигоцен Тургайской впадины; олигоцен Крыма; ср. майкоп восточной части Сев. Кавказа; в. майкоп Вост. Предкавказья; миоцен Южн. Приуралья; плиоцен Зап. Закавказья. Вне СССР: ср. — в. эоцен Германии; в. олигоцен — н. миоцен Германии, плиоцен Польши. Современное распространение: Средиземноморье (от Южной Франции до М. Азии, Ливана и Кавказа), на север до Швейцарии, Центр. и Вост. Китай, Япония, С. Америка и Центр. Америка; в светлых горных лесах преимущественно по опушкам, а также в зарослях кустарников на солнечных каменистых склонах. Семь видов.

Carpinus L., 1753 (*Carpinites* Goebel, 1841; *Carpiniphyllum* Nathorst, 1888). Тип рода — *Carpinus betulus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии часто встречаются листья, реже мужские сережки, плодовые обертки с орехом или без него, орехи и пыльца. Черешки в шесть-семь (10) раз короче листовой пластинки, обычно не толще основания средней жилки. Пластинка продолговато-яйцевидная, яйцевидно-ланцетовидная или продолговатая, иногда неравнобокая, с сердцевидным или слегка выемчатым, реже усеченно-округлым основанием, острая или заостренная, иногда резко суженная в более или менее длинное остроконечие, неравно или иногда почти двоякозубчатая или пильчатая, изредка в верхней части слабо надрезанная; зубцы острые или стянутые в короткое или более или менее длинное остроконечие. Средняя жилка толстоватая, боковые — тонкие в 2,5—

¹ Из числа ископаемых видов р. *Ostrya* следует исключить *O. kievensis* Semalsh., так как описанный под этим названием отпечаток листа из олигоцена Киевской области (Екатеринополье) к этому роду не принадлежит.

3 раза тоньше средней, в числе 10—25 пар, сильно выдающиеся снизу и врезанные на верхней стороне, отходят под углом в 45—70°, почти прямые или слегка дуговидно согнутые, все параллельные между собой или нижние к краю несколько расходящиеся; вторичные жилки нижней пары, если они короткие и проходят близ нижнего края листа, то, как и у *Ostrya* не дают третичных наружных веточек; оканчиваются они в одном из нижних (не обязательно в первом, как у *Ostrya*) зубцов, но большей частью нижние отклоняются от основания и выпускают три-пять наруж-

или чаще оттопыренными, большей частью продолговато-яйцевидными, острыми или остроконечными (табл. XVIII, фиг. 6). Пыльцевые зерна трех-пяти(семи)поровые; диаметр 25,6—44,5 μ ; в полярном положении трех-семиугольные; поры простые, экваториальные; экзина у пор приподнимается, эндэкина обрывается, не достигая отверстия поры; экзина тонкая, легко сминающаяся, двухслойная (при увеличении свыше 700 с иммерсией), гладкая или со слабозернистой текстурой; сходны с пыльцевыми зернами рода *Ostrya* (рис. 110, табл. XX, фиг. 1). Плодоносящие сережки

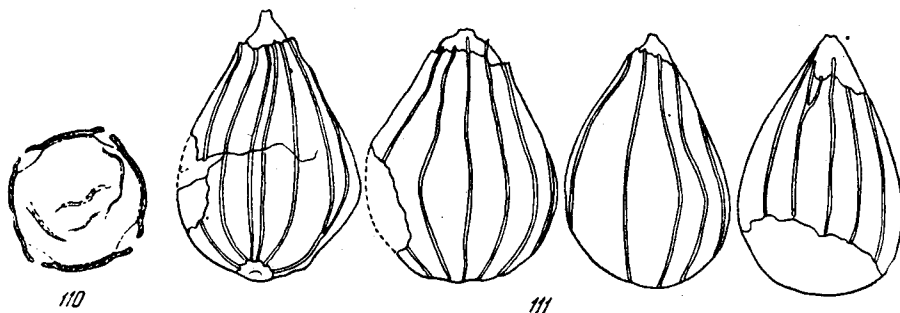


Рис. 110. *Carpinus* sp. — пыльцевое зерно (полярное положение), $\times 800$; Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ). Рис. 111. *Carpinus sibirica* Doroф. — плоды, $\times 9$; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

ных тонких, но резко выдающихся третичных краспедодромных жилок; у следующих двух (трех) пар боковых жилок наружные веточки (в числе двух-четырех) также резко выступают, у выше же расположенных они хотя и имеются (кроме верхних и обычно не более двух), но являются очень тонкими и мало заметными; поперечные третичные жилки, образующие лестничные анастомозы между вторичными, тонкие, слабо выступающие, более или менее изгибистые, обычно (но не у всех видов) более частые, чем у *Ostrya*, более строго сохраняют параллельное направление, не истончаются к середине и не столь часто и обычно лишь близ своего конца вильчато делятся; жилки высших — четвертого-пятого порядков образуют весьма тонкую сеточку, еще менее заметную, чем у *Ostrya*, хотя чаще образованную несколько более крупными, преимущественно четырех-пятиугольными ячейками. Вообще нервация, как и зубчатость видов рода *Carpinus*, весьма сходна с таковыми видами рода *Ostrya* и по листьям эти роды далеко не всегда могут быть с достоверностью различены (табл. XVIII, фиг. 10, 11). Мужские сережки 1,5—6 см длины, продолговато-цилиндрические, с черепитчато расположенными кроющими чешуями, прижатыми

2,5—10 см длины, яйцевидные или яйцевидно-цилиндрические, с налегающими друг на друга плодовыми обертками (табл. XVIII, фиг. 5, 7; последние 1,4—5 см длины, плоские или в нижней части с завороченными внутрь обоими или одним краем; цельные, яйцевидные или трапециевидные или при основании трехлопастные, с небольшими боковыми и длиной средней лопастью, по краю зубчатые или частично или почти на всем протяжении цельнокрайние, с сильно выдающимся жилкованием; трехлопастные обертки с тремя базальными жилками, соответственно лопастям, и с отходящей почти от основания средней жилки нижней парой вторичных жилок, которые заходят высоко вверх и там кончаются в одном из зубцов или, образуя петлю, сливаются с одной из верхних боковых жилок; остальные вторичные жилки отходят почти перпендикулярно к средней и входят в один из зубцов или петлеобразно соединяются с соседней вторичной жилкой; у цельных обертки большая часть вторичных жилок сближена своими основаниями в нижней части листа; они отходят от средней жилки под острым углом и заходят высоко вверх (иногда разветвляясь на две ветви), где входят в зубцы или некоторые образуют петли, соеди-

няясь с верхними вторичными жилками; между вторичными жилками расположена довольно крупная и сильно выдающаяся сеть жилок третьего и более высоких порядков. Орехи мелкие, 3—8 мм длины, яйцевидные или косо яйцевидные (рис. 111), наверху с несколькими мелкими зубцами и иногда с острием (остатком столбика), с несколькими сходящимися у полюсов продольными ребрышками — проводящими пучками (табл. XVIII, фиг. 8, 9). Достоверно с эоцена; указания для верхнего мела низовьев р. Бури (Амурская область) требуют подтверждения. В СССР: эоцен Черниговской области (Лвава), олигоцен Украины, Башкирской АССР (р. Суракай), Казахстана (Зап. и Вост., г. Ашутас), Бурятской АССР (Мунку-Сардык); палеоген (неуточненного возраста) области Арало-Каспия, Томской области, Охотского побережья, Сахалина, Камчатки, Д. Востока; олигоцен — миоцен Иркутской области, Сахалина; миоцен Башкирии, Тургай, Томской области, Сихотэ-Алиня; сармат южной части Европейской территории СССР, Крыма, Предкавказья, юга Армении (ср. сармат); мэотический ярус Одессы; нижний плиоцен Грузии (Годерзский перевал), Осетии, Абхазии; плиоцен Вост. Закавказья, Алтая; верхний плиоцен (чаудинские слои) Гурии. Вне СССР: палеоген (базальтовая флора) Арктики (Гренландия, Шпицберген); эоцен — плиоцен Запада и среднего Запада С. Америки (от Аляски до Калифорнии); в Европе от олигоцена (Западная и Средняя Европа), но особенно широко в миоцене и плиоцене (средняя и южная Европа); плиоцен Японии. По пыльце с в. мела. В. мел Дальнего Востока, Зап.-Сибирской низменности; ср. эоцен (бучакская свита) Украины; эоцен — олигоцен Никополя; хадум Сев. Кавказа; олигоцен Прибалтики, Крыма, Южн. Приуралья, Сев. и Ср. Урала, Зап. Сибири, Тургайской впадины, сев.-зап. Ферганы, Дальнего Востока; майкоп Сев. Кавказа; олигоцен — миоцен сев.-зап. Ферганы; миоцен Прибалтики, Ставрополя и Н. Дона, Вост. Предкавказья, Южн. Приуралья, Урала, Ниж. Приобья, Зап. Сибири, Тургайской впадины, Юго-Вост. Прибайкалья, Дальнего Востока, Сахалина; плиоцен Южн. Приуралья; киммерий Зап. Закавказья, Таманского, п-ова, кинель бассейна р. Камы; акчагыл Уральска. Вне СССР: эоцен Германии, ср. эоцен С. Америки (Колорадо, Юга, Вайоминга); в. олигоцен — н. миоцен Польши, миоцен Чехословакии, Польши; в. миоцен Австрии; плиоцен Чехословакии, Румынии, Польши; ср. и в. плиоцен Германии. Современное распространение: в странах Средизем-

ного моря и Средней и Восточной Европы, на восток до юго-западной и южной части России, Крыма, Кавказа и Сев. Ирана, в Вост. Азии от Гималаев, через весь горный Китай до Кореи, Южно-Уссурийского края и Японии, а также в приатлантической С. Америке и Центр. (Гватемала) Америке. Растут в широколиственных лесах умеренной зоны и умеренного пояса гор. Около 40 видов.

Corylus L., 1753. * Тип рода — *Corylus avellana* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии очень часто встречаются листья, изредка мужские сережки, плоды в обертке или без обертки, а также пыльца. Черешки в 4—12 раз короче пластинки. Листовая пластинка от округлой и округло-яйцевидной до продолговато-яйцевидной, редко обратной-яйцевидной, иногда неравнобокая, на верхушке часто коротко заостренная или резко суженная и стянутая в различной длины остроконечие, реже наверху усеченная с насаженным в середине остроконечием, большей частью с сердцевидным режем со слабо выемчатым или усеченным или клиновидным основанием. Края неравно или двояко зубчатые, или надрезанные до слабо лопастных (особенно на листьях стерильных побегов); зубцы большей частью широкие, резко суженные в короткое и широкое острие, реже узкие, продолженные в длинное тонкое остроконечие. Средняя жилка толстоватая; боковые примерно вдвое тоньше ее, в числе 10—14 пар, отходят под острым углом, супротивные или несколько раздвинутые, сильно выдающиеся на нижней стороне и обычно врезанные на верхней, прямые или частью дуговидные, к краю заметно расходящиеся, особенно нижние; две-три нижние жилки обычно сближены своими основаниями, самые нижние на всем протяжении, а две-три пары выше расположенных от середины или выше развивают по несколько (5—8) наружных креспедодромных третичных веточек, отходящих на значительном расстоянии до 8—10 (18 мм) одна от другой; 1—2 (3) нижние из наружных веточек (особенно первой пары вторичных жилок), в свою очередь, иногда развивают по одной-три наружных также сильно выдающихся веточек четвертого порядка; почти все верхние вторичные жилки в верхней своей части образуют также наружные веточки, в числе одной-трех, причем последние иногда по толщине не отличаются от третич-

* Для одного наиболее широко распространенного (как географически, так и стратиграфически) ископаемого вида, *C. mac-quarrii* Forbes, было предложено без достаточных оснований новое родовое название — *Corylites* J. S. Gardner, 1887.

ных жилок, являющихся анастомозами между вторичными; последние отходят под прямым углом к боковым жилкам, всегда сильно выдаются, у большинства видов расположены не очень часто (гораздо реже, чем у видов *Carpinus* и *Ostrya*, только у видов, близких к *Corylus insignis* Неег, они столь же часты), согнутые или извилистые, в общем между собой параллельные, часть их вильчато ветвятся, иногда уже близ своего основания, некоторые связаны поперечными, большей частью косыми анастомозами, такой же толщины как и сами третичные жилки, некоторые истончаясь теряются в середине сегмента, не доходя до соседней вторичной жилки; жилки четвертого порядка образуют очень мелкую, но довольно резко выдающуюся сеть из более или менее равносторонних или частью вытянутых, полигональных ячеек (табл. XVIII, фиг. 1). Мужские сережки 4—10 см длины, с черепитчато расположенными кроющими чешуями, большей частью яйцевидными, заостренными или с насаженным коротким остроконечием. Пыльцевые зерна трехпорные, диаметр 20,3—32,3 м; в полярном положении трехугольные и округло-треугольные; поры простые экваториальные; экзина у пор несколько утолщается и слабо раздваивается; эктэкзина слегка заворачивается внутрь поры, эндэкзина несколько короче эктэкзины; экзина двухслойная, гладкая или со слабо заметной зернистой текстурой (рис. 112; табл. XX, фиг. 2). Плоды по три-шесть (10), головчато скученные или по одному-два. Плодовые обертки окружают орех, срастаясь на большем или меньшем протяжении с его нижней частью, короче ореха или длиннее его, в последнем случае обертка нередко срастается над орехом в трубку; края обертки более или менее разрезанные и зубчатые, поверхность с выступающими продольными жилками и более тонкими и слабее выдающимися соединяющими их анастомозами, в общем более или менее параллельными. Орех 1—2 см длины от почти шаровидного до эллипсоидального и конического, на верхушке обычно суженный и заостренный; его верхняя, свободная часть продольно тонкобороздчатая, нижняя, срастающаяся с плоской, — гладкая (табл. XVIII, фиг. 2, 3; рис. 113). С датского яруса верхнего мела. В СССР: датский ярус (сагибовский богучан и Цагаян на Амуре); палеоцен нижнего Поволжья (Уши); олигоцен Восточного Казахстана (г. Ашутас), Приморского края (р. Амагу, Сихотэ-Алинь), Охотского побережья (Тауйская губа); олигоцен-плиоцен Сахалина; миоцен Томской области; неоген (миоцен?) Камчатки (бухта Корфа); миоцен

(суйфунская свита) Приморского края (Суйфун), (бурдигальский ярус) Башкирской АССР, (сарматский ярус) Ростовской области и Сев. Кавказа (Армавир); плиоцен Сев. Двины, Алтая (Бухтарма), Армянской ССР (Базарчай), киммерийский ярус Грузии, акчагыльский ярус Кахетии, апшеронский ярус Малой Ширакской степи, чауданские слои Гурии. Вне СССР: палеоцен — эоцен Арктики (Гренландия, Земля Гринелла, Шпицберген,

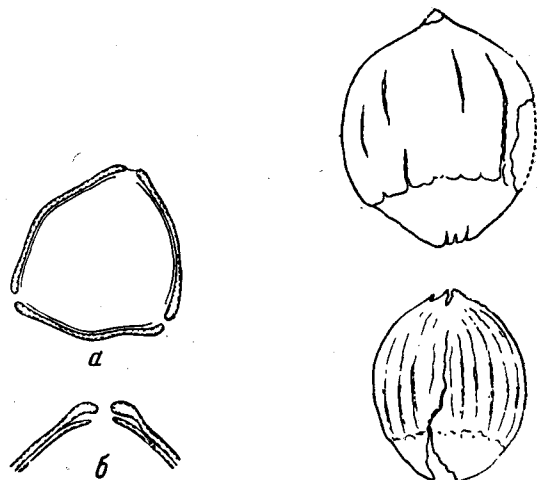


Рис. 112. *Corylus* sp.: а — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; б — деталь поры, $\times 1350$. Миоцен, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ)

Рис. 113. *Corylus* sp. — плоды, $\times 3$; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дороевеева)

Исландия, Юкон, Аляска), Запада и среднего Запада С. Америки; олигоцен — миоцен этих же областей С. Америки и Кореи; эоцен — плиоцен Японии; олигоцен — плиоцен Европы. По пыльце с в. мела. В мел вост. склона Ср. Урала, Зап.-Сибирской низменности; ср. эоцен (бучакская свита) Украины; хадум Сев. Кавказа; олигоцен Прибалтики, Крыма, Южн. Приуралья, Тургайской впадины, Зап.-Сибирской низменности, Дальнего Востока; майкоп Сев. Кавказа; ср. олигоцен. Тургайской впадины, миоцен Прибалтики, Вост. Предкавказья, Урала, Зап.-Сибирской низменности, Тургайской впадины, Прибайкалья, Дальнего Востока, Сахалина; плиоцен — киммерий Зап. Закавказья; кинель ср. течения Камы; акчагыл Волги района Куйбышева. Вне СССР: эоцен Германии; в. олигоцен — н. миоцен Польши; н. миоцен Германии, Чехословакии; в. миоцен Чехословакии; плиоцен Германии, Австрии, Румынии. Современное распростра-

нение: умеренные зоны и умеренные пояса гор Северного полушария. Передняя Азия, Кавказ, Вост. Сибирь (Даурия), Дальний Восток,

юго-восточная и западная часть С. Америки. Преимущественно в подлеске. Свыше 20 видов.

ПОРЯДОК 13. MYRICALES

СЕМЕЙСТВО MYRICACEAE S. F. GRAY, 1821*

Вечнозеленые или листопадные кустарники и небольшие деревья. Листья очередные, простые, зубчатые или ступенчато-зубчатые по краю, перистонадрезанные (род *Comptonia*) или цельнокрайние, коротко-черешковые или сидячие; пластинки ланцетовидные или удлиненно-эллиптические, как правило, более суженные к основанию. Жилкование перистое, вторичные жилки оканчиваются в краевых зубцах или петлевидно соединяются у края; третичные жилки образуют сеть с мелкими округлыми ячейками. Цветки мелкие, обычно однополые, без околоцветника, в шаровидных или продолговатых сережках. Пыльцевые зерна двух-шестипоровые в ископаемом состоянии не обнаружены); с арками или без арок; в полярном положении трехугольные, округлые, округло-треугольные, трех-четырёх-пятиугольные; в экваториальном — от широко-эллиптических до сильно сплюснутых; поры экваториальные, ложнокамерные (с атриумом), округлые или овальные. Экзина трехслойная. Эктэкина толще или равна по толщине эндэкине. Эндэкина обрывается, не достигая отверстия поры. Внутренний слой эктэкины к порам часто утолщен и всегда зазубрен. Текстура его зернистая или столбчатая. В области пор обычно разреженно или уплотненно-зернистая, чаще крупнозернистая. Контуры пыльцы ровные или слабо извилистые. Гинецей синкарпный, из двух плодолистиков. Плоды мелкие, костяковидные, шаровидные или яйцевидные, с твердым эндокарпом, часто покрытые железками или восковым налетом. В семействе — два рода и около 60 видов, распространенных в умеренных и субтропических областях обоих полушарий, за исключением Австралии.

В ископаемом состоянии представители Myricaceae известны с мела (род *Myrica* в С. Америке, Зап. Казахстане, Армении и Зап. Европе). С низов третичного периода широко распространены оба рода в Евразии и С. Америке. Наибольшее число видов известно в палеогеновых вечнозеленых флорах Европы и С. Америки.

* Составил Л. Ю. Буданцев (описание пыльцы — А. Н. Гладкова).

К сем. Myricaceae Конвенц (Conwenz, 1886) относит монотипный ископаемый род *Miriciphyllum* С о p w., которому принадлежит единственный ланцетовидный лист из олигоценового янтара Прибалтики (Замланд). Однако недостаточное количество материала не позволяет считать выделение этого рода вполне обоснованным.

Myrica L., 1753. Тип рода — *Myrica gale* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья, плоды и пыльца. Листья короткочерешковые, большей частью мелкие, линейно-эллиптические или овальные, цельнокрайние или зубчатые (часто только в верхней трети пластинки), с узкоклиновидным или округлым основанием и острой верхушкой. Краевые зубцы редкие, острые с прямыми спинками. Снизу листья точечно-железистые: железки заметны и на ископаемых экземплярах. Главная жилка толстая, вторичные тонкие, прямые или слегка дуговидные оканчиваются в краевых зубцах или, у цельнокрайних форм, соединяются петлевидно (табл. XIX, фиг. 15). Тычиночные цветки в продолговато-цилиндрических сережках, 3—8 мм длины; пестичные — в яйцевидных или шаровидных сережках, 3—6 мм длины, при плодах удлиняющиеся. Пыльцевые зерна трехпоровые, реже четырех-пятипоровые (ископаемые двухпоровые не обнаружены), диаметр 18,0—28,0 м; в полярном положении округло-треугольные, трех-, четырех-пятиугольные, в экваториальном — от широко эллиптических до сильно сплюснутых; поры экваториальные, в плане двуконтурные; некоторые пыльцевые зерна имеют тонкие, часто нитевидные, слабо изогнутые арки, направленные от поры к поре; у трехпоровых пыльцевых зерен более отчетливы первая и вторая арки; у четырех-пятипоровых — они прослеживаются лишь между некоторыми порами; экзина трехслойная: эктэкина около пор обычно приподнимается (реже направления не меняет); средний слой экины часто к порам постепенно слабо или сильно утолщается, большей частью приобретающая зазубренность с внутренней стороны; эндэкина, не достигая пор, обрывается в виде первой более крупной зазубринки или постепенно выклинивается, образуя ложную камеру поры — атриум; реже расплывается, теряя очертания; при увеличении в 800 раз иногда

различимы только два слоя экзины; наружный и внутренний сливаются в один, часто превышающий в толщине эндэксину с 1,5—2 раза; текстура среднего слоя экзины мелкозернистая, тонкозернистая или столбчатая: к порам размер зерен обычно возрастает, зернистость уплотняется или разреживается; контуры пыльцевых зерен и слоев экзины равные (рис. 115—120; табл. XX, фиг. 3а, б). Пыльцевые зерна морфологически сходны с пыльцой сем. Casuarinaceae, Juglandaceae (Pterocarya); Betulaceae; от пыльцевых зерен *Casuarina* пыльца некоторых видов *Myrica* трудно отличима; от пыльцы Betulaceae она отличается наличием зазубренности экзины на внутренней стороне пор, более четкой зернистостью, часто укрупняющейся к порам. Плоды яйцевидные, широкояйцевидные или шаровидные, в ископаемом состоянии обычно с боков сплюснутые, разделяющиеся на две половинки; гнездо широко- или узкояйцевидное; стенки толстые деревянистые; внешняя поверхность шероховатая, без рисунка; от околоплодника сохраняется бесформенная пленка (см. рис. 111). С н. мела. В СССР: верхний альб Зап. Казахстана (Кульденетемир); в мел Армении (Даралагез); сармат Молдавии (Липканы); олигоцен Прибалтики (Калининградская область); эоцен Украины (Житомирская область); сармат Украины (Днепропетровская область, Ростовская область); плиоцен Воронежской области (Кривоборье); миоцен—плиоцен Кавказа (Грузия, Армения); в эоцен Туркмении (Бадхыз), эоцен Южного Урала (Баки), олигоцен Башкирии; ср. олигоцен Сев. Приаралья (Кенкоус) и Центр. Казахстана (Жаман-каинды), в эоцен Павлодарского Прииртышья (Такырсор, Селеты); палеоцен Дальнего Востока (Райчиха); палеоцен Приморья (р. Амагу), палеоцен (нижнедуйская и верхнедуйская свиты) Сахалина. Вне СССР: в мел—миоцен С. Америки, в мел—плиоцен Европы; палеоцен Гренландии, ср. олигоцен Кореи; олигоцен

Японии. По пыльце с сеномана. В мел Юж. Урала, Зап.-Сибирской низменности, Зап. Казахстана (Тургайская впадина); северо-восточных районов СССР, Приморского края, Камчатки; палеоцен Урала, Зап.-Сибирской низменности, Зап. Казахстана; ср. эоцен Укра-

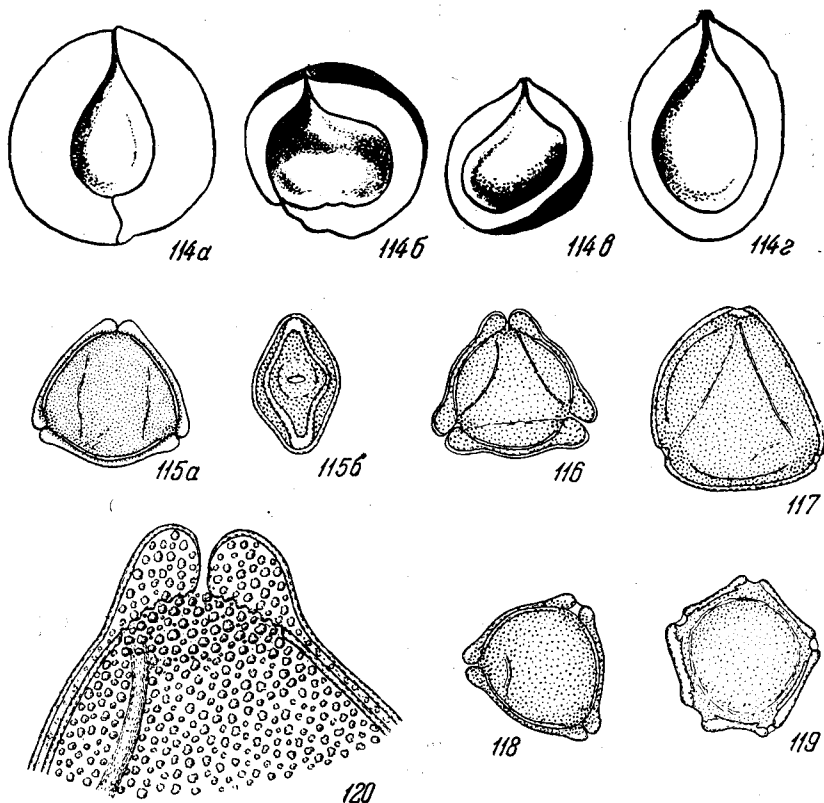


Рис. 114. *Myrica* cf. *suppanii* Kirghh.: а—г—половинки косточек, $\times 9$; сармат, с. Демидово на р. Тилигуле, Украина (Дорофеев, 1955). Рис. 115. *Myrica* sp.: а—пыльцевое зерно, полярное положение; б—экваториальное положение, $\times 800$, плиоцен, Монжуклы. Зап. Туркмения (колл. ВНИГРИ). Рис. 116. *Myrica* sp.—пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; палеоцен, Никопольский район, Украина (колл. ВСЕГЕИ). Рис. 117. *Myrica* sp. пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; плиоцен, Зап. Туркмения (колл. ВНИГРИ). Рис. 118. *Myrica* sp.—пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; плиоцен, Зап. Туркмения (колл. ВНИГРИ). Рис. 119. *Myrica* sp.—пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; плиоцен, Зап. Туркмения (колл. ВНИГРИ). Рис. 120. *Myrica* sp.—деталь поры пыльцевого зерна, $\times 1350$; палеоцен, Никопольский район, Украина (колл. ВСЕГЕИ)

ины (бучакская свита); эоцен Прибалтики, Южн. Урала, Зап.-Сибирской низменности, Зап. Казахстана, Камчатки; олигоцен Прибалтики, центральных и южных районов Европейской части СССР, Крыма, Сев. Кавказа (майкопская серия), Южн. Приуралья, Урала, Зап.-Сибирской низменности, Казахстана, Приморской области; миоцен Прибалтики, южных районов Европейской части СССР, Карпат, Крыма, Сев. Кавказа, Приуралья,

Урала, Сибири, Прибайкалья, Приморского края, Камчатки, Сахалина; плиоцен Поволжья, Зап. и Юж. Приуралья, Сев. Казахстана. Современное распространение: С., Центр. и Ю. Америка, Центральная и Южная Африка (Капланд), Мадагаскар, Западная Европа, север Европейской части СССР, Зап. и Вост.

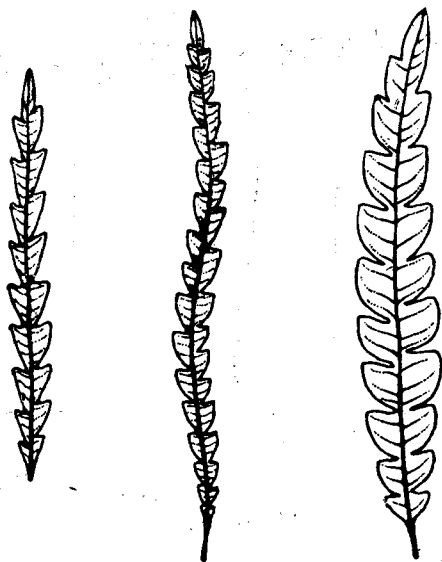


Рис. 121. *Comptonia naumanii* (Nath.) Baik. — отпечатки средней части листа; палеоген. Сахалин (колл. Т. Н. Байковской)

Сибири, Китай, Япония, Индия, Индокитай, Полинезия. В засушливых или болотистых местах. Около 50 видов.

Comptonia L'Heritier, 1789. Тип рода — *Liquidambar peregrina* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья и плоды. Листья

с прилистниками, линейно-эллиптические, глубоко перисто-надрезанные с неравнобокими закругленными или притупленными долями, 5—12 см длины и 1—1,5 см ширины. Жилкование перистое; вторичные жилки многочисленные, отходят от главной почти под прямым углом; в каждую долю листовой пластинки заходит, как правило, пара более толстых параллельных жилок, одна из которых оканчивается в верхушке доли; против синуса между долями отходит более тонкая жилка, которая разветвляется и посылает ответвления в соседние доли, сильно разветвленные; третичные жилки образуют гонкие, перпендикулярные вторичным жилкам анастомозы (рис. 121; табл. XIX, фиг. 2, 3, 4, 6). Плод костяковидный; эндокарпий эллипсоидальный, снаружи покрыт тонким пленчатым экзокарпием; эндокарпий толстостенный, деревянистый, место прикрепления широкое, неправильно овальное; 3—5 мм длины. С в. мела.

Эоцен Украины (Житомирская область); олигоцен Кавказа (Боржоми), ср. олигоцен Башкирии (д. Сидтикамулина), Сев. Приаралья (Кенкоус, Чаграй, Кара-чокат, Кара-сандык), Центр. Казахстана (Жаркуйе), Зап. Сибири (окр. Томска, Ашутас); палеоген Са-

халина. Вне СССР: в мел — миоцен С. Америки; палеоцен — миоцен Европы (Франция, Италия, Германия и др.); олигоцен — миоцен Японии. Современное распространение: Атлантическое побережье С. Америки, от Новой Шотландии и Саскачевана до Сев. Каролины, Индианы и Мичигана. На сухой почве, главным образом по горным склонам. Монотипный род.

ПОРЯДОК 14. JUGLANDALES

СЕМЕЙСТВО JUGLANDACEAE KUNTH, 1824*

Деревья обычно листопадные, редко вечнозеленые (род *Engelhardtia*). Листья без прилистников, очередные, иногда супротивные (секция *Oreamunoa* рода *Engelhardtia*), слож-

* Составила И. А. Ильинская (описание пыльцы — Н. Д. Мchedlishvili; описание древесины — И. А. Шилкина).

ные непарноперистые, изредка парноперистые (*Engelhardtia* и часть видов *Pterocarya*). Конечный листочек на черешочке, редко сидячий (некоторые виды рода *Carya*) боковые листочки сидячие или на очень коротких черешочках, реже на более менее длинных черешочках (некоторые виды родов *Engelhardtia* и *Carya*). Край пильчато-зубчатый реже цельный. Жилкование перистое, вторичные жилки

(в числе более 13 у продолговатых листочков) только в два-три раза тоньше средней, у края петлевидно соединяющиеся или кончающиеся в зубчиках; третичные жилки перпендикулярные вторичным, друг другу параллельные (за исключением некоторых видов *Engelhardtia*); жилки более мелкого порядка образуют мелкие округлые ячейки с заметными в них окончаниями жилок. Цветки однополые и, как правило, в однополых сережках. Пыльцевые зерна от трех-четырех поровых до многопоровых. Очертание в полярном положении от трехугольных до многоугольных и многоугольно-округлых; пор от трех до 30, простые, экваториальные либо смещены на проксимальную сторону пыльцевого зерна. Экзина двухслойная, эктэкзина с более или менее хорошо развитым столбчатым слоем и покровом или без него, гладкая или слабозернистая, у пор более грубозернистая, на дистальной стороне часто утончена. Плоды костянообразные с двумя, реже одной неполной перегородкой или крупные, без крыльев, по созревании освобождающиеся от кожистого или мясистого перикарпия, или мелкие крылатые. Семь родов и до 70 видов, распространенных преимущественно в теплоумеренных и субтропических реже тропических областях Юго-Восточной Азии, С. и Центр. Америки с единичными представителями в Ю. Америке, Средней Азии и Европе. В в. мелу более менее достоверно известно только для С. Америки. С палеоцена до конца третичного периода было широко распространено в Евразии и С. Америке, достигая там своего максимума в олигоцене. По пыльце с н. мела.

Cyclocarya Iljinskaja, 1953. Тип рода — *Pterocarya paliurus* Batalin, 1893; современный. В ископаемом состоянии известны плоды и листья. Боковые листочки сидячие или на коротких черешочках с округлым или округлоклиновидным основанием. Край пильчатозубчатый, зубчики прямые острые, иногда переходящие в короткое острие. Вторичные жилки прямые или слегка дуговидно изогнутые большей частью на значительном расстоянии от края дихотомирующие и частично у края друг с другом угловатыми петлями соединяющиеся, а частично непосредственно в зубчиках кончающиеся с тонкими краевыми анастомозами (рис. 122). Плод с одной перегородкой окружен округлоовальным кожисто-бумажным диском до 4—5 см в поперечнике с тонкими радиальными дихотомирующими жилками без поперечных анастомозов; эдокарпий сплюснуто-шаровидный до 0,8 см в диаметре с более сглаженными ребрами, чем

у рода *Pterocarya*. В ископаемом состоянии от плода чаще сохраняется только углубление со звездчатым краем, окруженное отпечатком диска (табл. XIX, фиг. 7, 8). Со среднего эолигоцена. В. олигоцен Казахстана (Ашутас) и миоцен Зап. Сибири (р. Тым). Вне СССР: н. миоцен Германии. Современное распространение: Южный Китай, по склонам гор в областях с субтропическим муссонным климатом. Один вид.

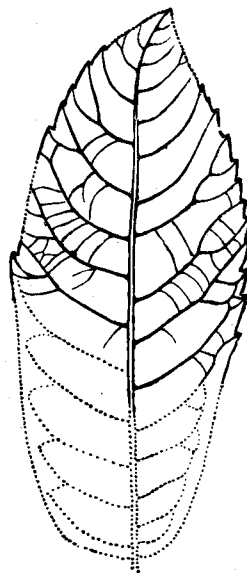


Рис. 122. *Cyclocarya cycloptera* (Schlecht.) Iljinskaja — отпечаток листочка; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (Криштофович и др., 1956)

Pterocarya Kunth, 1824. Тип рода — *Juglans pterocarpa* Michaux, 1803; современный. В ископаемом состоянии встречаются в большом количестве листья, плоды, пыльца, реже мужские сережки. Листья на бесплодных побегах с большим числом более узких листочков, чем на плодущих побегах; листочки сильно варьируют по форме и размерам: боковые продолговатые до 20 см длины или продолговато-яйцевидные около 2,5 см длины с округлосердцевидным реже округлым большей частью широким основанием, конченный листочек от продолговатого до обратнойцевидного; зубчики с округлыми спинками туповатые или прямые острые; все вторичные жилки на некотором расстоянии от края дуговидно друг с другом соединяются: третичные жилки более редкие чем у рода *Juglans* и *Carya* (рис. 123). Мужские сережки типа

Juglans regia, но более мелкие (табл. XIX, фиг. 11). Пыльцевые зерна пяти-восьмипоровые, диаметр 27—43 м; в полярном положении многоугольные; пор пять-восемь, наиболее часто встречаются пыльцевые зерна с пятью-шестью порами, поры простые, экваториальные, реже (*P. pterocarpa*) несколько смещены на проксимальную сторону пыльцевых зерен; экзина двухслойная, эктэкина с более или менее хорошо различимым столб-

нии. По пыльце: с верхнего мела. Верхний мел Зап.-Сибирской низменности, Дальнего Востока; ср. эоцен (бучакская свита) Украины; олигоцен Прибалтики, Крыма, Урала и Приуралья, Зап.-Сибирской низменности и Тургайской впадины, Сев.-Зап. Ферганы, Дальнего Востока; олигоцен — миоцен Сев.-Зап. Ферганы; миоцен Прибалтики, Ставрополя и Н. Дона, Южн. Приуралья, Урала, Зап.-Сибирской низменности, Тургайской впадины, Нижн. Приобья, Лено-Вилуйской впадины, Дальнего Востока; н. сармат Вост. Закавказья, ср. сармат Н. Дона; плиоцен Урала, бассейн р. Камы (кинельские слои), Поволжья; киммерий Таманского п-ова, Зап. Закавказья; акчагыл Уральска. Вне СССР: ср. эоцен С. Америки (Колорадо, Юта, Вайоминг), ср. и в. эоцен Германии; в. олигоцен — н. миоцен Германии; в. олигоцен — миоцен Польши; миоцен Чехословакии, Германии; ср. миоцен Австрии; плиоцен Чехословакии, Румынии; ср. — в. плиоцен Германии. Современное распространение: Закавказье с прилегающими приморскими районами Турции и Ирана, Китай, Япония и Индокитай, в речных долинах горных областей с влажным теплоумеренным, субтропическим реже тропическим муссонным климатом. 10 видов.

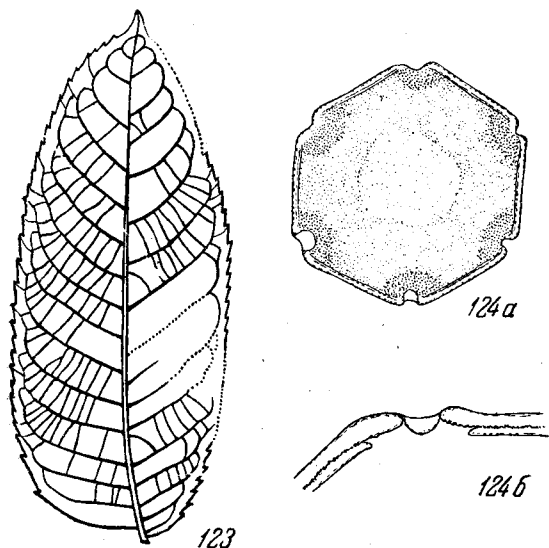


Рис. 123. *Pterocarya castaneifolia* (Гоерр.) Schlecht. — отпечаток листочка: плиоцен, Закарпатская область (колл. И. А. Ильинской). Рис. 124. *Pterocarya* sp.: а — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; б — деталь поры, $\times 1350$. Миоцен, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ)

чатый слоем и покровом, эндэкина значительно тоньше эктэкины, обрывается, не достигая пор, образуя небольшой выступ на внутренней поверхности экзины; на дистальной стороне часто утончена. У пор экзина несколько приподнимается, внутренний край ее неровный. Текстура гладкая или слабо зернистая; зернистость экзины у пор грубее (рис. 124; табл. XX, фиг. 4). Плоды в длинных сережках. Плод с двумя неполными перегородками снабжен двумя овальными кожистобумажистыми крыльями с тонкими продольными дихотомирующими жилками (табл. XIX, фиг. 9, 10). С в. олигоцена. *P. paradisiaca* (Ung.) Iljinskaja: в. олигоцен Казахстана; миоцен — плиоцен Зап. Сибири; миоцен юга Европейской части; миоцен — плиоцен Кавказа; н. олигоцен — плиоцен Европы; *P. rhoifolia* S. et *Z. fossilis* В. (Н.?) олигоцен Приморья и палеоген Камчатки, миоцен Япо-

Juglans L., 1753. Тип рода — *Juglans regia* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии в большом количестве известны плоды, листья и пыльца и единичные мужские сережки. Боковые листочки большей частью с широким, редко узким, основанием, край зубчатый, пальчатозубчатый или цельный; вторичные жилки у верхушки листочка в зубчиках кончающиеся, остальные или все дуговидно у края друг с другом соединяющиеся или частично в зубчиках кончающиеся, или почти все в зубчиках кончающиеся, но большей частью, не ветвящиеся, реже ветвящиеся — формы, совпадающие с родом *Carya* (рис. 125). Мужские цветки зигоморфные или почти актиноморфные (*J. nigra*). Пыльцевые зерна поровые (от 5 до 30); диаметр 30—58,8 м; в полярном положении многоугольные и округлые; пор от 5 (редко) до 30, простые, экваториальные или слегка смещены на проксимальную сторону пыльцевых зерен; на проксимальной стороне расположены центральные поры от 1 до 12; дистальная сторона лишена центральных пор; отверстия пор округлые, реже овальные; экзина двухслойная, гладкая или зернистая, у пор более грубозернистая, на дистальной стороне часто утончена (рис. 126, 127; табл. XX, фиг. 5—7). Плод с одной или двумя перегородками, крупный с мясистым

или кожистым неправильно растрескивающимся перикарпием; эндокарпий часто встречающийся в ископаемом состоянии, от 1 до 3 см в диаметре с гладкой внутренней поверхностью и, большей частью, выраженной скульптурой на наружной поверхности, с более или менее крупными пустотами в стенках, округлым, как правило, основанием и округлой или острой верхушкой; семедоли руминированные. С в. мела. В СССР: н. олигоцен Калининградской области, сармат Ростовской области (Крынка), миоцен и плиоцен Кавказа, ср. олигоцен Сев. Приаралья, в. олигоцен Казахстана, миоцен — плиоцен Зап. Сибири (до 60° с. ш.) и Вост. Сибири, плиоцен Камчатки, в. олигоцен — миоцен (верхнедуйская свита) Сахалина. Вне СССР: в. мел — плиоцен С. Америки, включая Аляску, эоцен — плиоцен Европы, третичные отложения Исландии. Указание для в. мела Гренландии (Heeg, 1880, 1883) и Казахстана Вахрамеев (1952), ошибочны. По пыльце с н. мела. Н. мел Вост. Забайкалья; в. мел Зап.-Сибирской низменности, Дальнего Востока, Камчатки; ср. эоцен (бучакская свита) Украины; в. эоцен Тургайской впадины; олигоцен Прибалтики, Крыма, Южн. Приуралья, Сев. Кавказа, Зап.-Сибирской низменности, Тургайской впадины, Сев.-Зап. Ферганы, Дальнего Востока; олигоцен — миоцен Сев.-Зап. Ферганы; миоцен Прибалтики, Н. Дона, вост. части Сев. Кавказа (караган), Южн. Приуралья, Урала, Зап.-Сибирской низменности, Тургайской впадины, Прибайкалья, Лено-Виллюйской впадины, Дальнего Востока, Сахалина; плиоцен Урала; кинель Ср. Поволжья; киммерий Таманского п-ова, Зап. Закавказья; акчагыл Южн. Приуралья. Вне СССР: эоцен Венесуэлы; ср. эоцен С. Америки (Колорадо, Юта, Вайоминг); в. олигоцен — н. миоцен Германии; миоцен Силезии, Германии; в. миоцен Австрии; плиоцен Богемии, Румынии, Польши. Современное распространение: С. Америка (США), Центр. Америка, Анды Ю. Америки, Антильские о-ва, Япония, Юго-Вост. Азия (от бассейна Амура до бассейна Меконга — несколько южнее тропика Рака), Гималаи, горные области Средней Азии, Закавказье, в последнем возможно одичавший. Около 20 видов.

Carya Nuttall, 1818 (*Hicoria Rainesque*, 1838). Тип рода — *Juglans tomentosa* Poiret, 1793; современный. В ископаемом состоянии известны листья, плоды и пыльца. Конечный листочек сидячий или на черешочке от узколанцетного до ромбически-обратнояйцевидного большей частью с узко-

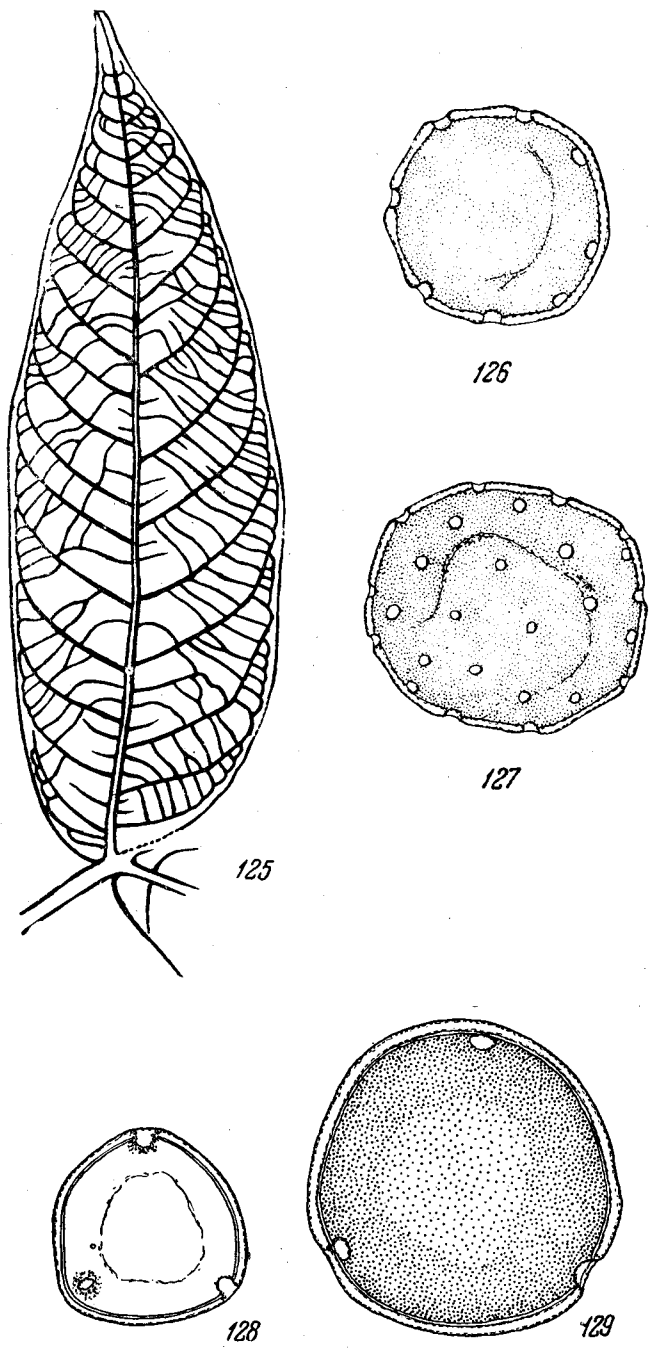


Рис. 125. *Juglans zaisanica* Iljinskaja — отпечаток листочка, нат. вел. верхн. олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (Криштофович и др., 1956). Рис. 126. *Juglans* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; миоцен, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ). Рис. 127. *Juglans* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; миоцен, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ). Рис. 128, 129. *Carya* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; миоцен, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ)

клиновидным основанием; боковые листочки сидячие, реже на длинных черешочках, эг узколанцетных до яйцевидных, с основанием, суженным почти симметрично верхушке, очень редко округлоклиновидным; верхушка острая, часто с оттянутым кончиком; зубчики частые, редко — у секции *Pasania* Rehd. — зубчики только вдвое превышают по числу вторичные жилки, острые или с округлой спинкой; вторичные жилки большей частью дихотомизирующие и в зубчиках кончающиеся, а частично у самого края дуговидно соединя-



Рис. 130. *a* — *Engelhardtia brongniartii* Saporta. — плод, $\times 1,3$; средний олигоцен, Зейва, Азербайджан (колл. Г. М. Касымовой); *b* — *Engelhardtia* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; ср. эоцен, Украина (Щекина, 1953)

ющиеся; третичные жилки большей частью наиболее прямые и частые из всего семейства. Пыльцевые зерна трехпоровые, редко четырех-пятиспоровые; диаметр 21—50,4 μ . В полярном положении трехугольно-округлые; поры простые, отверстия пор округлые или эллиптические с длинной осью, направленной к центру пыльцевых зерен, расположены на равном расстоянии по экватору, обычно смещены на проксимальную сторону пыльцевых зерен, экзина двухслойная, толстая, на дистальной стороне часто утончена, гладкая или слабозернистая; встречается два типа пыльцевых зерен — крупные и мелкие; мелкие приурочены к более древним отложениям (рис. 128, 129; табл. XX, фиг. 8). Перикарпий четырехстворчатый; эндокарпий от 1 до 3 см в диаметре обратныйцевидный или шарообразный с четырьмя ребрами, с основанием большей частью оттянутым в тупое острие и с одревесневшим остатком столбика на верхушке, с гладкой реже тонкоморщинистой, как исключение глубокоморщинистой наружной поверхностью, и с ребрами на внутренней поверхности, без пустот; перегородок две или одна (табл. XIX, фиг. 15). С в. мела, досто-

верно известен с палеоцена. В СССР: сармат Ростовской области (Крынка) и Молдавской ССР; миоцен и плиоцен Закавказья; ср. — ф. олигоцен Казахстана (Приаралье и Ашутас); миоцен Приморья. Вне СССР: эоцен — плиоцен Зап. Европы; миоцен Сев. Китая, миоцен — плиоцен Японии; указывается в мел достоверно палеоцен — плиоцен С. Америки. По пыльце с в. мела. В. сеноман — н. сенон Урала; турон Тургайской впадины; в. мел Дальнего Востока; ср. эоцен (бучакская свита) Украины; эоцен Николая, правобережье Дона; чеганская свита Тургайской впадины, Павлодарского Прииртышья; хадум Сев. Кавказа; олигоцен Прибалтики, Крыма, Южн. Приуралья, Сев. и Ср. Урала, Зап.-Сибирской низменности, Тургайской впадины, Сев.-Зап. Ферганы, Дальнего Востока; олигоцен — миоцен Сев.-Зап. Ферганы; миоцен Прибалтики, Вост. Предкавказья (караган), Южн. Приуралья; н. миоцен Урала, Прибайкалья, Дальнего Востока, Сахалина; ср. миоцен Дона; ср. сармат Н. Дона, Вост. Закавказья; плиоцен Урала; кинель Поволжья; киммерий Таманского п-ова, Зап. Закавказья. Вне СССР: датский ярус — палеоцен Германии; палеоцен — н. эоцен Германии, ср. эоцен Германии, С. Америки (Колорадо, Юта, Вайоминг); в. эоцен Германии; в. олигоцен — н. миоцен Германии; олигоцен — миоцен Польши, Германии; миоцен Германии, Богемии, Силезии, ср. миоцен Дании; в. миоцен Богемии, Австрии; плиоцен Германии, Руминии, Польши; в. плиоцен Германии. Современное распространение: восточная часть С. Америки, Мексика и Южный Китай в областях с умеренным, теплоумеренным и субтропическим климатом. 16 видов.

Engelhardtia Lechen ex Blume, 1825. Тип рода — *Engelhardtia spicata* Lechen ex Blume, 1825; современный. В ископаемом состоянии известны плоды, называются листья и пыльца. Преимущественно вечнозеленые, реже листопадные деревья. Листочки цельнокрайние, реже зубчатые у верхушки и очень редко зубчатые почти до основания; боковые листочки большей частью на длинных черешочках от широколанцетных до округлоовальных; вторичные жилки у некоторых видов расставленные (в числе 5—10 у листьев средней величины), у большинства более многочисленные, несколько отступая от края дуговидно друг с другом соединяющиеся; третичные жилки лишь у части видов прямые и друг другу параллельные, а у других изогнутые, перпендикулярные средней жилке или же неотличимые от жилок более мелкого-

порядка. Пыльцевые зерна трех-четырепольные, диаметр 11,2—23 м; в полярном положении трех-четыреугольные, в экваториальном — овальные; поры простые, экваториальные; экзина двухслойная, тонкая, гладкая или слегка зернистая, у пор несколько утончается. (рис. 130). Плод мелкий 0,8—0,9 см в поперечнике, сплюснуто-шаровидный с остатком одревесневшего пестика на верхушке, снабжен пятилопастным цельнокрайним крылом с тремя крупными и двумя мелкими иногда полностью редуцированными лопастями; крупные лопасти, наиболее часто встречающиеся в ископаемом состоянии, имеют перистое жилкование (см. рис. 130). С палеоцена. В СССР: *E. brongniartii* E t t i n g s h a u s e n — средний олигоцен Азербайджана. Вне СССР: эоцен — плиоцен Зап. Европы, нижнетретичные отложения Кореи и палеоцен — миоцен С. Америки. По пыльце с в. мела. Турон Тургайской впадины; палеоцен Ср. Урала, Южн. Приуралья; ср. эоцен (бучакский ярус) Украины, правобережья Дона, Никополя; чеганская свита Тургайской впадины; хадум Сев. Кавказа; олигоцен Прибалтики, Крыма, Сев.-Зап. Ферганы, Дальнего Востока; миоцен Прибалтики; н. миоцен Южн. Приуралья; майкоп Сев. Кавказа. Вне СССР: эоцен С. Америки (Колорадо, Юта, Вайоминг); палеоцен — н. олигоцен Германии, в. олигоцен Германии, ср. миоцен Дании, в. миоцен Австрии. Современное распространение: Южный Китай, Тайвань, Филиппины, Индокитай. Гималайская область Индии, Малайский архипелаг; Новая Гвинея, Мексика, Коста-Рика, Гватемала. Около 13 видов.

Juglandinium U n g e r, 1845 (*Juglandoxylon* K r a u s, 1882). Тип рода — *Juglandinium mediterraneum* U n g e r, 1845, третичные

отложения Венгрии¹. Годичная слоистость выражена отчетливо. Древесина рассеянносудистая. Сосуды одиночные или в радиальных цепочках по два-три (редко до 7), равномерно распространены по всему слою. Диаметр сосудов 75—50 (изодиаметричные). Одиночные просветы преобладают, они имеют округлые очертания. Стенки сосудов несут поры, спирали отсутствуют. Перфорация простая на скошенной стенке. Паренхима апотрахеальная, иногда скудная, но обычно образует полосы в одну-три клетки. Тяжи паренхимы состоят из восьми клеток. Они иногда содержат кристаллы оксалата кальция. Волкнистые трахеиды составляют значительную часть древесины, тонкостенные, с окаймленными порами на радиальных стенках. Лучи гомогенные или гетерогенные. Гомогенные лучи состоят только из лежащих клеток, а гетерогенные — из лежащих, квадратных и стоячих. Лучи одно-четырёхрядные (иногда пяти-семирядные), гомогенные, реже — гетерогенные. Высота лучей 1—25 слоев клеток (табл. XXI, 2 а—б). С в. мела. В СССР: олигоцен Кавказа, Зап. Сибири. Вне СССР: в. мел Зап. Канады; миоцен Сардинии, третичные отложения¹ Венгрии и Германии.

Связь с современным родом *Juglans* вполне вероятна.

Вне СССР в ископаемом состоянии, кроме перечисленных родов, указываются: *Petrophylloides* B o w e r b a n k, *Palaeocarya* S a p o r t a, *Paraengelhardtia* B e r g y, *Juglandicarya* C h a n d l e r, *Caryojuglans* K i r c h h e i m e r, *Antweileria* K i r c h h e i m e r, *Hicoroides* P e r k i n s, *Juglandiphyllum* F o n t a i n e, *Juglandites* S t e r n b e r g.

¹ Более точно возраст не установлен.

ПОРЯДОК 15. LEITNERIALES

СЕМЕЙСТВО LEITNERIACEAE BENTHAM, 1880*

Кустарники или небольшие деревья с опадающими листьями. Листья очередные, простые, цельнокрайние, полукожистые. Цветки однополые в полузонтиках, собранных в сережки. Плод костянообразный, слегка сжатый. Семейство монотипное, представленное одним видом, распространенным в атлантической части Северной Америки, к югу от Миссури до Флориды.

* Составил А. А. Колаковский.

В ископаемом состоянии известно в миоцене и плиоцене.

Leitneria C h a m p i o n, 1860. Тип рода — *Leitneria floridana* C h a m p i o n 1860; современный. В ископаемом состоянии известны листья и семена. Форма листьев изменчива, от продолговатой до линейно-ланцетной. Сеть жилок довольно резко вдавленная на верхней поверхности листа и выступающая на нижней; вторичные жилки в числе 14 пар, близ края соединяются петлями и часто односторонне наружу ветвящиеся; третичные жилки извилистые идут почти пер-

пендикулярно главной (табл. XXII, фиг. 7). Плод костянки с продолговатым семенем, с деревянистой оболочкой. С миоцена. Миоцен Сибири (Киреевский Яр на Оби), плио-

цен (киммери) Абхазии. Современное распространение: юго-восточные штаты С. Америки. Монотипный род, произрастающий на влажных и болотистых местах.

ПОРЯДОК 16. CARYOPHYLLALES

СЕМЕЙСТВО

CARYOPHYLLACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Травянистые растения, реже полукустарники, с цельными супротивными, реже очередными, линейными или ланцетными листьями,

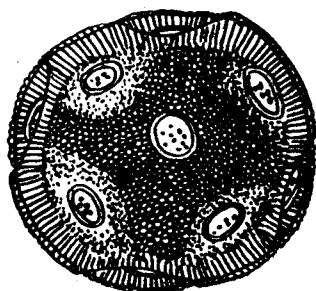


Рис. 131. *Caryophyllaceae* gen. sp. — пыльцевое зерно, $\times 800$; олигоцен, Сев. Приаралье (колл. БИН)

с одиночными или собранными в метельчатые или кистевидные соцветия цветками. Пыльцевые зерна двух типов: шестибороздные (три борозды — экваториальные, три борозды — меридиональные); многопоровые. В ископаемом состоянии встречены многопоровые пыльцевые зерна; диаметр 28—57 μ ; угловатоокруглые; поры погруженные, ободковые, крупные, количество пор 8—45, расположены равномерно по всей поверхности зерна; мембрана пор бугорчатая или гладкая; экзина двухслойная, толстая; структура эктэксины четкая, крупностолбчатая; скульптура в большинстве случаев бугорчатая; контур ровный или волнистый (рис. 131). Гинецей синкарпный или переходный к лизикарпному. Плоды 3—10-створчатые коробочки или нераскрывающиеся, орешковидные, очень редко — ягоды; семена 1—2 мм, согнутые, округлые или почковидные, почти всегда скульптурированные. Семейство содержит около 80 родов и свыше 2000 видов, распространенных

в основном в умеренных областях земного шара, несколько родов встречаются в Южном полушарии или в горах тропиков.

Остатки представителей семейства установлены по характерным семенам с миоцена (Украина, Карпаты). Указываются семена *Malachium*, *Stellaria*, *Lychnis*, *Scleranthus*, *Cerastium*, отпечатки листьев *Saponaria* и др. Недостаточная изученность очень разнообразных семян современных видов еще не позволяет считать эти определения достоверными даже в родовом отношении, хотя наличие в неогене очень многих современных видов вполне возможно. Пыльца представителей семейства встречается с олигоцена — единичные находки по всему СССР, чаще — с плиоцена. Вне СССР: плиоцен Зап. Европы, верхний плиоцен Новой Зеландии.

СЕМЕЙСТВО

CHENOPODIACEAE VENTENAT, 1799*

Однолетние или многолетние травы, кустарники, реже небольшие деревца (*Haloxylon*), иногда с мясистым, узловатым, часто безлистным стеблем, с очередными, реже супротивными простыми листьями, иногда мясистыми или редуцированными до чешуек. Цветки мелкие, зеленые, обоеполые, полигамные или однополые, безлепестные, в соцветиях. Пыльцевые зерна многопоровые; пор от 6 до 60 и более (у подсемейства *Cyclolobaeae* пор не менее 30—50; у подсемейства *Spirolobaeae* — от 8 до 12); очертание округлое; поры крупные или мелкие, погруженные, с цилиндрическим каналом; экзина двухслойная, обычно толстая; эндэксина со столбчатой структурой различной плотности; скульптура обычно отсутствует; контур пыльцевого зерна ровный или волнистый. Гинецей синкарпный, псевдомономерный. Завязь верхняя или редко полунижняя, нижняя. Плоды нераскрывающиеся, ореховидные, односеменные, окруженные остающейся чашечкой. Семена скорлуповидные, черные или коричневые, с кольцеобразным или спирально закрученным зародышем.

* Составил П. И. Дорощев (описание пыльцы — Е. Д. Заклинская).

* Составил П. И. Дорощев (описание пыльцы — Е. Д. Заклинская).

В семействе 102 рода и более 1400 видов, распространённых по всему земному шару, с центром распространения в засушливых и пустынных областях Африки, Средней и Центральной Азии, Австралии.

Достоверные остатки представителей семейства в виде семян известны с плейстоцена (*Chenopodium*, *Atriplex*, *Polycnemum*). По пыльце известны роды *Atriplex*, *Chenopodium*, *Anabasis*, *Salsola*, *Kochia*, *Camphorosma*, *Suaeda*, *Artrophytum*, *Halogeton*. Из всех перечисленных родов дается характеристика пыльцы пяти наиболее изученных родов. Роды *Camphorosma*, *Suaeda*, *Artrophytum* и *Halogeton* в основном приурочены к верхнеолигоценным, миоцен-плейстоценовым и четвертичным отложениям Казахстана, Приаралья и Средней Азии. Ввиду малой изученности в большинстве случаев пыльца определяется до семейства. С эоцена. Эоцен Ср. Азии, Казахстана, Приаралья; олигоцен—юга Европейской части СССР; миоцен Зап. Европы.

Chenopodium L., 1753. Тип рода — *Chenopodium album* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена и пыльца. Однолетние или реже многолетние травы, очень редко кустарнички с очередными простыми черешковыми листьями; цветки мелкие, невзрачные, в кистевидных или метельчатых соцветиях. Пыльцевые зерна многопоровые, диаметр 16—25 м; округлые; пор 30—60 крупные, простые; экзина двухслойная, тонкая; структура столбчатая; контур ровный (рис. 132). Плоды пленчатые, односеменные; семена согнутые, округлые, 1—2 мм в диаметре, дисковидные или плосковыпуклые с выдающимся корешком, на выпуклой стороне иногда с бугорком; кожура скорлуповидная, хрупкая; поверхность с рисунком из радиальных черточек, бороздок, ячеистая или сетчато-бугорчатая, черного цвета, блестящая (рис. 133—134). С плейстоцена. По семенам: плейстоцен Воронежской области, Н. Дона. Вне СССР: плейстоцен Англии; по пыльце с миоцена (возможно с олигоцена); миоцен—плейстоцен юга Европейской части СССР, Средней Азии, Казахстана. Вне СССР: плейстоцен Н. Зеландии. Современное распространение: все континенты. Около 250 видов.

Atriplex L., 1753. Тип рода — *Atriplex hastata* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена и пыльца. Однолетние травы или полукустарнички с очередными или супротивными листьями и мелкими цветками в соцветиях; пыльцевые зерна многопоровые, в очертании округлые, диаметр

27—35 м; поры в числе 30—50, простые, круглые, погруженные; канал поры неглубокий; экзина двухслойная, толстая; структура столбчатая; контур волнистый (рис. 135). Плоды пленчатые односеменные, спрятанные между двумя прицветниками; семена согнутые, дисковидные, 1,5—2 мм в диаметре, с обособлен-

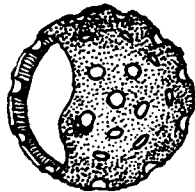


Рис. 132. *Chenopodium* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, ×800; в. эоцен, Сев. Приаралье (колл. ГИН)

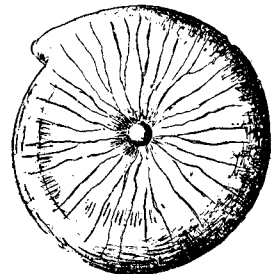


Рис. 133. *Chenopodium album* L. — семя, ×16; плейстоцен, Н. Дон (колл. П. И. Дорофеева)

ным или слегка выдающимся корешком, скорлуповидные, черные, блестящие, гладкие,

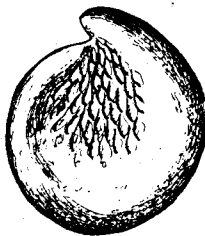


Рис. 134. *Chenopodium rubrum* L. — семя, ×16; плейстоцен, Н. Дон (колл. П. И. Дорофеева)

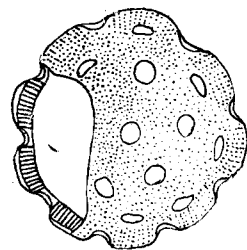


Рис. 135. *Atriplex* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, ×800; в. эоцен, Сев. Приаралье (колл. ГИН)

на корешке слабобороздчатые (рис. 136). С плейстоцена. По семенам: плейстоцен Воронежской области, Н. Дона, Камы. По пыльце с э. олигоцена. В. олигоцен, миоцен, миоцен—плейстоцен Казахстана, Ср. Азии и юга Европейской части СССР. Современное распространение: главным образом пустынные области Европы, Азии, Африки, С. Америки, Австралии. Около 200 видов.

Polycnemum L., 1753. Тип рода — *Polycnemum arvense* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Однолетние травы или полукустарнички с очередными шиловидными листьями, мелкими цветками, пленчатыми плодами; семена

около 1 мм длины, почковидные, двояковыпуклые, скорлуповидные, хрупкие, черные, с мелкими бугорками на поверхности, расположенными концентрическими рядами (рис. 137). С плиоцена. Плиоцен Воронежской области и Н. Дона. Современное распространение: Ср. и Южн. Европа, Сев. Африка, Ср. Азия, Сибирь, главным образом пустынные районы. Пять видов.

Anabasis L.¹, 1753. Тип рода — *Anabasis aphylla* L., 1753; современный. В ископае-



Рис. 136. *Atriplex* sp. — семя, $\times 16$; плиоцен, Н. Дон (колл. П. И. Дорофеева)

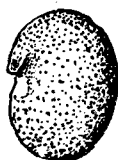


Рис. 137. *Polycnetum arvense* L. — семя, $\times 16$; плиоцен, Н. Дон (колл. П. И. Дорофеева)

мом состоянии известна только пыльца. Многолетники или полукустарнички с малоразвитыми или совсем неразвитыми листьями, с мелкими цветками и ягодообразными плодами. Пыльцевые зерна многопоровые, диаметр



Рис. 138. *Anabasis* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; в. эоцен, Сев. Приаралье (колл. ГИН)

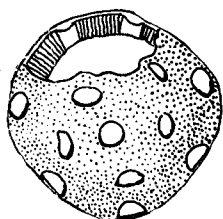


Рис. 139. *Salsola* sp. — пыльцевое зерно, $\times 800$; в. эоцен, Сев. Приаралье (колл. ГИН)

10—12 μ ; угловато-округлые в очертании; поры крупные, простые, в числе 8—12; экзина двухслойная, толстая, гладкая; структура столбчатая;

контур ровный (рис. 138). С в. эоцена. В. эоцен Приаралья; миоцен — плиоцен Павлодарского Прииртышья. Современное распространение: пустыни, полупустыни, щебнистые места Ирана, Китая, Монголии, Азиатская часть СССР, преимущественно Ср. Азия. Около 30 видов.

Salsola L.¹, 1753. Тип рода — *Salsola kali* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Травы, кустарнички или деревья с узкими, редко широкими, большей частью очередными листьями, с мелкими цветками. Пыльцевые зерна многопоровые, округлые или угловато-округлые, диаметр 20—25 μ ; поры простые, круглые, диаметр 2,5—6,0 μ ; в количестве 10—40 (чаще 20); экзина двухслойная толстая, гладкая; структура эктэкины столбчатая, горо-дчатая, контур ровный (рис. 139). С в. эоцена.

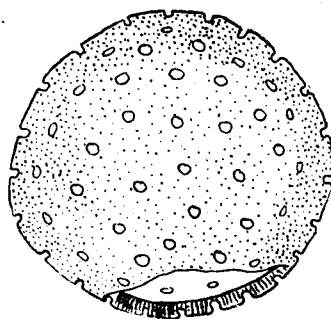


Рис. 140. *Kochia* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; в. олигоцен, Сев. Казахстан (колл. ГИН)

В. эоцен Сев. Приаралья; олигоцен Павлодарского Прииртышья. Современное распространение: песчаные побережья, пески, песчаные степи, солонцы, солончаки, такыры умеренных и жарких областей всего земного шара. Около 120 видов.

Kochia Roth, 1800. Тип рода — *Kochia arenaria* Roth., 1800; современный. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Травы или полукустарнички с очередными цельными листьями. Пыльцевые зерна многопоровые, округлые, диаметр 37—45 μ ; поры простые, погруженные, с округлыми отверстиями в количестве 40—70; мембрана гладкая; экзина двухслойная, толстая; структура эктэкины столбчатая, в проекции — горо-дчатая; контур слабоволнистый, почти ровный (рис. 140). С олигоцена. Олиго-

¹ Составила Е. Д. Заклинская.

цен — миоцен Казахстана, Сев. Приаралья; олигоцен — плиоцен Зап.-Сибирской низменности. Современное распространение: солонцы,

солончаки и степи, пески, щебнистые пустыни Евразии, Средиземноморья, Ю. Африки и Австралии. Около 35 видов.

ПОРЯДОК 17. POLYGONALES

СЕМЕЙСТВО

POLYGONACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Однолетние или многолетние травы, реже полукустарники и кустарники, с очередными, простыми или лопастными листьями. Цветки



Рис. 141. *Rumex marschallianus* Reichb.: а — плод с долями околоцветника $\times 9$; б — отдельный плод, $\times 11$. Плиоцен, Н. Дон, Ростовская область (колл. П. И. Дорофеева)

мелкие, обычно обоеполые, безлепестные, в соцветиях. Гинецей лизикарпный; завязь верхняя, плоды — орехи с остающимися при них и древеснеющими внутренними чашелистиками. 40 родов и до 1000 видов, распространенных по всем континентам.

В ископаемом состоянии представители семейства известны начиная с олигоцена.

Rumex L., 1753. Тип рода — *Rumex patientia* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Многолетние, редко однолетние травянистые растения или полукустарники с мелкими цветками. При плодах сохраняются внутренние чашелистики в числе трех — яйцевидной, округлой ланцетной или сердцевидной формы, по краю волнистые, зубчатые или с щетиновидными зубцами, в основании сочлененные, на довольно

длинных черешках, с желвачками эллиптической или яйцевидной формы, на всех трех долях, только на одной или вообще без желвачков; плоды 1—3 мм длины, в очертании яйцевидные или эллиптические, трехгранные, по ребрам иногда крылатые, заостренные к основанию и на верхушке, серые, иногда черные, с гладкой блестящей поверхностью (рис. 141). С миоцена. Миоцен Украины,

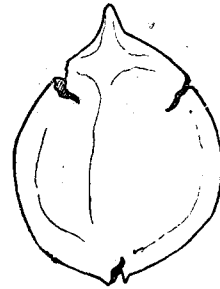


Рис. 142. *Polygonum* sp. — плод, $\times 16$; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

Зап. Сибири, плиоцен Н. Дона, Воронежской области. Вне СССР: плиоцен Франции, Англии. Современное распространение: умеренные области Северного полушария, горы тропиков, несколько видов в умеренных областях Южного полушария. Около 120 видов.

Polygonum L., 1753. Тип рода — *Polygonum aviculare* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Однолетние или многолетние травы или полукустарники с мелкими цветками. Плоды 1—4 мм длины, в очертании яйцевидные, реже округлые или эллиптические, плоские, плоско-выпуклые или трехгранные; грани равные по ширине или одна из трех несколько уже других; стенки плода хрупкие, снаружи матовые, мелкобугорчатые, ячеистые или гладкие, серого или черного цвета (рис. 142). С олигоцена. Олигоцен и миоцен Зап. Сибири, миоцен Украины, плиоцен Н. Дона, Воронежской области. Вне СССР: плиоцен Польши, Франции. Современное распространение: все континенты, особенно много в субтропических странах. Около 200 видов.

* Составил П. И. Дорофеев.

ПОРЯДОК 18. PLUMBAGINALES

СЕМЕЙСТВО

PLUMBAGINACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Кустарники, полукустарники или травы (многолетние или редко однолетние). Листья очередные, простые, без прилистников. Цветки обоопольные, актиноморфные, пятичленные. Чашечка внизу трубчатая, остающаяся. Лепестки свободные, слегка сросшиеся у основания или с длинной базальной трубкой. Тычинок пять, свободных или элипетальных.

метр 45—55 μ ; в полярном положении трехлопастные; борозды широкие, короткие, клиновидные в полярном сечении, концы заострены, в экваториальной области сильно расширены; мембрана борозд тонкая, гладкая, однослойная; экзина толстая, двухслойная сложного строения, эктэкзина значительно толще эндэкзины; эктэкзина крупностолбчатая слитностолбчатая; структурные элементы — столбики — имеют у основания диаметр меньше, чем в верхней части; утолщен-

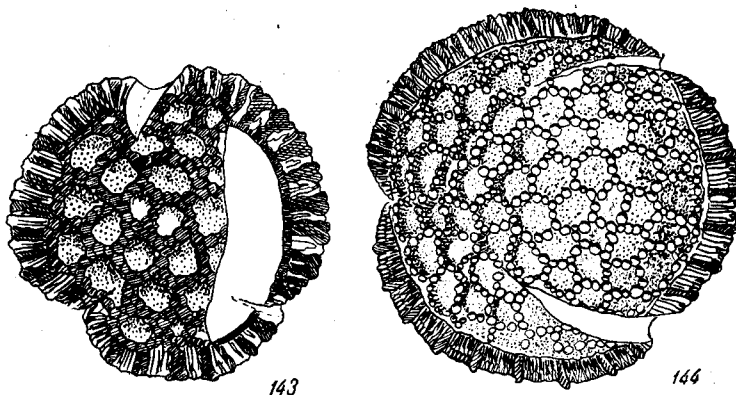


Рис. 143. *Limonium* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; в. олигоцен, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВСЕГЕИ).
Рис. 144. *Armeria* sp. — пыльцевое зерно, наклонное положение, $\times 800$; в. олигоцен, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВСЕГЕИ)

Пыльцевые зерна трех-пятибороздные или четырех-шестибороздные; диаметр 40—100 μ ; экзина толстая до 18 μ толщины, тектатная с бугорчатой скульптурой, крупностолбчатая, тектум толстый, столбики часто образуют сетку. Гинецей лизикарпный; завязь нижняя, с I базальным семезачатком. Плоды сухие, с бумажистым околоплодником. Около 15 родов и свыше 500 видов, распространенных во всех частях света, но преимущественно во внетропической части Северного полушария и особенно в евразийском Средиземье.

В ископаемом состоянии Plumbaginaceae известны на территории СССР только по пыльце и остаткам плодов (последние в четвертичных отложениях).

Limonium Miller, 1754. Тип рода — *Statice limonium* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Многолетние травы, реже кустарнички. Пыльцевые зерна трехбороздные; диа-

ные вершины столбиков выступают на поверхности, образуя сетчатобугорчатую скульптуру; внутри ячеек сетки скульптура мелкобугорчатая; контур неровный, городчатый (рис. 143). С в. олигоцена. В. олигоцен Казахстана — единичные находки. Основные находки с плиоцена. Современное распространение: по всему земному шару, но особенно в Зап. Азии. Около 300 видов.

Armeria Willdenow, 1809. Тип рода — *Statice armeria* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Пыльцевые зерна трехбороздные; диаметр 75—84 μ ; в полярном положении трехлопастные, в боковом — округлые; борозды короткие, широкие, с заостренными концами, глубокие; мембрана борозд гладкая; экзина двухслойная, сложного строения, толстая; эктэкзина толстая, в пять раз толще эндэкзины; структура эктэкзины крупностолбчатая — слитностолбчатая, состоит из крупных и мелких вертикальных выростов, крупные столбики расположены редко, утолщены на вершинах и закруглены, мелкие столбики распо-

* Составила Е. Д. Заклинская.

ложены между крупными; скульптура сетчатобугорчатая, бугорки образованы вершинами крупных столбиков, которые срастаясь, образуют ложноячеистую скульптуру, вершины мелких столбиков образуют мелкобугорчатую скульптуру внутри ячеек сетки; контур город-

чатоволнистый (рис. 144). С н. олигоцена. Н. олигоцен — плиоцен Н. Дона, Казахстана, Зап.-Сибирской низменности, Дальнего Востока. Современное распространение: умеренные области Евразии, Сев. Африка, С. Америка и Чили. Около 60 видов.

ПОРЯДОК 19. DILLENIALES

СЕМЕЙСТВО DILLENIACEAE SALISBURY, 1807*

Вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники, иногда лианы, редко многолетние травы или полукустарники. Листья обычно очередные, простые, цельные, цельнокрайние или зубчатые, редко перистые или трехлопастные, обычно кожистые, перистонервные. Цветки обычно средних размеров или мелкие, большей частью обоеполые, актиноморфные или иногда зигоморфные. Околоцветник спироциклический. Чашелистиков обычно пять, черепитчатых, остающихся. Лепестков пять, черепитчатых, рано опадающих. Тычинки большей частью многочисленные. Гинецей апокарпный или почти апокарпный. Плод — апокарпная или синкарпная многолистовка, многоорешек или ягодообразный. 12 родов, около 280 видов, распространенных в тропических странах, особенно в Австралии и тропической Америке.

С эоцена. Приводимые Конвентцем (Conwentz, 1886) из янтарей Прибалтики остатки цветков рода *Hibbertia* Andr. нуждается в подтверждении.

Tetracera L., 1753. Тип рода — *Tetracera volubilis* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны только листья. Лианы, реже деревья или кустарники. Листья большей частью крупные или средней величины, эллиптические, широколанцетные, реже широкоовальные. Основание клиновидное, широко-клиновидное или закругленное. Верхушка коротко заостренная или оттянутая острая, реже закругленная или срезанная.

* Составила Т. Н. Байковская.

Край цельный или с редкими ступенчатыми или шиповатыми зубцами, преимущественно в верхней части листа. Шиповатые зубцы образуются главным образом вследствие выхода вторичных жилок из края листа. Вторичные жилки обычно правильно дугообразно-изогнутые, реже почти прямые, строго параллельные между собой на всем своем протяжении; они ответвляются от главной большей частью под углом, близким к 45°. Около самого края вторичные жилки делают вновь изгиб или излом вверх и следуют параллельно краю; они камптодромные при цельном крае или разветвляются, причем одно, более сильное ответвление идет в зубец, а более тонкое — соединяется с аналогичным ответвлением соседней вторичной жилки, образуя тонкую краевую жилку; третичные жилки тонкие, густо расположенные, извилистые, разветвленные, преимущественно параллельно основанию листа; сеть более мелких жилок видна редко, она неправильная, полигональная, чаще видны отдельные перемычки между третичными жилками. С эоцена. В СССР приводится только для неогеновых отложений Зап. Закавказья (Годердзи). Нуждается в подтверждении¹. Вне СССР указывается из эоцена — плиоцена С. Америки. Современное распространение: тропические области обоих полушарий. Около 24 видов.

Вне СССР: в ископаемом состоянии известны роды *Dillenia* L., *Dillenites* Веггу, *Dawilla* V and. и др.

¹ По мнению А. Л. Тахтаджяна, отпечатки листьев, описанные под названием *Tetracera georgica* U z n a d s e относятся в действительности к семейству Fagaceae, а именно к роду *Castanea*.

ПОРЯДОК 20. THEALES

СЕМЕЙСТВО THEACEAE D. DON 1813*

Вечнозеленые или реже листопадные деревья и кустарники. Листья очередные, короткочерешковые, простые, преимущественно обратнояйцевидно-продолговатые, обратно-

* Составил А. А. Колаковский (описание древесины — И. А. Шилкина).

яйцевидно-овальные продолговатые и реже продолговато-ланцетные, при основании клиновидно-суженные, редко широко избегающие, на верхушке обычно коротко оттянутые, цельнокрайние или зубчатые от основания или только на верхушке. Главная жилка сильно развитая; вторичные жилки супротивно сближенные или очередные, кампто-

дромные, но часто ветвящиеся, со все уменьшающимися петлями, более или менее брохидодромные; характерно наличие промежуточных ветвящихся жилок, а также и то, что у листьев многих родов семейства ветвление вторичных жилок происходит в направлении к основанию и к главной жилке листа; у зубчатых листьев от крайних петель отходят коротенькие веточки, заканчивающиеся в зубцах; ячейки сеточки очень неправильной формы; большей частью свободные или неясно замкнутые. Цветки обычно обоеполые, спироциклические или чаще циклические. Чашелистиков обычно пять, обычно остающихся. Лепестков пять, редко четыре или больше. Тычинки многочисленные. Гинецей синкарпный или редко почти апокарпный; завязь обычно верхняя. Плод обычно коробочка, раскрывающаяся по створкам. 25 родов и около 500 видов, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках, реже в теплоумеренном климате Азии и С. Америки.

Stewartia L., 1753. Тип рода — *Stewartia malacodendron* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны только листья и плоды. Листья опадающие, короткочерешковые, большей частью овальные, короткосуженные к верхушке и к основанию, более или менее крупно- или городчато-зубчатые. Вторичные жилки извилистые, ветвящиеся, заканчивающиеся в зубчиках края, но кроме того соединяющиеся друг с другом петлями; имеются также промежуточные ветвящиеся жилки. Цветки обоеполые. Чашелистиков и лепестков по пять, редко по шесть. Тычинки многочисленные. Завязь пятигнездная. Коробочка раскрывается пятью створками, створки по наружной стороне вогнутые, заостренные. С эоцена. Остатки цветка приводятся для янтарей Прибалтики. Возможно нахождение в миоцен-плиоценовых флорах южных районов Европейской части СССР и на Кавказе. Вне СССР: от олигоцена до плиоцена в Японии, Зап. и Вост. Европе. Современное распространение: Вост. Азия и атлантическая С. Америка. Около восьми видов.

Schima Reinward et Blume, 1823. Тип рода — *Schima noronhae* Reinward et Blume, 1823; современный. В ископаемом состоянии известны только листья. Листья простые, короткочерешковые, от продолговатых до удлинненно-ланцетных, при основании короткосуженные, к вершине большей частью оттянуто заостренные, цельнокрайние. Главная жилка сильная, к верхушке сильно утончающаяся; вторичные жилки большей частью в верхней трети длины односторонне ветвя-

щиеся, с веточками, соединяющимися петлеобразно; петли все уменьшающиеся к краю листа; кроме того, имеются промежуточные жилки, также большей частью односторонние вниз ветвящиеся и соединяющиеся со вторичной жилкой; третичные жилки тонкие, но хорошо заметные, извилистые, идущие несколько косо по отношению к вторичным, довольно сильно ветвящиеся; ячейки мелкие,

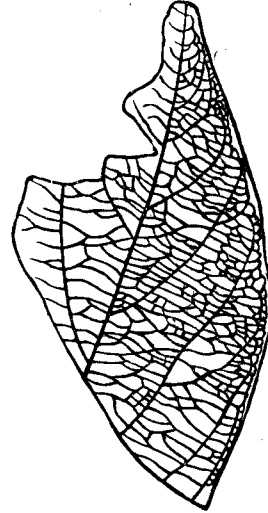


Рис. 145. *Schima wallichii* (DC) Choisy — отпечаток листа; плиоцен, Абхазия (колл. А. А. Колаковского)

более или менее округленно-квадратные (рис. 145).

В ископаемом состоянии известен только из среднего плиоцена Абхазии. Современное распространение: субтропические и тропические области Гималаев и Восточной и Юго-Восточной Азии. 18 видов.

Franklinia Marschall, 1785. Тип рода — *Franklinia alatamaha* Marschall, 1785; современный. В ископаемом состоянии известны только листья. Листопадные кустарники или небольшие деревья. Листья почти кожистые, обратнотуповидно-продолговатые, к основанию постепенно суженные, на верхушке короткотреугольные, туповатые, до краю зубчато-пильчатые. Вторичные жилки очередные, несколько извилисто-дугобразные; в верхней части, редко почти от основания вильчато ветвящиеся, с веточками петлеобразно соединяющимися друг с другом и образующими все уменьшающиеся к краю листа угловатые ячейки; наружные веточки заканчиваются в зубчиках края; имеется по одной-две

промежуточных жилки, также ветвящихся и соединяющихся со вторичными; третичные жилки почти перпендикулярны вторичным, расставленные, обычно слабо заметные; ячейки почти незаметные (рис. 146). С плиоцена: ср. плиоцен Абхазии. Вне СССР: плиоцен Болгарии. Современное распространение: С. Америка. Монотипный род. В ископаемом состоянии известно с палеогена, более достоверно с миоцен — плиоцена Европы.

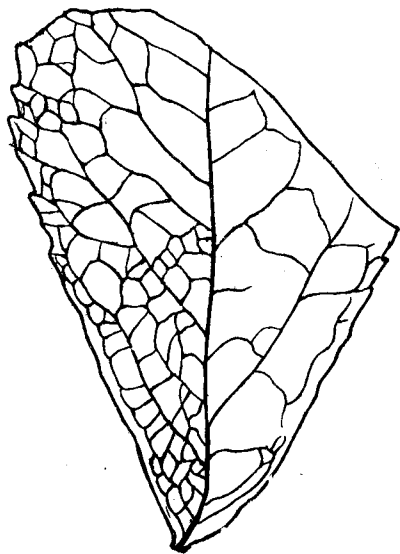


Рис. 146. *Franklinia pliocenica* (Steph. et Gan.) Kolak.—нижняя часть листа; плиоцен, Меоре-Атара, Абхазия, (колл. А. А. Колаковского)

большей частью продолговатые или ланцетные, обычно на верхушке заостренные, с клиновидно суженным основанием, цельнокрайние или мелко-туповатозубчатые почти от основания. Вторичные жилки тонкие, большей частью извилисто дугобразные, брохидодромные, петли угловатые, по наружной стороне их жилки ветвящиеся и образующие угловатые ячейки, подходящие к самому краю листа;

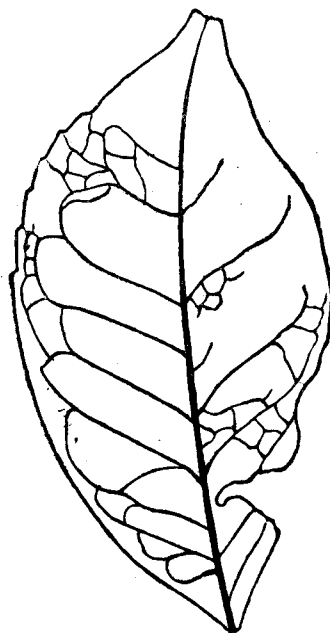


Рис. 147. *Ternstroemia abchasica* Kolak.—лист; плиоцен, Абхазия (колл. А. А. Колаковского)

Camellia L., 1753. Тип рода — *Camellia japonica* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны только листья. Листья вечнозеленые, коротко черешковые, большей частью обратнойцевидные, овальные или почти округлые, туповатопильчатые. Жилкование брохидодромное, но от последних петель отходят веточки, заканчивающиеся в зубчиках края. Ячейки сеточки незамкнутые, довольно крупные (табл. XXII, фиг. I). В ископаемом состоянии известен только из ср. плиоцена Абхазии. Современное распространение: субтропические и тропические области Восточной и Юго-Восточной Азии. Около 90 видов.

Ternstroemia Mutis ex L. f., 1781. Тип рода — *Ternstroemia meridionalis* Mutis ex L. f., 1781; современный. В ископаемом состоянии известны только листья. Вечнозеленые деревья или кустарники. Листья кожистые,

мелкие веточки заходят в зубчики края (?); имеются промежуточные ветвящиеся жилки, соединяющиеся со вторичными; ячейки сеточки, образованные жилками третьего порядка, довольно крупные (рис. 147). С миоцена. В СССР отмечен только в плиоцене Абхазии. Вне СССР: миоцен Франции. Современное распространение: тропические и субтропические области Старого Света. Около 85 видов.

Ternstroemiacinium Felix, 1884 (*Ternstroemioxylon* Schönfeld, 1930). Тип рода — *Ternstroemiacinium eurioides* Felix, 1884; третичные отложения Апшерона. Формальный род, установленный по древесине. Годичные кольца выражены отчетливо, очень узкие — 120—300 μ . Сосуды мелкие с тангентальным диаметром 25 μ и средние — до 150 μ , обычно 120 μ . Боковые стенки средних сосу-

дов покрыты крупными, округлыми окаймленными порами, до 8 μ диаметром. Мелкие сосуды и сосудистые трахеиды покрыты отчетливо выраженными спиральными утолщениями. Перфорация лестничная с числом перекладин более 20, расположена на косой поперечной стенке членика сосуда. Волокнистые трахеиды располагаются в группах сосудов и через сосудистые трахеиды связаны переходом с узкими сосудами. Они покрыты такими же окаймленными порами, как и членики со-

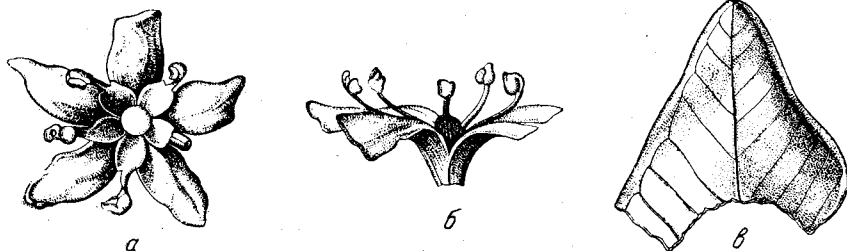


Рис. 148. *Pentaphylax oliveri* Conw.: а, б — цветки (а — вид сверху, б — вид сбоку); в — фрагмент листа (Conwentz, 1886)

сосудов, но не имеют спиралей. Древесина рас-сеяннососудистая, с тенденцией к кольцесосу-дистости. Просветы единичные или группами. Группы просветов неправильные, радиально-косо- или тангентально вытянутые, из двух-семи и более сосудов, часто наблюдается соедине-ние двух близлежащих групп. Очертания просветов округлые, овальные, радиально вы-тянутые и приплюснутые. Древесинная парен-хима терминальная или диффузная, редко в тангентальных цепочках и единично около сосудов и их групп. Лучи линейные и веретено-видные. Линейные — однородные, палисад-но-гомогенные; веретеновидные — восьмидевя-тирядные, гетерогенные, до 50 и более слоев в высоту. Краевые клетки веретеновидных лучей составляют однородные крылья до четырех-пяти слоев в высоту (табл. XXI, фиг. 2а—б). С эоцена. Тригичные отложения Закавказья (майкопская свита). Вне СССР: миоцен Германии.

Вне СССР в ископаемом состоянии указы-ваются также представители родов *Visnea* L. f. и *Eurya* Thunb.

СЕМЕЙСТВО PENTAPHYLACACEAE ENGLER, 1897*

В семействе один род.

Pentaphylax Gardner et Cham- pion, 1849. Тип рода — *Pentaphylax euryoi- des* Gardner et Champion, 1849; совре-

менный. В ископаемом состоянии известны листья и цветки. Вечнозеленые деревья и ку-старники. Листья очередные цельные, цельно-крайние, перистонервные, лишенные прилист-ников (рис. 148в). Цветки небольшие, обо-еполые, актиноморфные, собранные в пазуш-ные соцветия, снабженные двумя прижатыми к чашечке и остающимися прицветниками. Чашелистиков и лепестков по пять, свобод-ных, черепитчатых. Тычинок пять, свободных чередующихся с лепестками; нити толстова-тые, в средней части плоские, к верхушке суживающиеся; пыльники из двух отдельных округлых гнезд, раскрываю-щихся маленькой верхушечной порой (рис. 148а, б). Гицней синкарпный, из пяти плодоли-стиков. Завязь верхняя, с двумя семезачатками в каждом гнез-де; столбик остающийся, с пятью очень мелкими рыль-цами. Плод — эллипсоидальная коробочка. Семена более или менее крылатые, со скудным эндоспермом и подковообразным зародышем.

С эоцена. Эоценовые янтари Прибалтики. Со-временное распространение: Юго-Восточная Азия (Южный Китай, Вьетнам, Малайский п-ов и Сев. Суматра). Два вида.

СЕМЕЙСТВО HYPERICACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Многолетние, редко однолетние травы, по-лукустарники, кустарники и небольшие де-ревья с супротивными, реже мутовчатыми, цельнокрайними сидячими или короткочереш-ковыми листьями. Цветки обоеполые, актино-морфные, циклические. Гицецей синкарпный или реже паракарпный; завязь верхняя. Плоды коробочки, редко ягоды. Около 10 ро-дов и более 360 видов, распространенных в тропических, субтропических и умеренных областях земного шара, главным образом в умеренной зоне Северного полушария.

Представители семейства известны в иско-паемом состоянии от олигоцена.

Hypericum L., 1753. Тип рода — *Hyperic- um perforatum* L., 1753; современный. В иско-паемом состоянии известны отпечатки листьев и семена. Многолетние или однолетние травы, полукустарники и кустарники с супротив-ными или мутовчатыми, сидячими или коротко-черешковыми листьями с тонкой или извили-стой главной и дуговидными вторичными жил-

* Составил А. Л. Тахтаджян.

* Составил П. И. Дорофеев.

ками и более тонкими жилками третьего-четвертого порядков, проходящих к ним под прямым углом, образуя сеточки из почти квадратов, прямоугольников (рис. 149). Плоды коробочки с многочисленными семенами.

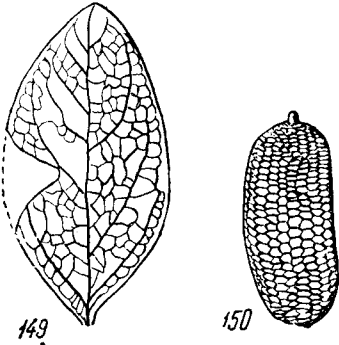


Рис. 149. *Hypericum inodorum* Willd. — отпечаток листа, $\times 1,5$; плиоцен, Абхазия (Коларковский, 1954). Рис. 150. *Hypericum septestum* Nikitin — семя, $\times 16$; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

ми. Семена $0,5—1,5 \times 0,3—0,5$ мм, цилиндрические или эллипсоидальные, обычно слегка сплюснутые с боков, на концах закругленные, с бугорками на верхушках, у некоторых видов с хорошо заметным боковым швом в виде бороздки, с относительно толстоватой кожурой из столбчатых элементов, с внешней стороны ячейки прямоугольно-квадратные, ориентированные поперек длине семени и расположенные в продольных рядах (рис. 150). С олигоцена. Отпечатки листьев — плиоцен Абхазии; семена — олигоцен — миоцен Зап. Сибири, миоцен Н. Дона, Украины; плиоцен бассейна р. Камы, Воронежской области и Н. Дона, Абхазии. Вне СССР: плиоцен Франции, Англии, Голландии. Современное распространение: умеренные и субтропические области земного шара, горы тропиков. Около 200 видов.

ПОРЯДОК 21. CISTALES (BIXALES)

СЕМЕЙСТВО FLACOURTIACEAE DE CANDOLLE, 1824

Некоторые представители этого преимущественно тропического семейства произрастают в умеренных и субтропических областях Восточной Азии (*Idesia* Maxim., *Poliothyrsis* Oliv.) и вполне могут быть обнаружены

СЕМЕЙСТВО ELATINACEAE CAMBESSÉDES, 1829*

Гидрофильные или гигрофильные травы или низкие полукустарнички, с супротивными или мутовчатыми простыми листьями. Цветки мелкие, обоеполые, актиноморфные или зигоморфные. Гинцей синкарпный; завязь верхняя. Плоды — коробочки. В семействе два рода и около 40 видов, распространенных главным образом в тропических и субтропических странах обоих полушарий, с немногими видами в умеренных и холодных областях.

В ископаемом состоянии представители семейства встречаются с олигоцена.

Elatine L., 1753. Тип рода — *Elatine hydrophiper* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Однолетние мелкие водные или прибрежные травы с ползучим простым или ветвистым стеблем, овальными или линейными листьями. Семена $0,5—0,7 \times 0,2—0,3$ мм, цилиндрически-гранистые, сильно или слабо крючковидно-согнутые, на верхушке с пирамидальной микропиллярной крышечкой, в основании (рубчик) заостренные, на гранях ячейные; ячейки продолговатые, четырех-шестиугольные, расположены в 9—10 рядах и ориентированы поперек длины (рис. 151). С олигоцена. Олигоцен Зап. Сибири, плиоцен Воронежской области. Современное распространение: тропические и главным образом умеренные области земного шара. Около 25 видов.



Рис. 151. *Elatine alsinastrium* L. — семя, $\times 35$; плиоцен, Воронежская область (Никитин, 1956)

менное распространение: тропические и главным образом умеренные области земного шара. Около 25 видов.

в третичных отложениях на территории СССР. Представители семейства указываются для третичных отложений Зап. Европы и Америки (в частности род *Idesia* Maxim. для С. Америки).

* Составил П. И. Дорофеев.

СЕМЕЙСТВО VIOLACEAE DE CANDOLLE, 1805*

Многолетние или однолетние травы, редко кустарники и деревья. Листья простые, очередные, обычно с прилистниками. Цветки пятнистые, актиноморфные или зигоморфные, обоеполые. Гинецей паракарпный; завязь верхняя. Плоды — коробочки или ягоды. 16 родов и 850 видов, распространенных на всех континентах.

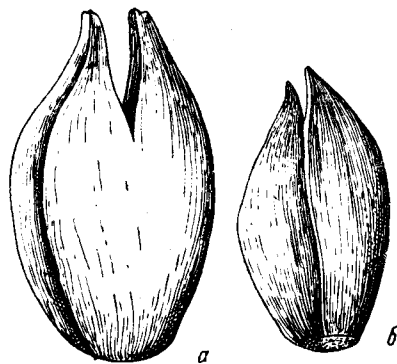


Рис. 152. *Viola* sp.: а-б — семена, $\times 15$; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

В ископаемом состоянии представители семейства известны, начиная с олигоцена.

Viola L., 1753. Тип рода — *Viola odorata* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Многолетние или однолетние травы или полукустарники с прикорневыми или очередными листьями. Плоды — коробочки. Семена $1-2 \times 0,8-1,5$ мм, яйцевидные, на верхушке слегка заостренные, с небольшой выемкой для присемянника, в основании срезные, с округлым дном (халаза), с продольным боковым швом, проходящим от присемянника к основанию; кожура тонкая, поверхность мелкоячеистая, блестящая, коричневого, бурого или черного цвета (рис. 152). С олигоцена. Олигоцен — миоцен Зап. Сибири; миоцен, плиоцен Н. Дона; плиоцен Воронежской области, бассейна р. Камы. Вне СССР: плиоцен Польши, Германии, Голландии, Англии. Современное распространение: все континенты, но главным образом умеренные зоны и горы тропических областей. Около 400 видов.

СЕМЕЙСТВО CISTACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789

Принадлежность к этому семейству рода *Cistinocarpum* С о p w., описанного из балтийских янтарей, сомнительна.

ПОРЯДОК 22. PASSIFLORALES (CUCURBITALES)

СЕМЕЙСТВО

CUCURBITACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Вьющиеся или стелющиеся травы, редко полукустарники, очень редко маленькие деревья. Листья очередные, обычно пальчато- или перисто-пятилопастные или раздельные. Цветки актиноморфные, обычно однополые. Чашечки с пятью лопастями. Лепестков пять, сросшихся или редко свободных. Тычинок пять. Гинецей паракарпный, обычно из трех плодолистиков; завязь нижняя. Плоды ягодообразные или тыквины. Семена крупные, плоские, с многослойной кожурой. 100 родов и 850 видов, распространенных главным образом в тропиках и субтропиках и лишь местами заходящих в умеренные области Старого Света.

В ископаемом состоянии представители семейства известны начиная с олигоцена.

Trichosanthes L., 1753. Тип рода — *Trichosanthes anguina* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Однолетние или перезимовывающие лианы

с цельными или лопастными листьями. Плоды — ягоды. Семена $9-10 \times 4-6$ мм, сплюснутые, но толстые, эллиптические или обратно-

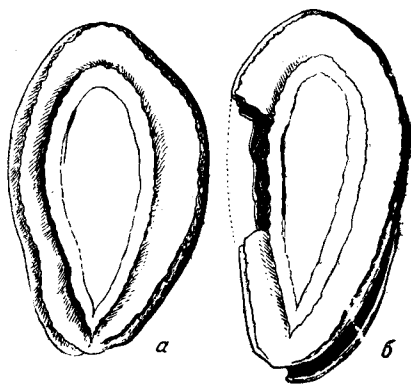


Рис. 153. *Trichosanthes fragilis* E. M. Reid. а-б — семена, $\times 9$; плиоцен, Н. Дон, Ростовская область (колл. П. И. Дорофеева)

яйцевидные, по краю ровные или волнистые, с двумя concentрическими валиками с ажурной оторочкой на поверхности каждой стороны (рис. 153). С олигоцена. Олигоцен, миоцен

* Составил П. И. Дорофеев.

Зап. Сибири, миоцен Н. Дона, Украины, плиоцен Н. Дона, Воронежской области. Вне СССР: плиоцен Польши, Франции, Германии. Современное распространение: Южная и Вос-

точная Азия (от Японии до Цейлона), Австралия. Свыше 40 видов.

Кроме того, из плиоцена Голландии указывается род *Ecballium*.

ПОРЯДОК 23. CAPPARIDALES

СЕМЕЙСТВО

CAPPARACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789 *

Однолетние или многолетние травы, полукустарники, кустарники или небольшие деревья, иногда лианы. Листья очередные, редко супротивные, черешковые или сидячие, мелкие, простые или сложные, главным образом тройчатые с цельнокрайними или зубчатыми по краю листочками, иногда рано опадающие или редуцированные до чешуйчатых, с прилистниками, иногда шиповидными, с железками. Цветки актиноморфные или чаще зигоморфные, одиночные или в соцветиях. Гинецей паракарпный, завязь верхняя, часто на ножках, одногнездная, из двух-четырех плодolistиков. Плоды стручковидные, коробочковидные, ягодообразные, костянообразные. 46 родов и около 1000 видов, распространенных в основном в тропических и субтропических областях всех континентов, преимущественно в засушливых и пустынных областях.

Современное сем. Capparidaceae еще слабо изучено и его систематика нуждается в серьезной переработке, вследствие чего определение ископаемых остатков крайне затруднено и несомненно будет подвергнуто ревизии. Тем не менее представители семейства с несомненностью установлены с олигоцена, менее достоверные остатки известны с эоцена.

Polanisia Raf. был несправедливо полностью ликвидирован и присоединен к роду *Cleome* L. Паксом и Гофманом (F. Pax und K. Hofmann in Engler — Ptantl, Die Nat. Pflanzenfamilien, Bd. 17b, 1936). В действительности же по крайней мере американские представители прежнего рода *Polanisia* с мелкими, черными, ячеистыми семенами имеют достаточные для родового различия признаки в сравнении с родом *Cleome*, имеющего более крупные кожистые неправильнобугорчатые и более светлоокрашенные семена.

Polanisia Rafinesque, 1819. Тип рода — *Polanisia graveolens* Rafinesque, 1819; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Травянистые растения, по облику типа сорняков. Плоды стручковид-

ные, длинные с многочисленными семенами. Семена около 1 мм, согнутые, округлые, с боков слегка сплюснутые, с радиальной впадиной в месте схождения рубчика и микропиле;

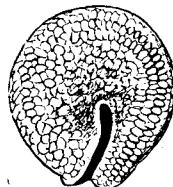


Рис. 154. *Polanisia sibirica* Nikitin — семя, ×16; олигоцен, Компасский бор на р. Тым, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

кожура тонкая, скорлуповидная, хрупкая, черная, с отчетливыми четырех-шестиугольными ячейками, расположенными приблизительно в концентрических кругах, параллель-

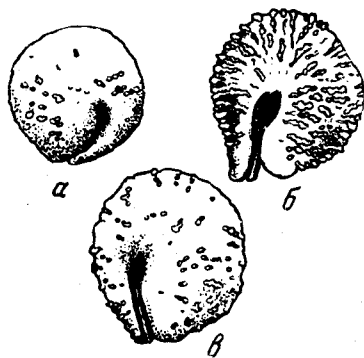


Рис. 155. *Cleome rugosa* (E. M. Reid) Dorof.: a-в — семена, ×9; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

ных внешнему краю (рис. 154; табл. XXII, фиг. 2a—д). С олигоцена. Олигоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен р. Алдана. Современное распространение: С. Америка (от тропиков до умеренной зоны). Четыре вида.

Cleome L., 1753. Тип рода — *Cleome ornithopodioides* L., 1753; современный. В иско-

* Составил П. И. Дорофеев.

паемом состоянии известны семена. Кустарники и травы различного облика. Семена согнутые, округлые 1,5—2 мм в диаметре, с боков слегка сплюснутые, с радиальной впадиной в месте схождения рубчика и микропиле; кожура толстая, мягкая; поверхность покрыта неправильными по форме бугорками, сливающимися иногда в радиальные морщины (рис. 155). От олигоцена. Оligocen, миоцен Зап. Сибири, миоцен р. Алдана, миоцен Н. Дона, Украины, плиоцен Самарской Луки, Н. Дона. Вне СССР: плиоцен Франции. Современное распространение: от тропиков до

СЕМЕЙСТВО

BRASSICACEAE LINDLEY, 1836 (CRUCIFERAE)¹

Одно-двулетние или многолетние травы, редко полукустарники или кустарники. Листья очередные, стеблевые или только прикорневые, лировидные, перистолопастные или цельные, лишенные прилистников. Цветки обычно актиноморфные, обоополье. Чашелистик четыре, в двух кругах. Лепестков четыре. Тычинок обычно шесть в двух кругах. Гинецей паракарпный, из двух плодолистиков; завязь верхняя. Плоды — стручки или стручочки или нераскрывающиеся. Около 350 родов и до 3000 видов, распространенных на всех континентах, главным образом в Средиземье и в Передней и Средней Азии.

В ископаемом состоянии представители семейства известны начиная с плиоцена.

Bunias L., 1753. Тип рода — *Bunias eru-cago* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Многолетние травы с лировидными или перистолопастными листьями, с цветками в кистевидных соцветиях. Плоды нераскрывающиеся, крепкие, двухгнездные, на короткой ножке, асимметричные, 1,8—3,1×1,6—1,9 мм с толстой деревянистой срединной перегородкой, на обеих сторонах которой находится по одному округлому углублению — гнезду, прикрытому толстостенными створками, отламывающимися по швам; на верхушке срединной перегородки находятся два роговидных выступа, иногда довольно длинных (рис. 156). С плиоцена. Плиоцен Н. Дона. Современное распространение: Европа, Зап. Сибирь, Ср. Азия, Монголия, Кавказ, М. Азия, Иран. Шесть видов.

Плоды *Draba*, указываемые для буроугольных отложений олигоцена — миоцена и плиоцена Германии, в действительности принадлежат роду *Leitneria* Schum p.

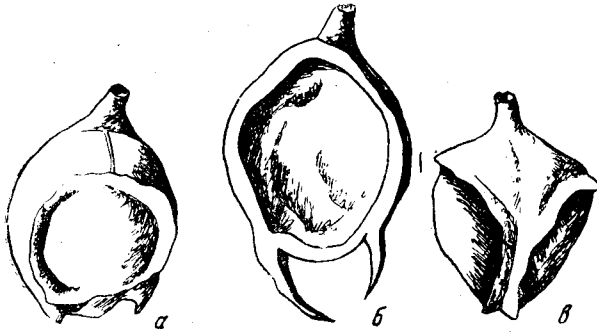


Рис. 156. *Bunias sukaczewii* (Nikitin) Kipiani: а—в — плоды, ×15; плейстоцен, Прикаспий (колл. П. И. Дорофеева)

умеренной зоны, главным образом в засушливых областях всех континентов. Около 200 видов.

Кроме того, в ископаемом состоянии известны: *Capparidocarpus* Bergu (эоцен США), *Capparis* L. (эоцен США), *Cleomella* D.C. (плиоцен Франции), *Plesiocapparis* F. Müll. (плиоцен Австралии и Тасмании), *Dieune* F. Müll. (третичные отложения Австралии).

ПОРЯДОК 24. SALICALES

СЕМЕЙСТВО SALICACEAE MIRBEL, 1815*

Листопадные деревья и кустарники, редко полукустарники. Листья очередные или редко почти супротивные, простые, цельные или редко лопастные (у некоторых видов рода *Populus*), зубчатые или пильчатые, реже цельнокрайние, с прилистниками. Жилкование листьев перистое, реже (у лопастных листьев) пальчатое. Цветки в однополых сережках без

околоцветника или с рудиментарным околоцветником. Тычинок две или больше. Пыльцевые зерна трехбороздные (*Salix* и *Chosenia*) или без пор и борозд (*Populus*); трехбороздные, в полярном положении — трехлопастные, в экваториальном — эллиптические или круглые; экзина двухслойная; скульптура экзины сетчатая или гладкая или неравномерно зернистая; пыльцевые зерна *Chosenia* морфологически сходны с пыльцевыми зернами *Salix*, поэтому в ископаемом состоянии не отлича-

* Составила И. А. Ильинская (описание пыльцы — Н. Д. Мчедlishvili).

¹ Составил П. И. Дорофеев.

ются. Гинецей паракарпный, из двух-четырех плодолистиков; завязь верхняя. Плод — двух-четырёхстворчатая коробочка. Три-четыре рода и около 350 видов, распространенных преимущественно во внутритропической части северного полушария с немногими представителями в тропиках, в Южной Африке и Южной Америке.

В ископаемом состоянии указывается с н. мела С. Америки более или менее достоверно с в. мела Евразии и С. Америки, широко известно для третичных отложений Евразии и С. Америки. По пыльце с альба.

Populus L., 1753. Тип рода — *Populus alba* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья, плоды и цветки. Деревья. Листья цельные, реже лопастные с более или менее длинным черешком, яйцевидные, широко- и узкояйцевидные, округлые, редко линейные, край большей частью зубчатый, зубчики часто железистые с округлой спинкой, реже край выемчато-зубчатый или зубцы крупные, острые, переходящие в лопасть; редко край цельный — у линейных и сплюснuto-яйцевидных форм с округлым или округлоклиновидным основанием; вторичные жилки все развиты одинаково или первая — базальная пара развита сильнее и отходит от средней жилки под более острым углом, чем остальные; все вторичные жилки у края дуговидно друг с другом соединяются, но при крупных зубцах, переходящих в лопасть вторичные жилки могут оканчиваться в зубцах; третичные жилки перпендикулярны вторичным, за исключением ксерофильного подрода *Turanga*, у которого третичные жилки очень частые и проходят косо по отношению к вторичным (табл. XXII, фиг. 3, 4). Цветки сидят по одному в пазухе зубчатого или бахромчатого прицветника, опадающего до созревания плода. Женские цветки с бокаловидным или блюдцевидным диском при основании. Плод — коробочка, раскрывающаяся большей частью двумя, реже тремя-четырьмя створками. Указывается с н. мела, достоверно известен с в. мела. В мел Армении (Даралагез), олигоцен Воронежской области (Тим) и Казахстана (Кара-Чокат и Ашугас); третичные отложения Амурской и Приморской областей и Сахалина; олигоцен и миоцен Зап. Сибири, олигоцен — миоцен Вост. Сибири (Мамонтова гора), сармат Молдавии, Ростовской области (Крынка, Амвросиевка), Краснодарского края (Армавир), миоцен и плиоцен Закавказья; меотис Одессы; плиоцен Башкирии. Виды *Populus* из в. мела Амурской области (Пояркова, 1939) относятся к роду *Trochodendroi-*

des. Вне СССР: в мел и третичные отложения Зап. Европы и С. Америки. Указание для в. мела Гренландии (Heeg, 1880, 1883) ошибочно. Находки пыльцы рода *Populus* в ископаемом состоянии очень редки и малодоступны. Современное распространение: внутритропическая область Северного полушария, за исключением арктической зоны. Около 30 видов (по Доду — Dode, 1905 — около 100).

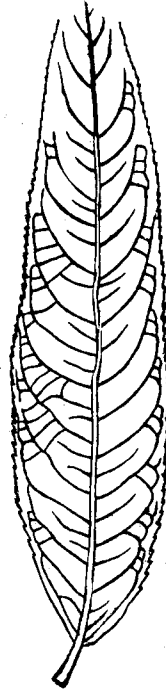


Рис. 157. *Salix varians* Гоерр. — лист; олигоцен, Ашугас, Сев.-Вост. Казахстан (колл. М. Ф. Нейбург)

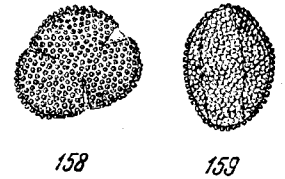


Рис. 158, 159. *Salix* sp. — пыльцевое зерно, $\times 800$ (рис. 158 — полярное положение; рис. 159 — экваториальное положение). Плиоцен, Сев. Кавказ (колл. ВНИГРИ)

Salix L., 1753. Тип рода — *Salix pentandra* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья, цветки, плоды и прилистники. Деревья, кустарники и кустарнички. Листья на коротких черешках, цельные, от линейных до округлоэллиптических, край мелкопильчатый или цельный. Средняя жилка толстая, к верхушке утончающаяся; вторичные жилки в четыре-пять раз тоньше средней, многочисленны, большей частью дуговидно изогнутые, у всех видов вдоль края продолжающиеся и многочисленными анастомозами друг с другом соединяющиеся; промежуточные жилки частые, сильно развитые; третичные жилки от почти прямых и перпендикулярных вторичным до образующих более или менее крупные ячейки (рис. 157). Цветки по

одному-два в пазухе цельнокрайнего прицветника. Пыльцевые зерна трехбороздные; полярная ось 23,9—36 м; экваториальная ось 13,7—18 м; в полярном положении трехлопастные, в экваториальном — эллиптические; борозды длинные, суживающиеся к концам; мембрана борозд тонкая; экзина двухслойная, скульптура экзины сетчатая, от грубой до тонкой; ячеи неправильной формы, угловатые; стенки ячей узкие, верхушка стенок либо округлая, либо заостренная; скульптура более грубая на сторонах пыльцевых зерен, к бороздам и полюсам утончается; контур зерен от зубчатого до шиповатого (рис. 158, 159). Женские цветки с одним-двумя, реже тремя-пятью нектарниками. Плод — двусторчатая коробочка. С в. мела. Листья *Salix* не обладают достаточно характерными признаками и вряд ли могут быть определены из мела с достаточной достоверностью. В СССР: олигоцен Житомирской области (Воляница); в олигоцене Казахстана (Ашутас); миоцен юга Европейской части и Закавказья, Камчатки, Сахалина; плиоцен Воронежской области, Волгоградской области; н. олигоцен Сев. Приаралья (Сары-Булак). Вне СССР: третичные отложения Зап. Европы и Сев. Америки, указания для в. мела сомнительны. По пыльце с в. альба. В альб северных районов Сибири; альб — сеноман Урала; в. мел Урала; ср. эоцен

Украины (бучакская свита); олигоцен Южн. Приуралья, Сев. и Ср. Урала, Зап.-Сибирской низменности, Дальнего Востока; олигоцен — миоцен Сев.-Зап. Ферганы; майкоп Сев. Кавказа; миоцен Приуралья, Ставрополя и Н. Дона, Южн. Приуралья, Зап.-Сибирской низменности, Прибайкалья, бассейна р. Чавиды (Сибирская платформа); караган Сев. Кавказа; ср. сармат Н. Дона; плиоцен бассейна р. Чавиды; киммерий Зап. Закавказья. Вне СССР: сенон Германии; эоцен Германии; ср. эоцен С. Америки (Колорадо, Юта, Вайоминг); в. олигоцен — миоцен Польши; миоцен Германии; плиоцен Богемии; в. плиоцен Польши. Современное распространение: Северное полушарие, включая арктическую и тропическую зоны, заходит в Южное полушарие по Андам Ю. Америки, встречается в Южн. Африке и Малайском архипелаге. Свыше 300 видов.

Остатки листьев из ср. — н. (?) олигоцена Калининградской области, отнесенные к формальному роду *Saliciphyllum* (Сопхенц, 1886), не содержат достаточных диагностических признаков для помещения их в сем. Salicaceae.

Вне СССР в ископаемом состоянии называются роды: *Saliciphyllum* Fontaine, *Populites* Viviani, *Populophyllum* Fontaine.

ПОРЯДОК 25. ERICALES

СЕМЕЙСТВО ACTINIDIACEAE VAN TIEGHEM, 1899*

Вечнозеленые или листопадные деревья, кустарники или лианы. Листья очередные, простые, цельные, цельнокрайние или чаще зубчатые, перистонервные. Цветки большей частью обоеполые. Околоцветник циклический, пятичленный. Гинецей синкарпный, из трех-пяти или многих плодолистиков; завязь верхняя. Плод — ягода или коробочка, раскрывающаяся по перегородкам. Четыре рода и около 290 видов, распространенных в тропической и субтропической Азии, на Дальнем Востоке, в тропической Америке и в Северо-Восточной Австралии.

С датского яруса. Приводимый А. И. Пояровой (1936) *Actinidiophyllum* Nath. из в. олигоцена — н. миоцена Сахалина недостоверен.

Actinidia Lindley, 1836. Тип рода — *Actinidia callosa* Lindley, 1836; современный. Листопадные вьющиеся кустарники.

Листья большей частью средней величины, округлые, эллиптические или яйцевидные. Основание слегка сердцевидное, срезанное или ширококлиновидное. Верхушка большей частью вытянутая, острая, реже коротко заостренная. Край пильчатый, зубцы обычно шиповатые, несколько прижатые. Жилкование перистое; вторичные жилки тонкие, дугообразные; реже почти прямые; нижняя пара обычно несколько недоразвитая, отходит от главной под большим углом, чем остальные; вблизи края вторичные жилки дают значительное число ответвлений, частично соединяющихся между собой петлевидно, частично заканчивающихся в зубах края; третичные жилки почти прямые или слегка изогнутые, иногда разветвленные, почти перпендикулярны вторичным, соединяют их между собой; более мелкие жилки образуют сеть четырехугольных или полигональных ячеек (табл. XXII, фиг. 5). Цветки мелкие, в небольших цимозных мегелках, иногда редуцированных до одного цветка. Плод — многогнездная ягода с многочисленными мелкими, овальными, двояковыпуклыми,

* Составила Т. Н. Байковская.

снаружи ячеистыми семенами (табл. XXII, фиг. 6а, б). С датского яруса. В СССР установлена в датских (цагайских) и палеоценовых отложениях Зее-Буреинской равнины, семена из олигоцена и миоцена Зап. Сибири, миоцена Украины и Белоруссии и плиоцена Западной Грузии. Вне СССР указывается из эоцена — плиоцена Зап. Европы и олигоцена С. Америки. Современное распространение: Восточная, Юго-Восточная и Южная Азия, преимущественно Китай и Япония. Около 30 видов.

Вне СССР в ископаемом состоянии известен род *Actinidiophyllum* Nath.

СЕМЕЙСТВО CLETHRACEAE KLOTZCH, 1851*

Листопадные или вечнозеленые кустарники и деревья (обычно невысокие). Листья очередные, простые, лишенные прилистников. Цветки обоеполые, актиноморфные. Чашечка пятилопастная, остающаяся на плодах. Лепестков пять, свободных. Тычинок обычно 10, в двух кругах. Гинецей синкарпный, из трех, реже пять плодолистиков; завязь верхняя. Плод — коробочка. Два рода и около 30 видов, распространенных в Восточной Азии, Индо-Малайской области, умеренных и тропических областях Америки и на о-ве Мадейра.

В ископаемом состоянии известен только род *Clethra* L.

Clethra L., 1753. Тип рода — *Clethra alnifolia* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья, реже плоды. Вечнозеленые или листопадные низкие или древовидные кустарники. Листья очередные, простые, кожистые или тонкие, с нижней стороны сильно ворсистые, от 4 до 16 см длины и 3—10 см ширины, реже более крупные, обратнояйцевидные, овальные или широколанцетовидные. Основание клиновидное, реже округлое, верхушка более или менее заострена, длина черешков от 1 до 4 см. Краевые зубчики пильчатого типа, начинаются на некотором расстоянии от основания, реже листья цельнокрайние. Боковые жилки сильные, прямые или изогнутые, вблизи края дуговидно соединяются друг с другом и образуют петли, от которых отходят короткие веточки в зубцы, реже боковые жилки разветвляются и непосредственно оканчиваются в зубцах. Жилки третьего порядка перпендикулярные к боковым, прямые, сплошные или разветвляющиеся (табл. XXIII, фиг. 2). Цветки в кистях или метелках, актиноморфные, пятичленные, пяти-

круговые, завязь верхняя, трехгнездная (рис. 160). Плод трехстворчатая коробочка с тремя ложными перегородками, семена трехугольные или сплюснутые иногда крылатые. С эоцена. Эоценовые янтари побережья Балтийского моря, миоцен Зап. Сибири. Вне СССР: миоцен Швейцарии, миоцен С. Америки, третичные отложения о-ва Мадейра.

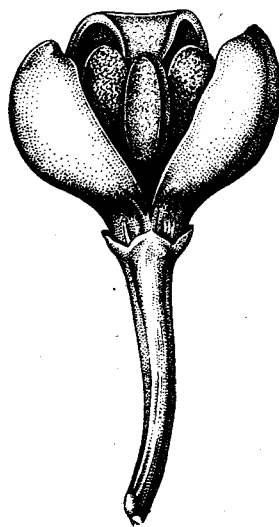


Рис. 160. *Clethra berendtii* Gasp. — цветок, $\times 10$; эоценовые янтари Прибалтики (Conwenz, 1886)

Современное распространение: восток С. Америки, тропическая Ю. Америка, о-ва Мадейра, Япония, Китай и Индо-Малайская область. Около 30 видов.

СЕМЕЙСТВО ERICACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Вечнозеленые или реже листопадные кустарники иногда полукустарники или деревья, изредка лианы. Листья очередные, иногда супротивные или мутовчатые, простые, цельные, цельнокрайние, реже пильчатые или мелкозубчатые, часто кожистые, лишенные прилистников. Жилкование перистое; главная жилка в большинстве случаев мощная, особенно резко выделяется в нижней части листа; вторичные жилки обычно тонкие, более или менее дуговидные, реже почти прямые, брехидродромные или камптодромные; у зубчатых листьев часть мелких ответвлений заканчива-

* Составили М. Д. Узнадзе и П. И. Дорофеев (*Andromeda* и *Gaultheria*); описание пыльцы — Е. Д. Заклинская.

* Составил М. Г. Горбунов.

ется в зубцах. Цветки обоеполые; актиноморфные или слегка зигоморфные. Чашечка обычно маленькая, более или менее сростнолистная, большей частью четырех-семилопастная, обычно остающаяся. Лепестков четыре-семь иногда свободных, но обычно более или менее сросшихся. Тычинки свободные от венчика, в количестве обычно вдвое больше, чем лепестки, реже их больше или меньше; пыльники обычно вскрываются верхушечными

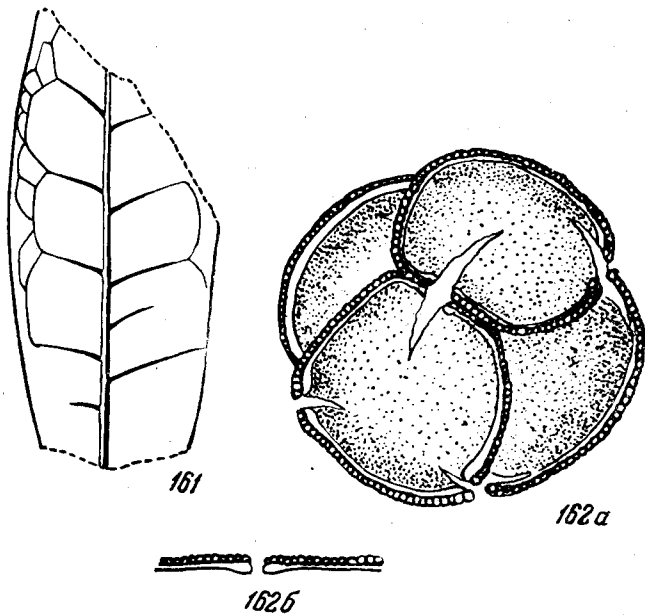


Рис. 161. *Rhododendron* sp. — отпечаток средней части листа; сармат, Восточная Грузия (колл. М. Д. Узнадзе). Рис. 162. *Rhododendron* sp.: а — пыльцевая тетрада, $\times 800$; б — строение поры, $\times 800$. Миоцен. Дальний Восток (колл. ГИН)

порами. Пыльцевые зерна в тетрадах, трехборзднопоровые, борозды соседних пыльцевых зерен расположены одна против другой, соприкасаясь широкими проксимальными концами; дистальные концы борозд сужены; поры простые, располагаются в месте соприкосновения пыльцевых зерен, большей частью неясно выражены, но хорошо заметны у пыльцы видов рода *Rhododendron* L.; экзина двухслойная, толстая, большей частью гладкая или зернистая; скульптура мелкобугорчатая, шиповатая или отсутствует. Пыльцевые зерна Ericaceae очень сходны с пыльцой Rubiaceae. Гинецей синкарпный; завязь верхняя (подсемейства Rhododendroideae, Arbutoideae и Ericoideae) или нижняя (подсемейство Vaccinioideae)¹; столбик простой, с головчатым рыльцем.

¹ Последнее подсемейство часто выделяется в самостоятельное семейство Vacciniaceae.

Плоды — коробочки, ягоды или редко костяковидные. Семена мелкие, многочисленные. Около 80 родов и 1900 видов, широко распространенных на кислых почвах в умеренных и субтропических областях Северного и Южного полушария и в горах тропиков, с немногими представителями в субарктической зоне.

В ископаемом состоянии указываются с в. мела. По пыльце с в. мела. В мел Урала, Казахстана; палеоцен юга Европейской части СССР, Каратау, Зап.-Сибирской низменности; олигоцен — миоцен Европейской части СССР, Казахстана, Ср. Азии, Алтая, Приморья, Сахалина; плиоцен средней полосы Европейской части СССР, Зап.-Сибирской низменности. Представители семейства были широко распространены в палеогеновых и неогеновых отложениях, особенно в олигоцене и миоцене. Вне СССР: наибольшее число находок олигоцен — миоцен Зап. Европы.

Установленный Caspary (1880), из янтарей Прибалтики по остатку плода род *Orphanidesites* Casp. нуждается в пересмотре. Недостаточно обоснован также род *Ericiphyllum* Copw. (Copwentz, 1886), описанный также из янтарей Прибалтики. Он установлен по фрагментам мелких веточек с очень мелкими листьями и нуждается в пересмотре.

Rhododendron L., 1753. Тип рода — *Rhododendron ferrugineum* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья и пыльца. Вечнозеленые или листопадные кустарники, древовидные кустарники или небольшие деревья; листья широколанцетные, ланцетные, эллиптические, иногда несколько расширенные в верхней части, редко яйцевидные или округлые; преимущественно цельнокрайние, верхушка обычно коротко заостренная; основание клиновидное, узкоклиновидное или закругленное, иногда слегка несимметричное, очень редко сердцевидное; вторичные жилки многочисленные, тонкие, обычно слегка дугообразноизогнутые или неизогнутые, преимущественно извилистые, разветвленные у края, брохидодромные; у зубчатых форм часть ответвлений заканчивается в зубчиках края; между нормальными вторичными жилками нередко дополнительные жилки, теряющиеся в ткани листа, не достигая края; у многих видов с кожистыми листьями вторичные жилки почти не видны; сеть третичных жилок очень тонкая, слабо заметная, неправильная (рис. 161). Пыльцевые зерна в тетрадах, трехборзднопоровые, диаметр тетрад 50—55 μ ; диаметр пыльцевых зерен 30—34 μ ; очертание тетрад трехугольно-округлое или лопастное; борозды более или менее широ-

кие; поры простые, четко выраженные на проксимальной стороне в месте смыкания пыльцевых зерен друг с другом; экзина двухслойная, утолщенная в области пор, не выклинивается; эктэксина имеет крупнозернистую структуру; скульптура неясная; контур зерна неясноволнистый или угловатый (рис. 162). Плод — коробочка. С палеоцена. В СССР определялся из сармата и плиоцена Западной Грузии, однако данные отпечатки не могут считаться вполне достоверными. По пыльце с олигоцена. Достоверные находки в олигоцене и миоцене Дальнего Востока. Современное распространение: умеренные и холодные зоны Северного полушария, а также горы Юго-Восточной Азии и Гималаи, Новая Гвинея и Сев. Австралия. Некоторые виды произрастают в арктической области Северного полушария. Более 600 видов.

Cassiope D. Don, 1834. Тип рода — *Andromeda tetragon* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Низкие вечнозеленые кустарники с чешуевидными листьями. Пыльцевые зерна в тетрадах, трехборозднопоровые; диаметр 27—38 м; очертание тетрады округлое или треугольно-округлое; борозды широкие и длинные; экзина толстая, гладкая, двухслойность неясно выражена; контур ровный (рис. 163). С олигоцена. Олигоцен Павлодарского Прииртышья. Вне СССР: олигоцен — миоцен Зап. Европы. Современное распространение: циркумполярно и в Гималаях. Около 12 видов.

Leucothoe D. Don, 1834. Тип рода — *Andromeda axillaris* Lam., 1834; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья, цветки и плоды. Вечнозеленые или листопадные кустарники. Листья очередные, на коротких черешках, линейные, удлинненно-овальные, овальные или удлинненно-ланцетные; основание обычно узкоклиновидно-суженное или клиновидное, реже округлое, верхушка более или менее вытянутая, заостренная; край толкозубчатый или цельный, иногда завернутый на нижнюю сторону листа. Вторичные жилки тонкие, большей частью дугообразно изогнутые, преимущественно кампододромные; сеть третичных жилок очень тонкая, на отпечатках не сохраняется (табл. XXIII, фиг. 3). Цветки в пазушных или верхушечных кистях или метелках. Венчик яйцевидный или цилиндрический. Плоды почти шаровидные, пятилопастные, раскрывающиеся по створкам, сuture не утолщенные. В палеоботанической литературе представители рода определяются обычно как *Andromeda* L., представленного в настоящее время лишь двумя видами в хо-

лодных областях Северного полушария. Однако ископаемые формы отличаются от *Andromeda*, и их целесообразнее отнести к *Leucothoe*, о чем писал еще Шимпер (Schimper, 1874).

С в. мела. В. эоцен Туркмении (Кушка); н. третичные отложения Казахстана (Жамантуз); эоцен Южного Урала (Баки); эоцен правобережной Украины (Екатеринополье, Волянщина, Могильно, Тим); сармат Донбасса (Амвросиевка), средиземноморского яруса Дагестана (Кемах), майкоп Азербайджана (Хайвар-дере); неоген Грузии. Вне СССР: третичные отложения Зап. Европы,

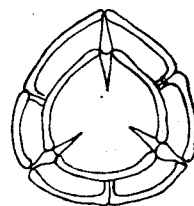


Рис. 163. *Cassiope* sp. — пыльцевая тетрада, $\times 800$; ср. олигоцен, Павлодарское Прииртышье (колл. ГИН)

С. Америки и Арктики. Современное распространение: Гималаи, Япония, Мадагаскар, С. и Ю. Америка. Около 35 видов.

Приводимые Конвенцом (Conwentz, 1886) побеги с чешуевидными листьями и цветки из янтарей Прибалтики, которые он относит к роду *Andromeda*, не могут быть отнесены ни к последнему, ни к *Leucothoe*, так как этим обоим родам не свойственны чешуевидные листья. Однако принадлежность этих остатков к *Ericaceae*, по-видимому, достоверна.

Andromeda L., 1753. Тип рода — *A. polifolia* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Отпечатки листьев из третичных отложений Украины, Казахстана, Туркмении и Зап. Европы, ранее относимые к роду *Andromeda*, имеют очень мало характерных признаков и позднейшими исследованиями относятся к *Leucothoe* и другим родам. Вечнозеленый, низкий кустарник, обитающий на болотах. Листья очередные, на черешках, мелкие, продолговато-овальные или линейные, кожистые с загнутыми краями; главная жилка сверху вдавлена, снизу сильно выступает, вторичные жилки очередные, лопатно-дуговидные, менее заметные. Цветки в зонтиковидной кисти, правильные, пятимерные. Плод — коробочка. Семена 1,0—1,8 \times 0,5—1,0 мм, овальные или косояйцевидные.

двояковыпуклые; кожура толстая, деревянистая; эпидермис тонкий, коричневый или черный, сильно блестящий; поверхность гладкая (табл. XX, фиг. 9). С олигоцена. Оligocen, миоцен Зап. Сибири, миоцен Алдана, плиоцен Воронежской области. Отпечатки листьев указываются с эоцена. По пыльце вне СССР: эоцен Зап. Европы и Америки. Современное распространение: север умеренной и арктической зоны обоих полушарий. Монотипный род.

Gaultheria L., 1753. Тип рода — *Gaultheria procumbens* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды и

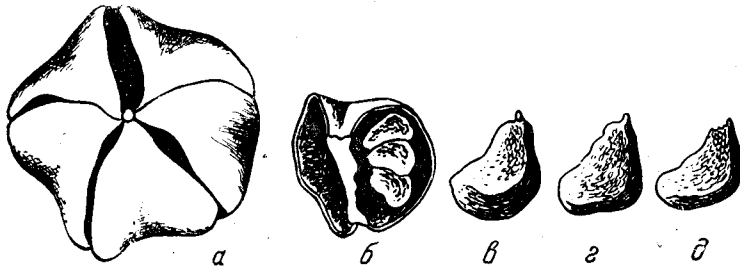


Рис. 164. *Gaultheria europaea* Dorof.: а — коробочка, $\times 9$; б — створка коробочки, $\times 9$; в—д — семена, $\times 16$. Оligocen, Белоруссия (колл. П. И. Дорофеева)

семена. Вечнозеленые, главным образом стелющиеся кустарники, реже небольшие деревца. Листья очередные, редко супротивные на коротких черешках, овальные, небольшие, кожистые, обычно зубчатые, реже цельнокрайние; жилки сверху вдавленные, снизу сильно выступающие. Цветки обычно в кистях или одиночные, правильные, четырех-пятимерные. Плоды — коробочки (иногда чашечка разрастается, становится мясистой и почти полностью прикрывает коробочку), распадающиеся на пять створок. Семена мелкие, слегка согнутые, в основании закругленные, на верхушке неровно срезанные, неравномерно выпуклые на боках; кожура толстая, снаружи покрыта ясными ячейками многоугольной формы (рис. 164). От олигоцена. Оligocen Белоруссии. Вне СССР: миоцен С. Америки. Современное распространение: С. и Ю. Америка, Восточная и Южная Азия, Малазия, Австралия. Более 100 видов.

Arbutus L., 1753. Тип рода — *Arbutus unedo* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья и пыльца. Вечнозеленые кустарники или деревья. Листья эллиптические или овальные, редко несколько яйцевидные, с коротко заостренной, реже закруг-

ленной верхушкой и закругленным или клиновидно-суженным основанием; край цельный или пильчатый, иногда неравномерно пильчатый (отдельные зубцы несколько более выделяются, чем другие). Вторичные жилки тонкие, иногда густо расположенные, обычно лишь слегка дугообразно изогнутые или более заметно изгибающиеся только у края, часто несколько извилистые, разветвленные около края, брохидодромные у цельнокрайних форм, со смешанным окончанием у зубчатых (часть разветвлений соединяется между собой, часть — заканчивается в зубцах края); между нормальными вторичными жилками нередко дополнительные — недоразвитые; третичные жилки очень тонкие образуют неправильную сеть; жилки следующих порядков образуют полигональные ячейки, в которых заметно окончание мелких жилок (табл. XXIII, фиг. 1). Пыльцевые зерна в тетрадах, трехборздно-поровые; размер тетрады 51—65 μ ; очертание тетрад округлое; очертание пыльцевых зерен трехлопастное; борозды узкие, щелевидные, заостренные на концах; поры узкие, щелевидные, неясно выражены; экзина двухслойная (двухслойность не всегда ясно выражена); структура экзины мелкозернистая, скульптура неяснобугорчатая; контур ровный или слегка волнистый

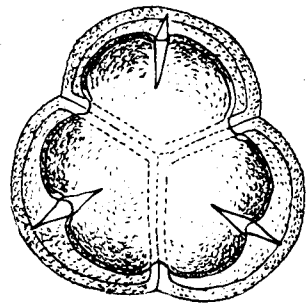


Рис. 165. *Arbutus* sp. — пыльцевая тетрада, $\times 800$; ср. олигоцен, Павлодарское Прииртышье (колл. ГИН)

(рис. 165). Плоды ягодообразные. С олигоцена. В СССР установлен в сарматских и плиоценовых отложениях Западной Грузии (Абхазия, Гурия). Вне СССР; указывается из олигоцена и миоцена Зап. Европы и миоцена и плиоцена С. Америки. По пыльце с олигоцена. Оligocen—миоцен Дальнего Востока (большинство находок из миоцена). Сове-

менное распространение: Канарские о-ва, Средиземноморье, Атлантическая Европа, Крым, Кавказ, Сев.-Зап. и Центр. Америка. 12 видов.

Vaccinium L., 1753. Тип рода — *Vaccinium myrtillus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья и семена. Листья простые, очередные, без прилистников, цельнокрайние или мелкозубчатые; форма листьев изменчивая от округлых до ланцетных. Жилкование перистое или перисто-дугонервное; у перисто-дугонервных листьев бывает от одной до трех пар базальных жилок, доходящих до верхушки: вторичные жилки брехидродромные, расставлены на неравном друг от друга расстоянии; третичные жилки почти такой же мощности, как вторичные, поэтому всегда хорошо заметные; жилки четвертого порядка отходят под углом, почти равном прямому (рис. 166). Плод — ягода. Семена мелкие, полусогнутые, косойцевидные или продолговатые, на верхушке неровно срезанные, неравномерно двояковыпуклые; кожура толстая или тонкая, снаружи ячеистая. С палеоцена. В СССР известен из палеоцена Зее-Буреинской равнины, палеогена Украины, сармата Молдавии, понта и киммерийских отложений Грузии (Абхазия). По семенам: миоцен Зап. Сибири, плиоцен Башкирии. Вне СССР: олигоцен, миоцен и плиоцен Зап. Европы и С. Америки, палеоцен — эоцен Аляски. По пыльце вне СССР: плиоцен Зап. Европы. Современное распространение: Северное полушарие от Полярного круга до высоких гор в тропической зоне. Около 130 видов.

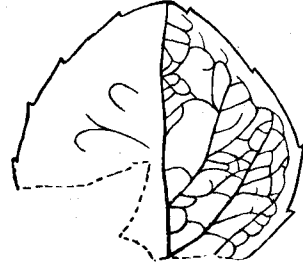


Рис. 166. *Vaccinium minimum* Kolak. — отпечаток листа, $\times 6$; плиоцен (киммерийский ярус) Абхазия (колл. А. А. Колаковского)

Необходимо отметить, что из описанных родов сем. Ericaceae лишь роды *Arbutus* и *Vaccinium* в ископаемом состоянии могут считаться вполне достоверными, в то время как остатки *Rhododendron* и *Leucothoe* из-за невыразительности общей формы листьев и по слабо выраженным вторичным и третичным жилкам не являются достоверными.

Вне СССР в ископаемом состоянии указываются роды: *Erica* L., *Andromedites* Ettings., *Arbutites* Ettingsh., *Arctostaphylos* Adans., *Loiseleuria* Desv. (*Chamaecistus* Gray), *Chamaedaphne* Moench., *Leiophyllum* (Pers.) Hedw. (*Dendrium* Desw.), *Epigaea* L., *Ericipites* Wodehouse, *Kalmia* L., *Lyonia* Nutt., *Menziesia* Smith, *Vacciniophyllum* Dawson, *Gaylussacia* H. B. K.

ПОРЯДОК 26. EBENALES

СЕМЕЙСТВО STYRACACEAE RICHARD, 1828*

Вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники. Листья очередные, простые, цельные, без прилистников, большей частью эллиптические или округлые, преимущественно зубчатые, реже цельнокрайние. Цветки обоеполые, актиноморфные, обычно четырех-пятичленные. Гинецей синкарпный, из трех-пяти плодolistиков; завязь верхняя или нижняя. Плоды сухие или костянковидные. Шесть родов и более 800 видов, распространенных в Средиземноморье, Восточной Азии и С. и Ю. Америке.

В ископаемом состоянии представители семейства известны с начала третичного периода.

* Составила Т. Н. Байковская (описание древесины — И. А. Шилкина).

Styrax L., 1753. Тип рода — *Styrax officinalis* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья, древесина и плоды. Вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники. Годичные кольца выражены неотчетливо, особенно плохо заметны под микроскопом; слои широкие. Сосуды среднего диаметра (тангентальный диаметр 40—70 μ), составлены из члеников с длинным клювиком. Перфорации лестничные, число перекладин от 15 до 28 (обычно 20—25), иногда число перекладин достигает 45. Поры на боковых члениках сосудов, окаймленные, обычно супротивные, тесно расположенные, но не смыкающиеся, до трех в диаметре. Межсосудистая поровость очередная. Волокнистые трахеиды составляют основную массу древесины, толстостенные с тангентальным диаметром 25—30. На боковых стенках трахеид в одном вертикальном ряду расположены окаймленные

поры с включенными внутренними отверстиями (округлыми) или отверстиями, пересекающими окаймление (щелевидные). Древесина рассеянососудистая. Просветы сосудов равномерно распределены по всему годичному слою, главным образом одиночные, реже сомкнуты по три-четыре или в группах по три просвета. Очертания просветов полигональной формы. Паренхима обильная, метатрахеальная, сетчатая. Полосы паренхимы одноклетные. Вся паренхима тяжевая, клетки узкие. Характерной особенностью этого типа древесины является наличие камерных клеток, которые в количестве 8—12 входят в состав тяжа паренхимы. Иногда в них видны кристаллы. Стенки камерных клеток тонкие. Лучи умеренно многочисленны, однорядные и двурядные, большей частью двурядные. Однорядные лучи палисадно-гомогенные, высотой до семи слоев, двурядные гетерогенные, высотой 15—17 слоев (табл. XXIV, фиг. 1а—г). Листья округлые, широкоэллиптические, реже эллиптические. Верхушка обычно коротко заостренная, основание закругленное или широко-клиновидное, край цельный (часто волнистый) с отдельными сосочкообразными или крючковидными зубчиками, преимущественно в верхней части листа; иногда край неровно выемчато-зубчатый. Вторичные жилки обычно довольно круто поднимаются вверх; вначале они слабо изогнутые или почти прямые, сильнее изгибаются, приближаясь к краю, нередко разветвленные, иногда извилистые, брохидодромные; при наличии зубчиков, одна из мелких веточек входит в зубец; третичные жилки резко выраженные, преимущественно перпендикулярны вторичным, иногда изогнутые или разветвленные, местами соединены поперечными перемиками; более мелкие жилки образуют полигональную сеть (табл. XXIII, фиг. 4). Плоды обычно почти шаровидные, сухие или костянквидные. Семена по одному-два в плоде, крупные, шаровидные или яйцевидные, слегка скошенные, в основании с большим косым рубчиком, на верхушке суженные; кожура толстая, трехслойная; поверхность гладкая или морщинистая, с тремя меридиональными ложбинками и тремя бороздками; при большом увеличении на поверхности видны мелкие, округло-многоугольные, сотовидные ячейки. С палеоцена. Установлены в в. олигоцене Сев.-Вост. Казахстана (Ашугас), олигоцене Зап. Сибири (плоды) и неогене Зап. Закавказья (листья, древесины и семена). Вне СССР: известен из эоцена Германии (Дармштадт) и Южн. Франции (Экс в Провансе), из ср. олигодена Германии и

в. олигодена Венгрии; ср. миоцена Швейцарии и Венгрии; из в. плиодена Германии, плиодена Польши и Германско-Голландской границы, из миоцена и плиодена Японии. В С. Америке известен в палеоцене. Современное распространение: тропические и субтропические области Евразии и Америки. Около 100 видов.

Недавно отпечатки листьев рода *Halesia* L. найдены А. А. Колаковским в н. плиодене Абхазии.

Вне СССР в ископаемом состоянии известен род *Pterostyrax* Sieb. et Zucc.

СЕМЕЙСТВО SYMPLOCACEAE DESFONTAINES, 1820

В семействе один род *Symplocos*, насчитывающий около 300 видов, распространенных в тропических и субтропических областях Азии и в Америке. В Зап. Европе представители семейства известны из олигодена Германии и плиодена Франции.

Недавно отпечатки листьев рода *Symplocos* установлены А. А. Колаковским в н. плиодене Абхазии.

СЕМЕЙСТВО EBENACEAE VENTENAT, 1799*

Листопадные и вечнозеленые деревья и кустарники. Листья очередные, простые, цельные, обычно кожистые, лишенные прилистников. Цветки обычно однополые, актиноморфные, трех-семичленные. Гинецей синкарпный; завязь верхняя. Плод — ягода. Пять родов и около 325 видов, распространенных в тропиках и субтропиках Европы, Азии и Америки, преимущественно в Юго-Вост. Азии и в Индии.

В ископаемом состоянии указывается с н. мела, было широко распространено в эоцене — миоцене Европы и С. Америки.

Diospyros L., 1753. Тип рода — *Diospyros lotus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья и чашечки. Листопадные и вечнозеленые деревья. Листья очередные, яйцевидно-эллиптические, овальные, ланцетные, заостренные у верхушки, суженные у основания, цельнокрайние. Жилкование перистое. Боковые жилки дугообразно идут к краям листа и соединяются между собой тонкими петлями; третичные жилки тонкие, вместе с жилками других порядков образуют густую сеточку (рис. 167—169). Чашечка четырехлопастная, остающаяся при плоде. Завязь восьмизубчатая. Плод — ягода. С в. мела. В мел Красноярского края (д. Симонова); палеоген Приморья (Амагу); олигоден Томска; миоцен Башкирии; сармат Липкан и Амвросиевки. Третичные отложения Хабаровска (чашечка).

* Составила Т. А. Якубовская.

Указание для сармата Вост. Грузии (Хвтееба) ошибочно (Палибин, 1933). Вне СССР: мел С. Америки, Гренландии, Ливии, эоцен — плиоцен Европы, Азии, С. Америки и арктических стран. Современное распространение: тропические и субтропические области земного шара, с немногими представителями в умеренных областях. Около 200 видов.

ружный слой его иногда склеренхиматозный. Семян мало или одно, обычно с эндоспермом. Около 40 родов и 600 видов, распространенных преимущественно в тропических и субтропических странах земного шара (в Старом Свете на о-ве Мадейра и в Марокко — *Sideroxylon marmulana* Banks и *Argania sideroxylon* Röm. et Schultz). Отдельные виды

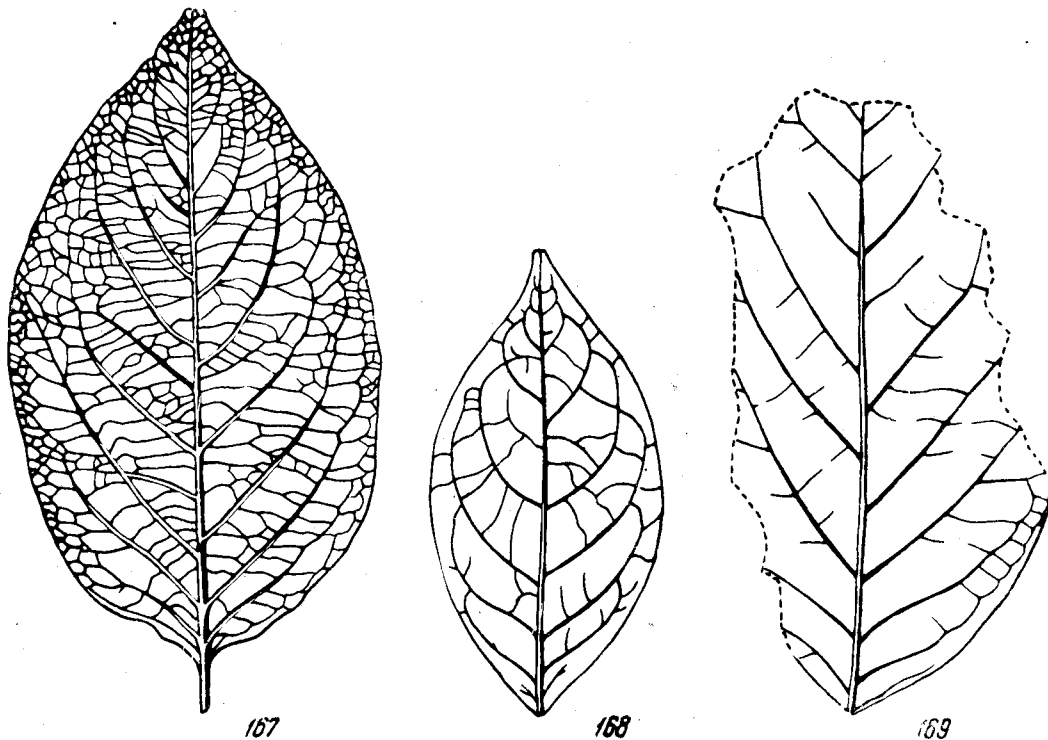


Рис. 167. *Diospyros lotus* L. — лист; современный. Рис. 168. *Diospyros neuburgiae* Grubov — лист; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (колл. М. Ф. Нейбург). Рис. 169. *Diospyros brachysepala* А. В.г. — отпечаток неполного листа; ср. олигоцен Сев. Приаралье (колл. Л. Ю. Буданцева)

СЕМЕЙСТВО SAPOTACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники с млечным соком. Листья простые, очередные, реже супротивные, цельнокрайние, перистонервные, кожистые или бумажистые. Цветки мелкие, обоеполые, актиноморфные, одиночные или в цимозных кистях или пучках. Чашечка с 4—12 свободными или сросшимися чашелистиками, венчик спайнолепестный. Тычинки, приросшие к лепесткам, в двух-трех кругах, наружный круг часто превращен в лепестковидные стаминодии или отсутствует. Пыльники экстрорзные. Гинецей синкарпный из четырех или многих плодолистиков, завязь верхняя с одним семезачатком в каждом гнезде. Плод ягодообразный, на-

заходят в теплоумеренные области США (род *Bumelia*).

В ископаемом состоянии описываются отпечатки листьев, побегов с листьями и цветками, остатки плодов и семена, пыльца, но находки представителей этого семейства большей частью сомнительны и недостоверны. Сомнительны также многочисленные отпечатки листьев. Подобные форма листьев и жилкование нередко встречаются в других семействах и еще не доказывают принадлежность этих листьев к сем. Sapotaceae, не говоря о целом ряде форм с плохо сохранившимся жилкованием, которые сближаются с сем. Sapotaceae и включаются в формальный род *Sapotacites* Ett. Остатки плодов, ранее определяемые сем. Sapotaceae (роды *Mimusops*, *Achras*, *Chrysophyllum*, *Bumelia*,

* Составила Н. Н. Имханицкая.

Sapotacites), относятся в настоящее время к другим семействам. Пыльцу, обнаруженную в буроугольных отложениях Зап. Европы, определяемую как сем. Sapotaceae, также нельзя считать вполне достоверной, поскольку подобный тип строения отмечен у других семейств (Myrsinaceae, Rubiaceae). Самые ранние остатки *Sapotaceae* указываются для в мела С. Америки (роды *Sapotacites*, *Bumelia*). Для третичных отложений Зап. Европы и С. Америки приводятся следующие современные роды: *Chrysophyllum* L., *Achras* Juss., *Sideroxylon* L., *Mimusops* L., *Dipholis* A. D.C., *Isonandra* Wight, *Lucuma* A. D.C., *Bumelia* Sw., а также *Sapotacites* Ett., *Sapotocarpum* Reid et Chandler, *Sapotispermum* Reid et Chandler.

Bumelia Swartz, 1788. Тип рода — *Bumelia retusa* Swartz, 1788; современный. В ископаемом состоянии указываются отпечатки листьев и остатки плодов. Вечнозеленые или листопадные деревья или кустарники, часто с колючими ветвями и очень твердой древесиной. Листья очередные, часто расположенные пучками на коротких боковых побегах, без прилистников, от обратноточечных и лопастных до эллиптических и ланцетных, с округлой, слегка выемчатой, заостренной или реже острой верхушкой и клиновидным или округленным основанием, цельнокрайние, опушенные или голые снизу, кожистые или бумажистые, 0,5—1,3 см длины, 0,2—6 см ширины. Жилкование перистое, брохиодромное. Вторичные жилки очередные, реже супротивные, в числе 4—30 пар, вначале более или менее прямые, затем извилистые, часто ветвящиеся, отходящие от главной жилки под углом 30—60°, часто косо вверх восходящие, изгибающиеся или прямые, почти параллельные друг другу, более или менее сближенные, образующие крупные петли или анастомозирующие друг с другом. Присутствуют промежуточные жилки, не достигающие края пластинки, более или менее прямые, часто почти параллельные вторичным жилкам, реже почти перпендикулярные к главной жилке, участ-

вующие в образовании третичной сети с продольно вытянутыми ячейками или ветвящиеся и переходящие в достаточно густую сеть жилок из ячеек неправильной угловатой формы, часто третичная сеть жилок неясная или совсем не выражена (табл. XXV, фиг. 1а, б). Плод ягодообразный, продолговато-эллипсоидальный или почти шаровидный, с остающимся столбиком, не более 2,5 см длины. Семя одно с корковидной гладкой блестящей кожурой, без эндосперма, семенной рубец маленький. Около 25 видов, распространенных в центральных США (на север до Канзаса и Миссури), в Центральной Америке и Вест-Индии и Ю. Америке (до Сев. Аргентины) во влажных и сухих лесах, по берегам рек и побережья, главным образом, в прибрежных зонах. Принадлежность многих отпечатков листьев, отнесенных к роду *Bumelia*, сомнительна и недостоверна. Остатки плодов, определяемых ранее как *Bumelia*, недостоверны. В СССР листовые находки рода *Bumelia* приводятся из в. эоцена Украины (Житомирская область, Воляница) и Туркменской ССР (Бадхыз), из олигоцена Курской области (Молотычи, Тим), в третичных отложениях Закавказья (Годердзи) и плиоцена Абхазии (Меоре — Атара). Однако эти находки нельзя считать вполне достоверными. Вне СССР: третичные отложения Зап. Европы и С. Америки. Ископаемые остатки из Зап. Европы известны, начиная с эоцена и кончая плиоценом. Максимального распространения род *Bumelia* достигает в олигоцене — миоцене. Наиболее древние находки *Bumelia* происходят из в. меловых отложений Аляски.

В СССР, кроме рода *Bumelia*, отмечаются также род *Achras* L. из эоцена Украины (Воляница) и Волгоградской области (Уши) и род *Sapotacites* Etti ng sh a u s e n из неогеновых отложений Закавказья (Годердзи). Однако эти определения сомнительны.

Древесина *Taenioxylon porosum*, описанная Felix из ср. олигоценых майкопских отложений, отнесенная им к сем. Sapotaceae, по всей вероятности, не имеет отношения к этому семейству.

ПОРЯДОК 27. PRIMULALES

СЕМЕЙСТВО MYRSINACEAE R. BROWN, 1810*

Вечнозеленые или реже листопадные деревья и кустарники. Листья большей частью очередные, простые, обычно кожистые, цель-

* Составили А. Л. Тахтаджян (*Ardisia*) и М. Д. Узнадзе (*Myrsine*).

нокрайние или зубчатые, лишенные прилистников. Жилкование перистое; вторичные жилки тонкие, камптодромные или реже краспедодромные; третичные жилки извилистые; жилки четвертого порядка образуют мелкие полигональные ячейки. Цветки обоеполые или однополые, актиноморфные, мелкие. Ча-

шелистиков четыре-шесть, свободных или чаще сросшихся у основания, остающихся. Венчик обычно сростнолепестный, большей частью четырех-шестилопастной. Тычинки в одинаковом числе с лепестками венчика и супротивные им, обычно приросшие к ним нитями. Гинецей синкарпный или лизикарпный, из четырех-шести плодolistиков; завязь обычно верхняя. Плод костянковидный. 32 рода и около 1000 видов, достигающих на юге до Новой Зеландии и Южн. Африки, а на севере до Японии, Мексики и Флориды.

В ископаемом состоянии указывается с в. мела, достоверно известно с эоцена, наибольшее распространения достигает в олигоцене.

Ardisia Swartz, 1788. Тип рода — *Ardisia tinifolia* Swartz, 1788; современный. В ископаемом состоянии известны отпечатки листьев. Небольшие вечнозеленые деревья или кустарники, реже полукустарники, очень редко травы. Листья обычно очередные, цельные, цельнокрайние, городчатые или зубчатые. Жилкование перистое, камптодромное или брохидодромное. В СССР более или менее достоверные отпечатки листьев только в неогеновых отложениях Годердзского перевала (Зап. Грузия). Вне СССР виды рода *Ardisia* указываются для палеогена и неогена С. Америки. Современное распространение: тропическая Америка, Тихоокеанские о-ва, Восточная, Юго-Вост. и Южн. Азия, Австралия. Около 250 видов.

Myrsine L., 1753. Тип рода — *Myrsine africana* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Листья кожистые, различной формы — от округлых до линейных, цельнокрайние или чаще зубчатые; вторичные жилки камптодромные, соединяясь, образуют краевую жилку; часты промежуточные жилки в числе одной или несколько в полях между боковыми жилками.

С палеоцена. В СССР приводится из палеоцена — эоцена Казахстана, эоцена Южн. Урала, палеогена Украины, миоцена Стерлитамакского кантона, неогена Зап. Закавказья (Годердзи) и плиоцена Абхазии (Кодор). Определены не вполне достоверно. Вне СССР: известно из палеогеновых и миоценовых отложений Зап. Европы, Прибалтики, Гренландии. Современное распространение: Азорские острова, субтропическая Африка, Мадагаскар, Аравия, Сокотра, Белуджистан, Афганистан, Индия, Бирма, Китай, Япония. Пять видов.

Описанный Конвентцом (Conwentz, 1886) из янтарей Прибалтики род *Myrsinopsis* Conwentz сомнителен.

Вне СССР в ископаемом состоянии указываются также роды: *Geissanthus* Hook. f., *Maesa* Forsk., *Myrsinites* E t t i n g s h., *Myrsinophyllum* Menz., *Pleioerites* E t t i n g s h., *Sendelia* Goerr., *Stylogyne* A. D C.

СЕМЕЙСТВО PRIMULACEAE VENTENAT, 1799*

Однолетние или многолетние травы, редко полукустарники. Листья большей частью супротивные или мутовчатые, иногда все прикорневые, обычно в розетках. Цветки одиноч-

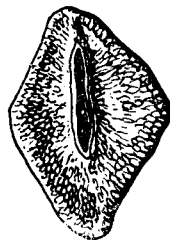


Рис. 170. *Androsace* sp. — семя, $\times 16$; миоцен, с. Карташево на р. Иртыше, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

ные или в метельчатых, кистевидных или зонтичных соцветиях, обоеполые, обычно актиноморфные. Гинецей лизикарпный; завязь верхняя. Плоды — коробочки. 29 родов и около 800 видов, распространенных по всем континентам, главным образом в горах умеренной области Северного полушария, реже в тропиках и в Южном полушарии.

Представители семейства известны в ископаемом состоянии от олигоцена.

Androsace L., 1753. Тип рода — *Androsace septentrionalis* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Однолетние или многолетние травы, прямостоячие или распростертые; листья главным образом в прикорневой розетке; цветки правильные, на общем цветоносе, одиночные или главным образом в зонтиках; венчик блюдцевидный; завязь верхняя; плоды — коробочки; семена 1,0—2,0 мм, в контуре угловатые или овальные, спинная сторона плоская, брюшная — сильно выпуклая, с боков сжатая с продолговатым рубчиком на верхушке; кожура тонкая, снаружи характерно ячеистая, черного или бурого цвета (рис 170). С мио-

* Составил П. И. Дорофеев.

цена. Миоцен Зап. Сибири. Современное распространение: Евразия, главным образом в горах Китая, несколько видов в Америке и даже на Огненной Земле. Около 100 видов.

Naumburgia Moench, 1802. Тип рода — *Lysimachia thyrsoflora* L., 1830; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Многолетнее травянистое растение с невысоким стеблем, супротивными или мутовчатыми листьями. Плоды — многосеменные коробочки. Семена в очертании овальные, 1—2 мм в поперечнике, со стороны спинки слабо выпуклые, с одной-двумя хор-

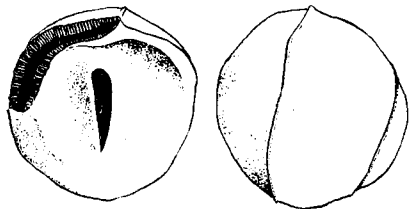


Рис. 171. *Naumburgia subthyrsoflora* Nikitin — семя с двух сторон, $\times 16$; плиоцен, с. Кривоборье, Воронежская область (колл. П. А. Никитина)

довидными бороздками, с двуграновыпуклым брюшком, обычно смятым и плоским, с продолговатым щелевидным рубчиком в середине, от которого к периферии идут едва заметные извилистые морщинки; кожура мягкая из столбчатых клеток; поверхность матовая на спинке, более шероховатая на брюшке (рис. 171). С миоцена. Миоцен Зап. Сибири, Башкирии и Украины, плиоцен Воронежской области. Современное распространение: берега водоемов и болота Европы, С. Америки,

Азии (на юг до Монголии, Японии и Китая). Монотипный род.

Lysimachia L., 1753. Тип рода — *Lysimachia vulgaris* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Многолетние травы, прямостоячие или стелющиеся с очередными или супротивными листьями. Плоды — многосеменные коробочки. Семена в очертании округло-многоугольные, 1,5—2 мм в поперечнике, со стороны спинки плоские или слабо выпуклые; брюшко с двугранным, довольно высоким выступом с продолговатым рубчиком. Кожура двухслойная; внешний слой толстый, рыхлый из столбчатых клеток, серо-

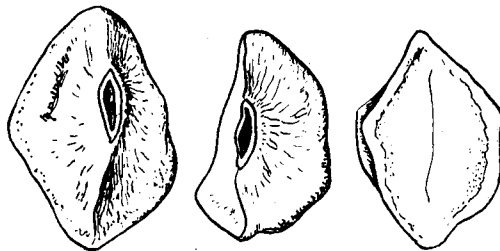


Рис. 172. *Lysimachia angulata* Dogof. — семена, $\times 16$; олигоцен, с. Екатерининское на р. Авросимовка, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

вато-коричневого цвета, поверхность его снаружи ноздреватая; внутренний слой тонкий, гладкий, черный (рис. 172). С олигоцена. Олигоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен Украины. Современное распространение: главным образом умеренные и субтропические области Северного полушария, несколько видов заходит в Ю. Америку, Южн. Африку, Австралию. Около 160 видов.

Кроме того, из плиоцена Франции и Англии указывается род *Primula*.

ПОРЯДОК 28. MALVALES

СЕМЕЙСТВО ELAEOSARPACEAE DE CANDOLLE, 1824*

Деревья или кустарники, иногда эпифиты, вечнозеленые или листопадные. Листья простые, очередные или супротивные, с прилистниками, обычно пальчатые, зубчатые, городчатые, редко цельнокрайние или почти цельнокрайние. Цветки обоеполые, актиноморфные, в кистях, метелках или дихазиях. Чашелистики в числе четырех-пяти, свободные или сросшиеся, створчатые. Венчик из четырех-

пяти свободных или сросшихся лепестков или реже отсутствует. Тычинок много, свободные или очень редко сросшиеся в основании, обычно расположенные на диске. Пыльники открывающиеся двумя верхушечными или боковыми порами. Гинецей синкарпный, из двух или многих плодолистиков, с двумя или многими семязачатками в каждом гнезде. Плод — коробочка, ягода или костянка. Семя с прямым зародышем и обильным эндоспермом. 12 родов и свыше 150 видов, широко распространенных в тропических странах земного шара. Подавляющее большинство родов и видов произрастает в Юго-Восточной Азии.

* Составила Н. Н. Имханицкая.

Лишь отдельные виды выходят за пределы тропических областей и встречаются в теплоумеренном поясе Северного полушария (род *Elaeocarpus*).

В ископаемом состоянии известны из третичных отложений Европы, Азии, Америки, Австралии, начиная с палеоцена — эоцена, по отпечаткам листьев, остаткам плодов и семенам. Однако ископаемые находки немногочисленны. Наиболее часто встречается род *Elaeocarpus* L. В ископаемом состоянии отмечены также род *Vallea Mutis* (Ю. Америка) и род *Echinocarpus* Bl., представленный остатками плодов и семенами из лондонских глин.

Elaeocarpus L., 1753. Тип рода — *Elaeocarpus serrata* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии указываются листья и плоды. Деревья до 30 м высотой или кустарники. Листья очередные, часто скученные на верхушках ветвей, ланцетные, эллиптические, яйцевидные, обратнояйцевидные; на верхушке от округленных до удлинненно-остроконечных; в основании от узкоклиновидных до сердцевидных; по краю пильчатые, зубчатые, городчатые, волнистые, реже почти цельнокрайние; коротко- и длинночерешчатые, 1,5—25 см длины, 0,9—10 см ширины, кожистые или бумажистые. Жилкование перистое; вторичные жилки очередные, реже супротивные, иногда отставленные друг от друга на значительное расстояние (до 2,6 см) в числе 6—14 пар, отходящие от главной жилки под углом 20—50°, более или менее круто дуговидно-изгибающиеся, в верхней части вильчато-ветвящиеся и соединяющиеся друг с другом петлями, обычно неправильными, угловатыми, от наружной стороны которых отходят третичные жилки в бухты зубцов. Нередки ветви вторичной жилки, частично входящие в бухты зубцов, частично соединяющиеся угловатыми анастомозами с предыдущей жилкой; более редки вторичные жилки и их ответвления, заканчивающиеся в бухтах зубцов и соединяющиеся друг с другом анастомозами. Нижняя пара вторичных жилок отходит от основания пластинки. Третичные жилки почти перпендикулярны вторичным и главной, часто вильчато-ветвящиеся, иногда образующие мелкочаечистую сеть жилок (табл. XXV, фиг. 2). Гинецей из одного-двух-пяти плодолистиков, завязь с двумя или многими семязачатками в одном гнезде. Плод — костянка с одной часто бугорчатой или неправильнойчато, одно-, трех-пятигнездной, одной-пятью семенной косточкой, обнаруживающей иногда тенденцию к раскалыванию по гнездам.

В ископаемом состоянии приводится несколько видов рода *Elaeocarpus*, представленных отпечатками листьев и остатками плодов из третичных отложений Европы, Азии, Америки и Австралии. В СССР: описаны отпечатки листьев из олигоцена окрестностей г. Калининграда и плиоцена Абхазии. Эти определения нельзя считать вполне достоверными. Остатки плодов, относимых ранее к роду *Elaeocarpus* из олигоценовых буроугольных отложений Прибалтики и Средней Европы, определены неправильно и в настоящее время относятся к формальным родам *Ganitrocera Kircheimer* (1934) и *Arctostaphyloides Kircheimer* (1936). Вне СССР: достоверны отпечатки листьев из палеоцена — эоцена Аляски, миоцена Европы, плиоцена Японии, остатки плодов из третичных отложений Австралии. Современное распространение: Индия, Цейлон, Восточная и Юго-Вост. Азия, Новая Гвинея, Австралия, Новая Каледония, Новая Зеландия, Мадагаскар, тропическая Африка. Свыше 90 видов.

СЕМЕЙСТВО TILIACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Листопадные, реже вечнозеленые деревья или кустарники, редко травы. Листья очередные, простые, иногда лопастные, зубчатые, реже цельнокрайние (например, некоторые современные виды рода *Tilia* L.), часто неравнобокие, с прилистниками; жилкование перистое или перисто-пальчатое, камптодромное или краспедодромное, жилки третьего порядка, чаще более или менее прямые, между собой параллельные или извилистые и непараллельные (в последнем случае они выступают менее ясно), всегда слабо ветвящиеся. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные, обычно собранные в симподиальные соцветия. Чашелистиков и лепестков обычно по пяти. Пыльцевые зерна трехпоровые, редко двух-, четырех-шестипоровые, трехборозднопоровые, редко четырех-шестиборозднопоровые; в полярном положении округлые, трехугольноокруглые, четырех-шестиугольноокруглые; в экваториальном — эллиптические; сплюсненно-эллиптические, удлинненно-эллиптические; борозды узкие, часто щелевидные, заостренные или притупленные, очень короткие или длинные; поры простые или камерные, погруженные и непогруженные, часто выходящие за пределы борозд или бороздновидные, попарно сближенные концами, наклонно пересекают экватор; экзина двухче-

* Составил И. В. Васильев (описание пыльцы — А. Н. Гладкова).

тырехслойная; слои более или менее равной толщины; эктэксина столбчатая или булаво-видная, обычно покровная; редко шиповатая, в плане — сетчатая; эндэксина у пор часто утолщена. Гинецей из 2—10 плодолистиков; завязь верхняя. Плод мясистый или сухой (раскрывающийся или нераскрывающийся), разных типов. Около 41 рода и 400 видов, рас-

известны листья, прицветные листья, плоды, древесина и пыльца. Листья очередные, округлые или яйцевидные, с сердцевидным, усеченным или слегка клиновидным основанием, симметричные или несимметричные, на верхушке обычно оттянутые в остроконечие, по краю зубчатые или реже цельнокрайние (некоторые современные виды); зубы могут быть пильчатые, постепенно оттянутые в острие или с округлым основанием и как бы насаженным остроконечием; жилкование в основании листа дланевидное, выше — перистое; базальных жилок три-семь, средняя продол-

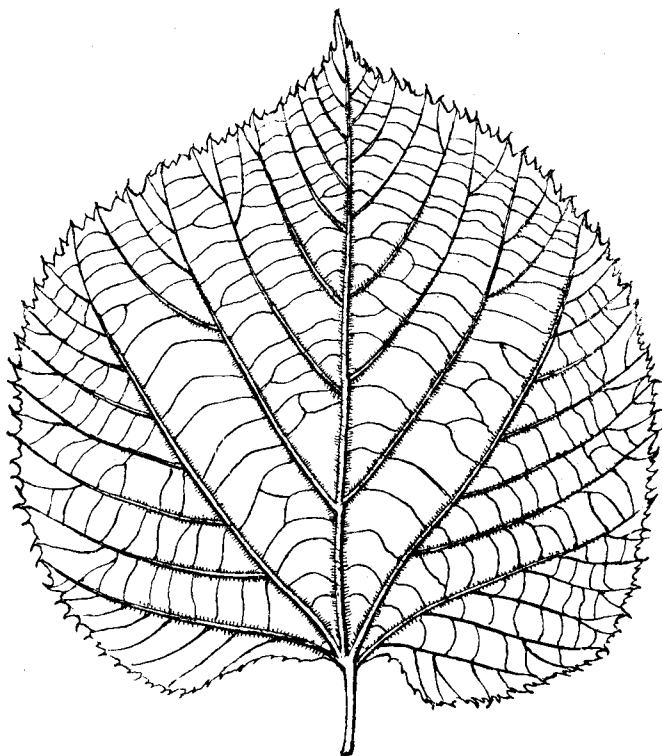


Рис. 173. *Tilia europaea* L. — лист; современный

пространенных в тропической, субтропической и умеренной областях всех континентов (за исключением Антарктиды).

Имеются указания о появлении представителей семейства Tiliaceae в н. мелу Новой Зеландии (D. R. MacQueen, 1951); наиболее широкого распространения достигало в третичном периоде, когда заходило в Северном полушарии вплоть до современных арктических областей. На территории СССР в ископаемом состоянии найдены представители родов *Tilia* L., *Grewia* L., *Apeibopsis* Heer, *Grewiopsis* Saporta, *Nordenskiöldia* Heer(?). По пыльце семейство указывается с эоцена.

Tilia L., 1753 (= *Tiliophyllum* Newberry, 1895). Тип рода — *Tilia europaea* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии

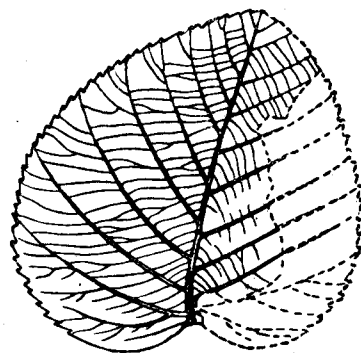


Рис. 174. *Tilia multinervis* Kornilova — отпечаток и противопечаток листа; олигоцен, Тургай, Казахстан (Корнилова, 1955)

жается в вершину листа, а боковые дают ответвления, заходящие в зубцы (т. е. краспедодромные); жилки второго порядка в количестве 5—10 пар супротивные или более или менее сближенные, также заходящие в зубцы; жилки третьего порядка представителей более примитивных групп (секции *Trichophilyra* Ig. Vassil., *Lindnera* Rchb., *Anastraea* V. Engl.) прямые, между собой параллельные, образующие сеть из более или менее прямоугольных фигур; у представителей наиболее прогрессивной секции *Tilia* Neigl. жилки третьего порядка большей частью извилистые, между собой непараллельные (рис. 173, 174). Прицветный лист перепончатый или кожистый, ланцетный или языковидный (лопатчатый), цельнокрайний, сросшийся на некотором протяжении с осью соцветия или прикрепленный к ней лишь своим основанием; вдоль прицветного листа проходит средняя жилка, от нее отходят в обе стороны боковые жилки, разветвляющиеся и образующие мелкую сеть — диктиодромия (рис. 175; табл. XXV, фиг. 3). Пыльцевые зерна трехборзднопоровые, редко четырехшестиборзднопоровые, диаметр 24,0—49,5μ; в полярном положении округлые, треугольно-

округлые, шестиугольно-округлые; в экваториальном — сплюсненно-эллиптические; борозды узкие, очень короткие, не всегда обнаруживаются; поры крупные, камерные, погруженные, выходят за пределы борозд; контуры камер в полярном положении пыльцевого зерна трапециевидные или округлые; стенки и дно поровых камер образованы верхним сильно утолщенным слоем эндэксина, не распространяющимся за пределы поровых камер; экзина четырехслойная; экт- и эндэксина равной толщины или эктэксина несколько толще; эктэксина булавовидная, мелкосетчатая; внутренний слой ее состоит из коротких стерженьков, наружный — из небольших округлых головок, разъединенных или слитых в покровный слой; эндэксина двухслойная, верхний, сильно утолщенный у пор, слой образует стенки и дно поровых камер; нижний — толщины не меняет; скульптура экзины мелкобугорчатая, в плане — сетчатая; контур пыльцы извилистый (рис. 176, 177; табл. XX, фиг. 10). Плоды орехообразные, округлые или яйцевидные, 0,5—1,0 см длины, гладкие, бугорчатые или с (4/5/6) ребрами, (4/5/6)-камерные, обычно односеменные, реже двусеменные (см. рис. 175). С в. мела. Указания на нахождение представителей рода *Tilia* L. в в. мелу недостаточно достоверны. В третич-

Урала, Зап. Казахстана, Камчатки; олигоцен Прибалтики, центральных и южных районов Европейской части СССР, Крыма, Сев. Кавказа (хадум, ср. и н. майкоп). Южн. Приуралья, Урала, Зап.-Сибирской низменности,

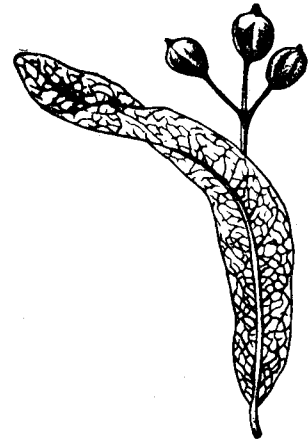


Рис. 175. *Tilia dasystyla* Stev. — прицветный лист и плоды; современный

Казахстана (Сев. и Сев.-Вост. Казахстан, Тургайская впадина), Приморской области; миоцен Прибалтики, центральных и южных районов Европейской части СССР, Кавказа,

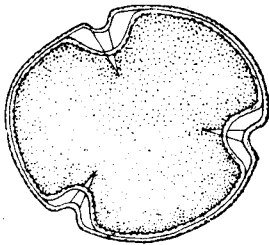


Рис. 176. *Tilia* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; олигоцен, Приморье (колл. ВНИГРИ)

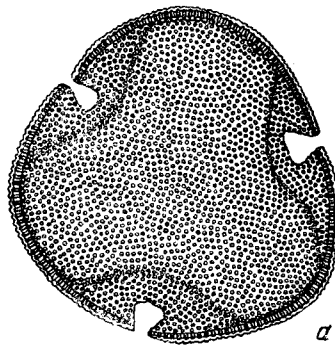
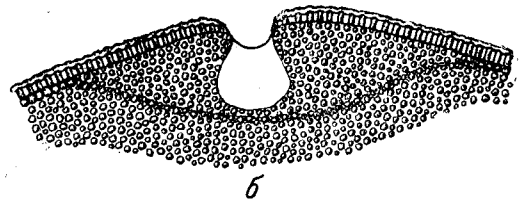


Рис. 177. *Tillia* sp.: а — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; б — деталь поры, $\times 1350$. миоцен, Южн. Урал (колл. ВНИГРИ)



ном периоде был более широко распространен, чем в настоящее время, заходя на север до 80° с. ш. В палеогеновых, неогеновых и четвертичных отложениях Европейской части СССР, Кавказа, Зап. Сибири, Дальнего Востока, в палеогене Казахстана, Алтая. Вне СССР: в мел Японии; палеогеновые, неогеновые и четвертичные отложения Зап. Европы, Китая, Японии, С. Америки. По пыльце с эоцена. Эоцен Прибалтики, Украины, Южн.

Южн. Приуралья, Зап.-Сибирской низменности, Лено-Вилуйской впадины, Прибайкалья, Приморского края, Сахалина, Камчатки; плиоцен Поволжья, Зап. Казахстана, Южн. Приуралья (акчагыл), Сев. Кавказа. Вне СССР: третичные отложения Средней Европы, С. Америки; плейстоцен Бельгии. Современное распространение: умеренные области Евразии и С. Америки, на севере до 65° с. ш., на юге до зоны тропических лесов Юго-Вост. Китая и Индокитая, а также тропиков Южной Мексики. Около 50 видов.

Grewia L., 1753. Тип рода — *Grewia occidentalis* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья и плоды. На тер-

нии закругленные или сердцевидные, иногда более или менее асимметричные, остро- или пильчато-зубчатые, редко цельнокрайние; жилкование пальчатоперистое, из основания листа выходят три-семь жилок, из которых средняя продолжается до вершины, а остальные, более или менее изгибаясь, поднимаются кверху или протягиваются (обычно нижняя пара) параллельно нижнему краю листа; от центральной жилки отходят очередно расположенные жилки второго порядка, заходящие в зубцы (краспедодромия) или загибающиеся и образующие петли (камптодромия); от жилок второго порядка, так же как и от боковых базальных жилок иногда отходят дугообразно-изгибающиеся жилки, направляющиеся в зубцы. Жилки третьего порядка, анастомозируя, образуют густую сеть более или менее правильных прямоугольных или трапециевидных фигур (рис. 178, 179). Плоды костянообразные, более или менее округлые, косточки (мезокарпий) со скульптурой из переплетающихся валиков (рис. 180). Палеоцен — ныне. Многие образцы, ранее относившиеся к роду *Grewia*, при тщательной проверке оказались принадлежащими, главным образом, к роду *Cercidiphyllum*. Вне СССР: олигоцен — миоцен Зап. Европы, палеоцен — миоцен С. Америки, эоцен Индии. Современное распространение: тропические и субтропические области Азии, Африки, Австралии (*G. oppositifolia* Roxb. произрастает в Сев. Зап. Гималаях, а близкий вид *G. biloba* D. Don — в Сев. Китае и Корее). До 100 видов.

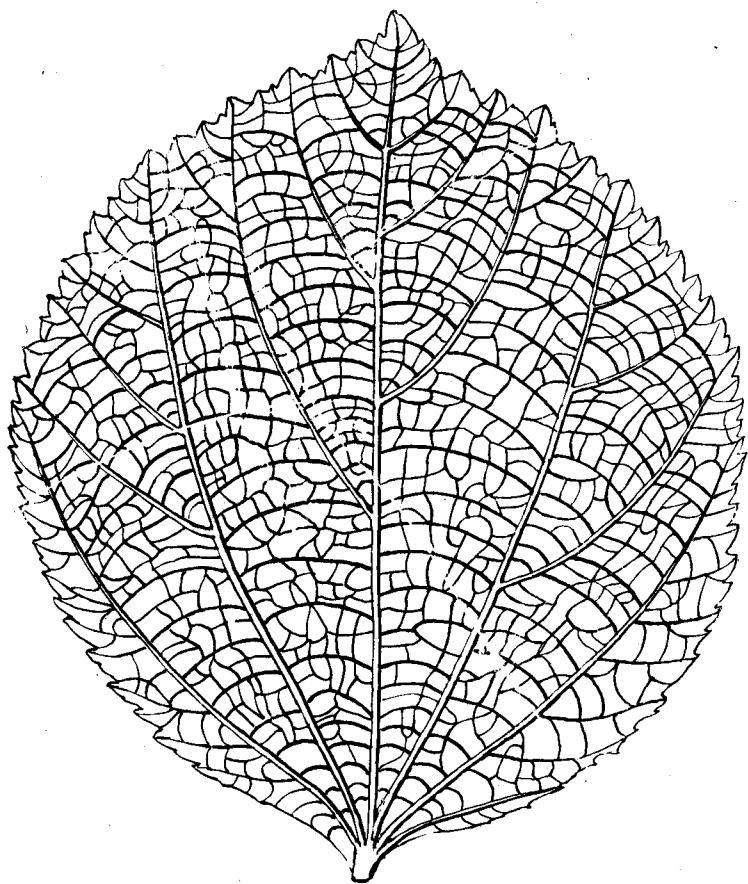


Рис. 178. *Grewia asiatica* L. — лист; современный

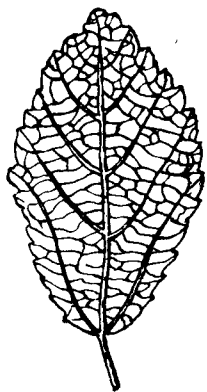


Рис. 179. *Grewia occidentalis* L. — лист; современный

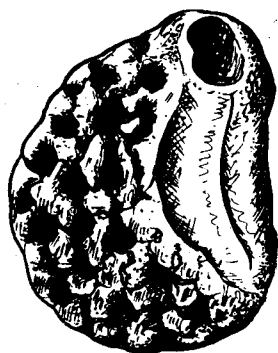


Рис. 180. *Grewia biloba* D. Don. — плод, $\times 9$; современный

ритории СССР найдены только листья. Деревья и кустарники. Листья на черешках, очередные, округлые или яйцевидные, в основа-

Grewiopsis Saporta, 1866. Тип рода — *Grewiopsis credneriaeformis* Saporta, 1866; палеоген Франции. Род, установленный по отпечаткам листьев. Листья округлые или яйцевидные, иногда лопастные, по краю большей частью остро-выемчато-зубчатые, более или менее сердцевидные у основания, жилкование перистодланевидное, краспедодромное; из основания листа иногда выходит несколько жилок, срединная из которых проходит по середине листа и входит в его вершину, по пути ответвляя очередно-расположенные вторичные жилки, заходящие в зубцы; другие базальные жилки направля-

ются вдоль края листа, загибаясь вверх и давая ответвления, заходящие в зубцы; жилки третьего порядка выступают на нижней стороне листа и соединяют вторичные жилки под прямым углом, образуя более или менее прямоугольные фигуры (рис. 181). С в. мела до эоцена. В. мел Буреи, Анадыря, Колымы;

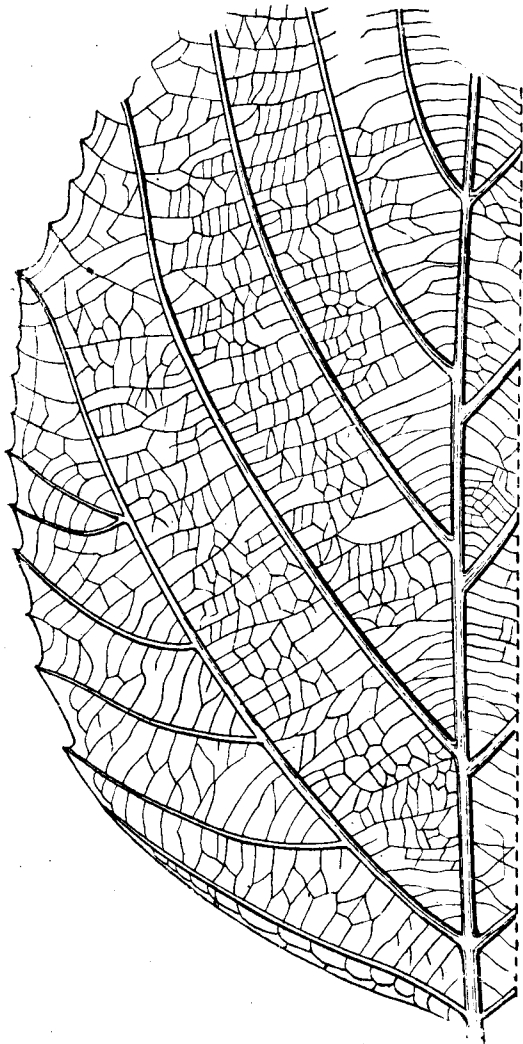


Рис. 181. *Grewiopsis credneriaeformis* Sap. — отпечаток левой половины листа; эоцен, Франция (Schimper, 1874)

палеоцен Сев.-Вост. Азии (оз. Тастах), Волгоградской области (гора Уши). Вне СССР: эоцен Зап. Европы (Франция); эоцен — н. олигоцен Зап. Европы (Венгрия); в. мел — эоцен С. Америки. Вероятно, тождествен с современным родом *Grewia* L.

Apeibopsis Heer, 1859 (= *Cucumites* Bowerbank, 1840). Тип рода — *Apeibopsis gaudinii* Heer, 1859; миоцен Швейцарии.

Род, установленный по отпечаткам листьев и по плодам. Листья довольно крупные, в очертании яйцевидные, с сердцевидным основанием, цельнокрайние, иногда слегка волнистые по краям; жилкование перистое, камптодромное; вторичных жилок шесть-девять пар, очередных или супротивных, самая нижняя пара тонкая, по выходе из основания листа загибается книзу и идет па-

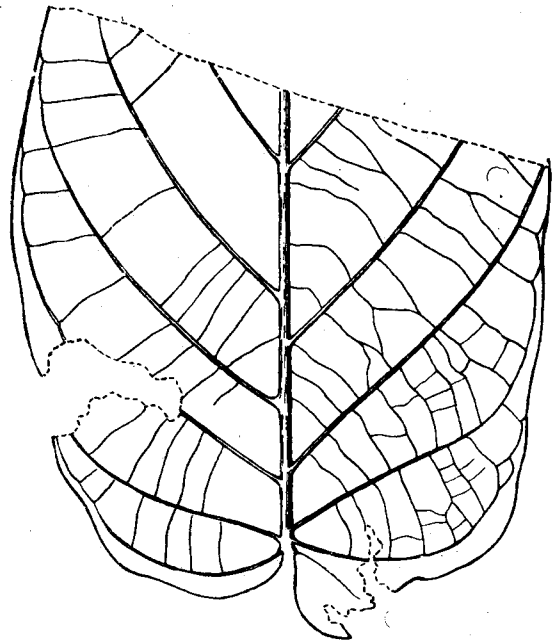


Рис. 182. *Apeibopsis deloessii* Heer — отпечаток нижней половины листа; миоцен, Швейцария (Heer, 1859)

раллельно краю листа, остальные несколько толще, дуговидно изгибаются и подходят к краю листа, соединяясь друг с другом слегка извилистыми третичными жилками, образующими более или менее прямоугольные фигуры (рис. 182; табл. XXV, фиг. 4). Плод крупный, коробочковидный, округлый, слегка сплюснутый с полюсов или яйцевидный, 7—16-камерный снаружи бороздчатый, многосеменной. Семена округлые, мелкие, расположенные в каждой камере в два ряда. С в. мела до миоцена. В СССР известны только листья *A. deloessii* Heer из миоцена Дагестана (Кемах, Хайвол-дере), Грузии (оз. Микель-Габриели), ср. миоцена Сев. Кавказа (ст. Отрадная). Вне СССР: эоцен Англии, эоцен — миоцен Зап. Европы, мел — эоцен С. Америки.

Вероятно, тождествен или близок к современному роду *Apeiba* Aubl.

Кроме того, вне СССР в ископаемом состоянии известны представители родов: *Pentace Hassk.*, *Colona Cav. (Columbia Pers.)*, *Luehea Willd.*, *Lueheopsis Martyn.*

СЕМЕЙСТВО STERCULIACEAE VENTENAT, 1805*

Вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники (иногда лианы) или травы. Листья очередные, простые, цельные или пальчатолопастные или сложные, с опадающими прилистниками. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные или реже зигоморфные, пяти-

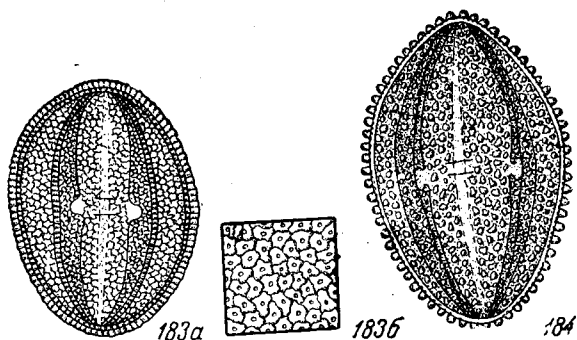


Рис. 183. *Sterculia* sp.: а — пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; б — деталь строения экзины, $\times 1350$. Миоцен, Приморье (колл. ВСЕГЕИ).
Рис. 184. *Sterculia* sp. — пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; олигоцен, Приморье (колл. ВСЕГЕИ)

членные. Чашелистиков три-пять, у основания сросшихся. Лепестки мелкие и редуцированные или отсутствуют. Гинецей синкарпный, обычно из четырех-пяти плодолистиков; завязь верхняя. Плоды кожистые или мясистые (редко деревянистые), раскрывающиеся или нераскрывающиеся. Более 50 родов и 750 видов, распространенных в тропических областях обоих полушарий, с немногими представителями в субтропических странах (род *Firmiana*).

В ископаемом состоянии представители семейства известны начиная с в. мела. Приводимая иногда из третичных отложений *Buettneria aequalifolia* Гоерр. относится к роду *Alangium*. Большинство приводимых для территории СССР отпечатков листьев тропического рода *Sterculia* ошибочны.

Firmiana Marsigli, 1786. Тип рода — *Sterculia platanifolia* L. f., 1781; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Листопадные деревья. Листья простые, крупные, трех-пятилопастные или цельные, боль-

* Составили Т. Н. Байковская и Н. К. Стельмак (*Sterculia*).

шей частью эллиптические или округлые. Основание преимущественно сердцевидное. Верхушки лопастей коротко заостренные, синусы между лопастями преимущественно острые. Край цельный. Главная жилка мощная. От ее основания обычно отходят одна-две пары базальных жилок; они прямые или слегка изогнутые, с большим количеством ответвлений; в доли основания следует пара тонких недоразвитых базальных жилок, также с многочисленными ответвлениями; вторичные жилки большей частью очередные, слегка дугообразные или почти прямые, изогнутые у самого края; все жилки и их ответвления, за исключением базальных, идущих в лопасти, обычно камптодромные, лишь иногда некоторые заканчиваются в крае; сеть третичных жилок неправильная, петлевидная (табл. XXVI, фиг. 1). С олигоцена. В СССР известна из сарматских отложений Амвросиевки и Крынки. Вне СССР установлена в олигоценых отложениях Германии (Зенфтенберг) и миоцене Китая (Шаньдун). Современное распространение: умеренные и тропические области Азии и Африки (один вид). Около 10 видов.

Sterculia L., 1753. Тип рода — *Sterculia foetida* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья и пыльца. Листопадные или вечнозеленые деревья или кустарники с простыми, лопастными или пальчатосложными листьями. Цветки однополые или полигамные. Пыльцевые зерна трехборозднопоровые, диаметр 27,7—32,0 μ ; в полярном положении округло-треугольное, в экваториальном — эллиптическое и широкоэллиптическое; борозды узкие заостренные; поры экваториальные, диаметр пор превышает ширину борозд; экзина грубая, много- или двухслойная; эндэксина тоньше эктэкзины, гладкая или текстурная; скульптура бугорчатая или сетчатая; контур неровный (рис. 183, 184). С в. плиоцена. Н. плиоцен Абхазии (Кодор). По пыльце со ср. эоцена: ср. эоцен Украины, ср. — в. эоцен Тургайской впадины; в. эоцен — н. олигоцен Сев. Приаралья; н. — ср. олигоцен Сев.-Зап. Кавказа; олигоцен — миоцен Приморья; н. миоцен Н. Дона, возможно Тургайской впадины; ср. миоцен Львовской области; в. миоцен низовьев р. Днепра. Современное распространение: обитатели тропиков обоих полушарий, но главным образом Восточной Индии и Малайского архипелага. Более 100 видов.

Pterospermites Heer, 1859, 1871. Тип рода — *Pterospermites vagans* Heer, 1859; тортон Швейцарии, Энинген. — Род описан-

ный первоначально по остаткам плодов. В ископаемом состоянии известны листья и плоды. Листья кожистые с коротким или длинным черешком, сердцевидные или клиновидные у основания, неравносторонние, цельные или неяснолопастные, слегка щитовидные, широкоовальные или удлиненные, цельнокрайние или редкозубчатые. Жилкование у широких слаболопастных листьев пальчато-перистое, у удлиненных — перистое. Вторичные и базальные жилки слегка дугообразноизогнутые или почти прямые, с ответвлениями у края (базальные — дают ответвления часто на всем своем протяжении); камптодромные у цельнокрайних форм; у листьев с зубчатым краем ответвления, идущие в зубцы — краспедодромные; третичные жилки прямые или изогнутые, иногда разветвленные, перпендикулярны вторичным (табл. XXVI, фиг. 2). Плод — сжатый, крылатый, крылья перепончатые, без жилок. Семя изогнутое. В. мел — в. миоцен (в последнем — лишь плоды). В СССР: известны только отпечатки листьев. Установлен в в. меловых и н. третичных отложениях азиатской территории (Сахалин — сеноман — турон, эоцен; Камчатка — сенон; Зее-Буреинская равнина — датский ярус; Анадырский бассейн — эоцен). Описанные Поярковой (1936) остатки листьев *Pterospermites* из третичных отложений Сахалина (Лянгри, Вагис) недостоверны. Вне СССР: установлен в н. третичных отложениях Гренландии (Атанекердлук), в палеоцене и в. олигоцене Франции (Сезанн, Армиссан); в н. эоцене Англии (Алум Бэй); в ср. олигоцене Италии (Санта Жюстина); в в. олигоцене и в. миоцене Швейцарии; в ср. миоцене Австрии (Венский бассейн); в н. миоцене (в. олигоцене) Чехословакии (Билин); в в. миоцене Венгрии (Эрдобень). В С. Америке указывается из в. меловых — н. третичных отложений США и из эоцена и олигоцена Аляски.

Из н. плиоцена Абхазии А. А. Колаковский приводит отпечатки рода *Melochia* L.

Вне СССР в ископаемом состоянии известны также роды: *Sterculiocarpus* Веггу, *Firmianites* Соск., *Fremontia* Тоггеу, *Pterospermum* Schreber, *Dombeyopsis* Ung., *Buettneria* Loefling.

СЕМЕЙСТВО

MALVACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Деревья, кустарники или травы. Листья очередные, простые, цельные или более или менее лопастные, обычно с пальчатым жилкова-

нием, с прилистниками. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные. Под чашечкой часто имеется подчашие. Чашелистиков и лепестков пять. Тычинки многочисленные, сросшиеся нитями. Пыльцевые зерна обычно крупные и шиповатые. Гинецей синкарпный, из двух или многих плодолистиков; завязь верхняя. Плод — обычно коробочка или распадающийся при созревании на отдельные плодолистики (отделяющиеся друг от друга и от оси), иногда ягода или крылатка. 82 рода и около 1500 видов, распространенных почти по всему земному шару, но особенно многочисленных в тропической Америке.

В ископаемом состоянии представители семейства известны начиная с миоцена.

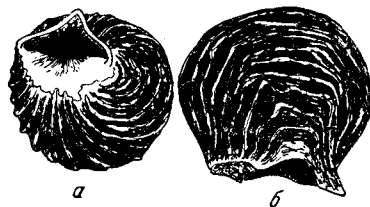


Рис. 185. *Kosteletzkya nikitinii* Doroф.: а—б — семена, $\times 16$; миоцен, Б. Орловка на р. Сал, Ростовская область (колл. П. И. Дорофеева)

Kosteletzkya C. Presl, 1835. Тип рода — *Kosteletzkya sagittata* C. Presl, 1835; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Травянистые растения с прямым, ветвистым, в основании древеснеющим стеблем и с крупными одиночными цветами. Плоды — коробочки. Семена согнутые, полушаровидные 1,1—5,0 мм в поперечнике, слегка сжатые с боков, с большим трехугольным отверстием, ведущим в семенную камеру, с толстой кожурой, снаружи шероховатой и покрытой концентрическими, часто несплошными или ветвящимися бороздками (рис. 185). С миоцена. Миоцен, плиоцен Н. Дона. Современное распространение: литорали или ксерофитные области Средиземноморья, тропической Африки, приатлантической С. Америки, о-ва Кубы. Восемь видов.

Hibiscus L., 1753. Тип рода — *Hibiscus syriacus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны отпечатки листьев и семена. Деревья, кустарники, травы, с очередными крупными листьями на коротких или довольно длинных черешках, округлыми, яйцевидными, ромбовидными, цельными трех-пятилопастными или даже трех-пятираздельными, с тремя-пятью тупыми крупными зуб-

* Составил П. И. Дорофеев.

цами, с клиновидным или выемчатым основанием, по краю городчатые или однажды-дваждызубчатые, с одной главной или тремя-пятью веерообразно расходящимися жилками и очередными — вторичными. Плоды — многосеменные коробочки. Семена 3—5 мм в диаметре, согнутые, почковидные, или полушаровидные, с толстоватой кожурой, по бокам и

спинке с длинными волосками или с concentрическими бороздками и бугорками.

С миоцена. Сармат Украины — Амвросиевка (отпечатки листьев). Вне СССР: плиоцен Польши (семена). Современное распространение: тропические, субтропические, теплоумеренные области Старого и Нового Света. Свыше 250 видов.

ПОРЯДОК 29. EUPHORBIALES

СЕМЕЙСТВО BUXACEAE LOISELEUR, 1818*

Вечнозеленые деревья и кустарники, редко травы. Листья очередные или супротивные, простые, цельные. Вершина тупая или выемчатая, иногда острая, реже вытянутая в длинное тонкое острие. Основание округлосуженное или клиновидное. Край преимущественно цельный, иногда зубчатый. Жилкование перистое, редко дугонервное; вторичные жилки обычно камптодромные; у некоторых родов по краю листа образуется рубчик (*Sarcococca*, *Vixus*), причем вторичные жилки упираются в него или не доходят до рубчика, вильчато разветвляясь (*Vixus*). Цветки однополые, безлепестные, в соцветиях. Пыльцевые

или явно неровным краем с зернистой или гладкой мембраной; экзина двух-четырёхслойная, обычно толстая. Скульптура столбчатая, часто на концах утолщенная (в плане сетчатая) или сложносетчатая. Стенки сложной сетки (кратоновая скульптура) состоят из правильно чередующихся узких пластинок с крупными бугорками, в плане треугольными. Округлые поры располагаются в ячейках сетки. Контуры пыльцевых зерен неровные. Плод — коробочка или костянка. Семь родов и около 65 видов, распространенных в субтропических и тропических областях земного шара, преимущественно в Старом Свете.

Первые находки с миоцена. По пыльце с палеоцена.

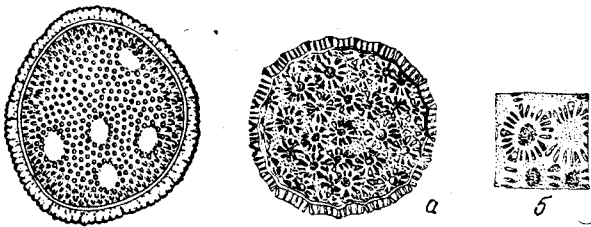


Рис. 186. *Vixus* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; миоцен, Вост. Предкавказье (колл. ВНИГРИ)

Рис. 187. *Sarcococca* sp.: а — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; б — деталь строения экзины, $\times 1000$. Оligоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (колл. БИН)

Vixus L., 1753. Тип рода — *Vixus sempervirens* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья и пыльца. Вечнозеленый кустарник или небольшое дерево с четырехгранными веточками. Листья супротивные, простые, цельнокрайние, избегающие по короткому черешку, от яйцевидной до ланцетной формы. Вершина тупая или выемчатая, редко острая. Основание суженное или округлосуженное. Жилкование перистое; главная жилка прямая, мощная, снизу сильно выступающая; вторичные жилки очень тонкие, многочисленные, близко расположенные друг к другу, доходящие до рубчика или не достигая его вильчато разветвляющиеся (табл. XXVI, фиг. 3, 3а). Пыльцевые зерна многопоровые, диаметр 34,5 м; округлые; поры простые, неясно выраженные, неравномерно рассеянные, округлые или овальные с неровным и нечетким краем, гладкой мембраной; экзина двух-трехслойная, эктэксина одно-двухслойная, обычно значительно толще эндэзины; скульптура экзины столбчатая, в плане — сетчатая. Сетка простая, столбики тонкие, вытянутые, плотносидящие, на концах часто утолщенные. Головки, сливаясь основаниями, образуют наружный слой эктэзины. Контуры пыльцы городчатые или мелкоизвилистые (рис. 186). С миоцена. Сармат Закавказья

зерна многопоровые, редко меридионально трехбороздноапертуровидные и трехборозднопоровые; очертания пыльцевых зерен двух первых типов округлые, пыльцевые зерна третьего типа трехлопастно-округлые; борозды или бороздновидные поры обычно короткие, широкие, от овальных до округлых, неглубокие, с неровным контуром; поры неравномерно расположенные, с отчетливым или неясно выраженным более или менее ровным

* Составила Е. Ф. Кутузкина (описание пыльцы — А. Н. Гладкова), описание рода *Sarcococca* — Л. А. Куприянова.

зья (Нахичевань), Краснодарского края (р. Пшеха), Молдавской ССР (Липканы), киммерийские отложения Абхазии (Меоре-Атара); чаудинские отложения Гурии; в. плиоцен Абхазии. Вне СССР: миоцен Китая, плиоцен Испании, Франции, Италии, Болгарии, Германии и Японии. В послетретичных отложениях указывается из целого ряда местонахождений Зап. Европы. По пыльце с эоцена. Эоцен Сев. Казахстана; олигоцен Зап. и Вост. Предкавказья (н. майкоп) и Сев. Казахстана, миоцен Сев. Казахстана. Современное распространение: Приатлантическая Европа, Средиземье, Кавказ, Крым, о-в Мадагаскар, о-в Сокотра, Сев.-Зап. Гималаи, Юго-Вост. Азия, о-в Мартиника, Пуэрто-Рико и Вест-Индия. Около 25 видов.

Sarcococca Lindley, 1826. Тип рода — *Sarcococca pruniformis* Lindley, 1826; современный. В ископаемом состоянии найдена только пыльца. Вечнозеленые кустарники с трехнервными или перистонервными листьями. Пыльцевые зерна многопоровые; диаметр 36 μ ; в очертании округлые; поры простые, неравномерно рассеянные, округлые, диаметром 2,5 μ ; расположенные не в каждой из звездчатых ячеек; экзина 3,4 μ толщины, отчетливо двухслойная, со звездчатой скульптурой, диаметр звездчатых ячеек 6,8 μ ; контур пыльцевых зерен слегка угловатый; цвет темно-бурый (рис. 187). С олигоцена. Оligocene Казахстана (Ашугас). Современное распространение: в Афганистане, Китае, Бирме, Вост. Индии, в Гималаях на высоте до 2000 м, на Малайском архипелаге, Цейлоне. Три вида.

СЕМЕЙСТВО

EUPHORBIACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Однолетние или многолетние травы, кустарники и деревья, различного облика. Листья большей частью очередные, иногда супротивные или мутовчатые, простые или сложные, обычно с прилистниками. Цветки однополые, иногда сильно редуцированные, большей частью актиноморфные, с чашечкой и венчиком, безлепестные или совсем без околоцветника. Чашелистики и лепестки обычно свободные, большей частью пятичленные. Тычинок одинаковое количество с лепестками или вдвое больше, или их число редуцировано до одной (как у *Euphorbia*). Гинецей синкарпный, обычно из трех плодолистиков; завязь верхняя. Плоды обычно дробные коробочки. Более 280

родов и около 7300 видов, распространенных по всему свету, но главным образом в тропических странах.

В ископаемом состоянии представители семейства известны начиная с олигоцена.

Euphorbia L., 1753. Тип рода — *Euphorbia antiquorum* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена и пыльца. Травянистые растения и кустарники различного облика. Пыльцевые зерна трехборозднопоровые; ось 28,8 μ ; диаметр 25,6 μ ; в полярном положении зерна округлые, в экваториальном — овалноокруглые, поры простые, крупные; борозды узкие, длинные; экзина

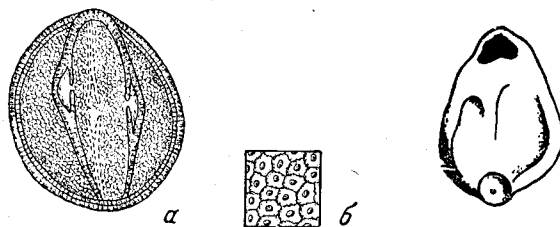


Рис. 188. *Euphorbia* sp.: а — пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; б — деталь строения экзины, $\times 1350$. Палеоген, Украина (колл. ВСЕГЕИ)



Рис. 189. *Euphorbia* sp.—семя, $\times 9$; эмбрион, Одесса (колл. П. И. Дорофеева)

толстая, двухслойная, в области пор раздваивается, образуя подобие развилки; экзина значительно толще эндэзины; скульптура экзины сетчатая; ячейки сетки мелкие с толстыми стенками при увеличении 90 (иммерсия) — рис. 188. Семена эллипсоидальные или яйцевидные, 1,0—5,0 \times 0,9—3,0 мм, в основании горизонтально срезанные, с большой округлой халазой, на верхушке с большой боковой выемкой для присемянника, от которой вдоль семени до халазы проходит шов в виде тонкой бороздки; кожура тонкая хрупкая с косогородчатым расположением структурных элементов, снаружи мелкоямчатая или морщинистая, черная (рис. 189). По семенам с миоцена: миоцен, плиоцен Украины, Польши. По пыльце с палеогена; палеоген Украины; миоцен Зап.-Сибирской низменности. Современное распространение: умеренные и тропические области всех континентов. Более 1600 видов.

Phyllanthus L., 1753. Тип рода — *Phyllanthus niruri* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Однолетние или многолетние травы, кустарники, деревья, с мелкими яйцевидными, эллиптичес-

* Составил П. И. Дорофеев (семена), Т. Н. Байковская (цветки) и Г. М. Романовская (пыльца).

скими, цельными или перистыми листьями, расположенными главным образом очередно, с различного размера цветками в соцветиях; завязь верхняя; плоды—коробочки или ягоды. Семена 1,2—3,2×0,7—1,9 мм, сегментовидные,

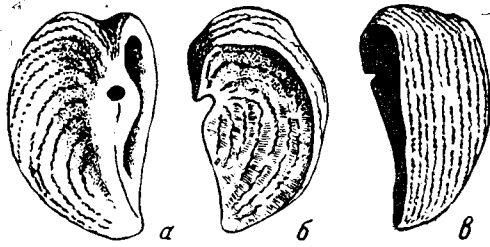


Рис. 190. *Phyllanthus kireevskiana* (Nikit.) Dorof.: а-в — семена, ×9; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

слегка изогнутые в оси, кожистые, характерно-бороздчатые, красновато-коричневые или черные (рис. 190). С олигоцена. Оligocene, миоцен Зап. Сибири. Современное распространение: тропические и субтропические области Нового и, главным образом, Старого Света, незначительно и лишь местами проникают в умеренные области Вост. Азии и С. Америки. Около 480 видов.

Остатки цветков типа молочайных из янтарей Прибалтики отнесены Конвентцом (Conwentz, 1886) к тропическому роду *Antidesma* L. Однако монограф семейства Ф. Пакс (Pax, 1922) считает это определение неправильным.

Вне СССР: *Acalypha*, L., *Alchornea* Sw., *Aleurites* Forst., *Aporosa* Bl., *Mallotus* Lour., *Sapium* P. Brown, *Hieronymia* Allem., *Homalanthus* Juss., *Jatropha* L., *Manihot* Adams., *Omphalea* L. и др.

ПОРЯДОК 30. THYMELAEALES

СЕМЕЙСТВО

THYMELAEACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники, редко многолетние или однолетние травы, с очередными или супротивными, простыми, цельными, большей частью мелкими листьями. Цветки в соцветиях, редко одиночные, обоеполые или иногда однополые, актиноморфные или реже слабо зигоморфные, четырех-пятичленные. Гинецей из двух плодolistиков, обычно псевдомономерный, завязь верхняя, одно-двухгнездная. Плоды нераскрывающиеся, сухие или сочные, костянокообразные (с мясистым слоем, образованным основанием цветочной трубки) или реже коробочки. Около 40 родов и более 550 видов, распространенных на всех континентах, но наиболее характерны для Средиземноморья, Юго-Вост. Азии, Африки и Австралии.

В ископаемом состоянии представители семейства известны с миоцена.

Daphne, L., 1753. Тип рода — *Daphne mesereum* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны отпечатки листьев и семена. Кустарники или небольшие деревья, вечнозеленые и листопадные. Листья очередные, редко супротивные, яйцевидные, обратнояйцевидные, эллиптические, продолговато-эллиптические, слегка асимметричные, цельнокрайние, иногда с заостренной и несколько оттянутой верхушкой, с несколько суженным основанием, с одной главной жилкой, от кото-

рой отходят вторичные, дуговидные, извилистые, очередные или противопоставленные (четыре-шесть пар); третичные жилки отходят от вторичных под острым углом и, соединяясь с другими, образуют тонкую сеточку (рис. 191). Семена 3—5×2—3 мм, грушевид-

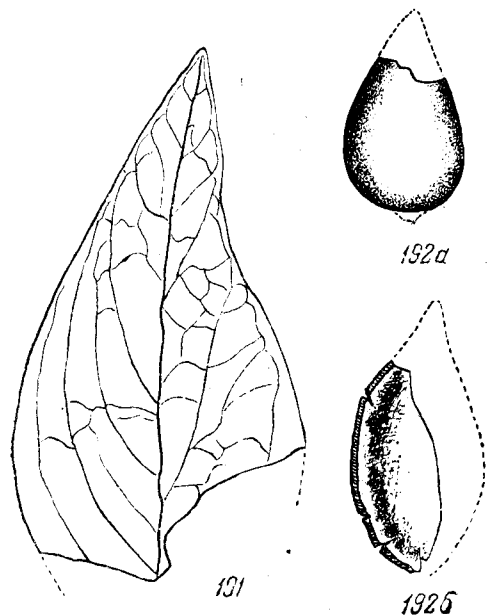


Рис. 191. *Daphne odora* Thunb. — отпечаток листа, ×3; миоцен, Абхазия (Коларковский, 1955). Рис. 192. *Daphne caucasica* Pall.: а, б — семя с двух сторон, ×6; миоцен, Воронежская область (Никитин, 1956).

* Составил П. И. Дорофеев.

ные, суженные в основании, с оттянутой верхушкой с боковым швом в виде тонкой бороздки; кожа толстоватая, хрупкая, из косо-палисадных элементов; поверхность черная, блестящая, со слабо заметным рисунком из неправильных продолговато-шестиугольных ячеек с ямкой в середине (рис. 192). С миоцена. По отпечаткам листьев — третичные отложения Сахалина, сармат Молдавии, плио-

цен Абхазии; по плодам — плиоцен Воронежской области и нижнего течения Камы. Вне СССР: отпечатки листьев из миоцена — плиоцена юга Зап. Европы. Современное распространение: почти вся Евразия, но главным образом Средиземноморье. Кавказ, Иран, Юго-Вост. Азия, Гималаи. Около 100 видов.

Кроме того, из плиоцена Воронежской области указывается *Stellera*(?) sp.

ПОРЯДОК 31. ROSALES

СЕМЕЙСТВО ROSACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Листопадные, реже вечнозеленые деревья, кустарники (иногда выходящие) полукустарники, нередко с шипами или травы, чаще многолетние. Листья очередные или супротивные, простые или сложные, цельные или лопастные, преимущественно зубчатые, реже цельнокрайние, большей частью с прилистниками, иногда приросшими к черешку. Жилкование перистое, реже ложно пальчатоперистое. Цветки большей частью обоеполые, обычно пятичленные, преимущественно актиноморфные, одиночные или в соцветиях. Пыльцевые зерна различных морфологических типов, в том числе трех- и шестибороздные, беспоровые или с экваториальными порами, по одной в каждой из борозд; диаметр от 18 до 45 мкм; в полярном положении трех- или шестилопастные, в зависимости от количества борозд; поры камерные, образованные утолщенными краями экзины, камеры пор превышают ширину борозд; борозды узкие щелевидные, короткие с заостренными концами; экзина большею частью двухслойная, тонкая, структура экзины мелкобугорчатая, неясная, рассеянно-шиповатая или морщинисто-ребристая (рис. 193). Пыльца различных родов семейства Rosaceae изучена недостаточно; мелкие пыльцевые зерна семейства Rosaceae, имеющие трехлопастные очертания, обычные для пыльцы многих видов покрытосеменных растений, сходны с пыльцевыми зернами Saxifragaceae, Brassicaceae, Fabaceae, Paraveraceae и др., поэтому в ископаемом состоянии пыльца определима только до семейства. Плоды очень разнообразны. Семена большей частью мелкие. Около 110 родов и более 3250 видов, распространенных на большей части земного шара. Наибольшим обилием розоцветных отличаются Восточная Азия, С. Америка и Европа.

* Составила Т. Н. Байковская, род *Malus* составил М. Г. Горбунов, роды *Potentilla* и *Stephanandra* составил П. И. Дорофеев (описание пыльцы — Е. Д. Заглинская).

Известно с в. мела. Обильно представлено с в. олигоцена. По пыльце с в. мела. В мел Зап.-Сибирской низменности, Дальн. Востока

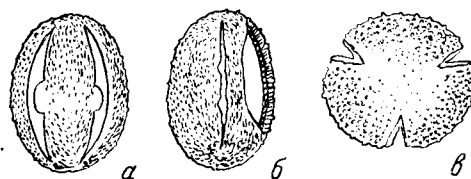


Рис. 193. *Rosaceae* gen. sp. — пыльцевые зерна: а, б — экваториальное положение; в — полярное положение, $\times 800$. Ср. олигоцен, Павлодарское Прииртышье (колл. ГИН)

(единичные находки); палеоцен Н. Дона, Ср. Волги, Зап.-Сибирской низменности, Енисейского края; олигоцен Зап.-Сибирской низменности, Казахстана, Приаралья; миоцен Н. Дона, Кавказа, Зап.-Сибирской низменности, Дальн. Востока; плиоцен Европейской части СССР, Алтая, Казахстана. Большинство находок в плиоценовых и более молодых отложениях. Вне СССР. Третичные отложения Зап. Европы, Индии; эоцен С. Америки.

Указание Эйхвальда (1865) на наличие *Cerasus* в н. меду Крыма ошибочно. Недостоверен *Micromeles* из н. сармата Донбасса (Пименова, 1954).

Цветок *Mengea palaeogena* Conwentz (1886) из эоценовых янтарей Прибалтики, который Конвенц сблизил с цветами южноамериканского рода *Quillaja*, не вполне достоверен, как это считал Шенк (Schenk, 1890, стр. 668). Установленный В. А. Самылиной (1960) по отпечаткам листьев род *Crataegites* из нижнемеловых отложений Колымы проблематичен. Эти остатки правильнее отнести к *Cissites*.

Physocarpus Maximovicz, 1879. Тип рода — *Spirea opulifolia* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Листопадные кустарники. Листья

очередные, трех- (редко пяти) лопастные или цельные, яйцевидные или ромбические. Лопасты небольшие, заостренные или тупые, вер-

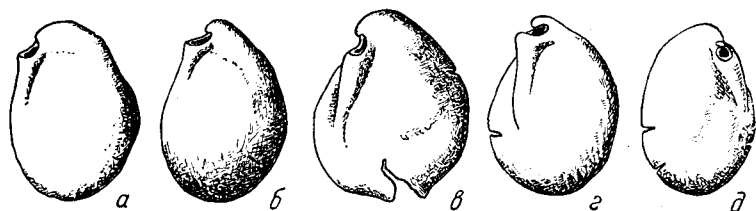


Рис. 194. *Stephanandra minima* Dorof.: а—д—семена, $\times 9$; олигоцен, р. Тым, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорощеева)

хушка короткозаостренная или закругленная; основание слегка выемчатое или сердцевидное, иногда ширококлиновидное или закруг-

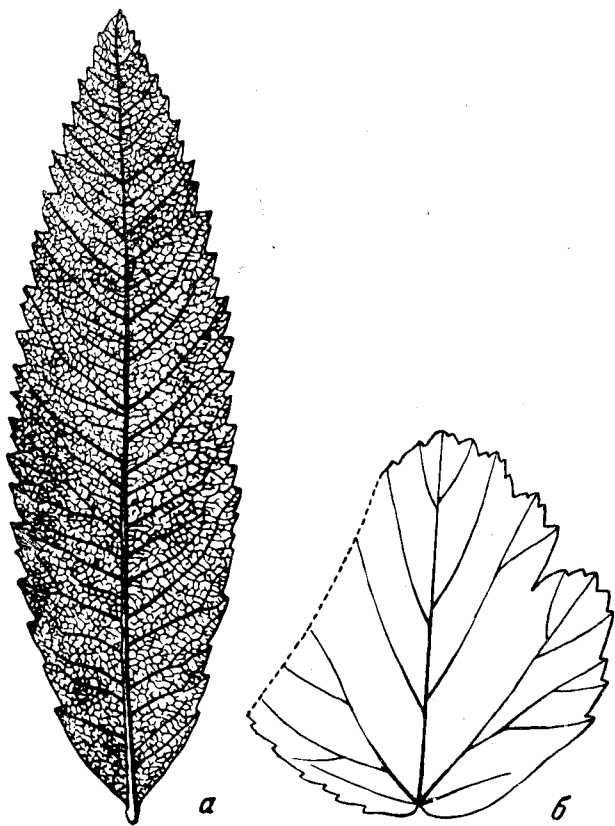


Рис. 195. а—*Spiraea salicifolia* L.—лист, современный; б—*Spiraea sarmatica* Pimenova—отпечаток листа, $\frac{3}{4}$ нат. вел. Сармат, Амвросиевка, Украина (Пименова, 1954)

ленное. Край двоякозубчатый; зубцы первого порядка иногда очень крупные, имеют вид маленьких лопастей. Жилкование ложно пальчатоперистое; базальные и вторичные

жилки прямые или почти прямые; базальные— с многочисленными ответвлениями, особенно с наружной их стороны; базальные жилки и их ответвления краспедодромные; сеть третичных жилок неясная, неправильная (табл. XXV, фиг. 5). С в. олигоцена. Олигоценовые отложения Казахстана (Ашутас) и Алтая (Бухтарма). В последнем определен Шмальгаузен (1887) как *Spiraea*. Вне СССР: установлен только в в. плейстоцене Германии (Виллерсгаузен). Современное распространение: Восточная Азия и С. Америка. Около 10 видов.

Stephanandra Siebold et Zuccarini, 1843. Тип рода—*Stephanandra flexuosa* Siebold et Zuccarini, 1843; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Листопадные кустарники. Листья очередные, яйцевидные с сердцевидным основанием, с яйцевидными, по краю пальчатыми прилистниками; верхушка оттянутая; край с небольшими лопастями или пальчатый. Цветки обоеполые, пятимерные в рыхлых конечных метельчатых соцветиях. Плоды— пятилистовки с одним-двумя семенами; семена $1,5-3 \times 1,5-2$ мм, яйцевидные, раздутые на верхушке косо срезанные и с одного бока сжатые, на торце среза располагается рубчик; кожура толстая, крепкая снаружи гладкая или слабо морщинистая с очень мелкими, округло-многоугольными ячейками (рис. 194). От олигоцена. Олигоцен—миоцен Зап. Сибири. Алтая, Урала, плейстоцен Татари. Вне СССР: плейстоцен Польши. Современное распространение: Восточная Азия. Четыре вида.

Spiraea L., 1753. Тип рода—*Spiraea salicifolia* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья и плоды. Листопадные кустарники. Листья простые мелкие или средней величины, округлые, эллиптические, ланцетные, реже яйцевидные или обратнояйцевидные, цельные или трех-пятилопастные; основание клиновидное, закругленное, иногда срезанное, изредка слегка сердцевидное. Верхушка заостренная или закругленная; край пальчатый, двоякопальчатый или городчатый, реже цельный; зубцы первого порядка иногда имеют вид небольших лопастей; иногда нижняя половина листа цельнокрайняя (рис. 195). Жилкование перистое или ложно пальчатоперистое; базальные и вторичные жилки слегка дугообразно изогнутые или прямые, разветвленные, краспедодромные (табл. XXV, фиг. 6). Плоды— пятилистовка, в основании сочлененные; листовки

продолговатые, верхушки их сужены, шов толстый; стенки кожистые, снаружи гладкие или с волосками (рис. 196). С эоцена (или палеоцена?). Среднеолигоценовые отложения Казахстана, миоценовые отложения Сахалина (верхнедуйская свита) и нижнесарматские отложения Донбасса. Вне СССР указывается из эоценовых (палеоценовых?) отложений Аляски, из в. олигоцена Венгрии (Кундратиц) и из миоцена Китая. Плоды из олигоцена Зап. Сибири и плиоцена Воронежской области. Современное распространение: умеренная и субтропическая зоны Северного полушария.

Sorbaria A. Brown, 1864. Тип рода — *Spiraea sorbifolia* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Листопадные кустарники. Листья крупные, непарно перистосложные. Листочки большей частью с прилистниками в числе около 21. Листочки ланцетные, овальноланцетные или узкояйцевидные, постепенно вытянутые в длинную заостренную верхушку, закругленные или широко клиновидные у основания. Боковые листочки у своего основания слегка несимметричные, сидячие или почти сидячие. Конечный листочек на черешке. Край листочков остро-пильчатый или остро-двоякопильчатый. Вторичные жилки прямые или слегка изогнутые, обычно неразветвленные, заканчиваются в зубцах края (табл. XXV, фиг. 7, 7а). С палеогена. В СССР известна в нижнетретичных отложениях Сахалина и из нижнемиоценовых отложений Казахстана (Кушук). Современное распространение: Восточная Азия, около 10 видов.

Pyrus L., 1753. Тип рода — *Pyrus communis* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Листопадные, редко вечнозеленые деревья, изредка кустарники, иногда с колючками. Листья средней величины или мелкие, реже крупные, простые, цельные, редко перисторассеченные; цельные листья округлые, эллиптические, ланцетные, изредка узколанцетные, основание закругленное или клиновидное; верхушка закругленная, коротко заостренная или оттянутая, острая; край пильчатый, зубчатый или городчатый, реже цельный; зубцы иногда шиповатые или серповидные, реже притупленные. Жилкование перистое; вторичные жилки тонкие, часто извилистые, дугообразные, иногда разветвленные; вблизи края расходятся в мелкие жилки, петлевидно соединяющиеся между собой; наиболее мелкие ответвления заканчиваются в зубцах края; между вторичными жилками иногда встречаются дополнительные недоразвитые; третичные

жилки образуют иногда неправильную сеть, иногда они изогнутые или разветвленные, соединяют вторичные между собой; жилки следующих порядков образуют отчетливую мелкую сеть неправильных ячеек, внутри которых видно окончание мелких жилок (табл. XXVI, фиг. 4; табл. XXVII, фиг. 1). С в. мела. В СССР известна из нижнесарматских отложений Донбасса. Указывается также для сарматских отложений Нахичевани (Закавказье). Вне СССР указывается для в. меловых — плиоценовых отложений С. Америки и для эоценовых — плиоценовых отложе-



Рис. 196. *Spiraea* sp. — пятилистовка, $\times 9$; олигоцен, р. Тым, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

ний Европы. Некоторые европейские представители (*P. trogloditarum* U p g.) не вполне достоверны. Современное распространение: от Гибралтара и гор Атласа в Сев. Африке через Сев. Африку, Европу и весь азиатский континент до берегов Японского моря и Тихого океана. Около 60 видов.

Malus Miller, 1768. Тип рода — *Pyrus sylvestris* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии листья, семена, очень редко плоды. Листопадные, редко полувечнозеленые, деревья средней величины или крупные кустарники, иногда с колючками на ветках. Листья цельные или более или менее лопастные, длиной 2—8 (15) см и шириной 1—6 (7,5) см, на черешке 1—5 см длины. Форма яйцевидная, овальная, эллиптическая, ланцетовидная или почти округлая; основание клиновидное, округленное или слегка выемчатое; верхушка туповатая, коротко заостренная, реже длиннооттянутая. Край листа пильчатый, продолговато-пильчатый, иногда двоякопильчатый, почти городчатый, редко цельный. Боковые жилки, отходящие от центральной в числе трех-пяти пар под довольно острым углом, очередные или неправильно расположенные, относительно слабые, особенно сильно они утончаются к окончанию. Вблизи края, с нижней стороны, они отсылают тонкие ветви, которые, соединяясь друг с другом, образуют

крупные петли, от которых отходят короткие жилки в зубцы. Жилки третьего порядка, отходящие от боковых под острым углом, тонкие, разветвленные, реже сплошные, извиленные, образуют неправильные продолговатые петли. У рассеченных листьев боковые жилки проходят к окончанию лопастей или крупных зубцов. Жилкование наиболее отчетливо выступает на нижней поверхности листа. Плод («яблоко») шаровидной, округло-яйцевидной, редко почти цилиндрической формы, обычно сдавленный и с углублениями у полюсов, 0,6–0,9 (8,0) см в диаметре (табл. XXVII,

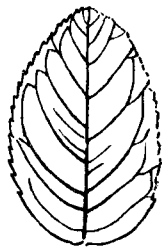


Рис. 197. *Amelanchier vulgaris* Moench. var. *fossilis* Пименова — отпечаток листа; сармат, Амвросиевка, Украина (Пименова, 1954)



Рис. 198. *Pyracantha coccinea* Roem. — отпечаток листа; плиоцен, Сухуми (Колаковский, 1952)

фиг. 2, 3). Наружная поверхность гладкая, изредка ребристая или с бугристыми выступами у вершины. Семенных гнезд пять (редко больше) с двумя (редко тремя) семенами в каждом гнезде.

Семена яйцевидной, овальной или клиновидной формы, с мелкоморщинистой поверхностью, от 3,5 до 7 мм длины. С олигоцена. Н. плиоцен Зап. Сибири. Вне СССР: олигоцен и миоцен С. Америки, миоцен Румынии, Китая и Японии, плиоцен Германии. Современное распространение: Европа, Азия и С. Америка. Более 25 видов.

Sorbus L., 1753. Тип рода — *Sorbus domestica* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны только листья. Листопадные, очень редко полувечнозеленые деревья или кустарники. Листья крупные или средней величины с прилистниками, очередные, простые, цельные, лопастные, перисторассеченные или сложные — непарноперистые; простые листья — эллиптические, округлые, яйцевидные или обратнойяйцевидные; основание обычно ширококлиновидное, реже срезанное или слегка выемчатое, верхушка коротко заостренная; у лопастных форм верхушки лопа-

стей большей частью длинновытянутые. Край пильчатый, двоякопильчатый, зубчатый, крупно-двоякозубчатый. Листочки сложных листьев сидячие или почти сидячие, эллиптические или удлинненно-эллиптические, обычно с закругленным, несколько несимметричным основанием и коротко заостренной или несколько оттянутой верхушкой. Край пильчатый или двоякопильчатый, реже грубозубчатый. Иногда зубчатость начинается около середины листочка или в его верхней части. Жилкование перистое или ложно пальчатоперистое; вторичные жилки преимущественно краспедодромные, прямые, иногда к краю слегка расходящиеся, или не сильно дугообразно изогнутые, в большинстве случаев сильно разветвленные; вторичные жилки рассеченных и лопастных форм обычно с большим числом разветвлений (особенно нижние), чем вторичные жилки цельных листьев; вторичные жилки листочков сложных листьев слегка дугообразные, редко разветвленные; сеть третичных жилок неправильная, слабо заметная (табл. XXVII, фиг. 4). С в. олигоцена. В СССР известна из верхнеолигоценых отложений Казахстана (Чаграй, Кенкоус — средний олигоцен; Ашутас — верхний олигоцен) и нижнесарматских отложений Донбасса и Ростовской области (Амвросиевка, Крынка). Вне СССР изредка встречается в миоценовых и плиоценовых отложениях Зап. Европы. Представители рода, установленные в третичных отложениях С. Америки, перепределены Ла Моттом (1952), как *Pyrus*. Современное распространение: умеренный пояс Северного полушария. Около 85 видов.

Amelanchier Medicus, 1789. Тип рода — *Amelanchier ovalis* Medicus, 1789; современный. В ископаемом состоянии известны только листья. Листопадные деревья и кустарники. Листья простые, цельные мелкие или среднего размера, эллиптические или округлые, с закругленным, ширококлиновидным, или слегка сердцевидным основанием. Верхушка коротко заостренная или закругленная. Край мелко- или крупнопильчатый, иногда двоякопильчатый, реже волнистый или листья цельнокрайние. Жилкование перистое; вторичные жилки тонкие, обычно слегка дугообразно изогнутые, иногда почти прямые, простые или разветвленные вблизи края, большей частью камптодромные или брохидодромные, реже краспедодромные, иногда окончание их смешанное (часть ответвлений краспедодромно заканчивается в зубцах, часть соединяется в петли); третичные жилки нерезкие, часто ломанные или изви-

стые, образуют неправильную сеть; иногда они отходят от вторичных под очень острым углом и почти параллельны основанию; жилки следующих порядков образуют очень мелкую сеть почти округлых или неясно полигональных ячеек (рис. 197). С палеоцена. В СССР установлен в среднем олигоцене Казахстана, в миоценовых отложениях Зап. Сибири (Тара) и в н. сармате Донбасса (Амвросиевка). Вне СССР: встречается в палеоцене — плиоцене С. Америки, в в. олигоцене и среднем миоцене Зап. Европы. Современное распространение: Крым, Кавказ, Малая Азия, С. Африка, Китай, Япония, Зап. Европа, С. Америка. Около 25 видов.

Pyracantha Roemer, 1847. Тип рода — *Pyracantha coccinea* Roemer, 1847; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Вечнозеленые колючие кустарники. Листья эллиптические, округлые или ланцетные. Основание закругленное или клиновидное. Верхушка коротко заостренная или закругленная. Край городчатый, зубцы обычно закругленные, или край цельный. Жилкование перистое; вторичные жилки тонкие, большей частью почти прямые вначале, дугообразные вблизи края, иногда разветвленные, некоторые ответвления краспедодромные, другие соединяются между собой; сеть третичных жилок отчетливая, мелкая, неправильная (рис. 198). Установлен только в плиоцене Зап. Закавказья (Сухуми). Современное распространение: Крым, Кавказ, юго-восточная часть Зап. Европы, Китай, Гималаи. Семь видов.

Crataegus L., 1753. Тип рода — *Crataegus oxyacantha* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья и косточки. Листопадные, изредка полувечнозеленые, большей частью колючие кустарники или деревья. Листья среднего размера или мелкие расположены спирально или скучены на концах коротких побегов, ромбические, округлые, яйцевидные, обратнойяйцевидные или эллиптические, цельные лопастные или рассеченные. Основание клиновидное, иногда избегающее по черешку, прямо срезанное или слегка выемчатое. Верхушка коротко заостренная или вытянутая, реже закругленная. Край крупнозубчатый, двоякозубчатый или пильчатый, изредка цельный. Жилкование перистое, вторичные жилки прямые, реже слегка изогнутые, к краю иногда расходящиеся, нередко, особенно нижние, разветвленные; между нормальными вторичными жилками иногда заметны более тонкие, дополни-

тельные, у лопастных форм заканчивающиеся в синусах между лопастями; вторичные жилки и их ответвления краспедодромные, иногда ответвления около края частично соединяются петлевидно между собой. Сеть третичных жилок неясная, неправильная; жилки следующих порядков образуют очень мелкую сеть округлых или вытянутых ячеек (табл. XXVII, фиг. 5). На отпечатках они почти никогда не видны. Плоды яблокообразные; косточки по одному-пяти в плоде, 2—5×1,5—3 мм, сегментовидные, с полукруглой

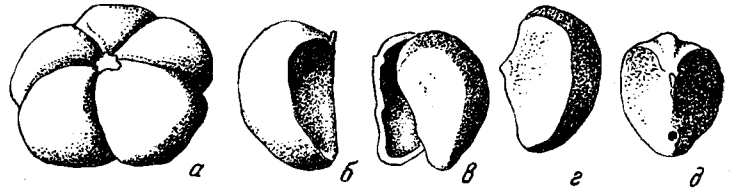


Рис. 199. *Crataegus* sp.: а—д косточки, ×7; олигоцен, р. Иртыш, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

тупой спинкой, с островатым ребром на брюшной стороне, на верхушке которого иногда видны остатки столбика; оболочка толстая, деревянистая, шероховатая (рис. 199). С в. мела. В СССР: установлен в сеноманско-туронских отложениях Сахалина, датских (цагайских) отложениях Зее-Бурейнской равнины, в н. сармате Ростовской области (Крынка) и Донбасса (Амвросиевка), в мэотисе Бессарабии, в плиоцене Кавказа. Плоды из олигоцена, миоцена Зап. Сибири, из мэотиса Одессы. Вне СССР: встречается в в. меловых — плиоценовых отложениях С. Америки, в в. олигоценовых — плиоценовых отложениях Зап. Европы и в миоценовых отложениях Китая. Современное распространение: умеренные области Северного полушария, реже субтропические; наибольшее число видов сосредоточено в С. Америке. Около 1250 видов.

Rubus L., 1737. Тип рода — *Rubus caesius* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья и косточки. Двухлетние листопадные, или вечнозеленые полукустарники или многолетние травянистые растения. Листья простые или сложные, цельные или лопастные, на черешках, с прилистниками. Край листьев (листочков) пильчатый, двоякопильчатый, крупно-двоякозубчатый или зубчатый (табл. XXVII, фиг. 6). Листочки сложных листьев эллиптические, широко-эллиптические слегка яйцевидные или немного обратнойяйцевидные с клиновидным или закругленным основанием (слегка несимметрич-

ным—у боковых листочков) и коротко заостренной или вытянутой острой верхушкой. Вторичные жилки прямые или слегка изогнутые, нередко разветвленные, краспедодромные. Плод—многокостянка. Косточки 1,5—3,0×1,0—2,5 мм, косояйцевидные или почковидные, двояковыпуклые, распадающиеся по шву на две половинки; стенки толстые, деревянистые; внешняя

тые или перистые. Цветки одиночные или чаще в щитковидно-метельчатых или ложно зонтиковидных соцветиях, обоеполые, правильные, пяти, реже четырехчленные. Плод—многоорешек. Плодики многочисленные (10—80), 1,5—2 мм, косояйцевидные или почковидные, двояковыпуклые; основание закруглено, верхушка сужена, загнута в брюшную сторону; спинка полукруглая; брюшко пря-

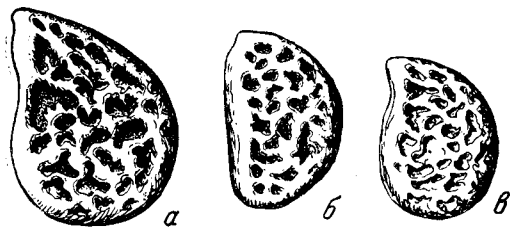


Рис. 200. *Rubus tomskiana* Doroф.: а—в — косточки, ×9; олигоцен, с. Козюлино на р. Томи, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

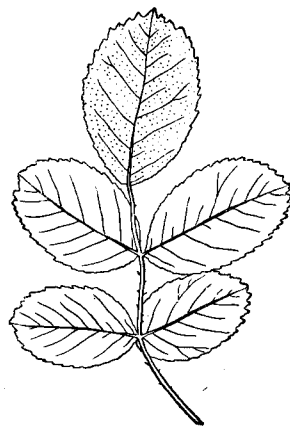


Рис. 202. *Rosa centifolia* L.—лист; современный

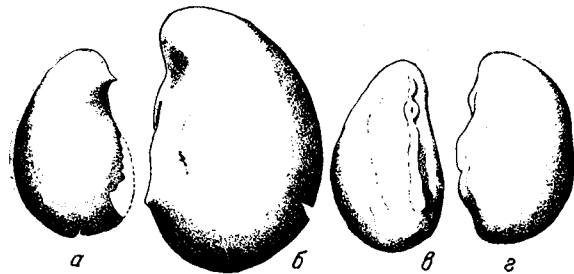


Рис. 201. *Potentilla pliocenica* E. M. Reid: а—г — плодики, миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

поверхность всегда ямчато-бугорчатая, внутренняя поверхность полостей штриховатая, атласно блестящая (рис. 200). Указывается с нижнего эоцена. В СССР известен из нижнетретичных отложений Сахалина. Эндокарпы очень часто встречаются в третичных отложениях СССР и Европы от эоцена до плиоцена. В СССР: олигоцен—миоцен Зап. Сибири, миоцен Дона, Украины, плиоцен Воронежской области, Татарии, Дона. Вне СССР: эоцен Англии, олигоцен Германии, миоцен—плиоцен Польши, плиоцен Франции. Современное распространение: умеренный пояс всех континентов, содержит около 600 видов.

Potentilla L., 1753. Тип рода—*Potentilla reptans* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Многолетние, реже однолетние травы или полукустарники. Листья тройчатые или многочленные, пальча-

мое, вогнутое или неравномерно выпуклое с остатками столбика близ верхушки и овальным местом прикрепления близ основания; стенки тонкие, кожистые, обычно измятые; поверхность гладкая или украшена дуговидными бороздками или шетинками (рис. 201). С миоцена. Миоцен Зап. Сибири, плиоцен бассейна рр. Дона, Камы, Среднего Поволжья, Башкирии. Вне СССР: плиоцен Англии, Польши, имеются указания на находки отпечатков листьев из эоцена и олигоцена С. Америки. Современное распространение: холодная и умеренная зона Северного полушария. Более 300 видов.

Rosa L., 1753. Тип рода—*Rosa centifolia* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья. Листопадные, иногда вечнозеленые кустарники, большею частью с шипами. Листья непарноперистые, обычно с пятью-семью листочками, реже с тремя, с прилистниками. Листочки преимущественно мелкие, округлые или эллиптические, с пильчатым, двоякопильчатым или городчатым краем. Основание и верхушка закругленные или верхушка коротко заостренная. Жилкование перистое; вторичные жилки дугообразные или почти прямые, обычно разветвленные у края. Ответвления частично соединяются

между собой, частично заканчиваются в зубцах края; сеть третичных жилок мелкая, полигональная (рис. 202). С палеоцена. В СССР встречается в верхнеолигоценых и нижнемиоценовых отложениях Казахстана, в н. сармате Донбасса и Ростовской области и в н. сармате Закарпатской области (г. Повитруле). Вне СССР: указывается в палеоцене — плиоцене С. Америки, в в. олигоцене и плиоцене Зап. Европы, в плиоцене Японии и миоцене Китая. Современное распространение: умеренная и субтропическая зона Северного полушария (около 100 видов).

Prunus L., 1753. Тип рода — *Prunus domestica* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья и косточки. Листопадные небольшие деревья или кустарники с колючками или без них. Листья цельные, простые, зубчатые, округлые эллиптические, яйцевидные, обратнояйцевидные или ланцетные. Основание клиновидное или закругленное, иногда слегка несимметричное. Верхушка коротко заостренная или оттянутая — острая, реже она закругленная. Край пильчатый, неясно двоякопильчатый, реже городчатый. Жилкование перистое; вторичные жилки тонкие, большей частью дугообразные или почти прямые, разветвленные около края; разветвления вторичных жилок частично петлевидно соединяются между собой, частично краснедодромно заканчиваются в зубцах края; иногда вдоль края образуется более сложная система петель и лишь самые мелкие веточки достигают зубцов; третичные жилки очень тонкие, образуют редкую неправильную сеть; сеть жилок следующих порядков большей частью выражена отчетливее, она состоит из четырехугольных или округлых, реже полигональных ячеек (рис. 203, 204). Выделенные в настоящее время из *Prunus* роды *Cerasus*, *Padus*, *Armeniaca* по листьям не различаются, и потому для ископаемых род *Prunus* должен пониматься в широком смысле. Плод — односеменная, мясистая костянка; косточки от 5 до 20 мм (и более) длины, яйцевидные, овальные округлые, слегка с боков сжатые, распадающиеся по шву на две половинки; стенки толстые деревянистые, снаружи гладкие или скульптированные (рис. 205, 206). С в. мела. В СССР известна из в. мела Чулымо-Енисейского бассейна, из миоцена Сахалина, из олигоцена и н. миоцена Казахстана, н. сармата Ростовской области и Донбасса и плиоцена Кавказа. Косточки из олигоцена и миоцена Зап. Сибири, из плиоцена Абхазии. Вне СССР: указывается для в. мела — плиоцена С. Америки, в. олигоцена — плиоцена Европы,

плиоцена Японии и миоцена Китая. Современное распространение: умеренный пояс Северного полушария.

Amgdalus L., 1753. Тип рода — *Amgdalus communis* L., 1753; современный. В ис-

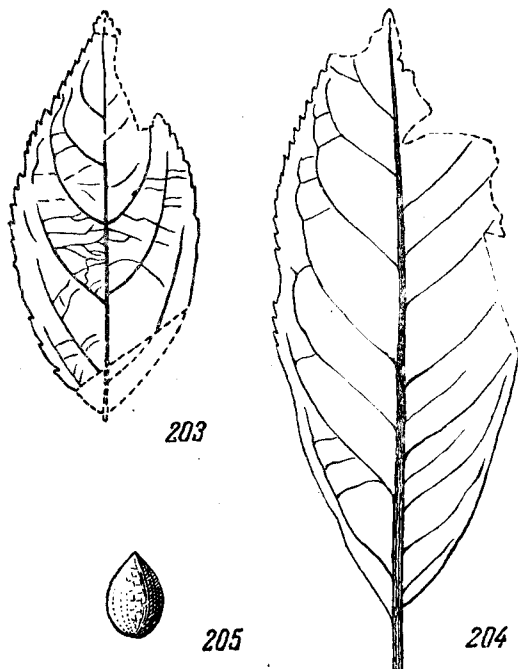


Рис. 203. *Prunus laeta* Пименова — отпечаток листа $\frac{3}{4}$ нат. вел.; сармат, Амвросиевка, Украина (Пименова, 1954). Рис. 204. *Prunus serrulata* Heeg — отпечаток листа; палеоген, Мгач, Сахалин (Heeg, 1872). Рис. 205. *Prunus* sp. — отпечаток косточки; палеоген, Мгач, Сахалин (Heeg, 1878)

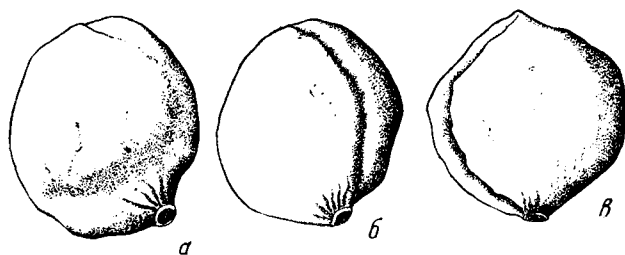


Рис. 206. *Prunus* cf. *triloba* L.: а-в — косточки, $\times 6$; олигоцен, р. Тым, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

копаемом состоянии известны листья и плоды. Листопадные небольшие деревья или кустарники. Листья большей частью ланцетные, узколанцетные или эллиптические. Основание закругленное или клиновидное. Верхушка коротко заостренная оттянутая или длинно вы-

тянутая. Край пильчатый, реже двоякозубчатый. Жилкование перистое, вторичные жилки дугообразно изогнутые или почти прямые, иногда разветвленные вблизи края. Частично ответвления соединяются петлевидно между собой, частично заканчиваются в зубцах края; сеть третичных жилок тонкая, мелкая, неправильная (рис. 207). Плод — костянка с сухим околоплодником; косточка с твердой оболочкой, гладкая, извилисто или сетчато-бороздчатая или дырчатая, семя с пленчатой кожу-

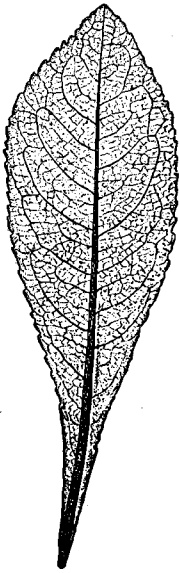


Рис. 207. *Amygdalus nana*
L. — лист; современный

рой. С н. эоцена. В СССР: установлен в в. эоцене Туркмении, однако эти отпечатки не вполне достоверны. Указание Эйхвальда (1865) из неокома Крыма ошибочно. Вне СССР: приводится из н. эоцена — в. плиоцена Зап. Европы и эоцена — олигоцена С. Америки. Современное распространение: южная Европа от Средиземноморья до центральной Азии и Аравии; С. Америка. Около 40 видов.

Laurocerasus Roemer, 1847. Тип рода — *Laurocerasus officinalis* Roem., 1847; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Вечнозеленые деревья. Листья эллиптические, средней величины или круглые. Основание закругленное или ширококлиновидное. Верхушка коротко заостренная или оттянутая. Край цельный, пильчатый, редко пильчатый или зубцы шиповатые, редко разветвленные. Иногда зубчатость начинается около средней (или верхней) части листа. Жилкование перистое; вторичные жилки тонкие дугообразно изогнутые, иногда разветвленные около края, камптодромные или бро-

хидодромные; между нормальными вторичными жилками встречаются недоразвитые дополнительные. Сеть третичных жилок почти не видна; третичные жилки очень тонкие, извилистые, соединяют вторичные или образуют полигональную сеть (табл. XXVII, фиг. 8). Плод — односеменная костянка с сочным околоплодником; косточка округлая, гладкая или более или менее морщинистая. С в. олигоцена — н. миоцена. В СССР: установлен в в. олигоценых — н. миоценовых и плиоценовых отложениях Кавказа. Вне СССР: в миоцене — плиоцене С. Америки. Современное распространение: субтропическая зона северного полушария и тропическая и субтропическая зона Ю. Америки. Около 25 видов.

Rosaceoxylon Shilkina, 1954. Тип рода — *Rosaceoxylon spiraeoides* Shilk., 1954; неоген Зап. Закавказья. Формальный род, установленный по древесине. Годичные кольца выражены неотчетливо, слои широкие. Древесина состоит из сосудов, волокнистых трахеид, лучевой и тяжевой паренхимы. Сосуды мелкие, умеренно-многочисленные; перфорация простая, отчетливо выражены спирали. Межсосудистая поровость лестничная или супротивная. Волокнистые трахеиды составляют основную часть древесины. В поперечном очертании волокнистые трахеиды округлые, толстостенные. Стенки снабжены многочисленными окаймленными порами, которые лежат в двух-трех вертикальных рядах или разбросаны в беспорядке; отчетливо выражены спирали. Древесина рассеянно-сосудистая, просветы одиночные, разбросаны в беспорядке, в очертании округлые. Просветы ранней и поздней древесины одного диаметра. Граница годичного кольца слабо извилистая. Паренхима вазицентричная, тяжевая. Поры между сосудами и паренхимой полуокаймленные, расположены в беспорядке. Лучи одно-четырёхрядные, веретеновидные, высота — от 7 до 21 слоя. Окончания лучей однорядные и многорядные. На радиальном срезе лучи составлены в основном квадратными клетками с примесью нетипичных лежащих. Граница годичного слоя в лучах немного вдаётся в вышележащий слой. Единственный вид этого рода описан из неогена Закавказья (Годердзи) табл. XXIV, фиг. 2а—в. Основным диагностическим признаком этого рода является наличие в древесине волокон со спиральными утолщениями. Этот признак встречается довольно редко в древесине двудольных (отмечен у относительно немногих родов 25 семейств). Кроме того, для древесины этого типа характерно выдвигание го-

дичного слоя вперед в вышележащий слой, в зоне луча. Сочетание этих признаков пока известно только для семейства Rosaceae в широком смысле. По размерам сосудов, гетерогенным лучам, состоящим из лежащих и квадратных клеток, древесину этого типа следует отнести к сем. Rosaceae s. str. Из двух семейств, входящих сюда, больше сходства данный тип древесины имеет с подсемейством

Spiraeoideae (но не с родом *Spiraea*), что отражено в «видовом» названии типа этого формального рода.

Вне СССР: *Eriobotrya* Lindl., *Malus* Mill., *Mespilus* L., *Cercarpus* Kunth., *Cotoneaster* Med., *Fragaria* L., *Photinia* Lindl., *Pruninum* Platen, *Prunoides* Perkins. Остатки *Cydonia* Mill. недостоверны.

ПОРЯДОК 32. CUNONIALES

СЕМЕЙСТВО ITEACEAE J. G. AGARDH, 1858*

Вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники с очередными, простыми, цельными листьями. Цветки в многоцветковых кистях, мелкие, обоеполые. Чашелистиков пять, сросшихся основаниями в трубку. Лепестков пять, узких, створчатых. Тычинок пять, прикрепленных к краю диска; пыльники продолговатые. Пыльцевые зерна двупоровые. Гинецей синкарпный из двух плодолистиков, с простым столбиком; завязь верхняя, двугнездная. Плод — раскрывающаяся по перегородкам коробочка. Семена плоские. В семейство входит в настоящее время лишь один род *Itea* Гопов. (11 видов), распространенный в Гималаях, Юго-Восточном Китае, Японии, на Малайском архипелаге и в атлантической С. Америке.

Adenanthemum Conwentz, 1886. Тип рода — *Adenanthemum iteoides* Conwentz, 1886; эоценовые янтари Прибалтики. Известны только цветки. Цветки на цветоножках, обоеполые, актиноморфные. Чашелистиков пять, яйцевидных, заостренных, цельных, сросшихся у основания, покрытых, как и цветоножки, железистыми волосками. Лепестков пять, продолговатолопастчатых, створчатых, снаружи по краям с железистыми волосками. Тычинок пять, чередующихся с лепестками; с тонкими свободными нитями; пыльники продолговатые, интрорзные. Гинецей синкарпный, с простым столбиком с головчатым рыльцем; завязь верхняя. Эоценовые янтари Прибалтики. По мнению Конвенца (Conwentz, 1886) род *Adenanthemum* очень близок к современному роду *Itea*, например к *I. virginica* L., *I. chinensis* Hook et Arn и др.

СЕМЕЙСТВО GROSSULARIACEAE DE CANDOLLE, 1805*

Листопадные кустарники с очередными, простыми, пальчатолопастными листьями. Цветки одиночные или в кистях, обоеполые или реже

однополые, актиноморфные, пятичленные. Пыльцевые зерна многопоровые. Гинецей паракарпный из двух плодолистиков; завязь нижняя. Плод паракарпная ягода, увенчанная остающейся чашечкой. Два рода и свыше 140 видов, распространенных в северной умеренной зоне, в горах Центральной Америки и вдоль Анд до Магелланова пролива.

Ribes L., 1753. Тип рода — *Ribes rubrum* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны отпечатки листьев. Листья пальчато трех-пятилопастные, с просто- или дваждызубчатыми лопастями. Жилкование пальчатое или промежуточное между перистым и пальчатым; базальные жилки в числе трех или пяти, редко семи, оканчиваются в лопастях, их боковые жилки направляются в зубцы, а если последние в свою очередь зазубрены, то их веточки вступают в зубчики (табл. XXVIII, фиг. 1). С миоцена. Сармат Южн. Закавказья (Нахичевань). Современное распространение: холодные и умеренные зоны Европы, Сев. Африки, Азии и С. и Ю. Америки. Около 150 видов.

СЕМЕЙСТВО HYDRANGEACEAE DUMORTIER, 1829**

Листопадные или вечнозеленые (род *Pileostegia*) кустарники или небольшие деревья, реже лианы. Листья обычно супротивные, реже очередные, или мутовчатые, простые, цельнокрайние или зубчатые, округлые, эллиптические, реже лопастные, с перистым жилкованием. Цветки обоеполые, четырех-пятичленные, собранные в щитковидные или метельчатые соцветия. Гинецей синкарпный или паракарпный. Плод — двух-пятигнездная коробочка. 17 родов и около 250 видов, распространенных в странах Восточной и Юго-Восточной Малой Азии, на Кавказе, Южн. Европе, С., Центр. и Ю. Америке.

В ископаемом состоянии представители сем. Hydrangeaceae известны с низов третичного периода (род *Hydrangea* в палеоцене

* Составил А. Л. Тахтаджян.

** Составил Л. Ю. Буданцев.

С. Америки). В палеоцене — миоцене Евразии и Америки найдены достоверные остатки представителей родов *Hydrangea*, *Philadelphus* и *Carpenterianthus*. Указание на находку в олигоценовых янтарях Прибалтики (Coppenz, 1886) тычинок *Deutzia* сомнительно. В третичных отложениях СССР известны остатки родов *Hydrangea* и *Carpenterianthus*.

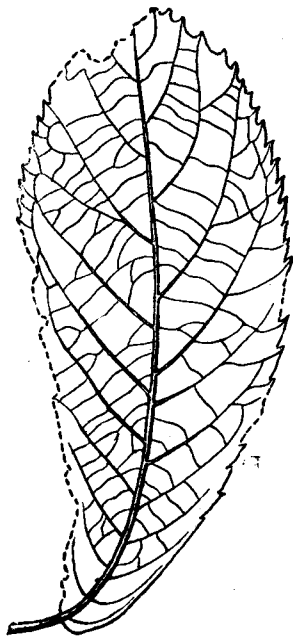


Рис. 208. *Hydrangea colchica* Kolak. — отпечаток листа. Плиоцен, Меоре-Атара, Абхазия (колл. А. А. Колаковского)

Hydrangea L., 1753. Тип рода — *Hydrangea arborescens* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны отпечатки листьев. Листья простые супротивные, черешковые, цельнокрайние, зубчатые, реже лопастные (*H. quercifolia* Varr.) без прилистников. Форма листовая пластинки эллиптическая, удлинненно-эллиптическая, яйцевидная, обратнойяйцевидная, округлая; основание клиновидное, узко клиновидное, округлое или слабо сердцевидное; верхушка острая. Краевые зубцы редкие отогнутые или частые мелкие, острые. Жилкование перистое; вторичные жилки более или менее извилистые, дуговидные, никогда не оканчивающиеся в краевых зубцах, петлевидно соединяющиеся друг с другом; третичные жилки выступающие, сильно разветвленные, образующие неравномерную сеточку (рис. 208). Цветки в конечных щитко-

видных или метельчатых соцветиях; срединные цветки обоеполые, краевые обычно стерильные. Плод — двух-пятигнездная коробочка, растрескивающаяся на верхушке, семена мелкие, иногда крылатые. В ископаемом состоянии известны с палеоцена. В СССР: плиоцен Абхазии (Меоре-Атара—*H. colchica* Kolak.). Вне СССР: миоцен Китая (Шаньвань), палеоген — миоцен Зап. Европы, палеоцен — миоцен С. Америки, эоцен — миоцен Ю. Америки (Аргентина). Современное распространение: Гималаи, Вост. Азия, С. и Ю. Америка. Около 75 видов.

Carpenterianthus Borsuk, 1935. Тип рода — *Carpenterianthus turgaicus* Borsuk, 1935; олигоцен Центрального Казахстана. В ископаемом состоянии известны цветки. Цветки правильные, обоеполые, 7 см в диаметре. Венчик пятилопастный, лепестки свободные нежные, тонкие, со сложно ветвящимися у края жилками. Тычинки в большом числе, с короткими нитями. Завязь на отпечатках проектируется в виде диска, достигающего 7 мм в диаметре (табл. XXVII, фиг. 6). Род *Carpenterianthus* известен из среднеолигоценовых отложений Тургая (Чинк Науша) и Зайсанской котловины (Ашутас). Один вид (*C. turgaicus* Bors.).

СЕМЕЙСТВО PITTOSPORACEAE R. BROWN, 1814*

Вечнозеленые деревья и кустарники, часто вьющиеся, с очередными или реже почти мутовчатыми, простыми, цельными и обычно цельнокрайними кожистыми листьями. Цветки одиночные или в коротких зонтиковидных щитках или сильно ветвистых метелках, обоеполые или иногда полигамные, актиноморфные или редко слабо зигоморфные пяти-семичленные, с двумя прицветниками. Чашелистики большей частью свободные или сросшиеся внизу. Лепестки большей частью внизу сросшиеся, образуя более или менее трубчатый венчик, реже совершенно свободные. Тычинок пять, чередующихся с лепестками свободных или немного сросшихся; пыльники обычно интрорзные, вскрывающиеся продольно или порами. Гинецей паракарпный, обычно из двух, реже из трех-пяти плодолистиков, с простым столбиком с головчатым рыльцем; завязь верхняя. Плод — коробочка (*Pittosporaceae*) или ягода (*Billardiaceae*). Девять родов и более 210 видов, большая часть которых (за исключением рода *Pittosporum*) эндемична для Австралии; самый большой в семействе

* Составил А. Л. Тахтаджян.

род *Pittosporum* встречается кроме Австралии также в тропической Азии и Африке, на о-вах Тихого океана и на о-ве Мадейра (один вид).

Для третичных отложений Европы указываются остатки листьев и плодов рода *Pittosporum* Banks и *Bursaria* Cav., но Готан и Вейланд (Gothan и Weyland, 1954) считают эти определения сомнительными. Кроме того, из янтаря Прибалтики описан на основании остатков цветков род *Billardierites* Casp.

Billardierites Caspary, 1881. Тип рода — *Billardierites longistylus* Caspary, 1881; эоценовые янтари Прибалтики. Известны только цветки. Цветки на цветоножках актиноморфные, обоеполые. Чашелистиков пять,

продолговатых, голых. Лепестков пять, яйцевидно-продолговатых, заостренных, в 2,5—3 раза более длинных, чем чашелистики, и чередующихся с ними, в нижней части сросшихся в трубку. Тычинок пять, чередующихся с лепестками, с тонкими нитями; пыльники овальные, у основания сердцевидные, интрорзные, раскрывающиеся продольной щелью. Столбик нитевидный, с двулопастным рыльцем. Эоценовые янтари Прибалтики.

Каспари сближает свой род *Billardierites* с современным австралийским родом *Billardiera*, что, однако, крайне сомнительно. Систематические связи рода *Billardierites* могут быть выяснены лишь после того, как окажется возможным дать более точное и детальное его описание.

ПОРЯДОК 33. SAXIFRAGALES

СЕМЕЙСТВО

SAXIFRAGACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Многолетние или однолетние травы с простыми или реже пальчатыми или перистыми листьями. Цветки одиночные или в соцветиях, актиноморфные или реже зигоморфные, обычно обоеполые. Околоцветник большей частью пятичленный, реже трехчленный, образующий более или менее ясно выраженную цветочную трубку, свободную или в различной степени приросшую к основанию завязи. Лепестков 5—10 или реже лепестки отсутствуют. Тычинок 5—10, редко три. Гинецей апокарпный или чаще синкарпный или паракарпный, из двух-пяти плодолистиков, обычно со свободными стилодиями, реже сросшимися в столбик; завязь верхняя, полунижняя или нижняя. Плод — коробочка, раскрывающаяся по перегородкам. Около 30 родов и более 600 видов, распространенных главным образом в холодной и умеренной зоне северного полушария, часто в высокогорьях; в Америке они заходят по Андам далеко на юг.

Представители семейства указываются уже для палеогена, но вполне достоверные остатки встречаются только начиная с плиоцена.

Mitella L., 1753. Тип рода — *Mitella diphylla* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Многолетние травы с почковидно-сердцевидными листьями в прикорневой розетке, с безлистным или однолистным стеблем. Семена согнутые, в очертании округло-прямоугольные, со сближенными микропиле и рубчиком, около 1 мм

длины, 0,5 мм ширины; поверхность с рисунком из прямоугольно-округлых ячеек с выпуклыми серединами, черного цвета блестящая (рис. 209). С плиоцена. Плиоцен Н. Камы. Современное распространение: Сибирь, Япо-

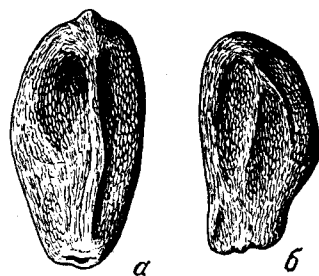


Рис. 209. *Mitella nuda* L.: а—б—семена, $\times 16$; плиоцен. Кама, Татарская АССР (колл. П. И. Дорофеева)

ния, С. Америка. 12 видов. Кроме того, из плиоцена Англии указывается род *Chryso-splenium* L.

Stephanostemon Caspary, 1881. Тип рода — *Stephanostemon brachyandra* Caspary, 1881; эоценовые янтари Прибалтики. Известны только цветки. Цветки на цветоножках, обоеполые, актиноморфные. Чашечка из пяти сросшихся чашелистиков, с короткими цельными долями. Лепестков пять, рудиментарных. Тычинок 10, попарно супротивных рудиментам лепестков; нити толстые и очень короткие; пыльники яйцевидно-продолговатые. Гинецей апокарпный, из двух широкойцевидных плодолистиков, в два или три

* Составили П. И. Дорофеев и А. Л. Тахтаджян.

раза превышающих по длине тычинки. Эоценовые янтари Прибалтики. Конвенц (Conwentz, 1886) сближает этот род с современными родами *Tellima*, *Mitella*, *Oresitrophe* и т. д.

СЕМЕЙСТВО DROSERACEAE SALISBURY, 1808*

Травянистые многолетние насекомоядные водные или болотные растения, редко полукустарники с мелкими прикорневыми или

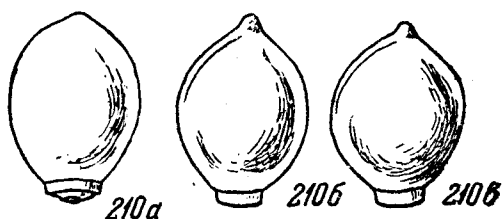


Рис. 210. а — *Aldrovanda vesiculosa* L. — семя, $\times 9$; росс-вюрм, с. Микулино, Смоленская область (колл. П. И. Дорофеева); б-в — *Aldrovanda intermedia* E. M. Reid et Chandler семена, $\times 9$; сармат, с. Демидово, р. Тилгул, Украина (колл. П. И. Дорофеева).

стеблевыми листьями, расположенными мутовчато или очередно. Плоды — коробочки с многочисленными семенами. Четыре рода и более

* Составил П. И. Дорофеев.

ПОРЯДОК 34. FABALES (LEGUMINALES)

СЕМЕЙСТВО MIMOSACEAE R. BROWN, 1814*

Деревья, кустарники, редко травы. Листья дваждыперисто-сложные, у части видов рода *Acacia* метаморфизованные в филлодии. Прилистники рано опадающие. Листочки цельные, цельнокрайние, большей частью неравнобокие, чаще продолговатые, реже шиловидные или округлые большей частью около 1 см длины, реже крупные — до 10 см длины и больше. Жилкование перистое у некоторых видов с более или менее развитым одним или двумя базальными жилками, иногда же при сильно развитых базальных жилках, жилкование дуговидно-перистое, все вторичные жилки соединяются у края петлями. Цветки обоеполые, актиноморфные, большей частью с многочисленными тычинками. Пыльцевые зерна объединены в тетрады и полиады по 4, 6, 8, 12, 16, 32 зерна, реже встречаются оди-

* Составила И. А. Ильинская (описание пыльцы — Л. А. Куприянова; описание древесины — И. А. Шилкина).

90 видов. Из них более 85 видов рода *Drosera* распространены почти по всему земному шару, остальные роды монотипные: *Drosophyllum* — средиземноморский, *Dionaea* — североамериканский, *Aldrovanda* — спорадически распространены по всему Старому Свету. В ископаемом состоянии представители семейства известны с эоцена.

Aldrovanda L., 1753. Тип рода — *Aldrovanda vesiculosa* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Водное насекомоядное растение, плавающее у поверхности воды, без корней, с нитевидным стеблем, округлыми шиповатыми на концах листьями, захлопывающимися по средней жилке. Семена 1—1,5 \times 0,9—1,2 мм эллипсоидальные, с бугорком на верхушке, в основании суженные в горлышко, черные, металлически блестящие; кожура двухслойная, из столбчатых элементов, торцы которых образуют невысокие бугорки на поверхности (рис. 210). С эоцена. Оligocen—миоцен Зап. Сибири, миоцен Н. Дона, Белоруссии, Украины; плиоцен Н. Дона, Воронежской области. Вне СССР: эоцен, олигоцен Англии, олигоцен—миоцен Германии, миоцен—плиоцен Польши. Современное распространение: спорадически встречается в водоемах Европы, Кавказа, Ср. Азии, Дальнего Востока, Японии, Индии, Австралии, Центр. Африки. Плодоносит редко. Монотипный род.

ночные зерна, как например у *Prosopis*, *Desmanthus*, *Leucaena* и некоторых др. Одиночные пыльцевые зерна трехбороздно-поровые или трехпоровые; наибольший диаметр 21—72,6 μ ; в полярном положении округло-треугольные, в экваториальном сплюснуто-сферические, с более или менее отчетливой скульптурой экзины. Тетрады и полиады в наибольшем диаметре 9,9—150 μ , составляющие их зерна имеют узкие, короткие борозды, часть борозд не функционирует; форма зерен зависит от положения их в тетрадах и полиадах; обычно экзина зерен несколько утолщена на дистальной стороне, в то время как боковые и проксимальная стороны тонкоэксинные. Гинецей апокарпный, обычно только из одного плодолистика, реже из нескольких плодолистиков. Плод — многосемянный боб, крупный или очень крупный, реже небольшой, распадающийся или нераспадающийся. До 50 родов и около 1500 видов, распространенных в тропических и субтропических странах, главным образом в областях с сухим климатом; се-

мейство наиболее богато представлено в Ю. Америке; отдельные виды заходят в теплоумеренные области.

В ископаемом состоянии указывается с н. мела С. Америки, и с в. Зап. Европы. В палеогене было обильно представлено в С. Америке, а в Зап. Европе в миоцене, в плиоцене уже начинает исчезать. По пыльце с плиоцена. Плиоцен Зап. Закавказья (материалы Н. Д. Мчедlishvili).

Albizziyxylon A. Nikitin, 1935 (*Albizziyxylon* Ramanijam, 1960). Тип рода — *Albizziyxylon hyrcanicum* A. Nikitin, 1935; верхнеплиоценовые отложения Вост. Грузии. Формальный род, установленный по древесине. Годичные кольца выражены неотчетливо, различимы по некоторой скученности сосудов в ранней древесине. Древесина состоит из сосудов, волокон либриформа и тяжелой и лучевой паренхимы. Сосуды средние; тангентальный диаметр сосудов ранней древесины 40—160 μ , поздней 100—120 μ . Поры расположены тесно на боковых стенках сосудов, окаймленные, мелкие, до 6 μ в диаметре. Перфорация только простая. Волокна либриформа довольно сильно утолщены и составляют значительную часть древесины. Древесина рассеянно-сосудистая, просветы сосудов рассеяны равномерно по годичному кольцу, одиночные или в группах по два-три. Очертания просветов сосудов от округлых до эллиптических, с преобладанием радиального диаметра. Лучи уже диаметра сосудов и при встрече с сосудами часто изгибаются. Паренхима вазицентричная, 80—140 μ в диаметре, с простыми, четырехрядными порами. Лучи веретеновидные до 30 клеток в высоту и от одной-четырёх клеток в ширину, преобладают двух-трехрядные лучи. Лучи гетерогенные (табл. XXI, фиг. 3а—б). С миоцена. В СССР: в плиоцен Вост. Грузии. Вне СССР: миоцен—плиоцен Индии (Пондшерри). Связь с современным родом *Albizzia* вполне вероятна.

Вне СССР: *Acacia* Willd., *Acaciaephyllum* Fontaine, *Acaciaphyllites* Berry, *Calliandra* Benth, *Entada* Adans., *Enterolobium* Martius, *Inga* Scipoli, *Leucaena* Benth, *Mimosa* L., *Mimosites* Bowerbank, *Pithecolobium* Martius, *Prosopis* L.

СЕМЕЙСТВО CAESALPINIACEAE R. BROWN, 1814*

Деревья и кустарники, очень редко травы. Листья перистосложные или дваждыперистосложные, реже простые или редуцированные

* Составила И. А. Ильинская (описание пыльцы — Л. А. Куприянова).

до одного листочка. Прилистники рано опадающие. Листочки цельнокрайние, реже зубчатые или городчатые от очень мелких — меньше 1 см, до крупных, превышающих в длину 10 см; жилкование перистое или дуговидно перистое. Цветки большей частью довольно крупные зигоморфные или реже актиноморфные. Тычинок большей частью 10, иногда много. Пыльцевые зерна одиночные, редко соединены в тетрады (как у *Azalia*), трех-, четырех-, пяти-шестибороздно-поровые, трехбороздновидно-поровые, трехбороздные и трехпоровые; наибольший диаметр 21—115 μ ; в полярном положении округлые, трехугольно-округлые, трех-, четырех-, пяти-шестиллопастные, в экваториальном — эллиптические, широко-эллиптические, экзина с сетчатой, сетчато-морщинистой, морщинистой скульптурой или гладкая, тектатная. Гинецей из одного плодолистика. Плод — боб, раскрывающийся или не раскрывающийся, односеменной или многосеменной. До 160 родов и около 1200 видов, распространенных в тропических и отчасти субтропических областях всего земного шара с несколькими представителями в теплоумеренных странах, наиболее богато представлено в Ю. Америке, а затем в Африке.

В ископаемом состоянии указывается с нижнего мела С. Америки и с в. мела Европы. Наиболее богато в третичное время было представлено в Зап. Европе. Большинство родов не содержит достаточно характерных особенностей в строении листьев и плодов для определения их в ископаемом состоянии. Достаточно надежными можно считать только определения родов *Cercis*, *Gleditschia* и *Podogonium*.

Cercis L., 1753. Тип рода — *Cercis siliquastrum* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья и плоды. Листопадные маленькие деревья и кустарники. Листья очередные, длинночерешковые, простые, цельные и цельнокрайние, широкояйцевидные или яйцевидные с почковидным, сердцевидным или округлым основанием и округлой, выемчатой или острой верхушкой. Жилкование дуговидно-перистое, базальные жилки в числе двух-трех пар, из них верхняя пара достигает верхней части листа; остальные вторичные жилки в числе двух-трех пар, иногда в большем числе; часть вторичных жилок вильчато ветвится и все у края соединяются петлями; третичные жилки хорошо заметные или мало заметные отходят от средней и вторичных жилок под прямым углом или в средней части листа под более менее одинаковым острым углом, жилки более мелкого порядка

образуют мелкую, иногда отчетливую сеточку (табл. XXVIII, фиг. 2). Цветок зигоморфный. Боб многосемянный, плоский, по верхнему шву отороченный, раскрывающийся двумя створками; створки 6—10 см длины и 1—1,5 см ширины острые с обоих концов; семена яйцевидные или овальные около 0,6 см длины. С эоцена. Ср. олигоцен Сев. Приаралья и Тургая, миоцен Зап. Сибири (Тым), сармат Ростовской области (Крынка) и Армении. Вне СССР: н. олигоцен-плейстоцен Зап. Европы, миоцен Китая и эоцен — плейстоцен С. Америки. Современное распространение: горы Ср. Азии, Зап. и Вост. Средиземноморья, Балканы, Малая Азия, Афганистан, Китай и С. и Центр. Америка. Семь видов.

Gleditschia L., 1753. Тип рода — *Gleditschia triacanthos* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листочки, плоды и колючки. Листопадные деревья с простыми или ветвистыми колючками на ветвях и стволе. Листья перистосложные и дваждыперистосложные, листочки сильно отличаются по величине у разных видов: от 1 см в длину у одних до 9 см у других, а также и у одного вида и даже в пределах одной ветки: от 5 см длины и 2 см ширины до 1,7 см длины и 0,7 см ширины; листочки продолговато-яйцевидные, иногда продолговато-эллиптические, как правило, асимметричные с асимметричным округлоклиновидным, реже симметричным округлым или клиновидным основанием и с округлой, выемчатой, реже островатой верхушкой; край городчатый или зубчатый; зубчики закругленные, сглаженные, большей частью редкие, но у некоторых видов частые (табл. XXVIII, фиг. 3). Жилкование перистое; вторичные жилки, большей частью многочисленные, отходят от средней под углом около 45° и меньше, частично дихотомируют, и все к краю утончаются и соединяются друг с другом тонкими петлями: реже вторичные жилки соединяются у края отчетливыми дуговидными анастомозами, образующими волнистую краевую жилку; у видов с мелкозубчатым краем вторичные жилки у края многократно дихотомируют, при этом наружные ответвления соседних жилок анастомозируют между собой, а остальные входят в зубчики, довольно длинные промежуточные жилки большей частью имеются во всех интервалах; третичные большей частью редкие и отходят от вторичных под разными углами, реже они образуют угловатую сеточку. Цветки актиноморфные. Боб плоский многосемянный, длинный — до 40 см в длину и 5 см ширины, нераскрывающийся или одно-трехсемянный, яйцевидный раскрывающийся. Семена овальные, сплюсну-

тые до 1 см в длину. В ископаемом состоянии известны только длинные нераскрывающиеся бобы. Указывается с эоцена С. Америки, более достоверно со ср. олигоцена Франции. Сармат Молдавской ССР, указание для о-ва Сахалин (Heeg, 1878, стр. 56, Taf. XIV, fig. 6) основано на отпечатке недостаточной степени сохранности для определения рода. Вне СССР: ср. и в. олигоцен и миоцен Зап. Европы, миоцен Китая и плиоцен Японии, эоцен (?), достоверно миоцен и плиоцен С. Америки. Современное распространение: Закавказье (Талыш), Сев. Иран, Вост. Азия, Филиппинские острова, вост. часть С. Америки и экваториальная Африка. Около 12 видов.

Gymnocladus Lamour., 1785. Тип рода — *Gymnocladus canadensis* Lamour., 1785; современный. В ископаемом состоянии указываются листочки и плоды. Листопадные деревья с дваждыперистыми листьями. Листочки на коротких черешочках, цельнокрайные, с перистым жилкованием, с промежуточными жилками, развитыми почти во всех интервалах довольно крупные эллиптические или яйцевидные, или небольшие продолговато-яйцевидные. Эллиптические и яйцевидные листочки около 5—6 см длины и 2,5 см ширины или вдвое крупнее с клиновидным, округлым или иногда слегка сердцевидным основанием и острой верхушкой; на нижней поверхности видны только выдающиеся средние и вторичные жилки и начало промежуточных жилок, развитых почти по всем интервалам; вторичные жилки в числе шести-восьми с каждой стороны у края утончаются и соединяются вытянутыми петлями; на верхней поверхности средняя и вторичные жилки лишь немного толще третичных, образующих крупную сеточку. Продолговато-яйцевидные листочки до 3 см длины и 1 см ширины с косым округлым основанием и тупой верхушкой; вторичные жилки в числе пяти-шести с каждой стороны, более заметные на верхней поверхности, соединяются у края дугами, промежуточные жилки длинные, третичные жилки не видны невооруженным глазом, но образуют видную под лупой крупную сеточку (табл. XXVIII, фиг. 4, 5). Цветки актиноморфные. Боб раскрывающийся, малосемянный, на длинной толстой ножке, 6—12 см длины, с длинной, превышающей ширину в три раза или меньше, чем в два раза. Створки с коротким острием на верхушке толстые или очень толстые, гладкие или слегка вздутые над семенами. Семена около 1,5 см длины неправильно овальные, сплюснутые. С палеоцена. Палеоцен Зее-Бурейнской равнины, возможно плио-

цен Закавказья (Меоре-Атара). Вне СССР: указывается для эоцена Италии, известен из миоцена Китая, с олигоцена по плиоцен С. Америки. Современное распространение: Южн. Китай и вост. часть С. Америки. Два вида.

Cassia L., 1753. Тип рода — *Cassia fistula* L., 1753; современный. К этому роду отнесено очень много ископаемых находок листочков и в меньшей степени плодов бобовых неопределенного родства. Современный род *Cassia*, распространенный в тропиках и субтропиках всего земного шара, за исключением Европы, включает около 380 видов. Все виды имеют перистосложные листья, но число листочков в листе, их форма, величина и жилкование необычайно разнообразны. Величина и форма бобов также очень различна у разных видов. Находки этого рода, описанные с территории СССР, а также и вне СССР, не достоверны. Следует воздерживаться от употребления этого родового названия для ископаемых остатков до изучения морфологии листьев и плодов ныне существующих представителей хотя бы приблизительно в объеме рода.

Ceratonia L., 1753. Тип рода — *Ceratonia siliqua* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Вечнозеленое дерево со сложными большей частью парноперистыми редко непарноперистыми листьями. Листочки на коротких черешочках, кожистые, цельнокрайние с тупой или выемчатой верхушкой и округлоклиновидным основанием. Вторичные жилки многочисленные соединяются петлями недалеко от края. Промежуточные жилки длинные, параллельные вторичным. Третичные жилки образуют крупные ячейки, вытянутые параллельно вторичным жилкам. Четвертичные жилки образуют неправильные ячейки, в которых наблюдаются разветвления последнего порядка, хорошо видные при пятикратном увеличении (табл. XXVI, фиг. 5). Боб крупный, плоский, многосемянный, не раскрывающийся, с толстыми мясистыми перегородками. С н. олигоцена. Плиоцен Абхазии. Вне СССР: с н. олигоцена до сармата Зап. Европы. Современное распространение: Средиземноморье. Один вид.

Podogonium Heer, 1859. Тип рода — *Podogonium knorrii* Heer, 1859; сармат Энингена. В ископаемом состоянии известны листья, цветки, плоды, семена. Листья парноперистые с 5—10 парами листочков. Листочки продолговатые или округло-продолговатые со слегка косым основанием и с округлой, острой или слегка выемчатой верхушкой иногда с коротким шипиком. Край цельный.

Жилкование перистое, с одной базальной жилкой, поднимающейся почти до середины листа; многочисленные вторичные жилки отходят от средней под большим углом и, анастомозируя друг с другом, образуют волнистую краевую жилку (табл. XXVIII, фиг. 7, 7а). Цветок на длинной цветоножке с четырехраздельной чашечкой. Боб односемянный, плоский, эллиптический, с клиновидным основанием и острой верхушкой (табл. XXVIII, фиг. 6), семя крупное, овальное, плоское, семядоли крупные, зародыш прямой. Указывается до восьми видов, из них принадлежность к роду двух сомнительна, а остальные виды некоторыми авторами трактуются как формы одного и того же вида. Эоцен — в. плиоцен, указывается для эоцена С. Америки, но без достаточно надежных фактов. Сармат Молдавии (Наславцы), Краснодарского края (Армавир) и Армении (Раздан). Вне СССР: ср. олигоцен — в. плиоцен Центр. Европы, указывается для эоцена и олигоцена С. Америки.

Вне СССР: *Bauhinia* L. (указание для Сахалина — Криштофовича, 1918, стр. 53, фиг. 10 основано на ошибочном определении), *Caesalpinia* L. (указание для сармата Армении — Палибин, 1939, стр. 626, табл. III, фиг. 24 и для плиоцена Абхазии — Колаковский, 1957, стр. 277, табл. XXII, фиг. 5 основаны на материале, не содержащем достаточных признаков для определения этого рода), *Caesalpinites* Saporta, *Canavalia* Adanson, *Cercidoxylon* Platen, *Copaifera* L., *Cynometra* L., *Fontainea* Newberry, *Gleditschiophyllum* Berry, *Hymenaea* L., *Macrolobium* Schreber, *Mezoneurum* Desfontaines, *Palaeocassia* Ettingshausen, *Parkinsonia* L., *Peltophorum* Walp, *Viborquia* Ortega.

СЕМЕЙСТВО

FABACEAE LINDLEY, 1836* (PAPILIONACEAE)

Травы, кустарнички, кустарники, реже деревья. Листья пальчато- или перистосложные; листочки крупные или мелкие цельнокрайние или зубчатые. Цветки сильно зигоморфные, «мотыльковые». Тычинок обычно 10, реже пять. Пыльцевые зерна трехборзднопоровые (2)—3—(4)-поровые; наибольший диаметр 21—73 м; в полярном положении округлые, трехлопастные или округло-трех-четырёхугольные, в экваториальном — эллиптические, широко-эллиптические, округлые; поры часто превышают ширину борозд; экина с крупной или мелкозернистой тонкосетчатой скульпту-

* Составила И. А. Ильинская (описание пыльцы — Е. Д. Заклинская).

рой или чаще с сетчатой текстурой. Гинецей из одного плодолистика. Плод в большинстве случаев боб обычно раскрывающийся, реже нераскрывающийся или распадающийся. Около 375 родов и около 12 000 видов, широко распространенных по всему земному шару.

В ископаемом состоянии указывается по листьям с в. мела С. Америки и Европы, представлено во всех третичных отложениях С. Америки и Европы. Пыльца семейства бобовых ввиду недостаточной ее изученности в большинстве случаев определяется в пределах семейства и очень редко до рода (рис. 211).

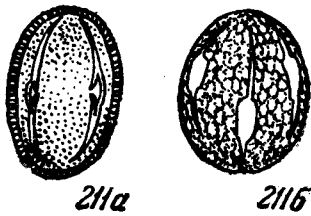


Рис. 211. а — *Alhagi* sp. — пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; н. олигоцен, Павлодарское Прииртышье; б — *Trifolium* sp. — пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; олигоцен, Павлодарское Прииртышье (колл. ГИН)

Известна с в. мела. В. мел Ср. Азии, Казахстана, Зап.-Сибирской низменности, палеоген—неоген Европейской части СССР, Урала, Казахстана. Максимум находок в нижнем олигоцене Европейской части СССР, Прииртышья и Приаралья; среднем и верхнем олигоцене Зап.-Сибирской низменности и Казахстана. Третичные отложения Зап. Европы и Америки.

Sophora L., 1753. Тип рода — *Sophora tomentosa* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листочки. Деревья, кустарники, полукустарники и травы. Листья непарноперистые, листочки цельнокрайные, боковые на коротких черешочках очередные или супротивные. Величина, форма и жилкование листочков различные у разных видов, у одних видов листочки крупные — до 5—7 см длины, продолговато-яйцевидные, эллиптические и продолговато-эллиптические с клиновидным или округлоклиновидным основанием и острой верхушкой, иногда оттянутой в длинный кончик. Многочисленные вторичные жилки отходят от средней под углом 45—50° и соединяются у края угловатыми анастомозами, почти во всех интервалах большей частью развиты промежуточные жилки, третичные жилки образуют крупную угловатую сетку;

у других видов листочки примерно такой же длины округлояйцевидные с широкоокруглым или слегка сердцевидным косым основанием и округлой, туповатой или выемчатой верхушкой, вторичные жилки немногочисленные, по характеру анастомозов и расположению напоминают род *Robinia*; кроме того, есть виды с мелкими округлояйцевидными, продолговато-обратнояйцевидными и даже шиловидными листочками с различно расположенными вторичными жилками, а также виды с очень мелкими листочками (распространены в Ю. Америке и Австралии). Бобы цилиндрические, четковидные с сильно суженным основанием и верхушкой, оттянутой в острие, иногда бобы крылатые. Для надежного определения этого рода необходима очень хорошая сохранность материала и полная идентичность ископаемого остатка с одним из современных видов. Это условие не выдержано ни для одной находки с территории СССР, поэтому их достоверность более или менее сомнительна, то же в значительной мере относится и к ископаемым находкам этого рода в Европе.

С палеоцена. Палеоген Зее-Буреинской равнины, третичные отложения Сахалина, сармат Ростовской области (Амвросиевка) и плиоцен Абхазии (Мэоре-Атара) и неоген Грузии (Годердзи). Указание для в. мела Сахалина (Yabe H. и S. Shimidzu, 1924) не может считаться достоверным. Вне СССР: эоцен—плиоцен Центр. Европы и С. Америки. Современное распространение: субтропические, тропические и теплоумеренные области Азии, теплоумеренные и субтропические области С. Америки, Мексика, Австралия, Мадагаскар и экваториальная Африка. Около 20 видов.

Robinia L., 1753. Тип рода — *Robinia pseudoacacia* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья, плоды и чашечка. Листопадные деревья и кустарники с непарноперистыми листьями. Листочки на более, или менее длинных черешочках, боковые большей частью супротивные, цельнокрайные с длиной 1,5—8 см реже 5 см и больше, и в 1,5—2 раза меньшей шириной, яйцевидные, продолговато-яйцевидные, эллиптические, реже продолговато-эллиптические с округлым, слегка сердцевидным или округлоклиновидным основанием и округлой или слегка выемчатой или острой верхушкой. Вторичные жилки в числе 6—8 с каждой стороны отходят от средней большей частью под углом около 45°, в краевой части некоторых из них дихотомизируют и все соединяются у края извилистыми тонкими анастомозами, базальные жилки обычно наружу отклоненные, тоньше и короче

остальных вторичных жилок; промежуточные жилки развиты почти во всех интервалах; третичные жилки редкие очень тонкие, слегка извилистые, почти перпендикулярные вторичным (табл. XXVIII, фиг. 9). Чашечка до 1 см длины колокольчатая, пятилопастная, две верхние лопасти более широкие и более высоко сросшиеся (табл. XXVIII, фиг. 8). Боб около 10 см длины и 1—1,5 см ширины, плоский линейно-продолговатый с узким крылом по верхнему шву, с крупными вздутьями над многочисленными мелкими поперечно расположенными бобовидными семенами, не достигающими в длину половины ширины боба (табл. XXVIII, фиг. 10). С палеоцена. Палеоцен Зее-Буреинской равнины, сармат Ростовской области (Амвросиевка) и Армения (Раздан). С олигоцена по плиоцен Центр. Европы и с олигоцена в С. Америке. Современное распространение: умеренные и субтропические области С. Америка и Мексика. Около 15 видов.

Desmodium Desvaux., 1813. Тип рода — *Hedysarum asperum* Poiret, 1804; современный. В ископаемом состоянии известны листочки. Травы, полукустарники или кустарники, реже небольшие деревья. Листья непарноперистые с тремя листочками. Листочки цельнокрайние, яйцевидные, эллиптические или у травянистых форм, линейноланцетные с округлым, клиновидным или реже сердцевидным основанием и острой или округлой верхушкой. Жилкование перистое, у форм с широким основанием иногда с более или менее развитыми базальными жилками, вторичные жилки в числе 5—8 с каждой стороны, часто с краевыми вильчатыми ответвлениями краспедодромные или камптодромные; третичные жилки перпендикулярные вторичным и большей частью друг с другом анастомозирующие (табл. XXVIII, фиг. 11). Боб одно- или многосемянный, распадающийся, реже раскрывающийся. С эоцена. В. олигоцен Сев.-Вост. Казахстана (Ашутас); достоверность указания для эоцена С. Америки (Калифорния) очень сомнительна. Современное распространение: пантропический род, представленный также и в субтропиках, за исключением Европы и М. Азии, и с отдельными представителями в теплоумеренных областях Китая и С. Америки. Около 150 видов.

Dalbergia L., 1781. Тип рода — *Dalbergia lanceolata* L., 1781; современный. В ископаемом состоянии указываются листья и плоды. Деревья, реже кустарники или лазающие кустарники с непарноперистыми листьями. Листочки многочисленные, изредка

редуцированы до одного, очередные, сидячие, кожистые. Прилистники маленькие и обычно рано опадающие, редко остающиеся. Боб нераскрывающийся, большей частью односемянный, плоский с основанием суженным в более или менее длинную ножку. С эоцена. Все находки из Евразии не обладают достаточными диагностическими признаками для достоверного определения этого рода. Указывается из плиоцена Абхазии. Вне СССР: в олигоцен — сармат Европы, эоцен — миоцен С. Америки, третичные отложения Вост.-Индии, палеоцен Гренландии. Современное распространение: все тропические области, некоторые виды заходят в субтропика. Около 90—100 видов.

Dalbergites Berry, 1916. Тип рода — *Dalbergites ovatus* Berry, 1916; эоцен Миссисипи. В ископаемом состоянии известны листочки. Листочки до 6—7 см длины, реже несколько больше, иногда вдвое меньше, цельнокрайние, овальные, яйцевидные или обратно-яйцевидные, с клиновидным или округлым основанием и выемчатой или реже острой верхушкой. Жилкование перистое, многочисленные вторичные жилки отходят от средней под углом 40—50° и многократно соединяются у края петлями; промежуточные жилки, развитые большей частью по несколько в каждом интервале, длинные, более тонкие, чем вторичные и параллельные им: третичные жилки образуют ячейки, вытянутые параллельно вторичным жилкам. На территории СССР известны только листочки с выемчатой верхушкой из верхнего мела (табл. XXVIII, фиг. 12). Автор рода не дал его диагноза, но отметил его близость к трибе *Dalbergites* в целом. С в. мела по эоцен. Сенман-турон о-ва Сахалин, Вилюйского бассейна, Чулымо-Енисейского бассейна, Урала и Казахстана, в мел Гренландии и эоцен С. Америки.

Leguminosites Bowerbank, 1840. Бобовые неопределенного родового родства. Тип рода — *Leguminosites subovatus* Bowerbank, 1840. Семя, эоцен Англии. Листочки, плоды и семена разнообразного строения, относящиеся к сем. Fabaceae, а возможно, и к сем. Caesalpiniaceae, но по степени сохранности и по своей морфологии не дающие основания для определения рода. Сходство листочков, плодов и семян очень многих родов сем. Fabaceae и Caesalpiniaceae настолько велико, что многие из них в принципе не могут быть определены до рода даже при идеальной сохранности. Название *Leguminosites* было впервые введено

Бовербенком только для обозначения семян мотыльковых неопределенного родового рода, но впоследствии, начиная с Геера (Heer, 1859), под этим названием стали помещать и остатки листочков и плодов. Название *Leguminosites* ни в коем случае нельзя употреблять в смысле даже формального рода — он только указывает на принадлежность остатков к бобовым. С в. мела. В. мел Казахстана, эоцен правобережья Украины, Южн. Урала и Туркмении и в третичных отложениях Дальн. Востока. Вне СССР: в большом количестве отмечается с в. мела и для третич-

ных отложений С. Америки и Зап. Европы. Вне СССР: *Amorpha* L., *Astragalus* L., *Canavalia* Adanson, *Cladrastis* Rafinesque, *Colutea* L. (указание для олигоцена Курской области — Тим, Краснов, 1910, основано на отпечатке, не содержащем необходимых признаков для определения рода), *Cytisus* L., *Dioclea* H. B. et K., *Diphysa* Jacquin, *Dolichos* L., *Leguminocarpon* Goerppert, *Leguminocarpum* Dotzler, *Lonchocarpus* H. B. et K., *Meibomites* Knowlton, *Phaseolites* Unger, *Pongamia* Ventenat, *Psoralea* L., *Strongylodon* Vogel, *Vicia* L.

ПОРЯДОК 35. MYRTALES

СЕМЕЙСТВО

LYTHRACEAE JAUME ST. HILAIRE, 1805*

Травы, кустарники или реже деревья, листопадные и вечнозеленые, с простыми супротивными или мутовчатыми листьями овальной,

листочков; завязь верхняя. Плоды разнообразно раскрывающиеся коробочки. 25 родов и более 500 видов, распространенных главным образом в тропических и субтропических странах.

В ископаемом состоянии представители семейства известны с олигоцена.

Decodon J. F. Gmelin, 1791. Тип рода — *Lythrum verticillatum* L., 1753: современный. В ископаемом состоянии известны плоды и семена. Болотное многолетнее растение, с древеснеющим у основания стеблем, с мутовчато расположенными, ланцетными листьями, мелкими цветками, собранными в верхней части растений и в пазухах мутовок. Плоды — сплюснуто-шаровидные коробочки, 3—4 мм в диаметре, на коротких ножках, тонкостенные, у ископаемых без видимых перегородок, с многочисленными семенами, прикрепленными к центральной оси; семена клиновидные, от 1×1 до 2×2 мм, со створкой, прикрывающей вход в семенную камеру, с толстыми деревянистыми стенками, снаружи блестящие, коричневые (рис. 212, 213). С олигоцена. Олигоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен Алдана, Н. Дона, Украины, Белоруссии, Башкирии, плиоцен Украины, Воронежской области, бассейна р. Камы, Башкирии. Вне СССР: миоцен Польши, плиоцен Польши, Голландии, Франции (рис. 214). Современное распространение: восточное побережье С. Америки (от Нью-Фаундленда до Флориды, на запад до Онтарио, Миннесоты, Кентукки, Луизианы, см. рис. 214). Ныне монотипный род, в ископаемом состоянии известно три вида.

Diclidocarya E. M. Reid, 1927. Тип рода — *Diclidocarya menzelii* E. M. Reid, 1927; третичные отложения Германии. Формальный ископаемый род, установленный по

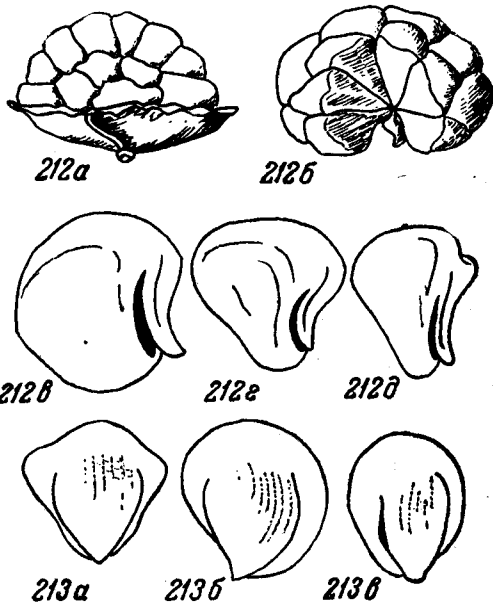


Рис. 212. *Decodon gibbosus* E. M. Reid: а-б — плоды, ×5; в-д — семена, ×15; олигоцен, с. Екатерининское, р. Абросимовка, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева).
Рис. 213. *Decodon globosus* (E. M. Reid) Nikitin: а-в — семена, ×15; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева).

продолговато-овальной или ланцетной формы. Цветки обоеполые, актиноморфные или реже зигоморфные. Гинецей из двух-шести пло-

* Составил П. И. Дорофеев.

семенам и условно помещенный в сем. Lythraeae на основании сходства семян с таковыми *Decodon*. Семена 1—2,5 мм в диаметре, сплюс-

Кроме того, из эоцена лондонских глин приводятся: *Menisterocarpum* Reid et Chandler, *Pachyspermum* Reid et Chandler,

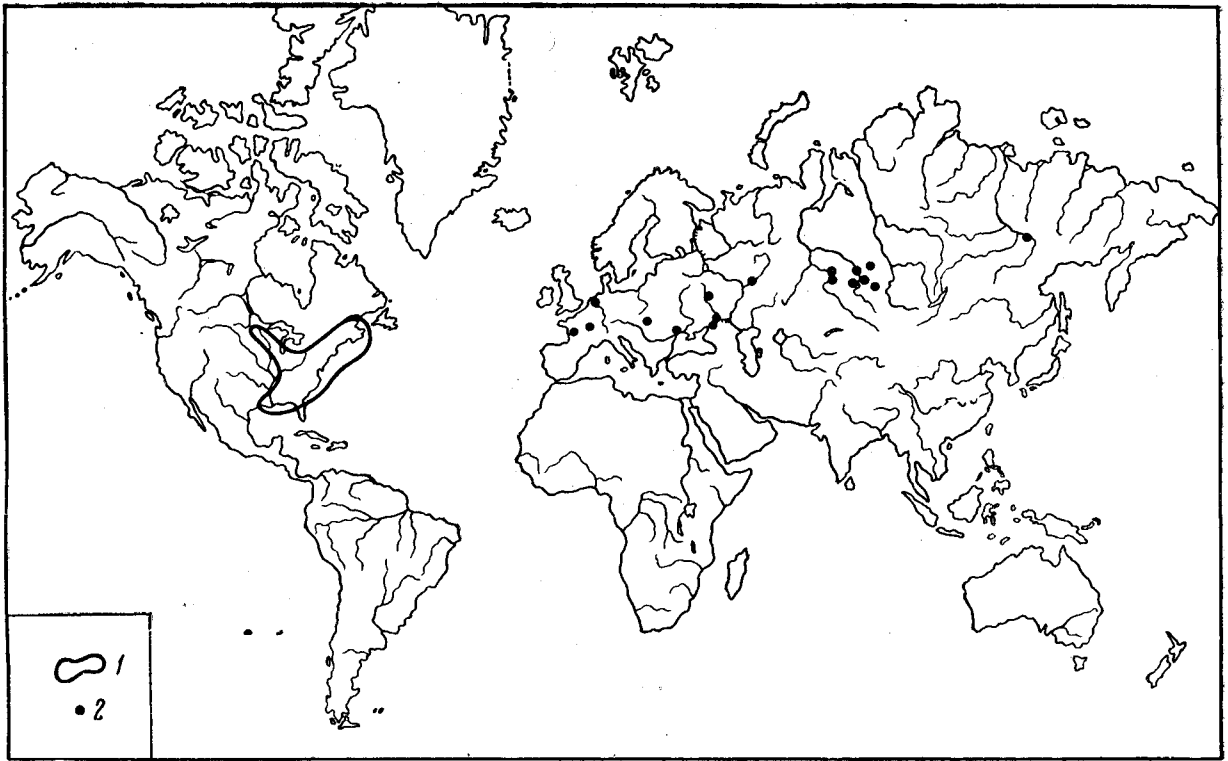


Рис. 214. Карта современного распространения *Decodon verticillatus* (L.) Elliot (Muenscher, 1944) [1] и основных находок семян рода *Decodon* и третичных отложений (оригинал) [2]

нуто-шаровидные, иногда узкие, на одной стороне с совершенно свободной створкой, прикрывающей вход в семенную камеру, на другой — с глубокой ложбинкой — швом; стенки

Tamesicarpum Reid et Chandler, *Cranmeria* Reid et Chandler. Из олигоцена Англии приводится род *Microdiptera* Chandler, 1957.

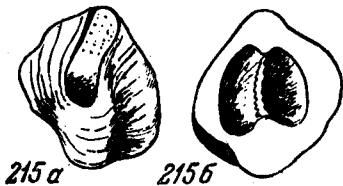


Рис. 215. *Diclidocarya menzelii* E. M. Reid: а—б — семя с двух сторон, $\times 15$; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

толстые, деревянистые, поверхность гладкая, блестящая, коричневого цвета (рис. 215). С олигоцена до миоцена (только во Франции до(?) нижнего плиоцена). Олигоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен Башкирии, Н. Дона. Вне СССР: миоцен Германии (?), н. плиоцен Франции. Три вида.

СЕМЕЙСТВО PUNICACEAE HORANINOW, 1834*

Монотипное семейство.

Punica L., 1753. Тип рода — *Punica granatum* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья. Небольшие деревья или кустарники. Листья опадающие, обычно супротивные или сближенные в пучки или очередные, простые, цельные, продолговатые, продолговато-ланцетные или ланцетные, 2—8 см длины, цельнокрайние, верхушка туповатая, иногда с остроконечием. Вторичные жилки тонкие, малочисленные, не более 8—10 пар, дугообразно изогнутые, кампидромные; имеются промежуточные жилки одна-три в полях между вторичными жилками; вдоль листового края видна тонкая кра-

* Составила М. Д. Узнадзе.

евая жилка, отходящая от основания; третичные жилки слабо выступающие (рис. 216; табл. XXIX, фиг. 9). С плиоцена. Акчагыльские отложения Вост. Закавказья (Нафта-



Рис. 216. *Punica granatum* L. foss. — отпечаток листа. Плиоцен, Грузия (колл. М. Д. Узнадзе)

лан). Вне СССР: плиоцен Франции. Современное распространение: от Балканского полуострова до Гималаев и на о-ве Сокотра. Два вида.

Вне СССР: в ископаемом состоянии описан также формальный род *Punicites* O. Weber.

СЕМЕЙСТВО СМБРЕТАСЕАЕ R. BROWN, 1810*

Деревья и кустарники, часто лиановые. Листья очередные или реже супротивные, цельные перистонервные, лишенные прилистников. Цветки обычно обоеполые, в густых многоцветковых колосьях, кистях или метелках. Гинецей паракарпный, завязь нижняя, с двумя-шестью семязачатками. Плоды кожистые и костянквидные, односемянные часто крылатые. 18 родов и около 500 видов. Пантропическое семейство.

Отпечатки листьев родов *Terminalia* и *Combretum* приводят для палеогена и для миоцена Америки, а также для третичных отложений Европы. Однако, как уже указывалось в литературе (Gothan und Weiland, 1954; Криштофович, 1957), большинство определений листовых отпечатков не достоверны и по выражению А. Н. Криштофовича «допускают и иные толкования». Более достоверны находки плодов в миоценовых отложениях бассейна нижнего Рейна, описанные под названием *Co-*

nocarpus. Для территории СССР приводятся только отпечатки листьев рода *Terminalia*, которые, однако, далеки от достоверности.

Terminalia L., 1767. Тип рода — *Terminalia catappa* L., 1771; современный. В ископаемом состоянии указываются листья и плоды. Крупные деревья. Листья супротивные, удлиненно-эллиптические яйцевидные, продолговато-яйцевидные, ланцетные, цельнокрайние, иногда слабо городчатые, основание клиновидное, постепенно суженное в толстый черешок; верхушка тупая или заостренная. Жилкование брахидродромное, вторичные жилки очередные, дугообразно изогнутые, извилистые, у края сближенные; между вторичными наблюдаются по одной-две промежуточные жилки; третичные жилки извилистые простые или разветвленные, соединяют вторичные почти под прямым или тупым углами; жилочки четвертого порядка образуют ячейки неправильной формы. Соцветие — колосовидная метелка, цветки колокольчатые или воронковидные. Плод костянквидный, часто крылатый, с гранистой косточкой (табл. XXIX, фиг. 10). С палеогена. Указывается для ср. эоцена Казахстана (Таман-туз), в. эоцена Южн. Урала; н. олигоцена Украины (верхнехарьковский ярус) и в. олигоцена Закарпатья. Все эти определения вызывают сомнения и нуждаются в пересмотре. Вне СССР: олигоцен — миоцен Южн. Европы, палеоцен — миоцен С. Америки. Современное распространение: влажные и сухие тропические страны. Отдельные виды проникают на север до 34° с. ш.

Вне СССР: *Conocarpus* L., *Combretanites* Beegh, *Bucida* L. и *Combretum* L.

СЕМЕЙСТВО МЫРТАСЕАЕ A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Вечнозеленые деревья и кустарники, редко полукустарники. Листья супротивные или очередные, цельные, цельнокрайние, перистые или пальчато-трех-пятинервные. Главная жилка сильная, вдоль края листа или по самому его краю проходит извилистая боковая жилка, в первом случае она соединяется с краем листа одним-двумя рядами петлевидных жилочек; третичные жилки почти параллельные вторичным, образуют вытянутые сегменты, нередко на отпечатках не выраженные. Цветки четырех-пяти (шести) членные, собраны в кисти. Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые; диаметр 9—30 м; в полярном положении трехугольные с прямыми, вогнутыми

* Составила В. С. Корнилова.

* Составила В. С. Корнилова (описание пыльцы — Н. К. Стельмак).

или выпуклыми очертаниями сторон; борозды слитнобороздные, сливаются у полюсов, и двуслитнобороздные — борозды раздваиваются, а их ветви плотно смыкаются у полюсов, оставляя апокольпумы (Г. Эрдтман, 1956); поры простые или камерные; экзина двухслойная (обычно различим один слой), как правило, тонкая гладкая, реже с неясно выраженной скульптурой, заметной при увеличении свыше 900 (иммерсия); контур пыльцевых зерен ровный или слегка волнистый (рис. 217). Среди семейства Myrtaceae имеются меридионально-короткобороздные, меридионально-длиннобороздные и другие морфологические типы пыльцевых зерен, но они в ископаемом состоянии не встречаются. Определение ископаемых пыльцевых зерен производится преимущественно в пределах семейства, так как рецентная пыльца многих родов имеет близкое морфологическое сходство и трудно различима между собой. Плод — ягода или коробочка, открывающаяся крышечкой (*Eucalyptus*) или тремя, четырьмя и пятью створками.

Около 80 родов и свыше 3600 видов, распространенных ныне в субтропиках и тропиках земного шара, особенно в Австралии и Америке. В ископаемом состоянии указывается свыше 18 родов с в. мела — поныне, наибольшего распространения достигает в эоцене. Наиболее достоверными являются цветки и плоды, отпечатки же листьев часто трудно отнести не только к определенному роду, но даже и семейству, так как тип жилкования листьев Myrtaceae может встречаться, например, у Melastomataceae и Aposynaceae. Только строение эпидермы позволит в дальнейшем уточнить родовую принадлежность ряда известных отпечатков листьев, определяемых пока как *Myrtophyllum*, *Callistemophyllum*, *Leptospermites* и др. Остатки соплодий *Steinhaueria* С. P g e s l относятся сюда условно.

По пыльце с в. мела. В. мел — олигоцен восточного склона Сев., Ср. Урала и Зауралья, южной, западной и центральной областей Зап.-Сибирской низменности, Тургайской впадины; в. мел — Камчатки; датский ярус — палеоцен Усть-Енисейской впадины; ср. эоцен Украины; ср. эоцен — н. олигоцен Прибалтики, Сев. Приаралья, эоцен южной, западной и центральной областей Зап.-Сибирской низменности; палеоцен Южн. Урала; олигоцен Приморья; в. олигоцен — н. миоцен Воронежской области; н. миоцен Н. Дона, Н. Волги; палеоцен — неоген Сев. Кавказа.

Myrtus L., 1799. Тип рода — *Myrtus communis* L., 1799; современный. В ископаемом

состоянии указываются листья и пыльца. Низкие кустарники. Листья мелкие, кожистые, удлинено-яйцевидные и яйцевидные, заостренные, с клиновидным и широко-клиновидным основанием. Жилкование перистое, главная жилка сильная, вторичные тонкие, простые или разветвленные, сливаются с краевой; на отпечатках краевая и вторичные жилки не-

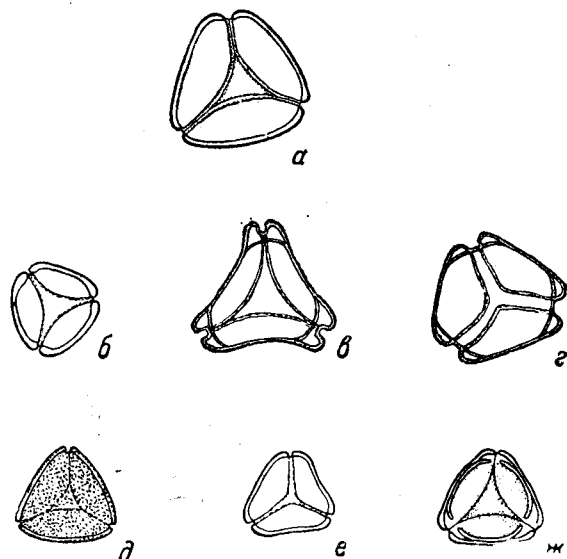


Рис. 217. а — Myrtaceae cf. *Eugenia* — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; палеоцен, Сев. Кавказ (колл. ВНИГРИ); б — Myrtaceae gen. sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; палеоцен, Урал (колл. ВСЕГЕИ); в — Myrtaceae cf. *Callistemon* — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; ср. эоцен, Украина (колл. ВСЕГЕИ); г — Myrtaceae gen. sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; ср. эоцен, Украина (колл. ВСЕГЕИ); д — Myrtaceae cf. *Myrtus* — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; палеоцен, Южн. Урал (колл. ВСЕГЕИ); е — Myrtaceae cf. *Eugenia* — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; палеоцен, Южн. Урал (колл. ВСЕГЕИ); ж — Myrtaceae gen. sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; ср. эоцен, Украина (колл. ВСЕГЕИ)

редко незаметны (табл. XXIX, фиг. 5). С мела. В. мел (сеноман) Кавказа; в. эоцен Туркмении (Бадхыз); н. миоцен Казахстана (Кушук); н. плиоцен Кавказа (Кодор). Указание В. А. Вахрамеева (1945) на находку в ср. олигоцене Сев. Приаралья основано на неправильном определении. Вне СССР: эоцен — миоцен Зап. Европы; миоцен С. Америки. Современное распространение: Средиземье. Юго-Вост. Азия. Америка. Более 60 видов.

Eugenia L., 1753. Тип рода — *Eugenia uniflora* L., 1799; современный. В ископаемом состоянии известны листья и пыльца. Вечнозеленые деревья и кустарники. Листья про-

стые, кожистые, ланцетные, линейноланцетные, яйцевидные, удлинено-яйцевидные, постепенно суженные к верхушке и основанию. Жилкование перистое, вторичные жилки выпуклые, расставленные, нижние выходят под более острым углом, высоко поднимаются вверху вдоль края листа и сливаются с последующей парой, всегда более удаленной от первой, между вторичными и параллельно им идут промежуточные более слабые жилки,

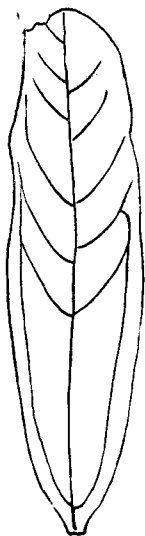


Рис. 218. *Eugenia haeringiana* U p g. — отпечаток листа; неоген, Кавказ (Палибин, 1937)



Рис. 219. а — *Callistemophyllum verum* Ett. — отпечаток листа; б — *Callistemophyllum* sp. Эоцен, Украина (Пименова, 1937)

они всегда соединяются с краевой иногда при этом разветвляясь; нередко параллельно краевой заметна вдоль края еще одна жилка, образующаяся от слияния петлевидных жилочек; третичная сеть жилок редко заметна на отпечатках (рис. 218; табл. XXIX, фиг. 1). Цветки трубчатые, четырехчленные, чашечка кожистая с четырехлопастным отгибом (табл. XXIX, фиг. 8). С мела. В. мел, н. олигоцен и н. плиоцен Кавказа; в. эоцен Казахстана; отпечаток из Армении (Даралагез), описанный И. В. Палибиным (1937) как корбочка *Eucalyptus geinitzii* Heeg, возможно рассматривать как трубку чашечки *Eugenia* sp. Вне СССР: мел — миоцен С. Америки; эоцен — плиоцен Европы; тертиер Эквадора. Современное распространение: тропические области земного шара, особенно Америки. Около 755 видов. Большинство представителей, распространенных в Старом Свете, выделяется в настоящее время в самостоятельный род *Syzygium*.

Callistemophyllum E t t i n g s h a u s e n, 1853. Тип рода — *Callistemophyllum dismoides* E t t i n g s h a u s e n, 1853; в. олигоцен Австрии (Тироль). Известны только листья. Листья кожистые мелкие, 5—7 мм длины, 3—7 мм ширины, линейноланцетные, линейные, заостренные на верхушке, суженные в короткий черешок или сидячие. Жилкование перистое, у узких листьев трехнервное, в первом случае вторичные жилки многочисленны тонкие сближенные, простые или чаще извилистые и ветвистые, на отпечатках могут быть плохо выражены; боковые базальные жилки у трехнервных листьев нередко проходят по самому краю листа. Форма и жилкование листьев этого рода соответствуют листьям ныне живущих деревьев и кустарников Австралии: *Callistemon* R. B r o w n, *Leptospermum* F o r s t, *Melaleuca* L. (рис. 219, а, б: табл. XXIX, фиг. 7). С мела; ср. эоцен Украины; ср. олигоцен Кавказа (корбулевые слои Тори). Отпечатки из песчаников Волини (оз. Дикое), определенные Н. В. Пименовой (1937) как *Callistemon* sp., следует рассматривать как *Callistemophyllum*. Вне СССР: мел С. Америки; палеоцен Гренландии; эоцен — миоцен Зап. Европы; олигоцен — миоцен Австралии.

Myrtophyllum Heeg, 1869. Тип рода — *Myrtophyllum geinitzii* Heeg, 1869; в. мел Зап. Европы (Чехословакия). Известны только листья. Листья плотные удлиненно-ланцетные постепенно заостренные к верхушке и суженные к основанию в толстый черешок. Жилкование перистое, главная жилка прямая сильная, продолжающаяся в черешок, вторичные многочисленные, параллельные друг другу, иногда разветвленные, сливаются с краевой, угол отхождения их колеблется от 40 до 80°; третичные жилки слабые, параллельны вторичным, образуют косо вытянутые сегменты; краевая жилка проходит очень близко к краю листа, поля между ними заполнены одним рядом петлевидных жилочек (рис. 220—221; табл. XXIX, фиг. 2, 3, 4). С мела до ср. миоцена. В. мел — палеоцен Казахстана (Зайсанская впадина); ср. эоцен Украины, Казахстана; в. эоцен Южн. Урала; ср. олигоцен Казахстана; н. миоцен Казахстана (Кушук). Отпечаток из Казахстана описанный В. А. Вахрамеевым (1949) как *Myrtus aralensis* V a s h g., а Л. Ю. Буданцевым (1959) *Myrcia* (?) *aralensis* (V a s h g.) comb. nova рассматриваются здесь как *Myrtophyllum*. Вне СССР: в. мел С. Америки, Европы, Австралии; эоцен — олигоцен Зап. Европы и Ю. Америки.

Leptospermites Saporta, 1862. Тип рода — *Leptospermites repertus* Saporta, 1862; н. олигоцен Франции. Известны только листья и плоды. Листья мелкие кожистые эллиптические, удлинненно-яйцевидные, заостренные на верхушке и нередко продолженные в острие, клиновидно суженные к основанию, трех-пятинервные, главная жилка более сильная и заметная на отпечатках, вторичные очень слабые, едва заметные и часто не со-

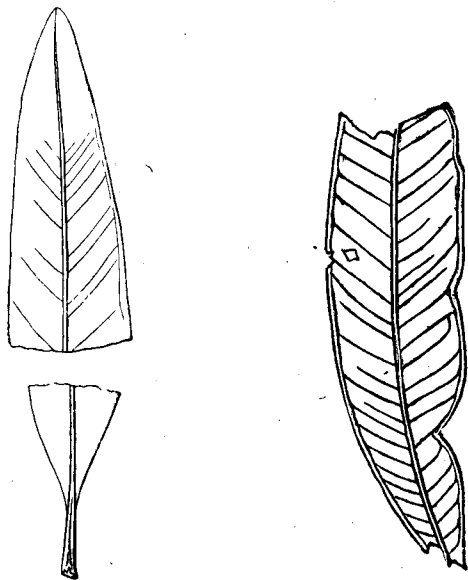


Рис. 220. *Myrtophyllum montresorii* Schmalh. — отпечаток листа, Украина (Шмальгаузен, 1884)

Рис. 221. *Myrtophyllum aralense* (Vachr.) Kornilova — отпечаток листа; ср. олигоцен, Сев. Приаралье, Казахстан (колл. В. А. Вахрамеева)

менным родом *Leptospermum* Forst., объединяющим около 25 видов деревьев и кустарников, растущих в Австралии, Новой Зеландии и о-вах Малайского архипелага (рис. 222, 223; табл. XXIX, фиг. 6). С эоцена. В СССР только плоды; ср. эоцен (бучакские слои) и в. олигоцен Украины; в. эоцен Казахстана. Вне СССР: эоцен Франции.

Кроме указанных выше родов, для территории СССР указываются также виды *Eucalyptus* L'Heritier. Еще Геером (Heer, 1887) приводился *E. sibirica* Heer из в. мела

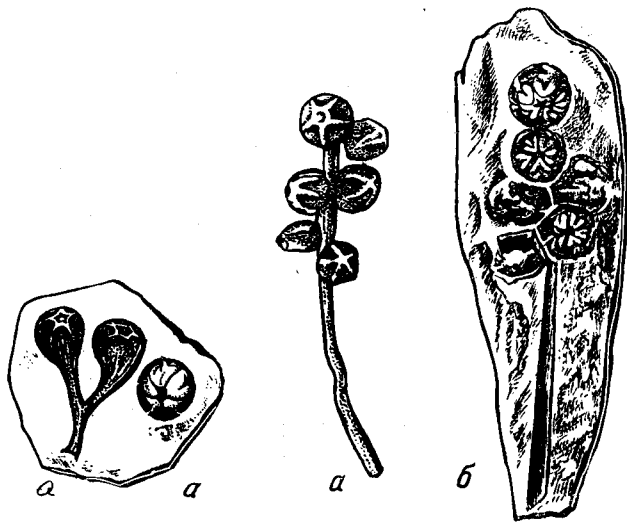


Рис. 222. а — *Leptospermites crassifragmus* Schmalh. — соплодие; б — *L. spicatus* Schmalh. — плод. Эоцен, Украина (Шмальгаузен, 1884)

Рис. 223. *Leptospermites spicatus* Schmalh. а—б — соплодие; эоцен, Украина (Шмальгаузен, 1884)

храняющиеся на отпечатках. Плод — коробочка, окруженная деревенеющей чашечкой, трех-, четырех-пятигнездовая овальная или шарообразная, одиночная или в небольших кистях; тонкие лопасти чашечки супротивны створкам коробочки, при зрелых плодах отваливающиеся и оставляющие круговую окантовку поперек плода; коробочка открывается тремя, четырьмя, пятью щелями, перегородки между гнездами тонкие; вместо стенок, перегородок плода и плодоножки в породе обычно остаются полости и щели, а полости гнезд, промежутки между стенками плода и трубчаткой чашечки выполнены породой. Поэтому выполнение каждой коробочки состоит из четырех-пяти участков, отделенных промежутками друг от друга и от окружающей породы, соответствующих перегородкам гнезд и стенок плода. Листья и плоды сближаются с совре-

Сибири (д. Симоново на р. Чулым); В. А. Вахрамеевым (1946) указывается *Eucalyptus* из мела Зап. Казахстана на р. Аят; И. В. Палибиным (1937) из мела Кавказа, а И. Ф. Шмальгаузен (1884) из ср. эоцена Украины. Однако все указания на находки эвкалиптов в СССР основаны на неправильном определении, как и в С. Америке, о чем давно уже указал Берри (Berry, 1915). Указания на находки пыльцевых зерен рода *Eucalyptus* на территории СССР также, вероятно, все ошибочны. Еще Эндриус (Andrews, 1913, 1915) глубоко сомневался в существовании эвкалиптов в меловое и палеогеновое время в Северном полушарии.

Вне СССР: *Metrosideros* Banks, *Psidium* L. *Myrcia* DC., *Calyptranthes* Swartz, *Tristania* R. Brown, *Callistemon* R. Brown,

Eucalyptophyllum Fontaine, *Eugenitzia* Hollick et Jeffrey, *Eugeniates* Loubière, *Myrciophyllum* Engelhardt, *Tristanites* Saporta, *Leptospermocarpum* Menzel.

СЕМЕЙСТВО ONAGRACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Полукустарники или одно- и многолетние травы с цельными листьями. Цветки обоеполые, редко однополые, главным образом правильные, четырехчленные, реже двух-, трех- или пятичленные. Завязь нижняя, двух-четырёх-



Рис. 224. *Circaea macrocarpa* Dogof. — плод, $\times 16$; олигоцен, д. Белоярка на р. Тавде, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

гнездная. Плоды — стручковидные коробочки с многочисленными семенами или нераскрывающиеся орешки. 36 родов и около 500 видов, распространенных главным образом в умеренной зоне Нового Света, несколько родов являются исключительно южноамериканскими (*Fuchsia*, *Jussieua*), меньше родов в Европе, Азии, Австралии, отдельные роды (*Epilobium*) космополитны. Представители семейства встречаются в ископаемом состоянии с олигоцена.

Circaea, 1753. Тип рода — *Circaea luteitiana* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Многолетние травы с супротивными листьями на черешках и мелкими цветками в верхушечных и пазушных кистях. Завязь нижняя, одно-двухгнездная. Плоды — нераскрывающиеся орешки одно-двухгнездные, 2—5 мм длины, грушевидные, овальные или обратнойцевидные, с боков сжатые, слегка скошенные в оси, в основании суженные, на верхушке с невысоким заострением; стенки кожистые, обычно измятые;

* Составили П. И. Дорофеев и Н. Д. Мчедlishvili (*Chamaenerion*).

поверхность покрыта крючковидно загнутыми волосками (рис. 224). От олигоцена. Олигоцен Зап. Сибири, плиоцен Воронежской области. Вне СССР: плиоцен Польши. Современное распространение: холодная и умеренная зоны Северного полушария. Семь видов.

Chamaenerion Adanson, 1763. Тип рода — *Epilobium augustifolium* L., 1753; современный. Многолетние травы или полукустарники с цельными, зубчатыми или цельно-

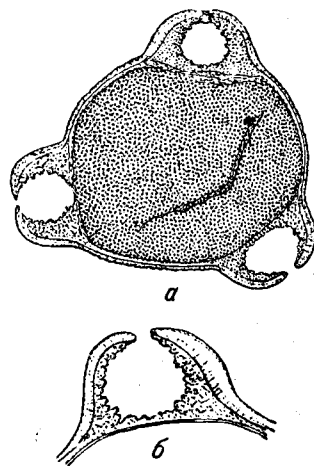


Рис. 225. *Chamaenerion* sp.: а — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; б — деталь поры пыльцевого зерна, $\times 1350$. Плиоцен, Татарская АССР (колл. ВНИГРИ)

крайними листьями. Пыльцевые зерна трехпоровые; диаметр 60,7—74,2 м в полярном положении трехугольные или округло-треугольные; поры экваториальные; экзина у пор резко приподнимается, образуя сильно выдающиеся над общим контуром тела куполовидные поднятия; эктэкзина слегка расширяется и покрывает поднятия; мезэкзина сильно расширяется у основания поры и заполняет поровое поднятие, оставляя свободным лишь небольшое пространство; часто выстилает дно поры, образуя внутреннее утолщение у основания куполовидного поднятия, край эндэкзины внутри поры неровный; верхнее отверстие поры округлое или овальное, образуется слоем эктэкзины (рис. 225). Экзина трехслойная, гладкая, текстура зернистая (табл. XX, фиг. 11). Плод в виде стручковидной коробочки четырехстворчатый; семена с хохолком. С миоцена. Миоцен Дальнего Востока; плиоцен (кинель) Татарской АССР — нижнее течение р. Камы; киммерий Таманского п-ова,

Зап. Закавказья; акчагыл района г. Куйбышева. Современное распространение: умеренные и субтропические области, за исключением Австралии. Четыре вида.

СЕМЕЙСТВО TRAPACEAE DUMORTIER, 1829*

В семействе один род.

Trapa L., 1753. Водяной орех. Тип рода — *Trapa natans* L., 1723; современный. В ископаемом состоянии известны листья, пыльца и

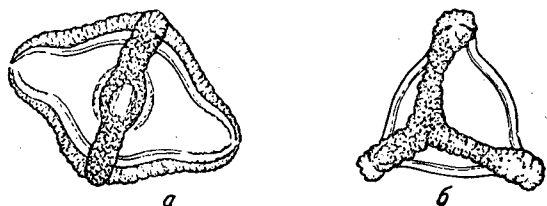


Рис. 226. *Trapa* sp. —пыльцевые зерна: а — экваториальное; б — полярное положение, $\times 800$.
Миоцен, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ)

плоды. Травянистые водные растения. Листья широкодельтовидные или ромбические, выемчато-зубчатые, расположены розетками на

* Составил В. Н. Васильев (описание пыльцы — Н. Д. Мchedlishvili).

более или менее длинных черешках, снабженных вздутиями из воздухоносной ткани. Жилкование перистое, боковые жилки однажды или дважды вильчато-ветвящиеся с веточками, свободно оканчивающимися в зубчиках и отходящих от главной оси под острым углом различной величины. Цветки мелкие,

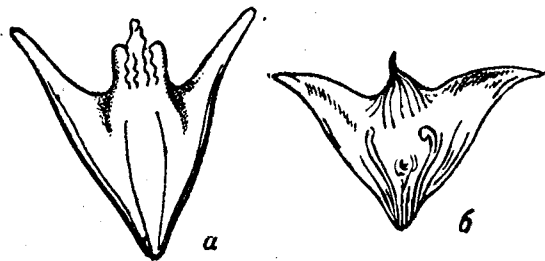


Рис. 227. а — *Trapa iberica* V. Vassil. — плод; плиоцен, Португалия (колл. О. Геера); б — *Trapa ceretana* Re g. — плод; миоцен—плиоцен Франция (Rerolle, 1884—1885)

обоополые, четырехчленные. Пыльцевые зерна трехпоровые: полярная ось — 32,2—72,2 μ , экваториальная ось 34,8—112,7 μ ; в полярном положении округло-треугольные, в экваториальном более или менее овальные; поры простые; экваториальные, расположены на вершинах куполовидных вздутий экзины в обла-

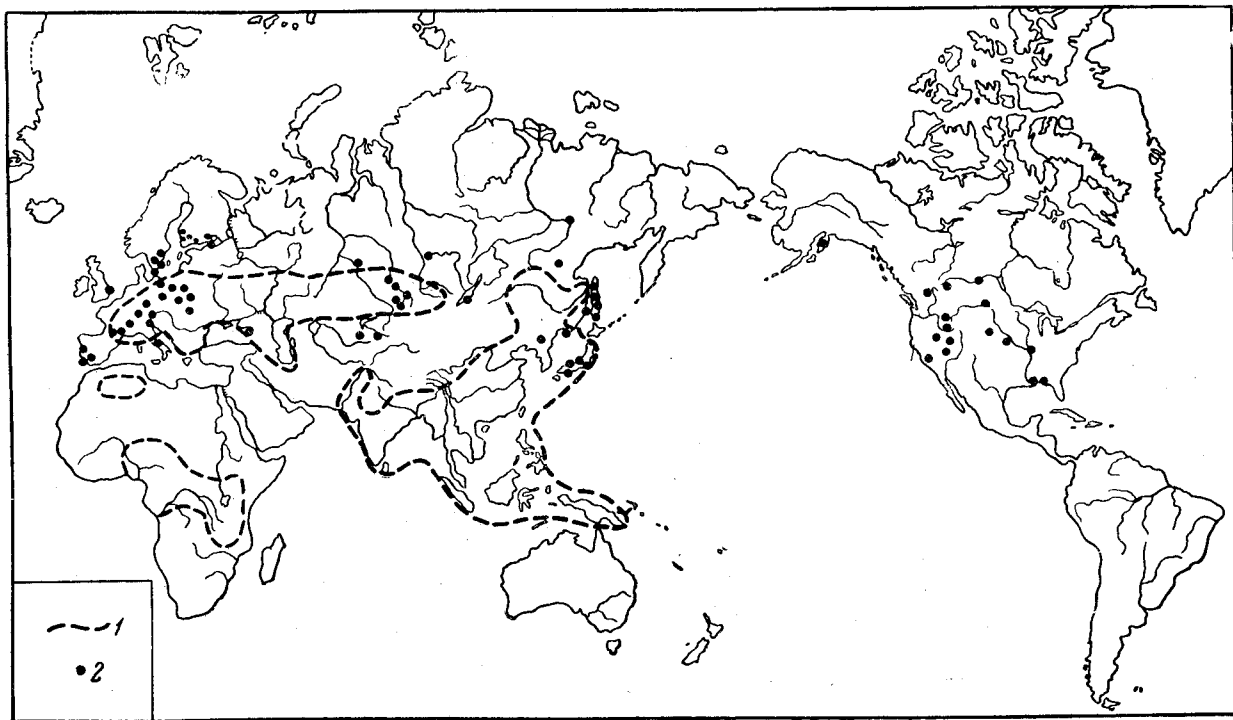


Рис. 228. Карта современного распространения *Trapa* L. [1] и находки ископаемых плодов рода в третичных отложениях [2]

сти пор; отверстия пор овальные, длинная ось направлена меридионально; экзина двухслойная, гладкая или зернистая, в области пор грубозернистая, эндэкина обрывается у начала куполовидных вздутий; пыльцевые зерна с тремя меридиональными гребнями, протягивающимися от полюсов к порам; наибольшая толщина гребня у полюсов; текстура гребня от мелкосетчатой до крупно-ячеистоволнистой (рис. 226; табл. XXX, фиг. 1, 2). Завязь полунижняя. Плод — костянка («орел»), снабженная выступами («рогами») и шипами («гарпунчиками») с обращенными назад зазубринками, наверху с округлым отверстием, более или менее прикрытым щетинками, закрывающими отверстие, из которого при прорастании выходит зародыш (табл. XXIX, фиг. 11—13; рис. 227). С в. мела. В. мел Ср. Азии; дуйская свита о-ва Сахалина; палеоген Байкала; олигоцен г. Ашутас в Казахстане; миоцен Зап. Сибири; плиоцен черноморского побережья Кавказа. Вне СССР: н. эоцен С. Америки; в. эоцен — н. олигоцен Китая; олигоцен Саксонии; олигоцен — эоцен Аляски; миоцен Польши; миоцен — плиоцен Франции; н. плиоцен Японии, плиоцен Калифорнии и Орегона. По пыльце с в. мела. В. мел — палеоген Зап.-Сибирской низменности; миоцен Тургайской впадины, Зап.-Сибирской низменности, Прибайкалья, Вост. Забайкалья, Лено-Виллюйской впадины, Дальнего Востока, плиоцен Зап. Предкавказья, бассейна р. Камы (кинель). Вне СССР: в. миоцен Австрии. Современное распространение: пресноводные водоемы со стоячими и медленно текущими водами; в Евразии от 57° с. ш. до тропиков включительно, Северная и Экваториальная Африка, о-ва Малайского архипелага (рис. 228). Около 100 видов.

Trapa (?) microphylla Lesq. А. Н. Криштофович отнес к формальному роду *Queurexia* Kryscht.

СЕМЕЙСТВО

ELAЕAGNACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники. Листья очередные или супротивные, простые, цельнокрайние. Цветки актиноморфные, безлепестные. Пыльцевые зерна трехборозднопоровые, редко дву-четыреборозднопоровые, очертания в полярном положении трехугольные, трехугольно-округлые, редко округлые; в экваториальном — сильно сплюсненно-эллиптические или округлые; борозды щелевидные, заостренные, короткие или

длинные; поры экваториальные, камерные, куполовидные или конусовидные, в разной степени приподнятые, всегда выходят за пределы борозд, в плане округлые или овальные, двухконтурные; экзина двух-трехслойная, скульптура экзины от неяснозернистой до мелко-густозернистой и столбчатой; контуры зерен слабо извилистые, иногда почти ровные. Гинецей из двух плодолистиков, псевдомономерный; завязь верхняя, одногнездная, односеменная. Плод — костянообразный (орех, заклю-

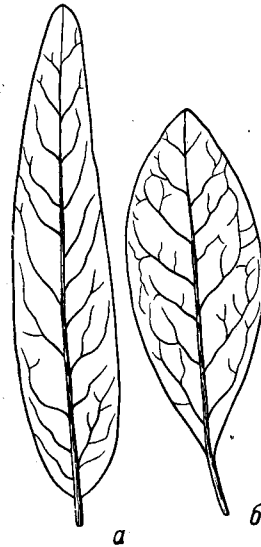


Рис. 229. *Elaeagnus angustifolia* L.: а—б — листья; современный

ченный в остающуюся и становящуюся обычно мясистой чашечную трубку). Три рода, распространенных в Европе, Азии и С. Америке.

В ископаемом состоянии встречается изредка в Европе с олигоцена. По пыльце известны с эоцена.

Elaeagnus L., 1754. Тип рода — *Elaeagnus angustifolia* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии редко встречаются листья и пыльца. Вне СССР кроме листьев встречены плоды. Небольшие деревья и кустарники. Листья очередные, цельнокрайние от овальных до продолговато-овальных и ланцетных, редко яйцевидно-эллиптические, кверху постепенно суженные, к основанию закруглены либо вытянуты. Средняя жилка сильная, вторичные жилки в числе 6—12 пар тонкие или реже сильные, у края листа образуют петли, жилки других порядков открыты в мезофиле листа (рис. 229). Пыльцевые зерна трехборозднопоровые, редко четырехборозднопоровые, диаметр 33,0—36,0 м; в полярном поло-

* Составила Т. А. Якубовская (описание пыльцы — А. Н. Гладкова).

жении — трехугольные, в экваториальном — сильно сплюсненно-эллиптические (встречаются крайне редко); борозды короткие или довольно длинные, шелевидные, остроконечные; поры камерные, крупные, светлые, куполовидные, реже конусовидные, с диаметром, превышающим ширину борозд, в плане чаще округлые, двуконтурные; экзина двух-трехслойная; эндэкина, не достигая пор, обрывается, эктэкина приподнимается, образуя обратноворонковидную камеру; скульптура экзины от неяснозернистой до мелкозернистой или столбчатой; контуры зерен и внутреннего слоя экзины слабо мелкоизвилистые или гладкие (рис. 230, 231; табл. XXX, фиг. 3, 4). Плод ложная костянка; орех («косточка») с бороздками. С эоцена. Неоген Зап. Закавказья (Годердзи). По пыльце: эоцен Зап. Казахстана, эоцен—олигоцен Прибалтики; олигоцен Зап.-Сибирской низменности; н. миоцен Сев.-Зап. Кавказа; миоцен Дальнего Востока; сармат Украины (низовья Днепра). Вне СССР:

редко встречаются листья и плоды в третичных отложениях Зап. Европы. Современное распространение: Средиземье, умеренные и тропические области Азии, С. Америки. 40 видов.

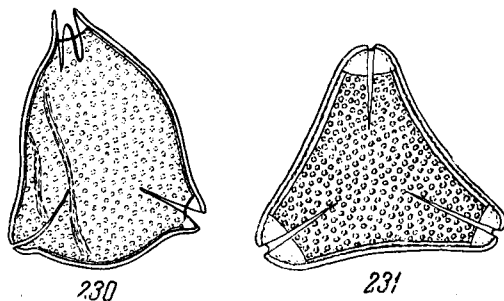


Рис. 230, 231. *Elaeagnus* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$. Рис. 230 — плиоцен, Монжуклы, Зап. Туркмения (колл. ВНИГРИ). Рис. 231. н. миоцен (ольгинская свита), Кавказ (колл. ВНИГРИ)

ПОРЯДОК 36. HALORAGALES

СЕМЕЙСТВО HALORAGACEAE R. BROWN, 1814*

Водные или наземные травянистые растения, реже — полукустарнички с прямым или приподнимающимся стеблем. Листья очередные, супротивные или мутовчатые, в очертании округлые или эллиптические, у некоторых родов сильно рассеченные. Цветки мелкие, обоеполые или чаще однополые, актиноморфные, четырехчленные. Гинецей из четырех плодolistиков; завязь нижняя, двух-четырёхгнездная. Плоды мелкие, одно-четырёхгнездные, костянообразные или коробочкообразные, иногда крылатые, одно-четырёхсеменные. Восемь современных родов и около 130 видов, распространенных по всему земному шару, но главным образом в тропических и умеренных областях Австралии, Малайи, Ю. Америки.

В ископаемом состоянии представители семейства известны с олигоцена.

Myriophyllum L., 1753. Тип рода — *Myriophyllum spicatum* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Водные растения с невысоким стеблем, с мутовчатыми, сильно рассеченными листьями, с мелкими пазушными цветками. Плоды 1,3—2,5 \times 0,5—1,0 мм, трехгранные, согнутые в оси, в основании закругленные, на верхушке косо срезанные, с отверстием, ведущим в семенную камеру, толстостенные, деревянистые с бугорками на боках и спинке или без них (рис. 232).

* Составил П. И. Дорофеев.

С олигоцена. Олигоцен — миоцен Зап. Сибири, миоцен Н. Дона, Белоруссии, плиоцен Н. Дона, Воронежской области. Вне СССР: плиоцен Польши, Голландии, Франции. Современное

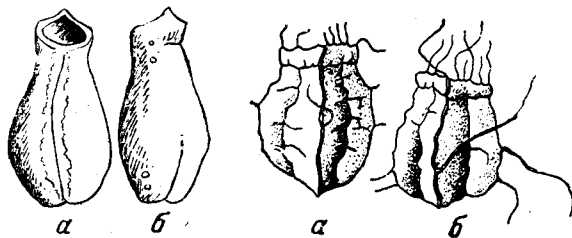


Рис. 232. *Myriophyllum pulchellum* Dogof.: а, б — плод в двух положениях, $\times 9$; миоцен с. Киреевское на р. Оби, Зап.-Сибирская низменность (колл. П. И. Дорофеева)

Рис. 233. *Proserpinaca pterocarpa* Dogof.: а, б — плоды, $\times 10$; миоцен с. Киреевское на р. Оби, Зап.-Сибирская низменность (колл. П. И. Дорофеева)

распространение: водоемы всех континентов, главным образом в тропических областях. Около 40 видов.

Proserpinaca L., 1753. Тип рода — *Proserpinaca palustris* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Водные травянистые растения с невысоким простым стеблем, очередными листьями ланцетной формы, по краю зубчатыми или сильно рассеченными, с мелкими пазушными цветками. Плоды трех-четырёхгнездные, 2—3 \times

×1,5 мм, трех-четырёхгранные, в основании заостренные, по ребрам и на верхушке шестигранные, иногда крылатые, толстостенные, с сеточкой жилок на поверхности (рис. 233).

на верхушке горизонтально срезанные, с широким округлым отверстием, ведущим в семенную полость; сбоку по всей длине проходит шов в виде тонкой бороздки; стенки

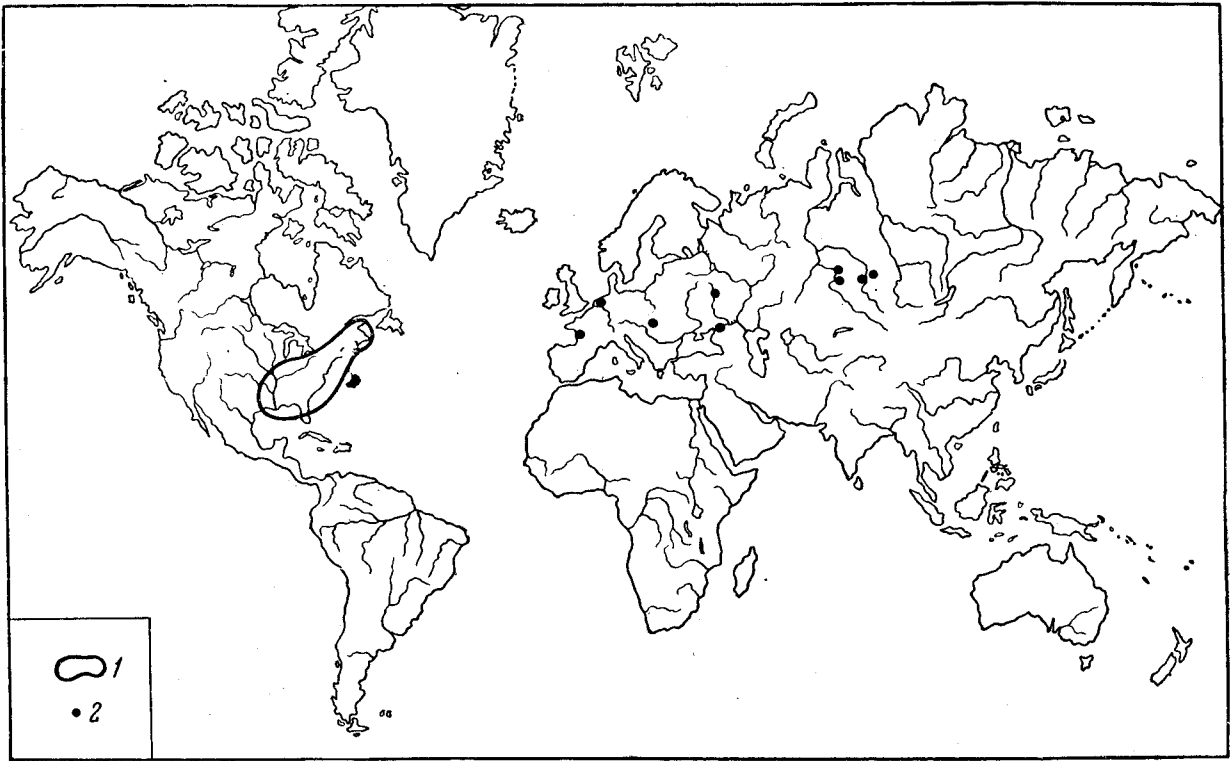


Рис. 234. Карта современного распространения рода *Proserpinaca* L. (по Muenscher'y, 1944) [1] и третичные находки плодов [2]

С олигоцена. Олигоцен—миоцен Зап. Сибири, миоцен Н. Дона, Башкирии; плиоцен Воронежской области. Вне СССР: миоцен Польши; плиоцен Польши, Голландии, Франции. Современное распространение: болота и берега водоемов восточной части С. Америки от Плимута и Массачузета до Флориды. Четыре вида (рис. 234).

толстые, деревянистые (рис. 235). С олигоцена. Олигоцен—миоцен Зап. Сибири; плиоцен Н. Дона, Воронежской области. Вне

СЕМЕЙСТВО HIPPURIDACEAE LINK, 1821*

В семействе один род.

Hippuris L., 1753. Тип рода — *Hippuris vulgaris* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Водные травянистые растения с ланцетными, мутовчато расположенными листьями, мелкими пазушными цветками, нижней завязью; плоды орешковидные 1,5—2,0 мм длины, цилиндрические, в основании заостренные или закругленные,

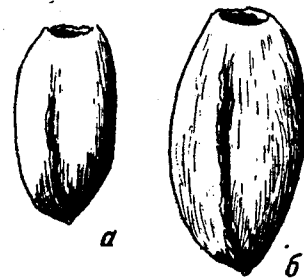


Рис. 235. *Hippuris vulgaris* L.: а-б — плоды, ×16; плиоцен, Н. Дон (колл. П. И. Дорофеева)

СССР: плиоцен Голландии и Англии. Современное распространение: северная арктическая и умеренная зона земного шара, Ю. Америка. Три вида.

* Составил П. И. Дорофеев.

ПОРЯДОК 37. RUTALES

СЕМЕЙСТВО ANACARDIACEAE LINDLEY, 1830*

Вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники. Листья обычно очередные, простые или непарноперистые, обычно без прилистников. Цветки в лепестках, обычно мелкие, пятичленные, обоеполые или однополые, большей частью актиноморфные. Пыльцевые зерна трехборозднопоровые или трех-четырепяти- или многопоровые; в экваториальном положении эллиптические; борозды глубокие, заостренные; поры камерные или простые; экзина двухслойная, скульптура ее мелкобугорчатая или струйчатая. Плод распадающийся, коробочковидный или костянковидный. Более 70 родов и около 600 видов, распространенных главным образом в тропических странах, но проникающих также в Южную Европу и умеренные области Азии и Америки.

Представители семейства известны, начиная с в. мела. Однако многие указания сомнительны. Приводимая А. Н. Красновым (1910) *Pistacia* из эоцена Черниговской области недостоверна. Недостоверен также *Anacardium*, указываемый Н. В. Пименовой (1954) для сармата Амвросиевки. Описанный В. А. Вахрамеевым (1952) *Anacardites* из сеномантура Казахстана (Теректы-сай) не относится к этому роду. Род *Anacardites* Saporta характеризуется цельнокрайними листьями и камптодромным окончанием жилок, в то время как *Anacardites* Вахрамеева имеет зубчатый край и краспедодромные жилки. Необходимо отметить также, что Сапорта установил род *Anacardites* на весьма невыразительном материале недостаточной сохранности, и при критическом пересмотре материала, по всей вероятности, его придется включить в какой-либо другой род. По пыльце известны с в. мела.

Pistacia L., 1753. Тип рода — *Pistacia vera* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья и пыльца. Деревья и кустарники с опадающей или реже вечно зеленой листвой. Листья тройчатые или перистые с цельнокрайними листочками (табл. XXXI, фиг. 1). Пыльцевые зерна трех-четырепяти- и многопоровые; диаметр 31—33,2 м, в полярном положении округлые, в экваториальном — вытянуты по экватору; поры на поверхности пыльцевого зерна распределены неравномерно, округлые или овальные с не-

ровными краями; экзина двухслойная (обычно хорошо различим один слой), тонкая, легко сминающаяся в складки; скульптура бугорчатая, в области пор — мелкозернистая; бугорки мелкие, плоские правильно-расположенные; контур пыльцевых зерен неровный — рис. 236 (А. Н. Гладкова, 1953). С плиоцена. Плиоцен Абхазии (Кодор). По пыльце со ср. эоцена. Ср. эоцен — в. эоцен Тургайской впадины; олигоцен — миоцен сев. склона Кавказа; воз-

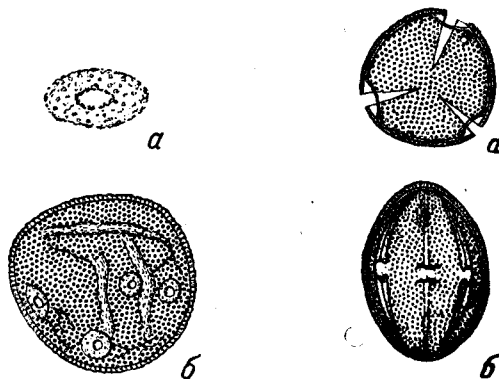


Рис. 236. *Pistacia* sp.: а — деталь поры, $\times 1350$; б — пыльцевое зерно в полярном положении, $\times 800$. Н. майкоп, Сев.-Зап. Кавказ (Гладкова, 1953)

Рис. 237. *Rhus* sp. — пыльцевое зерно: а — полярное положение, б — экваториальное положение, $\times 800$. Ср. эоцен, Украина (колл. ВСЕГЕИ)

можно, в миоцен низовьев р. Днепра; плиоцен Зап. Грузии. Современное распространение: в горах Туркмении, в Средиземноморье, Вост. Азии, Мексике. Около 10 видов.

Rhus L., 1753. Тип рода — *Rhus coriaria* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья, пыльца. Листопадные, реже вечнозеленые небольшие деревья или кустарники. Листья обычно сложные — тройчатые или непарноперистые, реже простые, обычно с округлым или крылатым черешком. Листочки сложных листьев эллиптические, ланцетные или ромбические. Основание клиновидное, ширококлиновидное или закругленное, у боковых листочков несколько несимметричное. Верхушка большей частью длинно вытянутая или коротко заостренная. Край листочков зубчатый, реже двоякозубчатый, иногда зубцы очень крупные, имеют вид небольших лопастей. Зубцы преимущественно ступенчатые или городчатые, острые или закругленные. Реже край цельный. Вторичные жилки краспедодромные, слабо изогнутые (изредка

* Составила Т. Н. Байковская (описание древесины — И. А. Шилкина; описание пыльцы — Н. К. Стельмак).

у форм цельнокрайних—частично камптодромные), обычно многочисленные, часто образуют с главной угол, близкий к прямому; вторичные жилки нередко вильчато разветвленные или с дуговидными ответвлениями; все ответвления также краспедодромные; между нор-

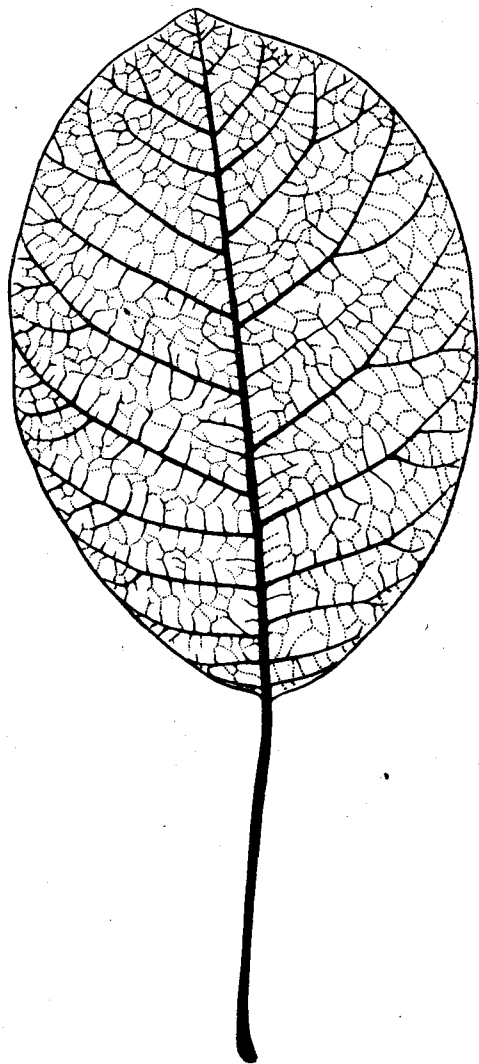


Рис. 238. *Cotinus coggygria* Scop. — лист; современный

мальными вторичными жилками нередко дополнительные, недоразвитые жилки. Сеть третичных жилок тонкая, неправильная, мелкая, на отпечатках не всегда выражена (табл. XXXI, фиг. 2). Цветки обоеполые или однополые, однодомные или двудомные, пятичленные, многочисленные, в верхушечных метелках или в верхушечных и боковых сложно колосовидных соцветиях. Пыльцевые зерна трехборзднопоровые; полярная ось 21—35,3 μ ,

экваториальная ось — 15—22,4 μ ; в полярном положении очертание округло-трехлопастное, в экваториальном — эллиптическое; борозды глубокие, заостренные; поры экваториальные, камерные, узкие, вытянуты экваториально с ровными или слегка зазубренными краями; экзина двухслойная; эндэкина равна или тоньше эктэкины; скульптура от зернистой до мелкобугорчатой, равномерно рассеянная или струйчатая; контур зерен слегка неровный (рис. 237). Плод маленький, округлый, слегка сжатый, костяковидный, с тонким смолистым околоплодником и твердой косточкой. С в. мела. В СССР: встречается в верхнеэоценовых отложениях Туркмении, в н. олигоценовых отложениях Казахстана, в в. олигоценовых отложениях Сахалина, в олигоцене Закавказья; в сармате Молдавии, Амвросиевки (Донбасс), Крынки (Ростовская область); в плиоцене Кавказа (Сухуми). Вне СССР: указывается из в. мела — плиоцена Зап. Европы, в. мела — плиоцена С. Америки и миоцена Китая. По пыльце с в. мела. В. мел Вост. и Зап. Казахстана, центральной и южной части Зап.-Сибирской низменности, Северо-Востока Камчатки; палеоцен—миоцен Урала; ср. эоцен—олигоцен Украины; ср. эоцен—миоцен Прибалтики, Тургайской впадины; в. эоцен — н. олигоцен Павлодарского Прииртышья; эоцен — миоцен Зап.-Сибирской низменности; н. олигоцен — н. миоцен Вост. Предкавказья, Сев.-Зап. Кавказа; в. олигоцен—н. миоцен Воронежской области; н. миоцен Н. Дона, Н. Волги; ср. миоцен Львовской области, в. миоцен Сев. Кавказа; миоцен Приуралья, Якутии, Вост. Прибайкалья. Вне СССР: эоцен С. Америки (свита Грин Ривер); эоцен — н. миоцен Германии; в. олигоцен — н. миоцен Польши; н. миоцен Австралии; н. миоцен — плиоцен Чехословакии. Современное распространение: субтропическая и умеренная зоны обоих полушарий. Более 150 видов.

Cotinus Miller, 1754. Тип рода — *Rhus cotinus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Небольшие листопадные деревья или кустарники. Листья простые, цельные, округлые, эллиптические или несколько обратнояйцевидные. Верхушка обычно широко закругленная или слегка заостренная, основание от широко- до узкоклиновидного, иногда закругленное или даже срезованное. Черешок тонкий, довольно длинный. Вторичные жилки слегка дугообразно изогнутые или прямые, иногда изогнуты вверх, обычно очередные, почти всегда разветвленные около края. Вторичные жилки и их разветвления краспедодромные. Между нормальными

вторичными жилками иногда наблюдаются дополнительные, недоразвитые; третичные жилки редкие, прямые или слегка изогнутые, ответвляющиеся от вторичных почти под прямым углом и быстро теряющиеся в ткани листа; сеть жилок следующих порядков тонкая, мелкая, полигональная, на отпечатках почти не видна (рис. 238). Цветки обоеполые и тычиночные, большей частью недоразвитые, пятичленные, в больших редких конечных метелках. Плод — маленький, сухой, косо обратныйцевидный или почковидный с высыхающим околоплодником. С палеоцена. В СССР: установлен в палеоценовых отложениях Зее-Буреинской равнины, среднем олигоцене Казахстана (Кенкоус—кутанбулакская свита), в н. сармате Донбасса (Амвросиевка), сармате Закарпатья, плиоцене Кавказа. Вне СССР: указывается из в. плиоцена Германии (Виллерсгаузен) и Болгарии (долина Софии), а также из палеоцена — олигоцена С. Америки. Современное распространение: от Южн. Европы до Центр. Китая и южные штаты С. Америки. Два вида.

Schinus L., 1753. Тип рода — *Schinus molle* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны только пыльцевые зерна. Пыльцевые зерна трехборзднопоровые; диаметр 15,5—18—6 м; в полярном положении очертание округло-трехлопастное, в экваториальном — эллиптическое; борозды глубокие, мембрана гладкая; поры камерные с небольшими выходными отверстиями, в экваториальном — трудно различимы из-за широких поперечных бороздок, создающих впечатление «пояска», идущего по экватору; экзина двухслойная; скульптура мелкобугорчатая — струйчатая или равномернорассеянная — (рис. 239, А. Н. Гладкова, 1953). Со ср. эоцена. Ср. эоцен — олигоцен Зап. Казахстана; н. олигоцен Сев.-Зап. Кавказа (хадум). Современное распространение: Америка, более 15 видов.

Heterocalyx Saporta, 1873. Тип рода — *Heterocalyx ungeri* Saporta, 1873; ср. олигоцен Экса в Провансе. Органород, установленный по остаткам чашечки и плода. Чашечка на цветоножке, состоит из трех, четырех, пяти чашелистиков. Чашелистики остающиеся, сухие, с тремя жилками, широко раскрытые, приросшие к сухому, односеменному плоду с коротким носиком (рис. 240). С палеоцена до ср. олигоцена. Палеоцен Зее-Буреинской равнины (Райчиха). Вне СССР: н. и ср. олигоцен Франции, эоцен С. Америки (Вилкоккс). Отнесение рода *Heterocalyx* Saporta к семейству Anacardiaceae условно.

Anacardioxylon Felix, 1882. Тип рода — *Anacardioxylon spondiaeforme* Felix, 1882; третичные отложения о-ва Антигуа в Индонезии. Органород, установленный по древесине. Древесина с явно выраженными годовичными кольцами; состоит из сосудов, лу-

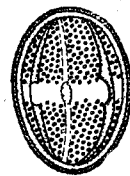


Рис. 239. *Schinus* sp. — пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; хадум, Сев.-Зап. Кавказ (Гладков, 1953)

чевой и тяжелой паренхимы. Сосуды главным образом одиночные, почти все одного диаметра или с весьма небольшими различиями;

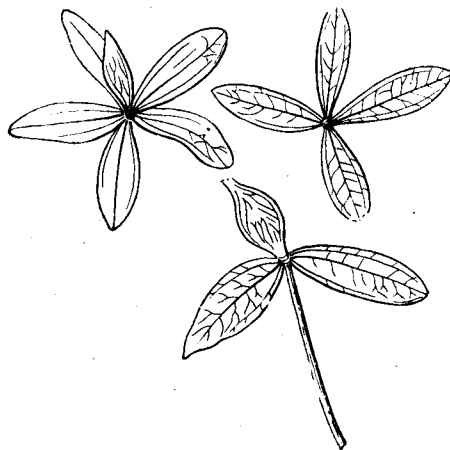


Рис. 240. *Heterocalyx ungeri* Sap. — отпечаток чашечек цветков; н. олигоцен, Экс. Прованс, Франция (Saporta, 1873)

перфорации простые. Стенки сосудов несут многочисленные поры, которые лежат тесно, но никогда не соприкасаются; имеют вытянутую в поперечном направлении форму, размеры — в среднем 0,009 мм. Волокна тонкостенные в ранней древесине и толстостенные в поздней, все одного диаметра. Пору не выражены. Паренхима вазикентричная, тонкостенная, крупноклетная, чем отличается от волокон. Клетки изодиаметрические как на поперечном, так и на продольных срезах. Лучи многочисленные, многорядные. При встрече с сосудами значительно изгибаются. Составлены из лежащих и стоячих клеток — гетерогенные

(рис. 241). С олигоцена. В СССР: олигоцен Закавказья (майкопская свита). Вне СССР: третичные отложения С. Америки (Калифорния), Индонезии.

Вне СССР: *Pistacia* L., *Metopium* Brownе, *Spondias* L., *Spondiaecarpum* Menzel, *Anacardium* Roett, *Anacardites* Sap.

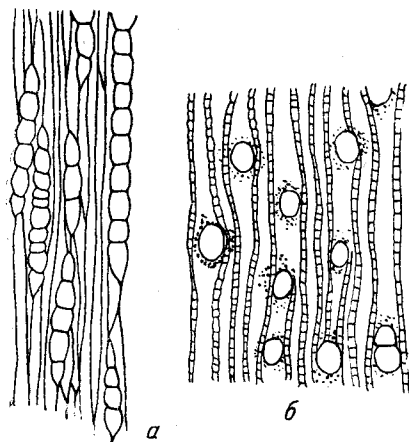


Рис. 241. *Anacardioxylon uniradiatum* Felix — древесина: а — тангентальный разрез, $\times 90$; б — поперечный разрез, $\times 25$. Олигоцен, Закавказье (Felix, 1894)

СЕМЕЙСТВО SIMAROUBACEAE DE CANDOLLE, 1811*

Листопадные деревья или кустарники. Листья очередные, реже супротивные, перистые, реже простые, на черешках, зубчатые или цельнокрайние, обычно лишенные прилистников. Жилкование перистое, жилки второго порядка камптодромные, жилки третьего и четвертого порядков образуют густую полигональную сеть. Цветки обычно мелкие, обоеполые или чаще однополые, трех-восьмичленные. Пыльцевые зерна трехборзднопоровые или трехборздновиднопоровые; в полярном положении округло-треугольные, треугольные или трехлопастные; в экваториальном — от эллиптических до сплюсненноэллиптических; борозды чаще длинные, иногда почти сходящиеся у полюсов; поры простые и камерные, обычно выходят за пределы борозд, или небольшие; иногда экваториально вытянуты до величины бороздок с неотчетливыми закругленными или прямоугольными концами; экзина трехслойная; скульптура экзины тонкозернистая, сетчатая или сетчато-мор-

* Составил И. В. Васильев (описание пыльцы — А. И. Гладкова).

щинистая; стенки сетки состоят из одного или нескольких рядов бугорков, стерженьков или булавовидных выростов, часто расположенных рядами; контур зерен мелкоизвилистый, городчатый или гладкий. Плод костянообразный, коробочка, реже ягода или летучка (род *Ailanthus* Desf.). Около 33 родов и более 200 видов, распространенных главным образом в тропической зоне обоих полушарий

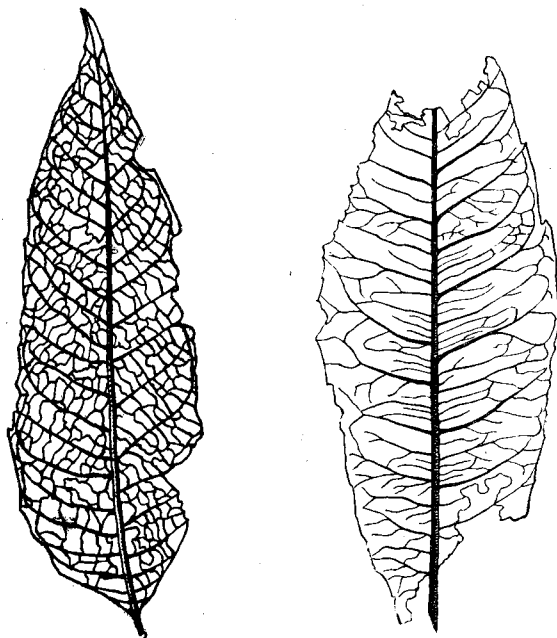


Рис. 242. *Ailanthus jongii* Hu et Chaney — отпечаток листа. Миоцен, Шандун, Китай (Hu et Chaney, 1940)

Рис. 243. *Ailanthus dryandroides* Heer — отпечаток листа; миоцен, Швейцария (Heer, 1859)

с немногими представителями в умеренных областях. С в. мела. В ископаемом состоянии на территории СССР найден лишь один род.

Ailanthus Desfontaine, 1786—1788. Тип рода — *Toxicodendron altissimum* Miller, 1768; современный. В ископаемом состоянии известны листья, плоды, пыльца. Листья очередные, черешковые, непарноперистые, с супротивными листочками на черешках; боковые листочки продолговато-яйцевидные, к вершине постепенно оттянуто-заостренные, неравнобокие, иногда слегка саблевидно-изогнутые, в основании клиновидные или закругленные, цельнокрайние или волнистые, реже пильчато-зубчатые, ближе к основанию иногда с обеих сторон с одним-двумя более или менее крупными железистыми зубцами (современный вид *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle); конечные листочки на длинном

черешочке, часто трехлопастные, средняя лопасть в 2—4 раза крупнее боковых; жилкование листочков перисто-петлевидное (камптодромное); жилки второго порядка очередные, реже почти супротивные, подходящие к краю листа, вильчато-разветвляющиеся, загибающиеся вдоль края листа и образующие петли; иногда некоторые жилки второго порядка более короткие, не подходящие к краю листа; у основания листа жилки второго порядка отходят от срединной жилки почти под прямым углом; по направлению к вершине угол отхождения становится более острым; жилки более высоких порядков образуют густую по-

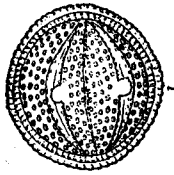


Рис. 244. *Ailanthus* sp. — пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; н. миоцен, Сев. Зап. Кавказ (колл. ВНИГРИ)

лигональную сеть (рис. 242, 243). Пыльцевые зерна трехборзднопоровые; полярная ось — 26,0—30,0 μ ; экваториальная ось 20,0—25,1 μ ; в полярном положении трехлопастные, реже трехлопастно-округлые, в экваториальном — эллиптические, округлые или широко-эллиптические; борозды длинные, часто почти сходящиеся у полюсов, округлые или остроконечные, с просветом посередине; поры отчетливые, превосходят ширину борозд, обычно экваториально вытянуты, с расплывчатыми закругленными или прямоугольными концами; экзина двух-трехслойная, толстая. Экт и эндэкина более или менее равной толщины; экзина обычно к бороздкам утончается; скульптура экзины зернисто-морщинисто-сетчатая, со стенками, состоящими из одного ряда мелких бугорков; бугорки ориентированы меридионально, в этом же направлении вытянуты ячеи сетки, к бороздам размер их уменьшается; контуры зерен и слоев экзины мелкоизвилистые (рис. 244). Плод — эллиптическая или яйцевидная крылатка, посредине с семенем, иногда перетянутая, бумажисто-кожистая, цельнокрайняя; жилки крылатки продольные, ветвящиеся и образующие полигональные фигуры, к концам крылатки более или менее вытянутые (рис. 245, 246). С в. мела. В СССР: плоды *Ailanthus confucii* Ung. из-

вестны из палеоцена Зее-Буреинской равнины (Райчиха), в олигоцена Казахстана (г. Ашутас), олигоцена Павлодарского Прииртышья; миоцена (сармата) УССР (Крынка) и Молдавии. Вне СССР: олигоцен — плиоцен Зап. Европы; миоцен Вост. Китая, Японии, эоцен — миоцен С. Америки. По пыльце с олигоцена. Олигоцен Сев. Кавказа (майкоп), Вост. Казахстана. Вне СССР: эоцен

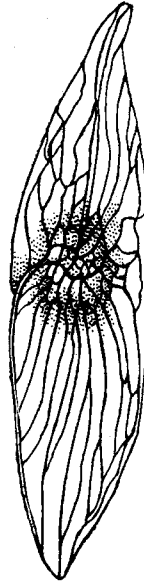


Рис. 245. *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle — плод, $\times 2$; современный

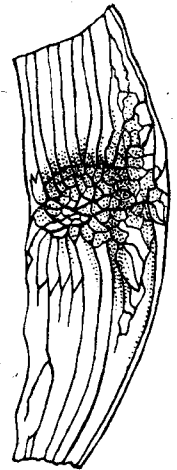


Рис. 246. *Ailanthus confucii* Ung. — отпечаток плода, $\times 2$; палеоцен, Райчиха, Дальний Восток (Байковская, 1950)

С. Америки (свита Грин Ривер). Современное распространение: Китай, Индонезия, Австралия и Филиппинские острова. Около 17 видов.

Вне СССР: *Suriana* L., *Ailanthipites* Wodehouse, *Ailanthophyllum* Dawson, *Simarouba* Aublet, *Simarubinium* Planten.

СЕМЕЙСТВО

RUTACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники, реже травы или полукустарнички. Листья очередные или супротивные, редко мутовчатые, простые или сложные (перистые, тройчатые или редуцированные до одного листочка). Цветки обычно обоеполые,

* Составила И. А. Ильинская (описание пыльцы — Н. С. Громова).

лнатиленные или реже четырех- или трехчленные. Плод — распадающийся или нераспадающийся, костяковидные орехи, коробочки, крылатки, или ягодообразные (геоперидии) — 145 родов и более 1600 видов широко распространенных в тропиках, субтропиках и теплоумеренных областях всего земного шара с несколькими представителями, заходящими в области умеренного климата.

В ископаемом состоянии указывается с в. мела С. Америки (по листьям), для Евра-

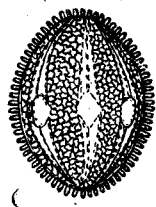


Рис. 247. *Phellodendron* sp. — пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; олигоцен, Приморье (Седова, 1956)

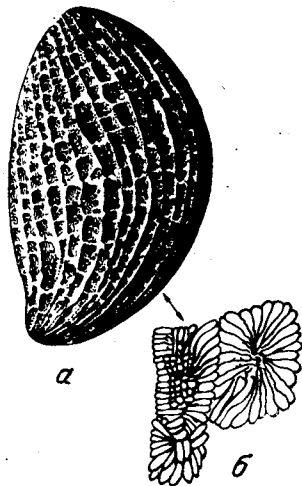


Рис. 248. *Phellodendron elegans* С. et E. M. Reid: а — семя, $\times 9$; б — деталь поверхности. Миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

зии известно с олигоцена по плодам и листьям, известно для третичных отложений Ю. Америки (по листьям).

Phellodendron Ruprecht, 1853. Тип рода — *Phellodendron amurense* Ruprecht, 1853; современный. В ископаемом состоянии известны листья и семена. Листопадные деревья. Листья супротивные, непарноперистосложные; листочки городчатые или цельнокрайние, реже они с тупыми зубчиками; жилкование перистое, вторичные жилки примерно в два раза тоньше средней, расположены большей частью через неравные интервалы, к краю сильно утончаются и тонкими аркообразными анатомозами соединяются; промежуточные жилки короткие по одной-две в интервале; третичные жилки редкие, большей частью друг другу не параллельные; жилки более мелкого порядка обычно не выражены (табл. XXXI, фиг. 3). Пыльцевые зерна трех-

борозднопоровые, полярная ось — 24,0—28,8 μ , экваториальная ось — 20,8—24,0 μ ; в полярном положении округло-треугольные, в экваториальном — эллиптические; борозды широкие, заостренные; поры крупные, вытянуты экваториально; экзина двухслойная, толстая; скульптура сетчатая с очень высокими стенками ячей (рис. 247). Плод — ягода, семя крупной, эллиптическое, с мелковыемчатой поверхностью (рис. 248). С олигоцена. В. олигоцен Сев.-Вост. Казахстана (Аштас), плиоцен Абхазии. Вне СССР: олигоцен Германии, н. плиоцен Голландии, Франции, Польши, Японии. По пыльце с олигоцена. Олигоцен Верхне-Зейской депрессии, Южно-Уссурийского края. Современное распространение: Вост. Азия от долины Бурей на севере до тропика Рака на юге, и о-в Тайвань, в районах с влажным климатом. Около 12 видов.

Rutaceites Iljinskaja, 1960. Тип рода — *Rutaceites zaisanicus* Iljinskaja, 1960; нижний олигоцен Зайсанской впадины. В ископаемом состоянии известны плоды. Плод крылатый, овальный 10—14 мм длины. Крылья, видные на отпечатке в числе двух, окружают небольшое узкопродолговатое (3,5—6 мм длины и 1—1,5 мм ширины) гладкое углубление или выпуклость. Наружный край крыльев ровный, резко очерченный, углубление же лишь иногда отделяется от крыльев более или менее резкой чертой. Основание плода округлое, редко слегка сердцевидное, верхушка выемчатая. Тяж или шов, идущий от основания плода до основания гладкого углубления, и само углубление совпадают с линией симметрии плода, а шов, идущий от верхушки углубления к выемке на верхушке плода, или отклонен в сторону, или не виден, поскольку одна половина крыла вверху налегает на другую, или теряется в радиальных складках верхушки плода. Жилки на крыльях почти прямые, довольно отчетливые, у основания плода почти перпендикулярные линии симметрии плода, а выше радиальные, у края плода они соединяются краевой волнистой жилкой иногда почти или совсем сливающимися с краем крыла. Близок к некоторым современным представителям подсем. Spathelioideae и Toddalioideae (табл. XXXI, фиг. 4а, б). В. эоцен н. олигоцен Зайсанской впадины.

Citrophylum Berry, 1909. Тип рода — *Ficus aligera* Lesq., 1892; в. мел (свита Дакота) С. Америки. Листья. Листья эллиптические или яйцевидные, или яйцевидно-ланцетные, кожистые с цельным или

слегка волнистым краем и толстым отчетливо крылатым черешком. Вторичные жилки тонкие, камптодромные. Сходны с листьями современного рода *Citrus*. Оligоцен Азербайджанской ССР. Вне СССР: в мел и эоцен С. Америки.

Кроме того по древесине из неогена Закавказья установлен род *Sjoegrenia* Felix (табл. XXV, фиг. 1).

Вне СССР: *Dictamnus* L., *Erythrochiton* Nees et Mart., *Evodioxylon* Chiarugi, *Pilocarpus* Wahl., *Ptelea* L., *Pteleaearpum* Weyland, *Zanthoxylum* L., *Fagara* L. (*Rutiphylloides* Berry). С семейством связывались роды *Protamyris* Unger, *Hauera* Unger, *Klippsteinia* Unger (табл. XXXV, фиг. 1).

ПОРЯДОК 38. SAPINDALES

СЕМЕЙСТВО STAPHYLEACEAE LINDLEY, 1829*

Листопадные деревья или кустарники. Листья супротивные или реже очередные, непарноперистые, с цельными мелко пальчатыми листочками, снабженные прилистниками. Цветки в поникающих кистях, обычно обоеполые, пятичленные. Плод — двух-трехгнездная коробочка с кожистыми створками, с одним или несколькими семенами в каждом гнезде. В семействе пять родов и около 25 распространенных преимущественно в умеренной зоне Северного полушария видов и несколько видов в тропиках Старого и Нового света.

В ископаемом состоянии известно с палеогена, но преимущественно в миоцен — плиоценовых флорах Евразии.

Staphylea L., 1753. Тип рода — *Staphylea pinnata* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии встречаются семена, плоды, реже листья и пыльца. Листья непарноперистые, из трех-семи листочков. Листочки продолговато-эллиптические или яйцевидные, часто неравнобокие, на верхушке оттянутые, мелко дваждыпильчатые. Вторичные жилки в числе пяти, семи (девяти) пар, петлевидно соединяются друг с другом; от конечных петель отходят веточки, входящие в зубчики края. Коробочка сильно вздутая с кожистыми створками, раскрывающаяся наверху. Семена шаровидные или яйцевидные, с воротничком у места прикрепления (табл. XXXI, фиг. 5). С палеогена. Оligоцен о-ва Сахалин. Сармат Причерноморья; майкоп и чокрак Сев. Кавказа (пыльца). Вне СССР: третичные отложения С. Америки, плиоцен Пиринейского полуострова, плиоцен Германии (семена), Польши (семена). Современное распространение: Сред. и Южн. Европа, Средиземноморье, Кавказ, умеренная зона Юго-Вост. Азии, Сев. и Центр. Америка. 11 видов.

* Составил А. А. Колаковский.

СЕМЕЙСТВО ACERACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Листопадные или вечнозеленые деревья, реже кустарники. Листья супротивные, простые или иногда перистые, без прилистников. Цветки мелкие, обоеполые или чаще однополые. Чашелистиков четыре-пять, обычно свободных. Лепестков четыре-пять, свободных, редко лепестки отсутствуют. Диск обычно развит. Тычинок 4—10, обычно восемь. Гинецей синкарпный, обычно из двух плодolistиков; завязь верхняя. Плод плоский, крылатый, распадающийся на два орешкообразных плодика (крылатки); плодики снабжены крыльями только с одной стороны (*Acer*) или окружены со всех сторон (*Dipteronia*). Два рода и около 150 видов, распространенных в Европе, Средиземноморье, Передней и Ср. Азии, в Гималаях, в Вост. Азии, на Малайском архипелаге и в С. и Центр. Америке.

В ископаемом состоянии с в. мела. Установленный по листьям Э. В. Романовой род *Protoacerophyllum* (1960) из в. мела Зайсанской впадины вследствие характерной зубчатости края листьев и по их жилкованию должен быть отнесен к *Platanus*.

Acer L., 1753. Тип рода — *Acer pseudoplatanus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья, плоды, пыльца и очень редко цветки (янтари Прибалтики). Листья большей частью средней величины или крупные, пальчатолопастные, непарно перистосложные, реже простые, цельные. Последние в ископаемом состоянии не установлены. Пальчатые листья трех-семилопастные, зубчатые, двоякозубчатые или цельнокрайние. Основание сердцевидное, выемчатое, срезанное, реже ширококлиновидное. Верхушки лопастей вытянуто-заостренные, короткозаостренные, редко закругленные. Синусы между

* Составила Т. Н. Байковская (описание пыльцы — Н. К. Стельмак).

лопастями острые. Зубцы края преимущественно пильчатые, городчатые или ступенчатые, иногда зубцы очень крупные, редко расставленные, имеют вид небольших лопастей второго порядка. Жилкование пальчато-перистое; базальные жилки по числу боковых лопастей, прямые, реже слегка изогнутые,

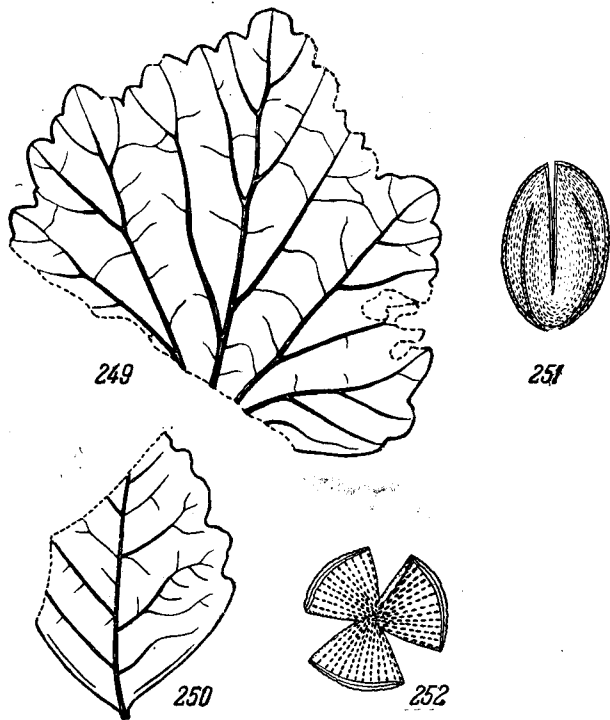


Рис. 249. *Acer articum* Неег — отпечаток листа; датский ярус, Буренский цагаян, Амурская область (колл. А. Н. Криштофовича). Рис. 250. *Acer quercifolium* (Holl.) Baik. (*Rulac quercifolium* Holl.) — отпечаток листочка; сеноман — турон, р. Кня, Чулымо-Енисейский бассейн (колл. Т. Н. Байковской). Рис. 251. *Acer* sp. — пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; олигоцен, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВСЕГЕИ). Рис. 252. *Acer* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; миоцен, Приморье (колл. ВСЕГЕИ)

обычно с большим количеством ответвлений, оканчиваются в верхушках лопастей; вторичные жилки и ответвления базальных тонкие, слегка дугообразные, краспедодромные заканчиваются в зубцах или петлевидно соединяются вдоль края; иногда окончание жилки смешанное; третичные жилки тонкие, извилистые, разветвленные, образуют неправильную сеть или более или менее изогнуты в средней части, перпендикулярны вторичным, соединяют их между собой; жилки следующих порядков образуют мелкую сеть неправильных ячеек. На отпечатках третичные и более мел-

кие жилки часто заметны очень слабо (табл. XXXII, фиг. 2). Сложные листья трех-пяти, реже семираздельные. Листочки преимущественно эллиптические или ромбические, сидячие или на коротких черешках, с вытянутыми острыми и коротко заостренными верхушками, боковые — у основания закругленные, несимметричные; конечные — с клиновидным, иногда удлинено-клиновидным основанием. Край листочков зубчатый, двоякозубчатый или ступенчатый. Иногда листочки (особенно конечные) с небольшими лопастями. Жилкование листочков перистое; вторичные жилки слегка дугообразные или почти прямые, иногда разветвленные у края, краспедодромные или заканчиваются петлевидно между собой; сеть третичных и более мелких жилок, как у простых листьев (рис. 249, 250). Цветки пятичленные, редко четырехчленные. Пыльцевые зерна трехбороздные или трехборозднопоровые; полярная ось — 21,15—42,0 μ ; экваториальная ось — 16,0—25,0 μ ; в полярном положении очертание трехбороздных зерен округло-трехлопастное, в экваториальном — эллиптическое; борозды широкие, заостренные, мембрана не сохраняется; экзина двухслойная сравнительно тонкая, иногда слои различаются только при увеличении 900 (иммерсия) скульптура струйчатая, образованная бугорками, расположенными рядами, или зернистая, рассеянная; контур зерен неровный (рис. 251, 252). Плод — двойная крылатка, распадающаяся на два плодика (табл. XXXI, фиг. 6; табл. XXXII, фиг. 1). С в. мела. В СССР обычен во всех третичных широколиственных листопадных флорах. Один из наиболее характерных представителей флор тургайского типа. Наиболее древними представителями являются сложнолистные формы, определяемые как *Rulac*. Он известен из сеномана — турона Анадырского бассейна и Чулымо-Енисейского бассейна, из сенона бассейна р. Колымы. В палеоценовых отложениях Райчихи (Зее-Буреинская равнина) А. Н. Криштофовичем определен *Negundo* (*Acer*) *amurensis* K r u s h t. Вне СССР: в мел — плиоцен Европы и С. Америки, в третичные отложения Японии; миоцен Китая. По пыльце с н. альба. Н. — ср. альб северного берега Аральского моря; в альб Зап. Казахстана и Южн. Урала; в мел Зап. Казахстана, восточного склона Сев. и Ср. Урала и Зауралья, южной, западной и центральной частей Зап.-Сибирской низменности, Таймырской депрессии — бассейна р. Хеты, Чулымо-Енисейской впадины, Северо-Востока СССР, Нижне-Зейской депрессии, Камчатки; палеоцен — миоцен повсеместно; плиоцен бассейна

пр. Камы и Оби. Вне СССР: эоцен Германии; в. олигоцен — н. миоцен Польши; миоцен Нидерландов; плиоцен Румынии. Современное распространение: горный лесной пояс теплоумеренной, субтропической и тропической зон Северного полушария. Около 150 видов.

Вне СССР в ископаемом состоянии установлен также род *Dipteronia* Oliv. (олигоцен штата Идаго в С. Америке).

СЕМЕЙСТВО

SAPINDACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Вечнозеленые или листопадные деревья, кустарники, лианы, изредка многолетние травы. Листья очередные, редко супротивные, сложные перистые или дваждыперистые, как исключение простые. Листочки цельнокрайние или зубчатые с перистым жилкованием. Цветки мелкие, обычно полигамные, актиноморфные или косоизоморфные. Гинецей синкарпный; завязь верхняя. Плоды разнообразные: коробочки, крылатки, ягоды, костянообразные, орехи. Около 130 родов и до 2000 видов, распространенных в тропиках и субтропиках, в наибольшем числе в Америке и Азии. В Европе отсутствует. В ископаемом состоянии указывается с н. мела, было широко распространено в палеоцене — эоцене Европы и С. Америки.

Sapindus L., 1753. Тип рода — *Sapindus saponaria* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья, семена и пыльца. Листопадные и вечнозеленые деревья и кустарники. Листья парно и непарно перистосложные, очень редко простые. Листочки на черешочках реже сидячие, цельнокрайние, эллиптические или яйцевидно-ланцетные, часто неравнобокие и серповидные, заостренные или острые, редко с тупой или выемчатой верхушкой. Вторичные жилки продолжают, постепенно утончаясь вдоль края, и соединяются со следующей вторичной жилкой или исчезают, не достигая ее; промежуточные жилки большей частью по три в каждом интервале, из них одна достигает $\frac{3}{4}$ длины вторичной жилки, а две короткие; третичные жилки почти перпендикулярны средней жилке; жилки более мелкого порядка образуют полигональные ячейки (рис. 253; табл. XXXII, фиг. 3). Пыльцевые зерна трехборозднопорывые; диаметр 15—32,5 м; в полярном положении очертание округло-трехлопастное, в экваториальном — широкоэллиптическое; борозды глубокие, на концах заостренные, как правило,

затянуты скульптурной мембраной; поры экваториальные, не всегда отчетливо выражены; экзина двухслойная; скульптура экзины зернистая, мелкобугорчатая или гладкая (рис. 254). С верхнего мела. Сармат Крынки, олигоцен — миоцен Мамонтовой горы и, возможно, верхнедуйская свита о-ва Сахалина, указание же для Кавказа (Палибин, 1937), для Молдавии (Якубовская, 1954) и для Турк-

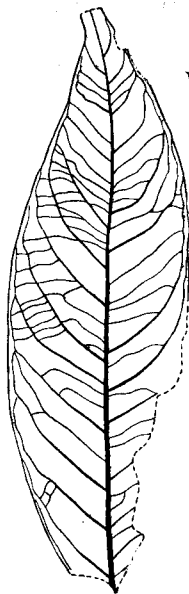


Рис. 253. *Sapindus ungeri* Ett. — отпечаток листочка; олигоцен — миоцен, Мамонтова гора, Якутия (колл. В. А. Самылиной, В. А. Вахрамеева)

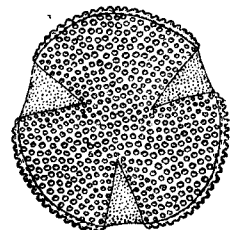


Рис. 254. *Sapindus* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; олигоцен, Приморье (колл. ВСЕГЕИ)

мении (Василевская, 1949) ошибочны. Вне СССР: в мел Чехословакии, Гренландии и С. Америки, палеоцен — плиоцен Европы, С. Америки, миоцен Суматры и Тасмании. По пыльце со ср. эоцена. Ср. эоцен Украины, ср. в. эоцен Тургайской впадины, олигоцен Приморья. Современное распространение: Южн. и Юго-Вост. Азия, Малайский архипелаг, Гавайские острова, о-ва Фиджи и Самоа, юг С. и Центр. Америки и северной части Ю. Америки, Куба, Мадагаскар, 13 видов.

Вне СССР: *Allophylus* L., *Cupania* L. (указание для третичных отложений Сахалина — Неег, 1878 — ошибочно), *Cupanites* Schimper, *Cupanoides* Bowerbank, *Brachyruscus* Cockerell, *Dilodendron* Radlk., *Dodonaea* L., *Helictoxylon* Felix, *Koelreuteria* Laxm. (указание для миоцена Армении — Палибин, 1939 — ошибочно), *Melicocca* L., *Nephelium* L., *Paullinia* L., *Sapindoides* Pet-

* Составила И. А. Ильинская (описание пыльцы — Н. К. Стельмак).

kins, *Sapindopsis* Fontaine, *Schmidetia* L., *Schmideliopsis* Felix, *Thouinia* Poit., *Thouinopsis* MacGinitie, *Ungnadia* Endl.

Ископаемые пыльцевые зерна сем. Sapindaceae ближе не определенные: турон Тургайского прогиба; датский ярус — палеоцен Усть-Енисейской впадины; в. эоцен — ср. миоцен Сев. Кавказа; н. олигоцен Сев. Приаралья; ср. эоцен — олигоцен Украины; палеоген Южн. Урала. Вне СССР: эоцен США (свита Грин—Ривер) — *Talisiipites* Wodehouse; эоцен — плиоцен Австралии — *Cupanieidites* Cookson et Pike; с н. миоцена Новая Зеландия — *Alectryon* Gaertner.

СЕМЕЙСТВО HIPPOCASTANACEAE DE CANDOLLE, 1824*

Листопадные, реже вечнозеленые деревья, изредка кустарники. Листья супротивные, пальчатосложные без прилистников. Цветки обоеполые, зигоморфные. Завязь верхняя. Гинецей синкарный из трех плодолистиков. Плод обычно — односеменная коробочка (реже семян несколько — до шести), раскрывающаяся тремя створками. Два рода и около 27 видов, распространенных на Балканском полуострове, в Вост. Азии, в С. Центр. и Ю. Америке. В ископаемом состоянии указывается с палеоцена С. Америки.

Aesculus L., 1753. Тип рода — *Aesculus hippocastanum* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья и плоды. Листочков пять-девять. Листочки сидячие или на черешочках, средние симметричные с клиновидным основанием, боковые часто несимметричные с округлым или клиновидноокруглым основанием. Край мелкозубчатый, двоякозубчатый, реже цельный. Вторичные жилки многочисленные прямые, реже дуговидные, у края всех видов дуговидно загибающиеся и заканчивающиеся в зубчике или же анастомозом с вышепроходящей жилкой. Третьичные жилки тонкие, частые, почти перпендикулярные вторичным, часто образуют в средней части интервалов сеть ячеек (табл. XXXII, фиг. 4а, б). Створки коробочки снаружи шиповатые. Семена крупные, орехообразные. Указывается с палеоцена, достоверно известен с миоцена. Плиоцен Закарпатской области УССР. Вне СССР: плиоцен Германии и Польши; миоцен Китая и Японии, указывается с палеоцена по плиоцен С. Америки. Современное распространение: Балкан-

ский полуостров, Гималаи, Вост. Азия и С. Америка. Вне СССР: указывается еще формальный род *Aesculophyllum* Dawson.

СЕМЕЙСТВО SABIACEAE BLUME, 1851*

Деревья, кустарники или лианы, главным образом вечнозеленые. Листья очередные, простые или непарноперистые. Гинецей синкарный из двух-трех плодолистиков; завязь верхняя. Плоды сухие и нераскрывающиеся или костянковидные, обычно одногнездные. Четыре рода и около 150 видов, распростра-

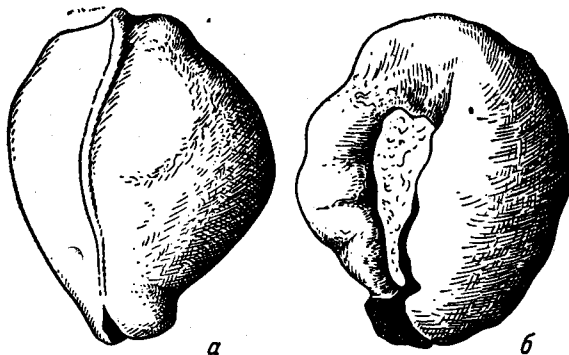


Рис. 255. *Meliosma europaea* C. et E. M. Reid: а-б — косточка с двух сторон, $\times 9$; миоцен. с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

ненных в тропической Азии, в Китае, Японии и тропической Америке.

Представители семейства известны в Европе и в Зап. Сибири от эоцена до плиоцена.

Meliosma Blume, 1823. Тип рода — *Meliosma lanceolata* Blume, 1823, современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Деревья и кустарники главным образом вечнозеленые, с овальными или яйцевидными, редко зубчатыми по краю, листьями. Цветки в кистевидных соцветиях. Плоды — костянковидные — косточки 5—8×5—6 мм, обратно-яйцевидные, согнутые, с большим продолговато-треугольным местом прикрепления на вогнутой стороне, с продольной бороздкой — швом на выпуклой стороне, толстостенные с гладкой поверхностью (рис. 255). С эоцена. Олигоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен Украины. Вне СССР: эоцен Англии, плиоцен Франции, Германии, Голландии, Польши. Современное распространение: тропические области Азии, Китай, Америка от Бразилии до Мексики, Антильские острова. Около 50 видов.

Кроме того, из плиоцена Японии известен по плодам род *Sabia* Colebr.

* Составила И. А. Ильинская.

* Составил П. И. Дорофеев.

ПОРЯДОК 39. GERANIALES

СЕМЕЙСТВО LINACEAE S. F. GRAY, 1821*

Однолетние и многолетние травы, полукустарники или кустарники, редко небольшие деревья. Листья обычно простые очередные или реже супротивные. Цветки обоеполые, обычно актиноморфные, пятичленные. Гинецей синкарпный. Плоды — округлые или костянкovidные коробочки. 19 родов и более 300 видов, распространенных на всех континентах, но главным образом в умеренных

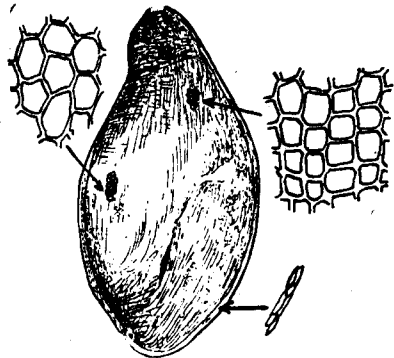


Рис. 256. *Linum* sp. — семя, $\times 15$; плиоцен, Н. Дон, Ростовская область (колл. П. И. Дорофеева)

областях обоих полушарий. В ископаемом состоянии представители семейства известны с плиоцена.

Linum L., 1753. Тип рода — *Linum usitatissimum* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Многолетние и однолетние травы с мелкими сидячими очередными или супротивными, щитковидными соцветиями и плодами-коробочками. Семена 2,4—2,9 \times 1,3—1,6 мм, продолговатояйцевидные, со слегка загнутой в сторону верхушкой, плоские, в середине слегка выпуклые, по краю окаймленные; кожура тонкая, скульптура из округло-четырёх-шестиугольных ячеек, более крупных в середине, более мелких на верхушке; на кайме ячейки мелкие, узкие, длинные (рис. 256). С плиоцена. Плиоцен Воронежской области и Н. Дона; *L. oligocenicum* Conwentz (две створки коробочек) — вполне возможны из янтаря Прибалтики, однако описанные остатки для этого рода мало характерны. Современное распространение: умеренные и субтропические области Северного полушария;

* Составил П. И. Дорофеев.

только несколько видов встречаются в Южном полушарии. Около 90 видов.

Кроме того, из эоцена лондонских глин приводится *Wetherellia Bowerbank*, *Decaplastyspermum Reid et Chandler*.

СЕМЕЙСТВО ZYGOPHYLLACEAE R. BROWN, 1814*

Кустарники и полукустарники, редко многолетние или однолетние травы и деревья. Ветви часто членистые у узлов. Листья супротивные или редко очередные, обычно перистые, редко трехлисточковые или двухлисточковые или простые и цельные, с прилистниками, иногда колючими. Цветки обоеполые, актиноморфные, пятичленные или иногда четырехчленные. Пыльцевые зерна трехборозднопоровые или реже многопоровые. Гинецей синкарпный. Плод обычно коробочка, раскрывающаяся по перегородкам или по створкам или распадающийся на односеменные плодики, редко ягодообразный или костянкovidный. 28 родов и более 290 видов, распространенных в тропических и субтропических, реже умеренных областях, главным образом, в странах с аридным и семиаридным климатом, особенно по морским побережьям. В ископаемом состоянии изредка указываются для третичных отложений Европы и Ю. Америки. Для территории СССР установлена только пыльца.

Zygophyllum L., 1753. Тип рода — *Zygophyllum fabago* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известна только пыльца.



Рис. 257. *Zygophyllum* sp. — пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; акчагыл, район Уральска (колл. ЛЕНГИДЭП)

Пыльцевые зерна трехборозднопоровые; полярная ось — 16,0 м, экваториальная ось — 10,1 м; в полярном положении округлые, в экваториальном — овальные, борозды узкие, доходят до полюсов; поры крупные, выходят за пределы борозды, расположены по экватору; экзина двухслойная, слабозернистая; эктэк-

* Составила Г. М. Романовская.

зина выклинивается, образует у пор надбродные выступы; при увеличении свыше 900 эктэзина сетчатая; эндэзина гладкая; контур ровный (рис. 257). С акчагыла. Акчагыл Уральска (Зап. Казахстан). Современное распространение: Африка, Палестина, Аравия, Средиземье, Передняя, Ср. и Центр. Азия, Австралия. Около 60 видов.

СЕМЕЙСТВО CONNARACEAE R. BROWN, 1818*

Небольшие вечнозеленые деревья и кустарники или древесные лианы с очередными, сложными кожистыми листьями. Цветки в верхушечных или пазушных метелках или кистях, мелкие, обычно обоеполые, редко двупольные, актиноморфные, пятичленные. Чашелистики свободные или реже сросшиеся у основания, обычно остающиеся и становящиеся твердыми вокруг основания плода. Лепестки свободные или иногда сросшиеся у основания. Тычинок 10, реже 8, в двух кругах, внутренний круг иногда стаминодиальный; нити у основания сросшиеся. Пыльцевые зерна трехпоровые. Гинецей апокарпный, обычно из пяти плодолистиков, реже мономерный, очень редко из трех плодолистиков, обычно с тонкими стилодиями, оканчивающимися головчатыми рыльцами; в каждом плодолистике по два семезачатка. Плодики обычно односеменные листовки или бобы, реже нераскрывающиеся, орешкообразные. 24 рода и до 400 видов, распространенных в тропических странах обоих полушарий. В ископаемом состоянии указываются лишь остатки цветков, принадлежность которых к данному семейству вызывает сомнение.

Connaracanthium Conwentz, 1886. Тип рода — *Connaracanthium roureoides* Conw, 1886; эоценовые янтари Прибалтики. Известны только цветки. Соцветие симподиальное. Цветоножки с сочленением. Цветки обоеполые, пятичленные. Чашелистики сросшиеся, по краям зазубренные, остающиеся. Лепестки свободные, яйцевидно-продолговатые, на верхушке заостренные, у основания стянутые в длинный ноготок, значительно длиннее чашелистиков. Тычинок 10, с тонкими нитями; пыльники округло-продолговатые, двугнездные. Стилодиев пять нитевидных, с косыми головчатыми рыльцами. Эоценовые янтари Прибалтики. Свой род *Connaracanthium* Конвенц сближает с современным родом *Rourea* Aubl., распространенным в тропической Америке (32 вида). Однако монограф семейства *Connaraceae* Г. Шелленберг

* Составил А. Л. Тахтаджян.

(Schellenberg, 1938) считает, что принадлежность этого рода к *Connaraceae* невероятна. При этом Шелленберг основывается главным образом на зазубренности чашелистиков *Connaracanthium*, которая не наблюдается среди современных *Connaraceae*. Кроме того, он считает, что «янтарные леса» могли произрастать только в субтропическом климате, в то время как *Connaraceae* являются обитателями тропиков.

СЕМЕЙСТВО OXALIDACEAE R. BROWN, 1818*

Травы, реже полукустарники или кустарники, очень редко небольшие деревья. Листья очередные, пальчатые или перистые, редко простые. Цветки в симподиальных соцветиях, обоеполые, актиноморфные, пятичленные. Чашелистики свободные, гинецей синкарпный, из пяти (редко) трехплодолистиков, со свободными или реже более или менее сросшимися стилодиями. Плод — коробочка, раскрывающаяся по створкам, реже ягода. Семь родов и около 900 видов, широко распространенных в тропических и субтропических странах. В ископаемом состоянии приводится для палеогеновых янтарей Прибалтики.

Oxalidites Caspary, 1886. Тип рода — *Oxalidites brachysepalus* Casp, 1886; эоценовые янтари Прибалтики. Органород, установленный по остаткам плодов. У основания плодов пять цельных чашелистиков. Плод ягодообразный, продолговатый, на вершине вдавненный, с остатками пяти сросшихся основаниями стилодиев с головчатыми рыльцами.

Янтари Прибалтики. Конвенц (Conwentz, 1886) сближает *Oxalidites* с современным индийским родом *Averrhoa*.

СЕМЕЙСТВО

GERANIACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789**

Травы, реже полукустарники, редко кустарники. Листья очередные или супротивные, пальчато- или перистолопастные или пальчато-редко перистосложные, обычно с прилистниками. Стебли и листья обычно густо покрыты простыми и железистыми волосками. Цветки обычно в симподиальных соцветиях, реже одиночные, обоеполые, актиноморфные или реже более или менее зигоморфные. Чашелистиков пять, редко четыре или восемь, свободных или реже сросшихся. Лепестков пять, редко четыре или восемь свободных.

* Составил А. Л. Тахтаджян.

** Составил А. Л. Тахтаджян (описание пыльцы — Н. В. Кручинина).

Тычинок обычно 10, в двух кругах. Гинецей синкарпный, из пяти, реже трех, редко двух или восьми плодolistиков; семезачатков в каждом гнезде завязи два, реже один, редко больше. Плод — коробочка, при созревании обычно распадающаяся по перегородкам на односеменные плодики. 11 родов и более 750 видов, широко распространенных в умеренных областях, с относительно небольшим числом представителей в тропических странах.

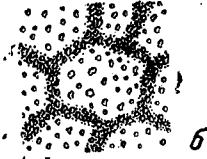
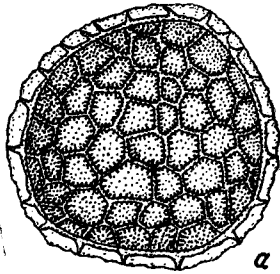


Рис. 258. Geraniaceae cf. *Balbisia*: а — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; б — деталь скульптуры экзины, $\times 1350$. В. мел., северо-западная часть Тургайской впадины (колл. ВСЕГЕИ)

В ископаемом состоянии представители семейства указываются для палеогеновых янтарей Прибалтики. Пыльцевые зерна Geraniaceae приводятся для миоцена Прибалтики, Тургай (рис. 258) и Приморья, плиоцена Байкальской впадины и ср. плиоцена Тункинской впадины.

Geranium L., 1753. Тип рода — *Geranium triste* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны остатки плодов и пыльца. Травы. Листья пальчатые или пальчатолопастные. Пыльцевые зерна трехбороздные, диаметр 83,2 μ ; в полярном положении округло-

трехлопастные; борозды очень короткие, широкие; экзина двухслойная, сетчатая при поднятом тубусе, бугорчатая при опущенном; сетка образована булавовидными выростами эктэксин; эндэксина тонкая. Контур неровный (рис. 259). Завязь пятигнездная. При

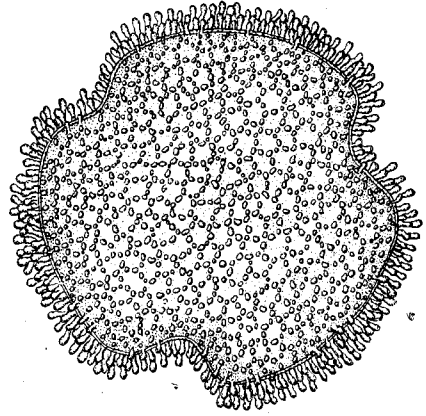


Рис. 259. *Geranium* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; миоцен, Приморье (колл. ВСЕГЕИ)

созревании плодов стилодии отдельных плодolistиков обычно отделяется от срединного столбца, загибаясь кверху дугой или кольцом, на внутренней поверхности голые. Эоценовые янтари Прибалтики. По пыльце с миоцена. Миоцен Южно-Уссурийского края. Современное распространение: умеренные области преимущественно Северного полушария, а также горные страны тропической зоны. Около 300 видов.

Erodium L'Heritier, 1787. Тип рода — *Erodium macradetum* L'Her., 1787; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Травы. Листья обычно перистые или перистолопастные. При созревании плодов стилодии отдельных плодolistиков отделяются от срединного столбца, закручиваясь спирально, на внутренней поверхности волосистые. Эоценовые янтари Прибалтики. Современное распространение: главным образом Средиземье, но также по всей Европе и в Передней и Ср. Азии, с немногими видами в Южн. Африке, С. Америке и Австралии. Около 60 видов.

ПОРЯДОК 40. POLYGALALES

Достоверных находок представителей этого порядка на территории СССР нет. Указания на находки в третичных отложениях Европы различных представителей тропического се-

мейства Malpighiaceae основаны, по-видимому, на неправильных определениях. Указания для территории СССР безусловно ошибочны.

ПОРЯДОК 41. CORNALES

СЕМЕЙСТВО CORNACEAE DUMORTIER, 1829*

Вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники, изредка многолетние корневищные травы. Листья супротивные, редко очередные, простые, цельнокрайные или зубчатые, с перистым жилкованием. Цветки четырех (реже трех-пяти) членные, обычно обреполоые.

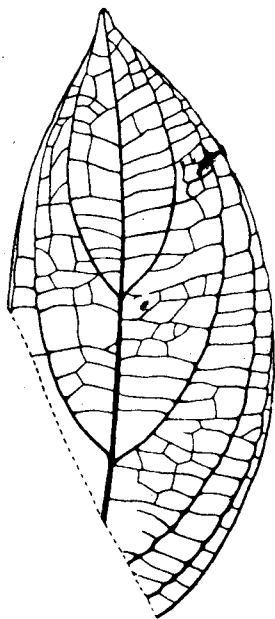


Рис. 260. *Cornus janschinii* Vassilevsk. — отпечаток листа; палеоцен, Южн. Урал (колл. Н. Д. Василевской)

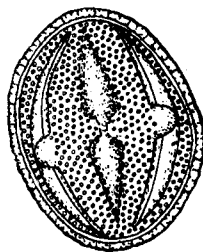
Гинецей синкарпный, из двух (реже трех-четырех) плодолистиков; завязь нижняя. Плод — костяночко-или ягодообразный. Около 16 родов и более 100 видов, распространенных главным образом в субтропических и умеренных областях Северного полушария, а также в арктической области, в Южн. Африке, на Мадагаскаре, в Новой Зеландии, Бразилии и Чили. В ископаемом состоянии указывается с в. мела (Lesquereux, 1859), было распространено в олигоцене — миоцене Европы, Азии и С. Америки.

Cornus L., 1753. Тип рода — *Cornus mas* L., 1753; современный**. В ископае-

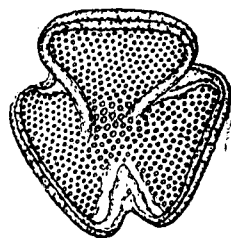
* Составила Т. А. Якубовская (описание пыльцы — Н. К. Стельмак).

** Во «Флоре СССР», т. XVII принято разделение рода *Cornus* на шесть родов; для ископаемых листьев такое деление практически невозможно.

мом состоянии известны листья, пыльца и плоды. Вне СССР: встречены также древесина и цветки. Небольшие деревья, кустарники, изредка многолетние травы. Листья цельнокрайные, от широко-яйцевидных до продолговатых и эллиптических, острые и длиннозаостренные, с круглым или клиновидным основанием. Вторичные жилки в числе трех-семи пар дугообразно направляются к верхушке и соединяются у края петлями; часто верхняя боковая жилка отходит от средней жилки ниже или на середине ее длины; третичные жилки, почти перпендикулярные вторичным, образуют тонкую сеть (рис. 260). Пыльцевые зерна трехборозднопоровые; полярная ось 35,2—47,6 м, экваториальная ось 23,6—36,4 м; в полярном положении очертание трехугольно-округлое, в экваториальном — эллиптическое; борозды неглубокие, заостренные; поры экваториальные крупные, в полярном положении

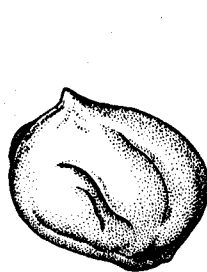


261

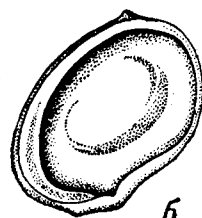


262

Рис. 261, 262. *Cornus* sp. — пыльцевое зерно. Рис. 261 — экваториальное положение, $\times 800$; ср. эоцен (бучакская свита), Украина (колл. ВСЕГЕИ). Рис. 262 — полярное положение, $\times 800$; плиоцен, Зап. Грузия (колл. Н. Д. Мчедлишвили)



a



b

Рис. 263. *Cornus gorbunovii* Dorof.: a, б — косточки, $\times 9$; мэотис, Одесса (Дорофеев, 1955)

неясно выражены, в экваториальном — по краям борозд и пор хорошо заметно утолщение экзины; экзина двух- и трехслойная грубая, толстая; скульптура мелкобугорчатая, бугорки плоские, равномернорассеянные, иногда у полюсов более крупные (рис. 261, 262). Плоды

эллиптические, округлые или грушевидные, прямые, иногда слегка косые; косточка эллиптическая, цилиндрическая либо приплюснутая, гладкая или со слабо заметными бороздками, двугнездная и двусеменная (рис. 263). С в. мела. Сармат Крынки, Амвросиевки и Гидигич (Молдавия); плиоцен Абхазии; палеоген Приморья (Амагу) о-ва Сахалина (Мгач) (Heer, 1878). Вне СССР: в мел С. Америки, Гренландии; эоцен — плиоцен Европы, Азии и С. Америки; палеоген Шпицбергена, Гренландии. По пыльце с в. мела. В мел Сев. и Ср. Урала, Сев-Зап. Казахстана, Зап.-Сибирской низменности; ср. эоцен — олигоцен Украины; ср. эоцен — миоцен Прибалтики; олигоцен — миоцен Зап.-Сибирской низменности, Приморья; в. олигоцен — миоцен Воронежской области, Тургайской впадины; ср. миоцен Львовской области; плиоцен Зап. Грузии. Вне СССР: эоцен — плиоцен Германии; н. миоцен — ныне Новой Зеландии (*Criselina* sp.); н. миоцен Польши (Верхняя Силезия); миоцен Австралии. Современное распространение: умеренные области Северного полушария (до Гималаев и Гватемалы); два вида в Перу и Боливии. Около 50 видов.

Вне СССР: в ископаемом состоянии, кроме рода *Cornus*, известны: *Curtisia* Ait., *Benthamia* Lindley, *Berrya* Knowlton, *Helwingia* Willdenow, формальный род *Cornophyllum* Newberry.

СЕМЕЙСТВО NYSSACEAE A. DE JUSSIEU, 1825*

Листопадные деревья или реже кустарники. Листья очередные, простые, цельнокрайние или отдаленно зубчатые, перистонервные, без прилистников. Цветки мелкие, в верхушечных или пазушных головках, полигамные, двудомные или реже однодомные, пятичленные. Гинецей синкарпный, обычно псевдомомерный, состоящий из двух плодолистиков, один из которых обычно недоразвит; завязь нижняя, одногнездная, заканчивается наверху широким, подушкообразным или коническим диском, по середине которого возвышается стилодий фертильного плодолистика. Плод костяночный с твердой ребристой односеменной (очень редко двусеменной) косточкой (*Nyssa*) или плоды сухие, сплюсненные, крылатые с пробковым мезокарпием и тонким слабребристым эндокарпием, односеменные. Два рода и девять видов, распространенных в Южн. и Вост. Азии и в приатлантической С. Америке. В ископаемом состоянии почти исключительно

остатки *Nyssa* с в. мела — до ныне. Среди ископаемых родов — *Nyssidium* Heer, *Pseudonyssa* Kinkel, *Protomyssa* E. M. Reid et Chandier, *Palaeonyssa* E. M. Reid et Chandler и др., причисляемых к этому семейству, только плоды двух последних родов имеют признаки Nyssaceae.

Nyssa L., 1753. Тип рода — *Nyssa aquatica* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии чаще всего описывались остатки плодов, реже листья и пыльца. Листья эллиптические, обратноэллиптические, овальные или ланцетные, более или менее заостренные, основание обычно клиновидное, иногда округло, редко почти сердцевидное. Край листа цельный, волнистый, реже с редко расставленными лопастевидными зубцами. Средняя жилка сильно развитая, прямая, боковые более слабые, отходят супротивно или чередуясь под углом в 30—60°, прямые или слабо изогнутые, вблизи края соединяются дугообразно и образуют крупные петли или оканчиваются в зубцах; жилки третьего порядка слабые, отходят от боковых под прямым углом, сплошные или разветвленные (табл. XXXIII, фиг. i). Пыльцевые зерна трехборозднопоровые, полярная ось 22,4—30μ, экваториальная ось 24,4—25,2μ; в полярном положении очертание трехугольно-округлое или трехлопастное, в экваториальном — широкоэллиптическое; борозды длинные, широкие или узкие заостренные; поры экваториальные, эллиптические, превышают ширину борозд или округлые; экзина двухслойная; эндэкина, не доходя до пор, выклинивается; эндэкина у пор значительно кольцеобразно утолщена; скульптура равномерно-рассеянная зернистая; контур слаболинейный (рис. 264, 265). Плод мясистый, костяночковидный, 0,8—1,5 см длины, с твердым эндокарпием овальной или яйцевидной формы, с округлым или суженным основанием, 0,7—4 см длины, с 8—12 бороздками и плоскими, реже крыловидными ребрами, или почти гладкий, обычно с одним, реже с двумя семенными гнездами (*N. sinensis* Oliver), редко у других видов на спинной плоской стороне вблизи верхушки эндокарпия находится один или два зачаточных клапана округло-треугольной формы, прикрывающих семенные гнезда (табл. XXXII, фиг. 5, 5a). У ископаемого вида *N. dissemina* косточки с одним-тремя семенными гнездами, прикрытыми округло-треугольными зачаточными клапанами (табл. XXXIII, фиг. 2). С в. мела, но достоверно с эоцена. Плиоцен Кавказа, миоцен — плиоцен Зап. Сибири, миоцен Зап.-Сибирской низменности, миоцен Украины и

* Составил М. Г. Горбунов (описание пыльцы — Н. К. Стельмак).

третичные отложения других областей. Вне СССР: с эоцена до плиоцена в Зап. Европе, эоцен — ныне С. Америка, миоцен и плиоцен Японии. По пыльце с турона. Турон южной, западной и центральной частей Зап.-Сибирской низменности, Тургайской впадины; сенон Нижне-Зейской депрессии; ср. эоцен — н. олигоцен Сев. Приаралья; ср. эоцен — олигоцен Прибалтики, Украины; ср. эоцен — миоцен Тургайской впадины; в. олигоцен — н. миоцен. Воронежской области; ср., в. олиго-

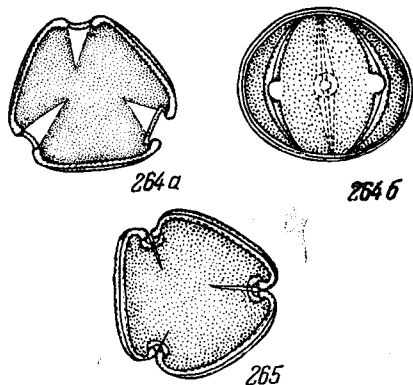


Рис. 264, 265. *Nyssa* sp. — пыльцевое зерно. Рис. 264: а — полярное положение, б — экваториальное положение, $\times 800$; миоцен, р. Тым, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВСЕГЕИ). Рис. 265 — полярное положение, $\times 800$; олигоцен, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВСЕГЕИ)

цен Вост. Предкавказья, Сев.-Зап. Кавказа; олигоцен — миоцен Зап.-Сибирской низменности, Приморья; н. миоцен Н. Дона, Н. Волги; в. миоцен Сев. Кавказа, низовьев р. Днепра; миоцен Южн. Приуралья, Ср. и Южн. Урала. Вне СССР: палеоцен — плиоцен Германии, в. олигоцен — н. миоцен Польши; н. миоцен — плиоцен Богемии; миоцен Нидерландов, Австрии. Современное распространение: восток С. Америки, Центр. Китай и Индо-Малайская область, где растет в болотах, по их краям, в долинах рек, на склонах гор до высоты почти 3000 м в условиях теплоумеренного и тропического климата. Семь видов.

Palaeonyssa E. M. Reid et Chandler, 1933. Тип рода — *Palaeonyssa multilocularis* E. M. Reid et Chandler, 1933; н. эоцен Англии. Формальный род, установленный по плодам. Косточки овальной или яйцевидной формы, с тремя или четырьмя гнездами и с одним семенем в каждом из них; толстостенные, наружная поверхность слабо ребристая, 15 мм длины и 9,5 мм тол-

щины. В верхней половине косточки находятся три-четыре зачаточных клапана, имеющих эллиптическую форму. Такая форма зачаточных клапанов, по мнению Рид и Чендлер (1933), является наиболее характерным признаком этого рода. Косточки из Зап. Сибири, с тремя или четырьмя гнездами более ребристы и имеют в верхней трети три-четыре зачаточных клапана округло-треугольной формы с почти не суженным основанием, вследствие чего они стоят ближе к косточкам *Nyssa* (табл. XXXIII, фиг. 3а, б). С эоцена. Олигоцен Зап. Сибири. Вне СССР: н. эоцен Англии, в. эоцен С. Америки.

СЕМЕЙСТВО ALANGIACEAE DE CANDOLLE, 1828*

Монотипное семейство.

Alangium Lamark, 1783. Тип рода — *Grewia salviifolia* L., 1781; современный.

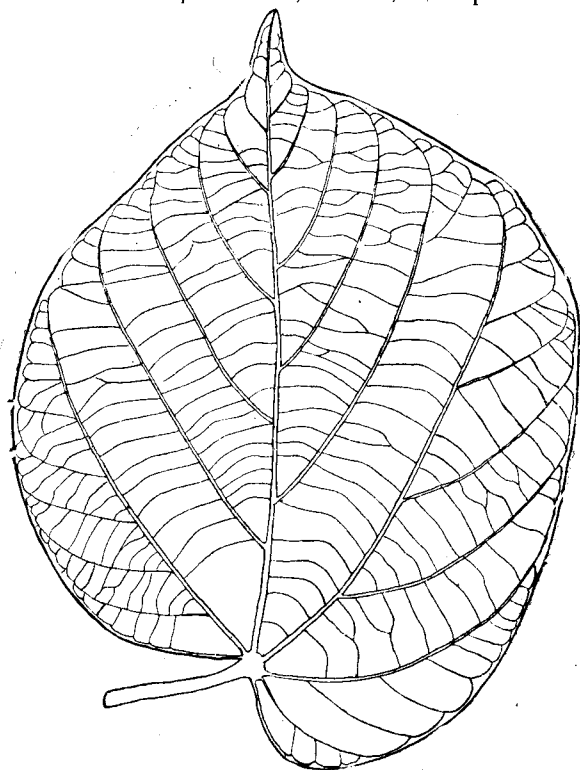


Рис. 266. *Alangium tiliifolium* (A. Br.) Krysh. — лист; в. миоцен, Закарпатская область (колл. И. А. Ильинской)

В ископаемом состоянии известны листья и указываются плоды. Деревья и кустарники. Листья простые, без прилистников с коротким толстым черешком, цельные или лопастные; цельные листья округлые или эллиптические, симметричные и несимметричные, цель-

* Составила И. А. Ильинская.

нокрайние или с крупными зубцами, с дуго-видноперистым жилкованием, с более или менее развитыми базальными жилками; лопастные листья симметричные, цельнокрайние с пальчатым жилкованием. В ископаемом состоянии известны только цельные, несимметричные, цельнокрайние листья яйцевидной, яйцевидно-продолговатой, реже эллиптической формы. Пластинка прикреплена косо к черешку (под углом 165—140°). Базальные жилки сильно развиты, место отхождения базальных и средней жилок характерно расширено; остальные вторичные жилки в числе пяти-шести пар очередные, соединяются между собой и базальными жилками дуговидными анастомозами у самого края листа; прямые третичные жилки, перпен-

дикулярные вторичным, делят пластинку на правильные прямоугольники. Жилки четвертого порядка перпендикулярны третичным (рис. 266). Плод костянообразный. С олигоцена. Миоцен и плиоцен Закарпатской области, сармат Молдавской ССР и Донбасса, от миоцена до н. плиоцена Зап. Сибири, олигоцен(?) окрестностей Хабаровска, средний миоцен (верхнедуйская свита) о-ва Сахалина. Вне СССР: н. олигоцен — плиоцен Зап. Европы (плоды в плиоцене Польши). Современное распространение: Вост. и Юго-Вост. Азия, южный склон Гималаев, Вост. Австралия, Цейлон, экваториальная Африка. Более 20 видов.

Кроме рода *Alangium* из эоцена С. Америки приводится *Alangiophyllum Potbury*.

ПОРЯДОК 42. ARALIALES (UMBELLALES)

СЕМЕЙСТВО ARALIACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники, иногда лазящие, редко многолетние корневищные травы. Листья обычно очередные, иногда более или менее скученные на верхушках стеблей, редко супротивные, простые и цельные или пальчатолопастные или же пальчато- или перистосложные, обычно с прилистниками, приросшими к черешкам. Цветки обычно мелкие, обоеполые, полигамные или двудомные, в зонтиках, редко в кистях или колосьях, обычно пятичленные, редко четырехчленные. Гинецей синкарпный; завязь нижняя, 1—12-гнездная или реже число гнезд неопределенное, увенчана железистым диском или стилоподием, который сливается со стилоподиями. Плод обычно ягода или костянообразный, реже плод представляет собой вислоплодик (как у зонтичных). Около 65 родов и свыше 800 видов, распространенных главным образом в тропических и субтропических странах с немногими представителями в умеренных областях; наибольшее число родов и видов сосредоточено в Восточной и Юго-Восточной Азии и в тропической Америке. В ископаемом состоянии установлены с н. мела.

Aralia L., 1753. Тип рода — *Aralia racemosa* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья, пыльца и семена. Травы или листопадные кустарники или деревья, обычно с шиповатым, почти простым стволом или высокие многолетние травы. Листья сложные, дважды- или триждыперистые, пальчатосложные или простые — трех-

семилопастные. Край листьев (листочков) зубчатый, пильчатый или цельный; иногда лопасти простых листьев рассеченные. Жилкование перистое (преимущественно у листочков) или пальчато-перистое у простых листьев; вторичные жилки тонкие, дугообразные, петлевидно соединяются около края и дают тонкие веточки в зубцы края. Иногда вторичные жилки соединяются около самого края и образуют краевую жилку; третичные жилки тонкие, извилистые или ломаные; жилки следующих порядков образуют полигональную сеть; внутри ячеек видно окончание мелких жилок. Листья современных видов только сложные, преимущественно перистосложные. У некоторых видов наравне с ними как исключение встречаются лопастные листочки или листья. В ископаемом состоянии к *Aralia* относят простые лопастные листья (*A. lucifera* Krysh't., *A. parvidens* Hollick и др.) и сложные пальчатые — *A. tikhnovichii* Krysh't. Возможно, что в действительности лопастные листья относятся к другому роду из сем. *Araliaceae* (рис. 267). Цветки обоеполые или тычиночные с недоразвитой завязью, обычно пятичленные, редко четырех- или шестичленные, собраны в зонтики, образующие обычно сложные метельчатые соцветия. Пыльцевые зерна трехборзднопоровые; полярная ось 25,6—38,0 м, экваториальная ось 25,6—36,0 м; в полярном положении округлые, в экваториальном округло-овальные; борозды короткие, заостренные, около пор расширяются, поры крупные, выходят за пределы борозд; экзина двухслойная; скульптура мелкобугорчатая; контур слабоволнистый (рис. 268). Плод ягодообразный, шаровидный или пяти-шестигранный с мясистым экзокарпом и

* Составила Т. Н. Байковская (описание пыльцы — Н. С. Громова).

с пятью-шестью косточками, продолговатыми, почти плоскими; стенки их кожистые, снаружи шероховатые, иногда скульптурованные (рис. 269).

С н. мела. В СССР: указывается из никана Приморья, сеномана-турона о-ва Сахалина и

Украины, А. И. Поярковой (1939) из датских (цагаанских) отложений Буреинского Цагаяна, Геером (1878) из сеномана-турона Чулымо-Енисейского бассейна, Корниловой (1950) из индрикотериевых слоев Тургая (олигоцен) — недостоверны. Описанная А. Н. Криштофовичем (1938) *A. kolymensis* Krysh.t. так же как *A. polevoyi* Krysh.t., должна быть включена в род *Sassafras*. Вне СССР: указывается из в. меловых и третичных отложений Зап. Европы и С. Америки и из в. третичных отложений Японии. По пыльце с ср. эоцена. Эоцен Украины; палеоген Сахалина;

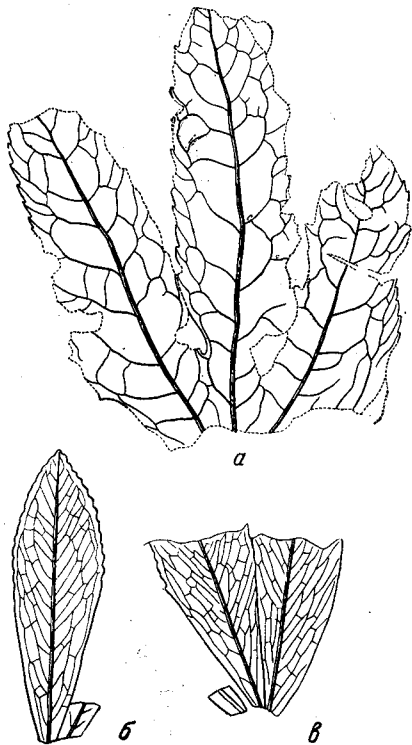


Рис. 267. а — *Aralia parvidens* Holl. — отпечаток листа; б-в — *Aralia tikhonovichii* Krysh.t. — отпечаток листочков сложного листа. Сеноман-турон, Сахалин (Krysh.tofovich, 1918)

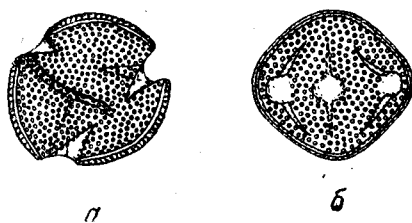


Рис. 268. *Aralia* sp. — пыльцевое зерно: а — наклонное положение, $\times 800$; б — экваториальное положение, $\times 800$. Олигоцен, Приморье (колл. ВСЕГЕИ)

Анадырского бассейна, косточка из олигоцена и миоцена Зап. Сибири из сармата и меотиса Одессы, из олигоцена Башкирии, из плиоцена Абхазии. Отпечатки, приводимые А. В. Ярмоленко (1935) из в. мела Каратау, И. В. Палибиным (1937) из в. мела Даралагеца, Н. В. Пименовой (1947) из эоцена Правобережной

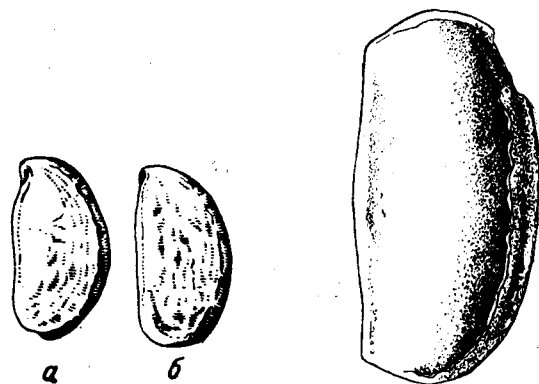


Рис. 269. *Aralia tertaria* Dogof. — эндокарпии (а, б), $\times 9$; миоцен, с. Ново-Никольское на р. Иртыше, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

Рис. 270. *Acanthopanax* sp. — эндокарпий, $\times 9$; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

олигоцен Южн. Приуралья, Южно-Уссурийского края; ср. олигоцен Тургая; миоцен Сев.-Зап. и Сев.-Вост. Предкавказья, Южн. Приуралья, центральных и южных районов Зап.-Сибирской низменности, Южн. Приморья. Современное распространение: субтропическая и тропическая зоны обоих полушарий, преимущественно в Юго-Вост. Азии, в С. и Центр. Америке и Австралии. Около 35 видов.

Acanthopanax Miquel, 1863. Тип рода — *Acanthopanax spinosus* Miquel, 1863; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья и семена. Листопадные, голые или опушенные, часто колючие кустарники, реже деревья. Листья пальчато-сложные; листочки обычно эллиптические или обратнояйцевидные; основание клиновидное, верхушка заостренная или оттянутая, острая; край большей частью пильчатый или двоякопильчатый; жилкование листочков перистое; вторичные жилки тонкие, более или менее дугообразные, около края разветвленные; одни ответвления соединяются между собой, другие — заканчиваются в зубах края; между нормаль-

ными вторичными жилками заметны дополнительные, недоразвитые жилки; третичные жилки тонкие, преимущественно редкие, извилистые или ломаные; жилки следующих порядков образуют полигональную сеть, в ячейках которой видно окончание мелких жилок (табл. XXXIII, фиг. 4). Цветки обоеполые или полигамные, пятичленные, в зонтиках одиночных или собранных в кистевидные или зонтиковидные соцветия. Плод ягодообразный с двумя трехгранными или плоскими косточками, гладкими или скульптурированными (рис. 270).

С олигоцена. В СССР: установлен в н. сарматских отложениях Донбасса (Амвросиевка), в плиоцене Зап. Грузии; косточки из олигоцена и миоцена Зап. Сибири. Вне СССР: указывается из плиоцена Зап. Европы и плиоцена Японии (Моги).

Hedera L., 1753. Тип рода — *Hedera helix* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья. Вечнозеленые лазающие кустарники. Листья простые, цельные — обычно эллиптические, яйцевидные, обратнояйцевидные, округлые или пальчато-трех-пятилопастные — треугольные или пятиугольные в очертании. Основание закругленное, широко клиновидное, сердцевидное или срезанное. Верхушка обычно короткозаостренная или оттянутая, острая. Жилкование перистое или пальчато-перистое; базальные жилки по числу боковых лопастей или в числе двух (у цельных листьев), сильно разветвленные, прямые или слегка дугообразные, заканчивающиеся в верхушках боковых лопастей у лопастных листьев; вторичные жилки также слегка дугообразные или прямые, иногда извилистые, обычно тонкие, сильно разветвленные, брохидромные (рис. 271). Третичные жилки извилистые или ломаные, редкие, соединяют вторичные между собой; более мелкие жилки видны очень редко; они образуют неправильную сеть ячеек, в которых видны окончания наиболее мелких жилок (табл. XXXIII, фиг. 5). Цветки обоеполые, пятичленные. Пыльцевые зерна трехборзднопоровые; диаметр 12,5 м; борозды длинные, поры простые; экзина двухслойная; эктэксина и эндэксина одинаковой толщины; эндэксина подстилает дно пор; скульптура сетчатая; сетка образована маленькими ячейками с довольно толстыми стенками, видны при увеличении свыше 900 (см. рис. 271). С в. мела. В СССР: достоверно известен только с н. сармата Закарпатской области УССР, из плиоцена Зап. Грузии (Кодор). Установленный Геером (Heeg, 1863) вид *H. macclurii* Heeg, часто приводимый из верхнемеловых отложений северной Азии,

в действительности не относится к роду *Hedera*. *H. eichvaldii* Palibin (Палибин, 1901) из олигоцена Курской области, представляет собой отпечаток листа *Acer*. Сомнителен также вид *H. palaeocenica* Krasnow из эоцена Поволжья. Вне СССР: указывается из верхнемеловых — третичных отложений Зап. Европы и С. Америки. Пыльце с палеогена. Палеоген Сев.-Зап. Кавказа; в. эоцен-н. олигоцен Приаралья; н. олигоцен Сев.-Зап. Предкавказья; олигоцен Южно-Уссурийского края. Современное распрост-

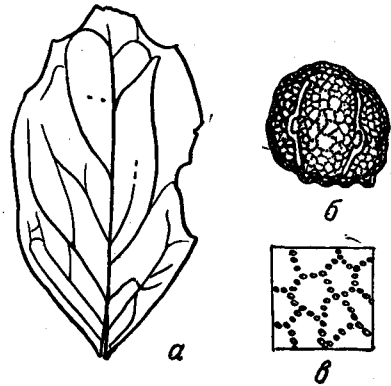


Рис. 271. *a* — *Hedera colchica* C. Koch. *a* — отпечаток листа; плиоцен Кодора, Абхазия (Колаковский, 1954) *б-в* — *Hedera* sp.: *б* — пыльцевое зерно, $\times 800$; *в* — деталь строения экзины, $\times 1350$; олигоцен, Приморье (колл. ВСЕГЕИ)

ранение: умеренные и горные области Юго-Вост. Азии, Средиземноморье, Средняя Европа. Около 15 видов.

Вне СССР: *Oreopanax* Desne et Planch., *Panax* L., *Fatsia* Desne et Planch., *Schefflera* Forst., *Cussonia* Thunb., *Araliophyllum* Deb., *Hederiphyllum* Fontaine, *Kalopanax* Miq.

СЕМЕЙСТВО

APIACEAE LINDLEY, 1836 (UMBELLIFERAE)*

Однолетние или многолетние травы, иногда полукустарники, очень редко кустарники. Листья обычно очередные, редко супротивные, в огромном большинстве случаев сильно расчлененные. Цветки мелкие, обычно в сложных зонтиках, в большинстве случаев актиноморфные, обычно обоеполые, пятичленные. Пыльцевые зерна трехборзднопоровые или очень редко двухборзднопоровые с гладкой экзиной. Гинецей синкарпный, состоящий из двух

* Составили П. И. Дорофеев и Г. М. Романовская (*Eryngium*).

довольно сильно редуцированных плодолистиков; завязь нижняя, двухгнездная, увенчанная железистым диском или стилоподием, на котором возвышаются два свободных стилодия. Плод вислоплодник или реже костянообразный, увенчан на верхушке остатками чашечки; при созревании плод почти всегда распадается на две половины или полуплодики (мерикарпии), которые обычно некоторое время висят на особой тонкой и обыкновенно двураздельной нити, называемой карпофором; у каждого полуплодика на поперечном разрезе видны по периферии обычно по пяти про-

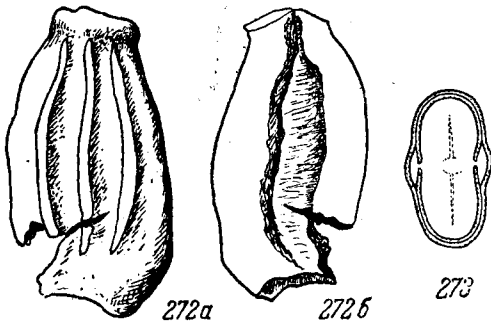


Рис. 272. *Oenanthe* sp.: а—б — плоды с двух сторон, $\times 16$; понт, с. Табаки. Рис. 273. *Eryngium* sp. — пыльцевое зерно, $\times 800$; палеоген, Украина (колл. ВСЕГЕИ)

дящих пучков, которые вместе с окружающей их тканью образуют на верхней поверхности пять главных ребер, между которыми могут находиться также промежуточные ребра; в околоплоднике или кругом или только между главными ребрышками проходят масляные каналы; кроме этих каналов, часто проходят еще два масляных канала на комиссуре, т. е. на плоскости разъединения полуплодиков. Около 250 родов и более 3000 видов, распространенных почти по всему земному шару, но главным образом в северной, умеренной зоне.

Достоверные остатки зонтичных в виде плодов или их отпечатков известны от миоцена, однако плохая их сохранность и слабая изученность современных плодов допускают их определение до рода и очень редко — до вида.

По пыльце представители зонтичных известны с палеогена.

Oenanthe L., 1753. Тип рода — *Oenanthe foetidum* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Многолетние травы с дважды- или триждыперистыми листьями, с клубневидными утолщениями на корнях, зонтиковидными соцветиями. Плоды $2,2\text{--}3,5 \times 1,4\text{--}1,8$ мм, от узкояйцевидных до продольно-овальных, с обрезанной верхушкой, закругленным основанием, со стороны брюшка плоские, со спинки выпуклые, с пятью ребрами, из которых два краевых более широкие, а три средних — тонкие, с ложбинками между ребер равной ширины, без вторичных более тонких ребер (рис. 272). С плиоцена. Плиоцен Воронежской области и Украины. Вне СССР: плиоцен Польши. Современное распространение: берега водоемов всех континентов, главным образом в Европе, Азии, Африке. Около 35 видов.

Eryngium L., 1753. Тип рода — *Eryngium foetidum* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известна пыльца. Травянистые растения с цельными, продолговато-овальными или трех-пятираздельными, пальчатыми листьями, головчатыми соцветиями, плодами-семянками. Пыльцевые зерна трехборзднопоровые, полярная ось $22,4$ м, экваториальная ось $10,1$ м; в полярном положении трехугольные с закругленными углами, в экваториальном — эллиптические; борозды узкие, длинные; поры расположены в центре каждой борозды; экзина двухслойная, гладкая, при увеличении свыше 900 (иммерсия) мелкозернистая; эктэкина образует куполообразные поднятия в области пор; контур ровный (рис. 273). С н. палеогена. Н. палеоген Западно-Сибирской низменности; палеоген Украины; в. олигоцен Западного Казахстана; неоген Прибайкалья, Восточной Забайкалья, Приморья (район Фрунзе); миоцен Южного Сахалина; н. сармат Днепра. Современное распространение: умеренные, субтропические и тропические области Земного шара, за исключением Южной Африки. Около 220 видов.

Вне СССР: *Cicuta* L., *Foeniculum* L., *Petroselinum* Hoffm. (плиоцен Западной Европы).

ПОРЯДОК 43. CELASTRALES

СЕМЕЙСТВО AQUIFOLIACEAE BARTLING, 1830*

Вечнозеленые или реже листопадные деревья (обычно небольшие) и кустарники. Листья очерченные, обычно с мелкими рано

* Составила Т. Н. Байковская (описание пыльцы — А. Н. Гладкова).

оппадающими прилистниками, простые, цельные, цельнокрайние или зубчатые. Цветки мелкие, актиноморфные обоеполые или чаще однополые, трех-шестичленные, чаще всего четырехчленные. Пыльцевые зерна трехборзднопоровые, редко тетраэдрально-четырёх-

шестибороздные; в полярном положении — округлые, трехлопастные или трехлопастно-округлые; борозды от коротких до длинных, узкие и широкие; поры простые, небольшие, часто плохо различимые или отчетливые; экзина двухслойная; скульптура экзины булавовидная, стерженьковая или тонко-длинно-шиповатая; контуры пыльцевых зерен неровные. Гинецей синкарпный. Плод мясистый, костянквидный, с тремя, шестью односеменными косточками. Три рода и более 400 видов, распространенных преимущественно в тропическом и субтропическом поясе обеих полушарий, главным образом, в Центр. и Южн. Америке.

В ископаемом состоянии известен только род *Ilex* (с в. мела).

Ilex L., 1753. Тип рода — *Ilex aquifolium* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья, плоды и цветки (последние в эоценовых янтарях Прибалтики). Большею частью кустарники обычно вечнозеленые, реже листопадные. Листья преимущественно с короткими черешками, реже с длинными, простые, цельные, изредка с небольшими лопастями, зубчатые или цельнокрайние, эллиптические, реже ланцетные или обратнояйцевидные. Основание закругленное или клиновидное, верхушка коротко заостренная, вытянутая или оттянутая, иногда в виде шиповидного острия. Край цельный, пильчатый, городчатый, зубчатый, двоякозубчатый или крупноострозубчатый с шиповатыми, клинообразными крупными зубцами, имеющими иногда вид небольших лопастей (рис. 274). Главная жилка прямая, мощная; вторичные жилки тонкие, часто едва заметные, почти прямые, слегка дугообразные или вверх изогнутые, иногда извилистые, разветвленные у цельнокрайних листьев, бронхидодромные, соединяются между собой на некотором расстоянии от края; у зубчатых листьев часть ответвлений следует в зубцы; третичные жилки извилистые, тонкие, образуют неправильную сеть (табл. XXXIV, фиг. 1). Цветки обычно четырехчленные, реже пяти-девятичленные; чашечка развита, с заметными долями, остающаяся под плодом; венчик колесовидный, лепестки при основании обычно слегка сросшиеся, редко свободные, яйцевидные или эллиптические до округлых, туповершинные, в бутоне черепитчато сложенные. Тычинки в одинаковом числе с лепестками, нити их при основании срастаются с венчиком; стаминодии в пестичных цветках подобны тычинкам, но короче лепестков и с более мелкими стерильными пыльниками, инстиллодии в тычиночных цветках

в виде конического лишнего рылец образования. Пыльцевые зерна трехборозднопорые, редко тетраэдрально-четырёх-шестибороздные, диаметр 25,0—28,0 μ , в полярном положении округлые, трехлопастноокруглые или



Рис. 274. *Ilex stenophylla* Heer — отпечаток листа; турон, д. Симоново, Чулымо-Енисейский бассейн

округло-трехлопастные, в экваториальном — эллиптические, реже округлые; борозды длинные, остроконечные, узкие или широкие, чаще с мелкозернистой мембраной; поры обычно

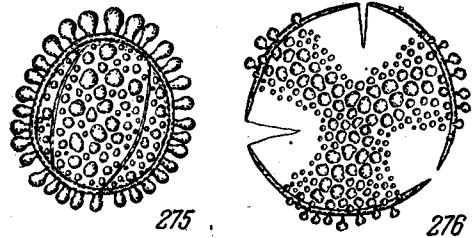


Рис. 275, 276. *Ilex* sp. Пыльцевое зерно. Рис. 275 — экваториальное положение, $\times 800$; палеоген, Никопольский район, Украина (колл. ВСЕГЕИ). Рис. 276 — полярное положение, $\times 800$; миоцен, Зап.-Сибирская низменность (Зауер, 1956)

неотчетливые, простые, небольшие; экзина двухслойная, редко сминающаяся; скульптура экзины булавовидная или стерженьковая; размеры выростов к бороздкам уменьшаются, переходя в мелкую зернистость; контуры пыльцевых зерен неровные (рис. 275—276; табл. XXX, фиг. 5, 6, 7). Гинецей из четырех-шести (восьми) плодолистиков. Плод шаровидный или удлинённый костянквидный, мясистый с (1)2—4(9) косточками. С в. мела. В СССР: известен из в. мела Чулымо-Енисей-

ского бассейна (сеноман-турон). и Урала (сенон); из среднего эоцена — плиоцена Кавказа, эоцена правобережной Украины, из эоцена Прибалтики (янтари); из в. олигоцена Дальнего Востока, Сахалина, в Казахстане из палеоцена (Зайсанская впадина — гора Киин-Кериш) и из в. олигоцена (Ашутас); из палеоцена Поволжья и среднего течения Днепра; из плиоцена Кавказа. Вне СССР: указывается из в. меловых отложений Венгрии; обычен в Европе с н. эоцена до в. плиоцена, встречается в н. плиоцене Японии и в в. меловых—плиоценовых отложениях С. Америки. По пыльце с в. мела. В. мел. Южн. Урала, Казахстана, Зап.-Сибирской низменности; эоцен Прибалтики, Украины, Южн. Урала; Зап. Казахстана; олигоцен Прибалтики, центральных и южных областей Европейской части СССР, Сев. Кавказа, Урала, Южн. Приуралья, Казахстана, Зап.-Сибирской низменности, Приморского края; миоцен Прибалтики, Украины (сармат) и других районов Европейской части СССР, Сев. Кавказа, Южн. Приуралья, Урала, Зап.-Сибирской низменности, Вост. Сибири, Приморского края, Сахалина, Камчатки; плиоцен бассейна р. Камы, Прикаспия, Закавказья. Вне СССР: третичные отложения Ср. Европы. Современное распространение: тропическая и субтропическая, реже умеренная зона обоих полушарий, особенно широко распространен в тропической Ю. Америке и субтропической Азии. Около 400 видов.

СЕМЕЙСТВО ICACINACEAE MIERS, 1852*

Деревья или кустарники, часто лианы, редкие травы. Листья обычно чередные, простые, часто кожистые, цельнокрайние. Годичные кольца в древесине отсутствуют или выражены очень неотчетливо. Сосуды средние (около 100 в диаметре) и мелкие — 50 и менее. Перфорации только лестничные, только простые или простые и лестничные; число переключин варьирует от 6 до 80, обычно 20—50. Межсосудистая поровость переходного типа от супротивной к лестничной или супротивная. Для *Villaresia mucronata* характерно наличие спиралей в сосудах. Волокнистые трахеиды большей частью толстостенные с маленькой полостью. В древесине, сосуды которой только с лестничными перфорациями, волокна имеют крупные окаймленные поры, там, где перфорации смешанного типа или только простые, происходит редукция пор на стенках волокон. Древесина рассеянно-сосудистая, просветы одиночные, в очертании округлые.

* Составила И. А. Шилкина.

Паренхима паратрахеальная и апотрахеальная. Тип распределения паренхимы связан со степенью специализации сосудов. Древесина с исключительно лестничными перфорациями имеет обычно апотрахеальную паренхиму в виде полос и иногда с тенденцией к важцентричности, у древесины с лестничной и простой перфорацией паренхима только апотрахеальная, у других — паратрахеальная. Лучи варьируют по ширине и высоте: от трех до четырех рядов у одних родов, и до 10 и более — у других. Высота лучей от 1 мм у *Leptaulus* до 4 мм и более — у остальных. Агрегатные лучи встречаются у некоторых видов *Alsodeiopsis* и *Paragueibo*. Однорядные лучи многочисленные или редкие. Лучи слабогетерогенные, гетерогенные или резко гетерогенные. У некоторых видов в обыкновенных клетках содержатся кристаллы. Цветки мелкие, обополюе или редко однополюе, четырех-пятичленные, актиноморфные. 58 родов и около 380 видов, распространенных в тропических и субтропических областях Азии, Африки и Америки.

В ископаемом состоянии известны с эоцена. В СССР известны только ископаемые древесины¹.

Villaresia Ruiz et Pavon, 1802 (*Citronella* D. Don, 1832). Тип рода — *Villaresia mucronata* Ruiz et Pavon, 1802; современный. В ископаемом состоянии известна древесина. Годичные кольца не выражены. Древесина состоит из сосудов, волокнистых трахеид, лучевой и тяжелой паренхимы. Сосуды многочисленные, среднего диаметра (от 80 до 120 м), составлены из довольно длинных члеников, заканчивающихся клювиком. Перфорация лестничная, число переключин 20—38, на косой конечной стенке, переключины бифуркирующие. Сосуды имеют спирали, наиболее отчетливо выраженные на концах члеников сосудов. Межсосудистая поровость очерченная или лестничная, поры окаймленные, округлые или вытянутые; отверстия пор щелевидные, включенные. Волокнистые трахеиды тонкостенные, все одного диаметра, в очертании округлые. Поры главным образом на радиальных стенках, окаймленные округлые с включенными округлыми отверстиями, расположенными в одном вертикальном ряду. На стенках, примыкающих к сосудам, поры полуокаймленные. Древесина рассеянно-сосудистая, просветы главным образом одиночные, редко

¹ По мнению А. Л. Тахтаджяна принадлежность этих древесин к семейству Icacinaceae сомнительна. Требуются дополнительные исследования на основе более широкого сравнения с древесинами современных семейств из порядка Celastrales (особенно с Aquifoliaceae).

в цепочках по два. Очертания просветов округлые или слегка угловатые. Стенки тонкие. Паренхима метатрахеальная вся тяжелая, тонкостенная. Поры на стенках паренхимы многочисленные, простые, в одном или двух вертикальных рядах; очень редко поры полуокаймленные. Между сосудами и паренхимой поры двух типов — полуокаймленные округлые и лестничные. Лучи главным образом многорядные, от 8 до 25 рядов, иногда встречаются и однорядные. Высота — более 10 мм. При встрече с сосудами не изгибаются. Лучи гомогенные. Стенки клеток лучей пор не несут, за исключением мест соприкосновения со стенкой сосуда. Здесь поры полуокаймленные, вытянутые — почти лестничные (табл. XXXV, фиг. 2а—б). Неоген Закавказья (Годердзи). Вне СССР: эоцен С. Америки (листовые отпечатки) и эоцен Англии (плоды). Современное распространение: Центр. и Ю. Америка. Около семи видов.

Родовое определение древесины из Годердзи остается сомнительным.

Icacinoxylon Shilkina, 1954. Тип рода — *Icacinoxylon citronelloides* Shilk., 1954; неоген Зап. Закавказья. Формальный род, установленный по древесине. Годичные кольца не выражены или выражены очень не отчетливо. В последнем случае годичные слои широкие. Древесина состоит из сосудов, волокнистых трахейд, лучевой и тяжевой паренхимы. Сосуды довольно многочисленные, средние. Перфорации только лестничные с числом перекладин от 20 до 60, расположены на косых конечных стенках членика сосуда. Перфорации бифуркирующие. Межсосудистая поровость супротивная. Волокнистые трахеиды тонкостенные (*I. citronelloides*) или толстостенные (*I. goderdsicum*), в очертании многоугольные. Стенки волокнистых трахейд, как правило, снабжены многочисленными порами, лежащими в одном вертикальном ряду. Поровость между сосудами и стенками волокнистых трахейд супротивная, иногда в двух вертикальных рядах. Древесина рассеяно-сосудистая, просветы сосудов распределены более или менее равномерно; обычно одиночные, реже сомкнуты по два. Очертания просветов сосудов округло-многоугольные. Паренхима плохо различима *I. citronelloides* и обильная метатрахеальная у *I. goderdsicum*. У второго вида она тяжелая, на радиальных стенках снабжена обильно мелкими, округлой формы простыми порами, которые лежат большей частью в одном вертикальном ряду. Поры между сосудами и клетками паренхимы полуокаймленные, немногочисленные, выражены

не всегда отчетливо. Лучи узкие (двух- или трехрядные) и широкие до 23 рядов (обычно 15—17), высота — более 10 мм, гетерогенные или с тенденцией к гетерогенности. Волокнистые элементы иногда заходят в лучи, разбивая их на участки неравного размера. Спирали в сосудах отмечены не были (табл. XXXV, фиг. 3а—в). Род включает два вида, установленные только по ископаемой древесине. Встречаются в неогене Закавказья (Годердзский перевал). Древесина этого типа отличается очень своеобразным набором признаков — сосуды только с лестничными перфорациями, с большим числом перекладин (до 60) и очень широкими и высокими лучами. Древесина с таким набором признаков строения наиболее близко стоит к современному роду *Villaresia* Ruiz et Pav.

Вне СССР: *Elsothecaryum* F. Muell., *Calatoloides* Berry, *Phytocrene* Wallich (С. Америка, эоцен); *Jodes* Blume, *Sphaeriodes* E. M. Reid et Chandler, *Palaeophytocrene* E. M. Reid et Chaudler, *Stizocarya* E. M. Reid et Chandler, *Faboidea* Bowerbank (лондонские глины, эоцен); *Icacinicaria* E. M. Reid et Chandler (лондонские глины и Египет, эоцен).

СЕМЕЙСТВО CELASTRACEAE R. BROWN, 1814*

Вечнозеленые или листопадные кустарники, часто лианы. Листья очередные или супротивные, иногда с мелкими, рано опадающими прилистниками, простые, цельные, цельнокрайние или зубчатые. Цветки в верхушечных или пазушных симподиальных соцветиях, редко одиночные, мелкие, обоеполые или реже однополые, четырех-пятичленные. Чашелистики мелкие, свободные или сросшиеся у основания. Лепестки обычно свободные и прикрепленные под диском, редко цветки безлепестные. Тычинок четыре-пять, редко 10, чередующихся с лепестками, прикрепленных к диску или снаружи под диском. Пыльцевые зерна бороздкопоровые (иногда в тетрадах), в полярном положении трех-четырёхлопастные, в экваториальном — округлые; сплюснутые или продолговатые; борозды короткие или длинные, узкие или широкие, поры не всегда отчетливые, чаще не выходят за пределы борозд; экина трехлопастная, эктэкина толще эндэкины; скульптура экины стерженьковосетчатая. Диск всегда развит. Гинецей синкарпный, из двух-пяти плодолистиков, с коротким столбиком; завязь двух-пятигнездная.

* Составила Т. А. Якубовская (описание пыльцы — А. Н. Gladkova; описание цветков — А. Л. Тахтаджян, древесины — И. А. Шилкина).

Плоды — коробочки, раскрывающиеся по створкам, крылатки, ягоды или костяковидные. 54 рода и около 830 видов, широко распространенные по земному шару, главным образом в тропических и субтропических странах, но отсутствуют в холодных областях. В ископаемом состоянии указываются в нижнем мелу. В олигоцене и миоцене были широко распространены в Зап. Европе и С. Америке. По пыльце известны начиная с н. миоцена.

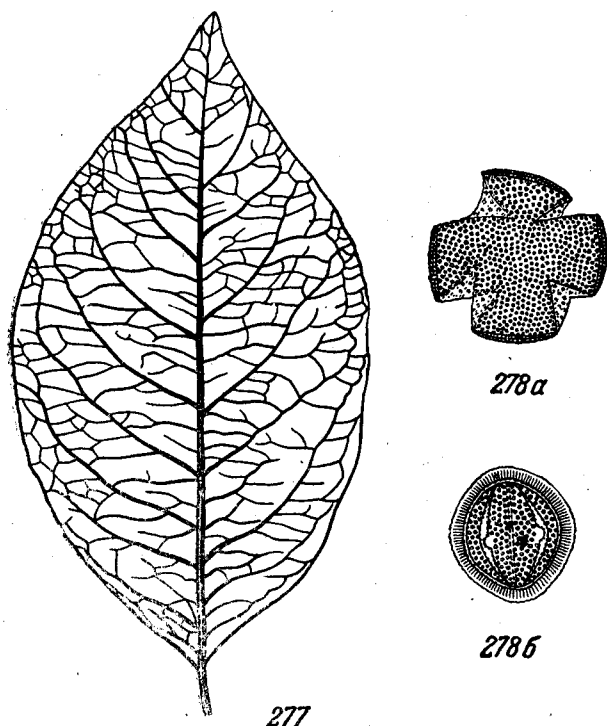


Рис. 277. *Euonymus europaeus* L. — лист; современный. Рис. 278. *Euonymus* sp. — пыльцевое зерно: а — полярное положение, $\times 800$; н. миоцен, Приморье (Седова, 1956); б — экваториальное положение, $\times 800$; миоцен, Южн. Приуралье (Сигова, 1956)

Euonymus L., 1753. Тип рода — *Euonymus europaeus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Листопадные и вечнозеленые деревья и кустарники. Листья супротивные, редко очередные, цельнокрайние или зубчатые, эллиптические, продолговато-эллиптические, основание клиновидное, верхушка вытянутая. Жилкование перистое; вторичные жилки изогнутые, в числе 7—10 пар, отходят от средней жилки под углом 30—60° и соединяются у края петлями, нижние же боковые жилки отходят под более острым углом; между вторичными жилками иногда расположены промежуточные жилки; третичные жилки очень тонкие и образуют

рыхлую сеточку из неправильных косо расположенных по отношению к главной жилке сегментов, у края же они образуют дополнительные петли (рис. 277). Пыльцевые зерна трехборзднопоровые или четырехборзднопоровые, пересекающие экватор наклонно, диаметр 28,0—32,0 μ ; в полярном положении округло-трех-четырёхлопастные или трех-четырёхлопастные, в экваториальном — эллиптические; борозды широкие или узкие, остроконечные,

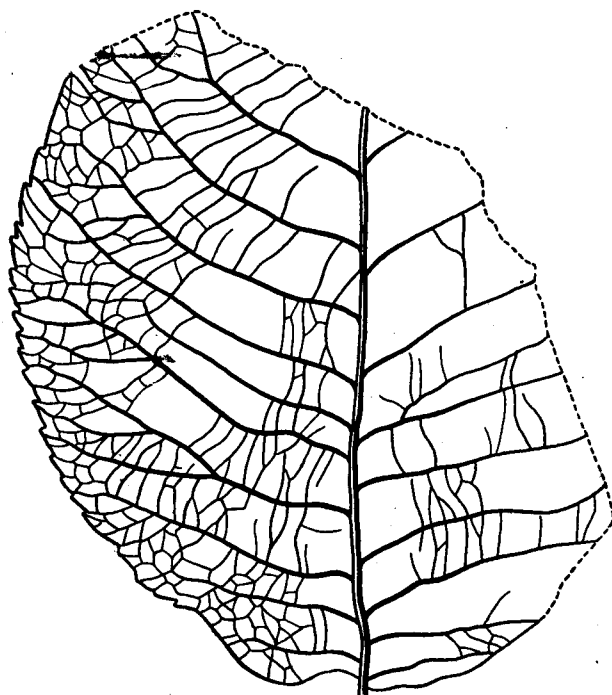


Рис. 279. *Celastrus borealis* Heeg — отпечаток листа. Палеоген, Аляска

не достигают полюсов; поры небольшие, отчетливые или неясно выраженные, не выходят за пределы борозд; экзина трехслойная; эктэкина превышает в толщине эндэкину; скульптура экзины сетчато-стерженьковая; стерженьки длинные или короткие, к бороздкам уменьшаются в размере, к полюсам — увеличиваются; обычно утолщенные, соприкасаясь друг с другом концы стерженьков образуют покров — тектум; контур пыльцевых зерен мелкоизвилистый (рис. 278). Плод четырех-, реже пятигnezдная коробочка. С мела. Эоцен Могильно; сармат Амвросиевки. Вне СССР: эоцен—миоцен Европы и С. Америки, миоцен Китая. По пыльце с н. миоцена. Н. миоцен Приморского края, миоцен Южн. Урала. Современное распространение: Европа, Азия,

С. и Центр. Америка, Австралия (один вид). Около 170 видов.

Celastrus L., 1753. Тип рода — *Celastrus scandens* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Листопадные и вечнозеленые кустарники. Листья очередные, пильчато- или городчато-зубчатые, либо цель-

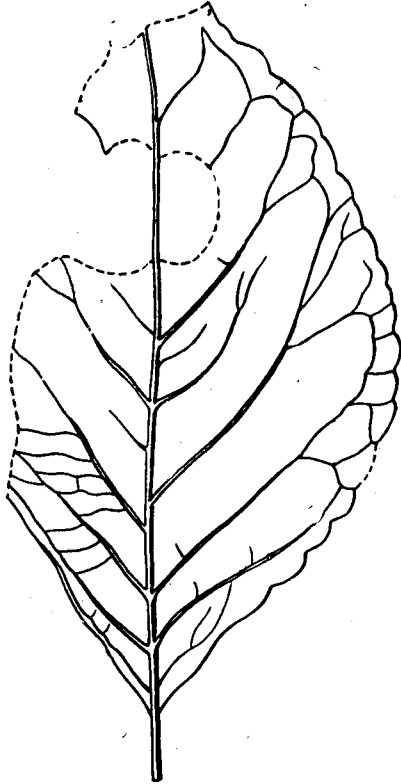


Рис. 280. *Celastrus aralensis* Vudants. — отпечаток листа. Средний олигоцен, Сев. Приаралье, Казахстан (колл. Л. Ю. Буданцева)

нокрайние, эллиптические, овально-яйцевидные, обратнойцевидные, черешковые и сидячие. Жилкование перистое; вторичные жилки изогнуты или волнисты, у края соединяются петлями и иногда разветвляются; сеть третичных жилок между краем и петлями вторичных жилок образует дополнительные петли; третичные жилки образуют густую сеть косых ячеек (рис. 279, 280). Плод шаровидная или продолговатая коробочка трех- (реже двух-четырёх) гнездная. С мела. Олигоцен Сахалина и Приаралья, сармат Амвросиевки, плиоцен Кодора. Вне СССР: верхний мел С. Америки; эоцен — плиоцен Европы и С. Америки; миоцен Китая; третичные отложения арктических стран. Современное распространение: Южная, Вост. и Юго-Вост. Азия, Новая Гви-

нея, Австралия, Новая Каледония, о-в Мадагаскар, С., Центр. и Ю. Америка. Около 50 видов. Большинство видов в Вост. Азии.

Celastrorphyllum Goepfert, 1855. Тип рода — *Celastrorphyllum attenuatum* Goerr., 1855; палеоген Европы. Формальный род, установленный по отпечаткам листьев. Листья округло-яйцевидные, эллиптические, овальные, зубчатые. Жилкование перистое, вторичные жилки извилисты и часто вместе с третичными жилками образуют круп-

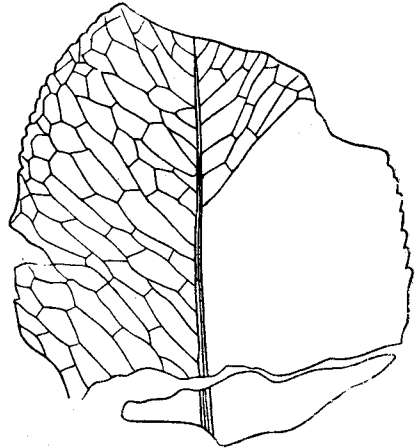


Рис. 281. *Celastrorphyllum yokoyamii* Kryshch. — отпечаток фрагмента листа; в мел, Сахалин (Криштофович, 1918)

но-ячеистую сеточку на всей листовой пластинке (рис. 281). С мела. Мел о-ва Сахалина (Мгач), в мел бассейна р. Колымы. Вне СССР: мел С. Америки, палеоген арктических стран и Европы.

Celastrinanthium Conwentz, 1886 (*Camphora prototypa* Goepfert non Menge). Тип рода — *Celastrinanthium hauchecornei* Conw., 1886; эоценовые янтари Прибалтики. Формальный род, установленный по остаткам соцветия. Соцветие симподиальное, состоящее в описанном образце из двух бутонов и одного отцветшего цветка. Цветки актиноморфные. Чашечка бокальчатая, состоящая из четырех чашелистиков, сросшихся приблизительно до половины; доли чашечки зубчатые. Лепестков четыре, чередующихся с чашелистиками, створчатых. Завязь четырехгнездная. Эоценовые янтари Прибалтики. Принадлежность к семейству Celastraceae не вполне достоверна.

Euonyminium Mercklin, 1885. Тип рода — *Euonyminium auerbachii* Mercklin,

1885; меловые отложения близ Саратова. Формальный род, установленный по древесине. Годичные кольца есть, но очень слабо выражены, слои широкие. Древесина состоит из со-

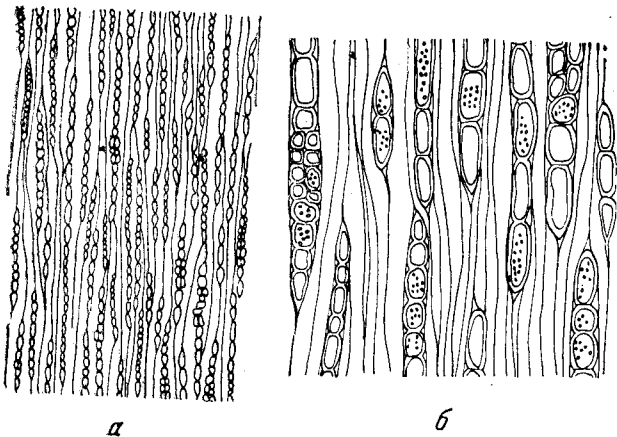


Рис. 282. *Euonimium auerbachii* Mercklin — древесина: а — тангентальный разрез, $\times 65$; б — то же, $\times 180$. В. мел, Дурасовка, близ Саратова (Mercklin, 1855)

судов, волокнистых трахеид и лучевой и тяжелой паренхимы. Сосуды очень мелкие, все одного типа. Перфорации лестничные, на боковых стенках, со сравнительно большим чис-

лом утолщенных, иногда бифуркирующих перекладин. Волокнистые элементы — волокнистые трахеиды, все одного диаметра, толстостенные, в поперечном сечении четырехугольные, многоугольные. На тангентальных стенках располагаются окаймленные поры, которые обычно лежат в одном вертикальном ряду, округлые в очертании, с округлым включенным отверстием. Окончания трахеид заостренные. Древесина рассеянно-сосудистая; просветы сосудов имеют округлые очертания, одиночные стенки сосудов незначительно утолщены. Граница годичного кольца выражена неотчетливо; видна, благодаря незначительной сплюснутости волокнистых трахеид. Паренхима диффузная, тяжелая, стенки клеток несут многочисленные простые поры, округлые в очертании. Лучи гетерогенные, однородные, очень многочисленные, высотой от 2 до 30 клеток, несут многочисленные поры, особенно отчетливо выраженные на тангентальных стенках (рис. 282). С мела. Единственный вид этого рода *E. auerbachii* Mercklin описан из меловых отложений близ Саратова (Дурасовка). Связь с родом *Euonymus* сомнительна.

Вне СССР: *Pterocelastrus* Meissn., *Elaeodendron* Jacq.; *Celastrinoxylon* Schenk и др.

ПОРЯДОК 44. RHAMNALES

СЕМЕЙСТВО

RHAMNACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Листопадные, иногда вечнозеленые деревья и кустарники. Листья очередные или супротивные, простые, цельные, зубчатые и цельно-

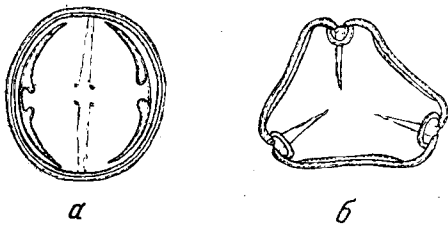


Рис. 283. *Rhamnaceae* gen. sp. — пыльцевое зерно: а — экваториальное положение, $\times 800$; б — полярное положение, $\times 800$. Оligocen, восточная часть Западно-Сибирской низменности (колл. ВСЕГЕИ)

крайние, обычно с очень мелкими прилистниками. Цветки обычно мелкие, мало заметные, обоеполые и раздельнополые, пятичленные

* Составила Т. А. Якубовская (описание древесины — И. А. Шилкина, пыльцы — Н. В. Кручинина).

или реже четырехчленные, актиноморфные. Пыльцевые зерна борозднопоровые; полярная ось — 27,5 μ ; экваториальная ось 25,0 μ ; в полярном положении округло-треугольные, в экваториальном — овальные; борозды узкие, доходят почти до полюсов; поры камерные, крупные, выходят за пределы борозды; экзина двухслойная, гладкая, при увеличении свыше 900 (иммерсия) сетчатая или неяснозернистая; эктэксина толще эндэкзины, эктэксина у пор загибается внутрь; слой эндэкзины подстилает пору. Контуры ровные (рис. 283а, б). Пыльцевые зерна нынеживущих родов Rhamnaceae по своим морфологическим признакам очень сходны между собой, поэтому определение ископаемой пыльцы производится только в пределах семейства. Плоды костяноковидные. 58 родов и более 900, распространенных во всех частях света, преимущественно в тропиках и субтропиках.

В ископаемом состоянии указывается с в. мела. Было широко представлено в олигоцене—миocene Европы восточной части Зап.-Сиб. низменности, Вост. Забайкалья, Приморья и С. Америки. По пыльце с в. мела.

В. мел Европейской части СССР; ср. эоцен Украины; олигоцен—миоцен Тургайской впадины, Зап.-Сибирской низменности, Вост. Забайкалья, Приморья.

Sageretia Brongniart, 1827. Тип рода — *Rhamnus theeans* L., 1771; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Вечнозеленые кустарники или реже небольшие деревца. Листья очередные, иногда почти супротивные, заостренные или вытянутые, с округлым или сердцевидным основанием, цельнокрайние или зубчатые. Жилкование перистое; вторичные жилки дуговидные, у края пластинки соединяются петлями; у основания листа параллельно краю протягивается пара слабых базальных жилок, характерных для данного рода. С неогена. Указывается для неогеновых отложений Зап. Грузии (Годердзский перевал). Определение вызывает сомнения и нуждается в пересмотре. Современное распространение: Южн. и Вост. Азия (особенно Китай), Филиппины и С. Америка, с одним видом в Аравии и Эритрее. Около 34 видов.

Rhamnus L., 1753. Тип рода — *Rhamnus cathartica* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Вне СССР указываются и плоды. Вечнозеленые и листопадные небольшие деревья и кустарники. Листья очередные и супротивные, яйцевидные, ланцетно-эллиптические и овальные, мелкозубчатые, и редко цельнокрайние (рис. 284, 285, 286). Жилкование перистое. Вторичные жилки (в числе 3—8, редко до 25 пар), преимущественно дуговидные, у края соединяются петлями; третичные жилки тонкие, часто перпендикулярны вторичным. Плод костяноковидный, двух-, трех-, четырехгнездный с двумя, тремя, четырьмя семенами. Семя овальное или яйцевидное с бороздой либо без нее. С в. мела. В СССР: палеоген Буреи, Приморья и Сахалина, аквитан Тургайской области, миоцен Башкирии (Сиддикмуллина) — неоген Грузии, указание же для с. Малиновцев на Подолии (Пименова, 1936) ошибочно. Вне СССР: в мел Аляски, эоцен—плиоцен Европы и С. Америки, миоцен Китая. Современное распространение: Южн. и Вост. Азия, Вост. Африка и С. Америка. Около 155 видов.

Hovenia Thunberg, 1784. Тип рода — *Hovenia dulcis* Thunb., 1784; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Небольшие листопадные деревья. Листья очередные с прилистниками, от округлояйцевидных до узко-эллиптических, остропильчатые, заостренные либо постепенно суженные с за-

кругленным или клиновидным основанием, иногда несимметричные. Базальных жилок три; две боковые базальные жилки у своего

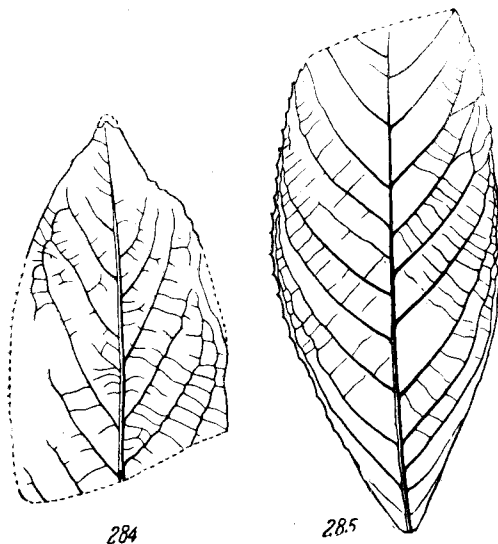


Рис. 284. *Rhamnus rutinervis* Heeg — отпечаток листа; олигоцен, Амагу, Приморье (Криштофович, 1921). Рис. 285. *Rhamnus gaudinii* Heeg — отпечаток листа; палеоген, Аляска (Hollick, 1936)

основания не покрыты листовой пластинкой, что характерно для данного рода. Вторичные жилки дугообразно изогнутые, соединяются

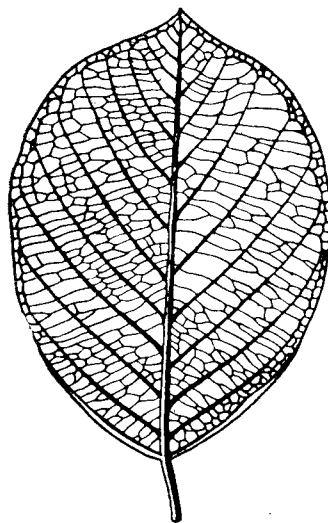


Рис. 286. *Rhamnus frangula* L. — лист; современный

между собой петлями, третичные жилки прямыми или извилистыми линиями протягиваются между базальными и вторичными жилками (рис. 287). С палеоцена. Палеоген Бу-

реи; плиоцен Абхазии (Меоре-Атаре). Вне СССР: миоцен Китая. Современное распространение: Китай. Монотипный род.

Ceanothus L., 1753. Тип рода — *Ceanothus americanus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Вечнозеленые или листопадные кустарники, редко небольшие деревца. Листья очередные,

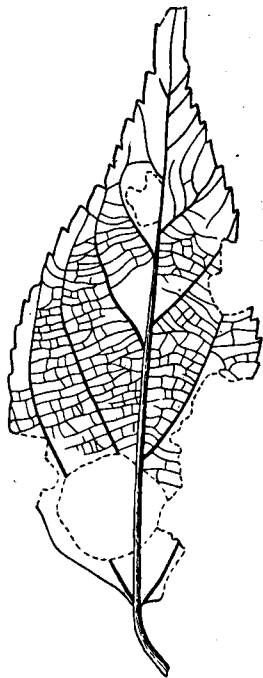


Рис. 287. *Hovenia mildcis* Hu et Chaney — отпечаток листа; миоцен, Шаньдунь, Китай (Hu and Chaney, 1940)

иногда супротивные, цельные или зубчатые, с мелкими опадающими прилистниками. Жилкование в пределах рода довольно разнообразное и варьирует от типично перистого до трехнервного. Ископаемые формы имеют подобно большинству современных видов три базальные жилки (табл. XXXIV, фиг. 2). С в. мела. Указывается для плиоцена Абхазии (Меоре-Атара). Вне СССР: в. мел, палеоцен и неоген С. Америки; палеоцен и неоген Европы. Современное распространение: С. Америка, главным образом на тихоокеанском побережье. Около 55 видов.

Paliurus Miller, 1754. Тип рода — *Rhamnus paliurus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья и плоды. Листопадные кустарники. Листья оче-

редные и двурядно-очередные с парой шиповидных прилистников, округлые, яйцевидные, овальные или эллиптические, цельнокрайние и с мелкими зубцами. Боковые базальные жилки, часто у основания не покрытые листовой пластинкой (начинаются ниже основания листа), образующие со средней жилкой угол 30—40°, направляются дугообразно к верхушке, где соединяются петлями со вторичными жилками; тонкие вторичные жилки соединяются между собой петлями, либо теряются в мезофиле листа; третичные жилки образуют тонкую густую сеточку (рис. 288). Плод ореховидный, трехгнездный, трехсеменной, дисковидный, окруженный волнистым крылом (рис. 289, 290). С в. мела. В мел Каратау, палеоцен Юго-Вост. Грузии, Якутии и Сахалина; олигоцен Зап. Сибири; сармат Орехова (Запорожье); ср. миоцен Залисцев у Кременца (Украина). Указание же для Харьковской области (Краснов, 1910) ошибочно. Вне СССР: в. мел — плиоцен Европы и Америки, Японии; миоцен Китая, палеоцен Гренландии и Аляски. Современное распространение: Южн. Европа, Средиземноморье, Крым, Кавказ, М. Азия, Иран, Ср. Азия, Корея, Китай, Япония, Сев. Вьетнам. Восемь видов.

Zizyphus Miller, 1754. Тип рода — *Rhamnus zizyphus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Листопадные или вечнозеленые деревца и кустарники. Листья очередные, яйцевидные, яйцевидно-продолговатые до яйцевидно-ланцетных, к вершине постепенно суженные или с заостренной верхушкой, основание округлое, иногда несимметричное, край городчато-пильчатый. Базальных жилок три (редко пять-семь); боковые базальные жилки направляются к верхушке, образуя со средней жилкой угол 20—35°; вторичные жилки отходят от средней и боковых базальных жилок, соединяясь у края петлями; третичные жилки почти перпендикулярны вторичным жилкам и делят листовую пластинку на прямоугольники или же образуют тонкую сеточку (рис. 291). Плод костяноковидный. С в. мела. В СССР: Цагаян Бурей; палеоцен Райчихи; олигоцен Яр-куе (Караганда), Кара-Сандык (Актюбинская область); сармат Крынки и Закарпатья. Вне СССР: в. мел Аляски, США; зоцен—миоцен Европы и С. Америки, миоцен Китая. Современное распространение: тропики и субтропики всех стран, преимущественно Юго-Вост. Азии. Около 100 видов.

Berchemia Necker, 1790. Тип рода — *Rhamnus volubilis* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Не-

большие листопадные деревья или кустарники. Листья очередные от яйцевидных до овальных, цельнокрайние или слегка зубчатые, часто с округлой верхушкой. Жилкование перистое. Вторичные жилки многочисленны (иногда их мало), параллельны, круто

Абхазии. Вне СССР: эоцен — плиоцен Европы и Америки; миоцен Китая. Современное распространение; преимущественно в Южн. и Юго-Вост. Азии (особенно в Южн. Китае), с одним видом в Новой Каледонии и одним в Приатлантической С. Америке. 22 вида.

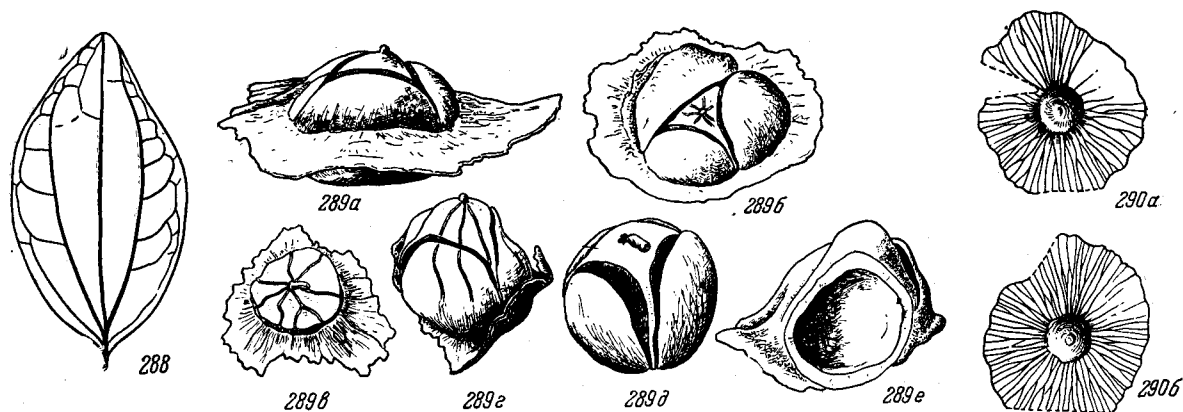


Рис. 288. *Paliurus colombii* Неер — отпечаток листа; средний олигоцен, Тургай, Казахстан (колл. В. С. Корниловой). Рис. 289. *Paliurus sibirica* Дорой: а—е — плоды, $\times 9$; олигоцен, р. Тым, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева). Рис. 290. *Paliurus zaporogensis* Крыштан: а—б — плоды; сармат, Орехов, Украина (Криштофович, 1912)

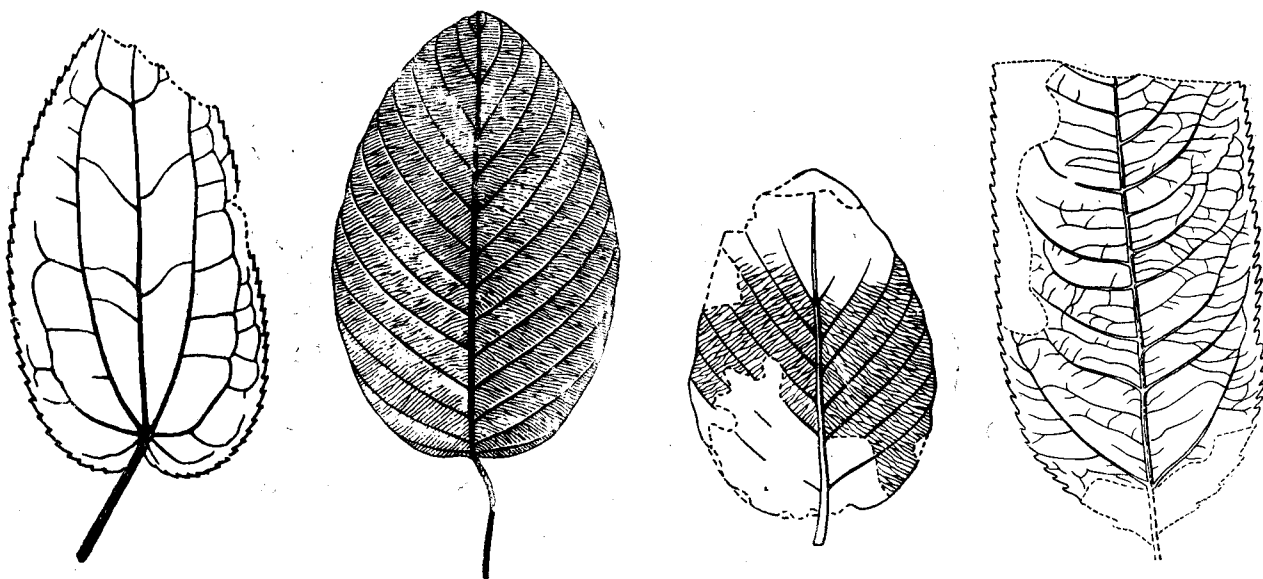


Рис. 291. *Zizyphus hyperborea* Неер — отпечаток листа; датский ярус Цагаян, низовья р. Бурей (Константов, 1914)

Рис. 292. *Berchemia cinerascens* Влуме — лист; современный

Рис. 293. *Berchemia multinervis* (А. Вр.) Неер — отпечаток листа; сармат, Эннинген, Швейцария (Hantke, 1954)

Рис. 294. *Rhamnophyllum modulcis* Ну и Шапеу — отпечаток листа; миоцен, Суйфун, Приморье (Криштофович, 1946)

загибающиеся кверху и у края незаметно соединяющиеся, третичные жилки дихотомируют и делят листовую пластинку на продолговатые прямоугольники (рис. 292, 293). С эоцена. Сармат Вост. Грузии, мэотис Гурии, понт

Rhamnophyllum Крыштанович, 1946. Тип рода — *Rhamnophyllum ussuriense* Крыштанович, 1946; миоцен Уссурийского края. Формальный род. В ископаемом состоянии указываются листья. Листья ланцетные, иво-

видные, расширенные у основания, остропильчатые с двумя короткими базальными жилками и многочисленными вторичными, восходящими, у края соединяющимися петлями, жилками, между которыми располагаются слабые дополнительные жилки (рис. 294). Миоцен Уссурийского края (Суйфун).

Paliurinella Palibin, 1937. Тип рода — *Paliurinella paffenholzii* Palib., 1937; в. мел Армении. Формальный род. В ископае-

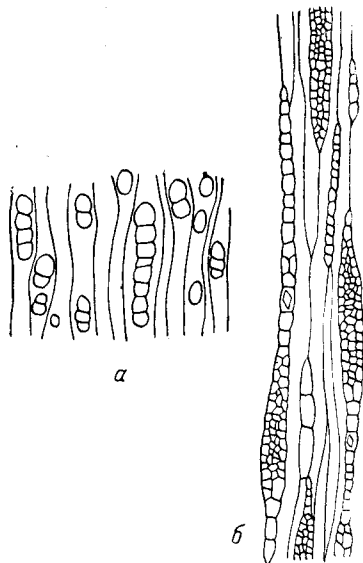


Рис. 295. *Rhamnacinium affine* Felix — древесина: а — поперечный разрез, $\times 38$; б — тангентальный разрез, $\times 130$. Оligоцен, Закавказье (Felix, 1894)

мом состоянии указываются листья. Листья продолговато обратнойцевидные, с клиновидным основанием или широко обратнойцевидные, трехнервные, по краю городчатые или зубчатые. Род сближаемый И. В. Палибиным с современным родом *Paliurus* (табл. XXXIV, фиг. 6). В. мел (сеноман) Армении.

Rhamnacinium Felix, 1894. Тип рода — *Rhamnacinium affine* Felix, 1894; третичные отложения Апшеронского полуострова на Кавказе. Формальный род, установленный по древесине. Годичные кольца выражены не совсем отчетливо. Сосуды средние, с радиальным диаметром 140 μ и тангентальным — 110 μ . Поры на боковых стенках члеников сосудов окаймленные, округло-эллиптические, лежат тесно, но не смыкаются. Перфорация простая. Волокна либриформа толстостенные, лежат правильными радиальными рядами.

Древесина рассеянно-сосудистая, просветы равномерно разбросаны по всему слою. Просветы редко одиночные, главным образом сомкнуты по два и больше. Иногда радиальные цепочки сосудов включают по восемь просветов. Паренхима скудная, расположена вблизи сосудов, диффузная. Лучи многочисленные, при встрече с сосудами изгибаются. Ширина лучей от одного до четырех рядов, бывают низкие и высокие лучи. Конечные слои многорядных лучей могут быть однорядными, причем однорядным бывают или один конец, или оба. В клетках лучей встречаются образования, похожие на кристаллы (рис. 295).

С олигоцена. В СССР: олигоцен Закавказья (майкопская свита). Вне СССР: эоцен Канады (Саскачеван), Техаса; миоцен С. Америки (Йеллоустонский национальный парк), (?) третичные отложения Германии. Связь с современным родом *Rhamnus* вполне вероятна.

Вне СССР: *Ceanothus* L., *Pomaderris* Labillard., *Reynosia* Griseb. и формальные роды *Rhamnites* Forbes и *Eorhamnidium* Bergu.

СЕМЕЙСТВО VITACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Преимущественно листопадные лианы или лазающие кустарники, реже прямостоячие кустарники и низкие деревья. Листья очередные, большей частью простые, очень часто пальчато-лопастные, реже перисто- или пальчатосложные, обычно с опадающими прилистниками. Цветки мелкие, обоеполые или реже однополые, актиноморфные, четырехчленные или пятичленные, собраны в соцветия. Плод — ягода с одним-четырьмя семенами. Семя с носиком и твердой оболочкой, образующей на брюшной стороне два продольных углубления. 10 родов и около 700 видов, распространенных главным образом в тропических и субтропических странах обоих полушарий.

С н. мела (альб).

Cissus L., 1753. Тип рода — *Cissus vitifera* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Вечнозеленые, реже листопадные, вьющиеся или лазающие кустарники, редко травы. Листья простые или сложные. В ископаемом состоянии встречаются только простые листья. Простые листья яйцевидные, реже эллиптические или округлые, с глубоко сердцевидным, реже округлым или широко клиновидным основанием и оттянутой, заостренной, реже закругленной вер-

* Составили Т. Н. Байковская и П. И. Дорофеев (*Ampelopsis*, *Partenocissus* и описание семян рода *Vitis*), описание пыльцы — Н. С. Громова.

хушкой. Край большею частью с редкими шиповатыми, несколько прижатыми зубцами, иногда городчатый, ступенчатый или грубозубчатый, редко цельный, и тогда имеются два или четыре небольших острых выступа (рис. 296). Жилкование перистое (главным образом у листочков) или ложно пальчато-перистое (преимущественно у простых листьев); базальные жилки дугообразные с многочисленными ответвлениями на всем протяжении; вторичные жилки также обычно дугообразные, простые или разветвленные у самого края, краспедодромные или окончание их смешанное — часть ответвлений соединяется в петли, часть заканчивается в зубах края; третичные жилки резкие, перпендикулярны вторичным, густо расположенные, слегка изогнутые соединяют вторичные или они образуют довольно резкую неправильную сеть (табл. XXXIV, фиг. 3). Плод — ягода одно- и двугнездная. Семя овальное или кеглевидно-овальное. С в. мела. В. мел (сеноман—турон—датский ярус) Дальнего Востока (Сахалин, Колыма, Анадырский бассейн, низовье Буреи); в среднем и верхнем олигоцене Казахстана (болаттамские слои, Ашутас). Вне СССР: изредка указывается из эоцена, олигоцена, в. миоцена и в. плиоцена Зап. Европы (в последнем случае из Италии). В С. Америке известен из в. меловых и нижнетретичных отложений. Современное распространение: тропические, реже субтропические области обоих полушарий. Около 250 видов.

Vitis L., 1753. Тип рода — *Vitis vinifera* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии установлены листья, пыльца, семена, усики. Лианы или лазающие кустарники. Листья обычно крупные, простые, цельные или лопастные, округлые, широкояйцевидные или в очертании пятиугольные, часто несколько несимметричные в нижней части. Основание сердцевидное, глубоко или слегка выемчатое, реже срезанное. Верхушка цельных листьев (также лопастей у лопастных форм) коротко заостренная или оттянутая. Лопастей в числе трех-пяти, иногда небольшие, в верхней части листья имеют вид более крупных выдающихся зубцов или лопасти достаточно крупные с длинными узкими или широкими открытыми синусами между ними. Край обычно грубо зубчатый, нередко двоякозубчатый. Зубцы более или менее правильно треугольные или серповидные, реже шиповатые, закругленные и пильчатые. Часто край выемчато-зубчатый. Жилкование ложнопальчато-перистое; базальные и вторичные жилки обычно слегка дугообразно изогнутые или прямые,

базальные — с многочисленными ответвлениями, вторичные жилки разветвлены значительно меньше или они простые; жилки и их ответвления краспедодромные, иногда вторичные жилки и ответвления базальных частично

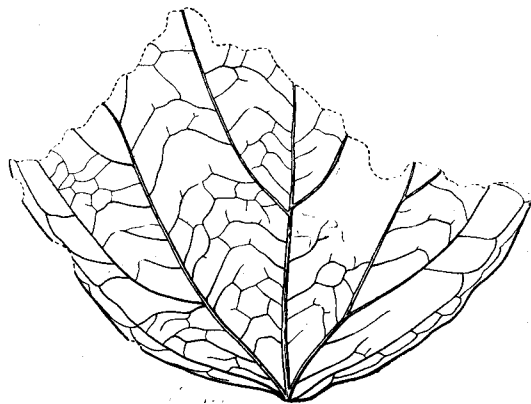


Рис. 296. *Cissus kolymensis* Kryshch. — отпечаток нижней части листа. В. мел. р. Силап, бассейн Колымы (Криштофович, 1938)

брохидодромные; третичные жилки большею частью достаточно резкие, преимущественно перпендикулярны вторичным, изогнутые, ломаные или почти прямые, часто вильчатораз-

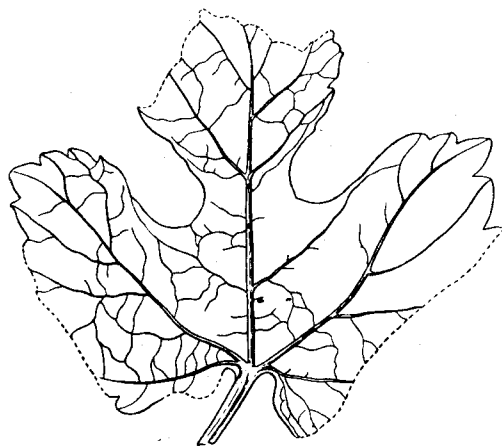


Рис. 297. *Vitis praevinifera* Saporta — отпечаток листа; сармат, Ростовская область, р. Крынка (Криштофович, 1938)

ветвленные соединяют вторичные жилки между собой или образуют сеть четырех-пятиугольных ячеек; сеть более мелких жилок тонкая, ячейки более или менее четырехугольные, округлые или неправильной формы (рис. 297, 298). Пыльцевые зерна трехборзднопоровые, диаметр 27,9 μ ; в полярном положении округло-треугольные, в экваториальном — эллипти-

ческие; поры экваториальные, крупные, камерные шире, чем борозды; экзина толстая, скульптура тонкосетчатая (заметно при увеличении свыше 900), сетка с неправильными

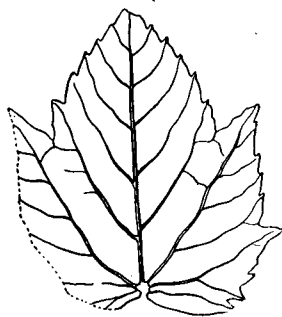


Рис. 298. *Vitis teutonica* A. Вг. — отпечаток листа; сармат, Амвросиевка, Украина (Криштофович, 1938)



Рис. 299. *Vitis* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; олигоцен, Приморье (колл. ВСЕГЕИ)

ячейками; контур слабоволнистый (рис. 299). Плод одно-четырёхгнездная ягода. Семена грушевидные или овальные, раздутые, на нож-

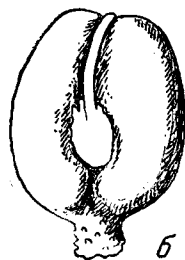
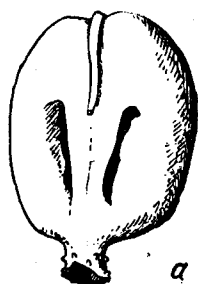


Рис. 300. *Vitis tomskiana* Dof. — а—б — семя с двух сторон, $\times 9$; олигоцен (бурые угли), с. Козюлино на р. Томи, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

ках, $3-5 \times 2-4$ мм (табл. XXXIV, фиг. 4); с брюшной стороны имеют две продолговатотреугольные щели; в середине спинки в углублении находится продолговато-овальная халаза, от которой по ложбинке через седло-

вину на верхушке проходит на брюшную сторону постепенно суживающийся сосудистый пучок, заканчивающийся у основания ножки; кожура толстая, из поперечно-косых элементов; поверхность ровная, на спинке с радиальными морщинками, отходящими от халазы (рис. 300). С в. мела. В СССР установлен в сеномане—туроне Сахалина (гиляцкая свита) и Зап. Казахстана (Кульденен-Темир), в сене Анадырского бассейна и Вилюя,

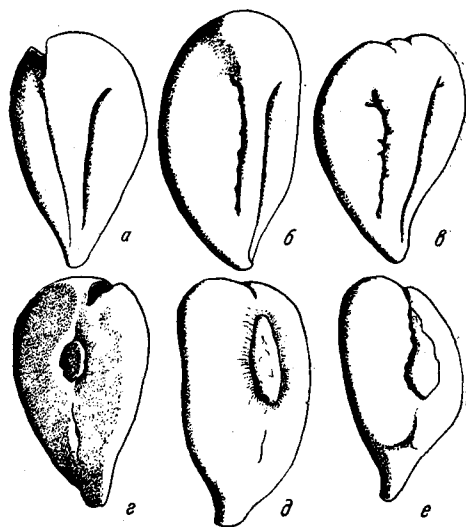


Рис. 301. *Parthenocissus elongata* Dof. — семена в двух положениях (а—е), $\times 9$; олигоцен, с. Козюлино в устье р. Томи, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

в датском ярусе низовьев Буреи (Буреинский Цагаян). Обычен для всех третичных отложений СССР. Наибольшее разнообразие и обилие *Vitis* по листьям наблюдается в в. олигоценовых отложениях Ашутаса (Казахстан). Вне СССР: известен из в. мела—плиоцена С. Америки, плиоцена Японии и из палеоцена—плиоцена Зап. Европы. По пыльце с олигоцена. Олигоцен Южно-Уссурийского края; миоцен Сахалина. Вне СССР: третичные отложения Зап. Европы; эоцен С. Америки (свита Грин Ривер) — *Vitipitea dubius* Wodehouse. Современное распространение: Вост. и Юго-Вост. Азия, Юго-Зап. Азия, Южн. Европа, С. Америка. Около 70 видов.

Parthenocissus Planchon, 1887. Тип рода — *Hedera quinquefolia* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена и листья. Листопадные, редко вечнозеленые лазающие кустарники. Листья очередные, длинночерешковые, дланевидные или трех-пятилопастные. Цветки пятичленные,

обоеполюе, в кистевидных соцветиях. Плоды — ягоды с одним-тремя семенами. Семена 4—6 × 2—3 мм, удлиненогрушевидные, овальные или кубаревидные; спинная сторона выпуклая с овальной выемкой в середине, в которой помещается халаза, брюшная сторона слегка прогнувшаяся с очень узкими и длинными щелями, проходящими почти параллельно главной оси семени или косо в виде ломаной линии; кожура (в ископаемом состоянии сохраняется лишь средний, деревянистый слой) толстая, крепкая со столбчатыми, косо направленными клетками (рис. 301). С эоцена. Оligocene — миоцен Зап. Сибири. Вне СССР: эоцен — олигоцен Англии (семена), олигоцен С. Америки (отпечатки листьев). К этому же роду относятся семена, описанные из многих пунктов Германии как семена рода *Vitis*. Современное распространение: Вост. Азия, Гималаи, С. Америка. 15 видов.

Ampelopsis Michaux, 1803. Тип рода — *Ampelopsis cordata* Michaux, 1803; современный. В ископаемом состоянии известны отпечатки листьев и семена. Стелющиеся или лазающие, главным образом листопадные кустарники с усиками без утолщенных присосок. Листья длинночерешковые, цельные, пальчатые, перистые и дваждыперистые. Цветки пятилепестные в ложно-зонтиковидных или метельчатых соцветиях, расположенных против листьев. Плоды одно-четырёхсеменные ягоды. Семена 2,2—4,0 × 1,5—3,0 мм, сердцевидные или грушевидные, на короткой или длинной трубчатой ножке; спинка сильно выпуклая с продолговато-овальной довольно широкой халазой, постепенно сужающейся к верхушке в проводящий пучок, переходящий через верх семени на брюшную сторону, с гладкою или радиальноморщинистою поверхностью; брюшко вогнутое, с двумя косыми впадинами, между которыми по середине проходит трубчатое возвышение узкотриугольной формы; кожура трехслойная: эпидермис и лежащий под ним ослизняющийся слой у ископаемых семян не сохраняются; внутренний слой толстый и крепкий с характерными косо-столбчатыми клетками (рис. 302). С в. мела. В СССР (только семена): олигоцен — миоцен Зап. Сибири, миоцен Ростовской области; ср. плиоцен Абхазии. Вне СССР: в. мел Аляски (отпечатки листьев), эоцен Англии; миоцен — плиоцен Германии; плиоцен Польши и Японии (семена). Современное распространение: Вост. Азия (Япония, Китай), Юго-Вост. Азия, Гималаи, с одним видом в Иране и Средней Азии до Сев.-Зап. Гималаев. Около 20 видов.

Cissites Heer, 1866. Тип рода — *Cissites insignis* Heer, 1866; свита Дакота в штате Небраска С. Америки (сеноман — турон). Известны только листья. Листья трех-семило-

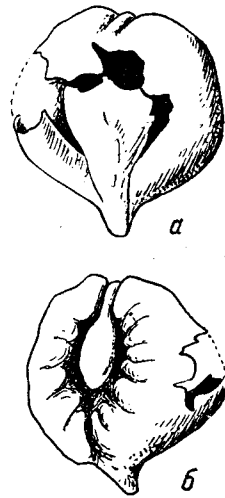


Рис. 302. *Ampelopsis ludwigii* (A. Br.) Dof. — семя с двух сторон (а, б), ×9; миоцен, Ростовская область (колл. П. И. Дорофеева)

пастные, обычно с сердцевидным, реже ширококлиновидным основанием и тупыми или острыми верхушками лопастей, цельнокрайние или глубоко зубчатые (зубцы в виде не-

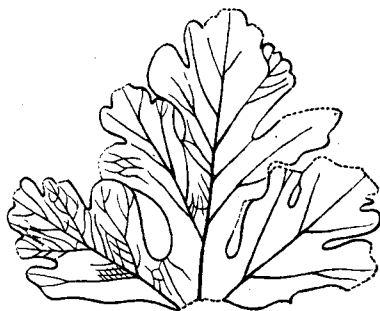


Рис. 303. *Cissites parvifolius* (Font.) Beegh — отпечаток листа; альб. свита Патапско, Мэриленд США (Beegh, 1912)

больших лопастей). Зубцы закругленные, и тогда бухты между ними узкие, более или менее глубокие (*C. parvifolius* Beegh); или зубцы острые, тогда бухты между ними открытые и более мелкие (*C. kryshstofovichianus* Jagm.). Жилкование пальчато-перистое;

базальные и вторичные жилки почти всегда прямые, часто сильно разветвленные, краспедодромные, реже частично камптодромные (рис. 303; табл. XXXIV, фиг. 5). К роду *Cisites*, вероятнее всего, относятся отпечатки листьев из н. мела бассейна р. Колымы, определенные В. А. Самылиной (1960) как *Craetegites* Sam. Альб — эоцен. В СССР: установлен в среднем альбе и сеномане — туроне

Зап. Казахстана. Вне СССР: известен из альба — эоцена С. Америки и в Зап. Европе — из сеномана Чехословакии и сенона Португалии.

Кроме того в плиоцене Абхазии А. А. Калаковским найдена *Leea* L.

Вне СССР: *Tetrastigma* Miq., *Vitiphyllum* Fontaine, *Ampelocissites* Berry, *Ampelophyllum* Massal., *Ampelophyllites* Knowlton

ПОРЯДОК 45. SANTALALES

СЕМЕЙСТВО OLACACEAE MIRBEL, 1813*

Деревья и кустарники, редко полукустарники, иногда лазящие, частично полупаразиты. Листья обычно очередные, простые, цельные, без прилистников. Цветки в пазушных соцветиях, обычно мелкие, большую частью обоеполые, редко однополые и двудомные. Чашечка маленькая, сростнолистная, большую часть с неясной трех-шестизубчатой окраиной. Лепестков три-шесть, свободных или более или менее сросшихся. Диск часто развит. Тычинки свободные или редко сросшиеся в колонку, обычно в одинаковом числе с лепестками и супротивные им, или редко вдвое больше. Гинецей синкарпный, большую часть переходный к лизикарпному, из двух-пяти плодолистиков с коротким или длинным столбиком с двумя-пятьюлопастным рыльцем; завязь обычно верхняя, полностью или чаще только в нижней части двух-пятигнездные; в каждом гнезде завязи по одному висячему семезачатку. Плоды почти всегда односеменные, обычно костяноковидные, иногда заключенные в разросшуюся чашечку. 26 родов и около 250 видов, распространенных в тропических и субтропических областях Азии, Африки и Ю. Америки. В ископаемом состоянии известны начиная с эоцена.

Ximenia L., 1753. Тип рода — *Ximenia americana* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии указываются только плоды. Деревья и кустарники с цельными полукожистыми листьями. Чашечка четырех-пятизубчатая или лопастная. Лепестков четыре-пять. Тычинок вдвое больше, чем лепестков. Завязь у основания или выше трехгнездная; столбик простой, с почти головчатым рыльцем. Плод костяноковидный, яйцевидный или шаровидный. Приводится Конвенцом (Conwentz, 1886) для эоценовых янтарей Прибалтики (Замланд). Найден лишь один незрелый плод на

очень длинной ножке, с остающейся четырехлистной чашечкой; плод яйцевидно-продолговатый, с простым столбиком, заканчивающимся почти головчатым рыльцем. Определение рода, основанное лишь на одном незрелом плоде, нельзя считать вполне достоверным. Кроме того, нахождение тропического кустарника в окружении флоры умеренно-субтропического типа является несколько неожиданным. Современное распространение: тропические области обоих полушарий. Около семи видов.

Вне СССР: *Olex* L. (лондонские глины, эоцен). В лондонских глинах найден также *Erythralum* Blume, относящийся к близкому семейству Erythralaceae.

СЕМЕЙСТВО SANTALACEAE R. BROWN, 1810*

Небольшие деревья, кустарники и многолетние травы, ведущие обычно полупаразитный и даже паразитный образ жизни на ветвях деревьев или же на корнях, к которым они прикрепляются посредством специальных гаусториев; некоторые формы являются ксерофитами. Листья очередные или чаще супротивные, простые, цельные, иногда редуцированные до чешуек, без прилистников. Цветки обычно в кистях, колосьях, головках или дихазиях, реже одиночные в пазухах листьев, мелкие, актиноморфные, обоеполые или однополые. Чашечка совершенно редуцированная, незаметная. Венчик трех-, четырех-, пяти-, шестилопастный, часто мясистый. Тычинок одинаковое количество с лепестками, супротивных им; нити короткие, обычно приросшие к лепесткам. Диск обычно развит, с лопастями, чередующимися с чашелистиками. Гинецей лизикарпный, из (2)3—5 плодолистиков с простым столбиком, с головчатым или лопастным рыльцем; завязь верхняя, полунижняя

* Составил А. Л. Тахтаджян.

* Составил А. Л. Тахтаджян (*Thesium* — П. И. Дорофеев; описание пыльцы — Н. В. Кручинина).

или нижняя, вполне одногнездная или с перегородками у основания, с центральной плацентой. Пыльцевые зерна разнополярные, почти равнополярные и равнополярные, трехбороздные, трехпоровые, трехбороздно-трехпоровые и шестибороздные, у последних борозды расположены по ребрам тетраэдра; округлые, округло-треугольные, овальные и тетраэдральные, диаметром 16—25,6 м, реже 45 м. Плоды ореховидные или костяковидные. 30 родов и около 600 видов, широко распространенных в тропических, субтропических и умеренных областях.

В ископаемом состоянии представители семейства известны начиная с эоцена. На территории СССР относительно наиболее достоверны остатки санталовых, описанные из эоценовых янтарей Прибалтики. Пыльцевые зерна, сходные с пылью *Arjona* Conw., *Osyris* L. и *Thesium* L. (рис. 304—306) найдены в меловых отложениях Зап.-Сибирской низменности и Тургайской впадины.

Osyris L., 1753. Тип рода — *Osyris alba* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии указываются цветки и отпечатки листьев. Деревья и кустарники с очередными или реже супротивными цельными листьями. Цветки двудомные или полигамные, мелкие, в пазушных соцветиях. Лепестков три-четыре. Тычинок три-четыре, с короткими нитями. Диск почти плоский. Завязь нижняя; столбик с трех-четырёхлопастным рыльцем. Плоды шаровидные или короткояйцевидные. Указывается для эоценовых янтарей Прибалтики и олигоцена Экса в Южн. Франции. *Osyris schiefferdeckeri* Casp., описанный по сохранившимся в янтаре цветкам, по мнению Конвенца (Conwentz, 1886), близок к *O. alba* L. К сожалению, Конвенц не приводит изображения. Современное распространение: Средиземноморье, Африка, Индия, Южн. Китай, Индокитай. Шесть — семь видов.

Thesium L., 1754. Тип рода — *Thesium alpinum* L., 1754; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Многолетние травы, главным образом, полупаразиты. Листья очередные, линейные или ланцетные. Завязь нижняя, одногнездная. Плоды — орехи, около 2,0 × 1,5 мм, эллипсоидальные, на верхушке приплюснутые с коротким основанием столбика в середине; стенки тонкие; поверхность с характерной сеточкой жилок (рис. 307). С миоцена. Миоцен Зап. Сибири, плиоцен Воронежской области. Современное распространение: тропические, субтропические и, главным образом, умеренные области земного шара. 240 видов.

Thesianthium Conwentz, 1886. Тип рода — *Thesianthium inclusum* Conwentz, 1886; эоценовые янтари Прибалтики. Формальный род, установленный по остаткам

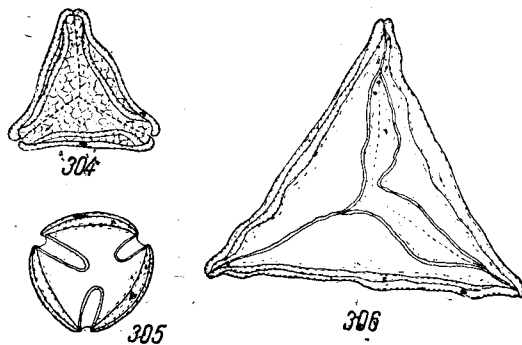


Рис. 304. Santalaceae cf. *Thesium*. — пыльцевое зерно, ×800; турон, северо-восточная часть Тургайской впадины (колл. ВСЕГЕИ). Рис. 305. Santalaceae cf. *Osyris*. — пыльцевое зерно, ×800; турон, северо-восточная часть Тургайской впадины (колл. ВСЕГЕИ). Рис. 306. Santalaceae cf. *Arjona*. — пыльцевое зерно, ×800; в. мел, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВСЕГЕИ)

цветков. Цветки обоеполые. Венчик пятилопастный, лопасти их широко треугольно-шило-видные, заостренные, цельнокрайние. Тычи-

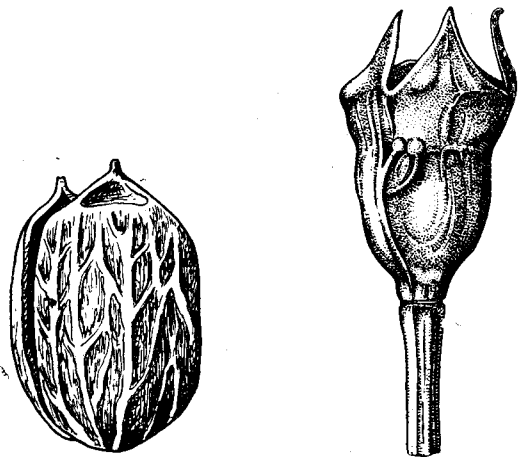


Рис. 307. *Thesium* cf. *ramosum* Haune — плод, ×15; миоцен, с. Чернолучье, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

Рис. 308. *Thesianthium inclusum* Conw. — цветок (Conwentz, 1896)

нок пять, с очень короткими нитями, прикрепленными к основаниям лопастей венчика; пыльники интрорзные. Надпестичный диск плоский. Завязь нижняя, рыльце более или менее головчатое, почти сидячее (рис. 308).

Эоценовые янтари Прибалтики. Проблема-тичный род, принадлежность которого к семейству санталовых не вполне достоверна.

Вне СССР: *Santalum* L., *Exocarpus* Labill. и *Leptomeria* A. Br., а по пыльце формальный род *Santalumidites* Cookson et Rупе (Австралия).

СЕМЕЙСТВО

LORANTHACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1808*

Полупаразитные кустарники и полукустарники, растущие обычно на ветвях или реже на корнях деревьев, очень редко наземные деревья или кустарники. Листья большей частью супротивные или мутовчатые, простые, цельные, обычно вечнозеленые и кожистые,

ник обычно в двух двух-трехчленных кругах, члены его свободные или сросшиеся. Тычинки в равном числе с листиками околоцветника, супротивные им и более или менее сросшиеся с ними. Диск развит, круговой или же отсутствует. В мужских цветках имеется рудиментарный гинецей, а в женских — стаминодии. Гинецей лизикарпный, из трех — четырех плодolistиков, с коротким столбиком или без столбика, завязь нижняя, с толстой центральной колонкой. Плоды — ягоды, реже костяковидные, обычно односеменные, реже двух-трехсеменные. Семена без кожуры, с большим зародышем. 36 родов и около 1300 видов, распространенных главным образом в тропических областях, с немногими видами в умеренной зоне.

В ископаемом состоянии представители семейства указываются для третичных отложений Зап. Европы, Эквадора и Чили, но далеко не все определения достоверны. Вполне бесспорна принадлежность к Loranthaceae лишь остатков, обнаруженных еще в прошлом столетии в эоценовых янтарях Прибалтики.

Loranthus L., 1762. Тип рода — *Loranthus scurrula* L., 1762; современный. Полупаразитные, вечнозеленые или листопадные кустарники, растущие на ветвях лиственных, редко хвойных деревьев. Листья мелкие, супротивные или очередные, цельнокрайние, иногда слабовемячатые, овальные или продолговатояйцевидные, с круглой верхушкой и округлосуженным основанием. Вторичные жилки в числе двух-четырех, тонкие, слегка извилистые, у края все с вильчатыми разветвлениями, концы которых теряются среди третичной сети жилок. Нижняя пара вторичных жилок отходит от главной под более острым углом, чем верхние. Третичные жилки образуют неправильной формы многоугольники, внутри которых видны тонкие анастомозы (табл. XXXVI, фиг. 1, 1a). Плод шаровидная или яйцевидная ягода. Род по Энглеру включает около 500 видов (распределяющихся среди 27 секций), распространенных главным образом в тропиках (чаще в Африке). Ископаемый вид *Loranthus* близок к современному *L. europaeus* L., встречающемуся в Средней Европе на Балканском полуострове, в Малой Азии, в Крыму и на Кавказе. С миоцена. Сармат Украинской ССР (Амвросиевка) и в сармат Сев. Кавказа (Армавир). Вне СССР: из аквитанских отложений Чехословакии (Кундратице, Грассет) и Югославии (Загор, Радобой). Современное распространение: в Старом свете, главным образом в тропических областях. Около 400—500 видов, из которых

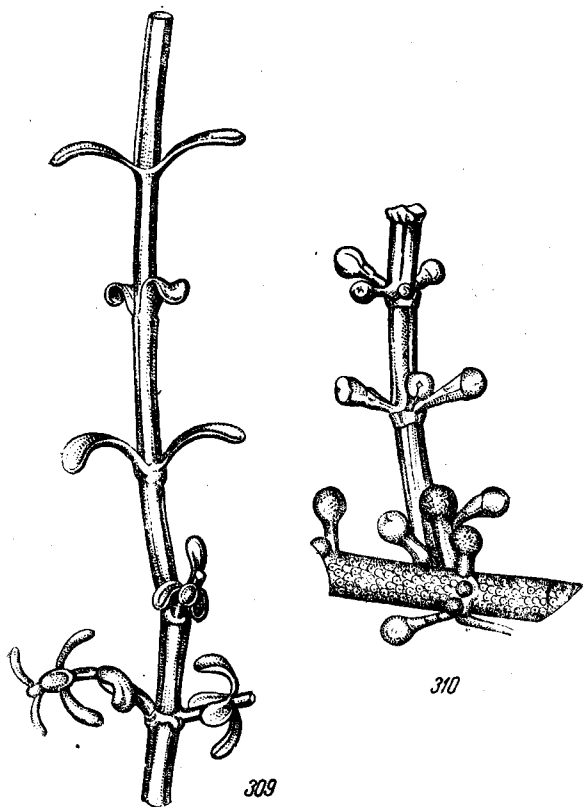


Рис. 309. *Patzea johniana* Conw. — облиственная веточка (Conwentz, 1886). Рис. 310. *Patzea mengiana* Conw. — фрагмент соцветия (Conwentz, 1886)

иногда редуцированные до чешуек, без прилистников. Цветки в пазухах кроющих чешуй, собраны в соцветия, обоеполые или однополые, эктиноморфные или иногда с тенденцией к зигоморфности, обычно мелкие. Околоцвет-

* Составили А. Л. Тахтаджян и Е. Ф. Кутузкина (*Loranthus*).

один (*L. europaeus* L.) растет в Центральной Европе, главным образом на ветвях дубов и каштана.

Loranthacites Conwentz, 1886. Тип рода — *Loranthacites succineus* Conwentz, 1886; эоценовые янтари Прибалтики. Формальный род, описанный по остаткам ветви. Наиболее характерной чертой является ложнодихотомическое ветвление, несколько напоминающее современный род *Viscum* L. Эоценовые янтари Прибалтики.

Patzea Caspary, 1872. Тип рода — *Patzea gnetoides* Caspary, 1872; эоценовые янтари Прибалтики. Формальный род, описанный по остаткам цветущих побегов. Листья

супротивные, продолговато-линейные, толстые, сидячие, у основания слегка сросшиеся. Соцветия симподиальные, трехцветковые, расположенные в пазухах супротивных полустеблеобъемлющих, редуцированных кроющих листьев. Цветоножки с сочленением. Цветки мелкие, актиноморфные. Околоцветник сростнолистный, четырехлопастный. Рыльце с четырьмя лопастями, чередующимися с долями околоцветника (рис. 309, 310). Эоценовые янтари Прибалтики.

Род *Patzea*, вероятно, близок к современному роду *Arceuthobium* Vieb., часто паразитирующему на ветвях хвойных.

Вне СССР: *Viscum* L., *Phoradendron* Nutt., *Psittacanthus* Mart. и др.

ПОРЯДОК 46. PROTEALES

СЕМЕЙСТВО PROTEACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Вечнозеленые кустарники и небольшие деревья, очень редко многолетние травы. Листья большей частью очередные, кожистые, очень разнообразной формы и строения, без прилистников. Жилкование перистое. Цветки в кистях или головках, реже одиночные и пазушные, большей частью обоеполые, актиноморфные или иногда зигоморфные, большей частью двухчленные, безлепестные. Чашечка венчиковидная, четырехчленная, обычно трубчатая. Пыльцевые зерна трехрадиально-симметричные, сфероидально-треугольные, полярно-сплюснутые, реже билатеральные, вытянутые, дуговидно-изогнутые (*Dryandra*, *Banksia*). Трехрадиальная пыльца в полярном положении трехугольная с усеченными, округлыми, или шарообразно-вздутыми углами и прямыми, вогнутыми или выпуклыми сторонами; в экваториальном — сплюснутая, или вогнуто-выпуклая. Билатеральная пыльца в полярном положении — продолговатая с усеченными или вздутыми концами, в экваториальном — плоско- или вогнутовыпуклая; поры очень крупные, расположенные на шаровидных выступах, или мелкие, экваториальные или смещенные на проксимальную сторону, от округлых до эллиптических, меридионально или экваториально вытянутых; реже короткие бороздновидные; экзина двух-четырёхслойная; эндэкина у основания пор утончена (чаще у подсемейства *Persoonioideae*), или утолщена (чаще у подсемейства *Grevilleoideae*), эктэкина булавовидного или покровного строения, скульптура сетчатая, реже извиристо-бугорчатая (рис. 311—313).

* Составил А. Л. Тахтаджян (описание пыльцы — С. Р. Самойлович).

Гинецей синкарпный, псевдомономерный, из двух плодolistков, с простым столбиком; завязь верхняя, обычно на гинофоре. Плод листочковидный орех, крылатка или костянокообразный. Около 60 родов и 1300 видов, распространенных главным образом в более сухих областях Австралии (более половины видов), Южной Африки (более одной четверти видов), а также в Новой Каледонии, Новой Зеландии, в тропических и отчасти субтропических областях Восточной и Юго-Восточной Азии, в горной тропической Африке (на севере до Абиссинии, где произрастают виды *Protea*), на Мадагаскаре, в Чили и тропической Америке. Большинство представителей произрастает в тех областях Южного полушария, где наблюдается регулярное чередование влажного и сухого периодов года, как в Юго-Западной и Восточной Австралии и в Южной Африке.

В ископаемом состоянии достоверные находки представителей семейства известны из третичных отложений Австралии и Тасмании, олигоцена о-ва Сеймур на побережье Земли Грейама и третичных отложений Ю. Америки. В прошлом столетии многочисленны находки протейных привоидились Эттингсгаузеном, Унгером и др. также для Северного полушария, особенно для Европы. Но еще А. Энглер (Engler, 1889) в своей обработке семейства протейных высказал сомнение в правильности этих определений. По его мнению, часть многочисленных отпечатков из третичных отложений, рассматриваемых как *Proteaceae* («*Banksia*», «*Dryandra*», *Banksites* Sa r., *Dryandroides* Ung.) должна быть отнесена к *Myricaceae*, в то время как другие (*Protea*, *Conospermum*, *Persoonia*, *Grevillea*, *Hakea*, *Lomotia*, *Proteoides* Heer, *Leucadendrites*

S a p., *Knightsites* S a p., *Lomatites* S a p., *Paleodendron* S a p.) могли принадлежать различным другим семействам. Подобным же образом семья *Rhopalospermites* S a p. из третичных отложений Экса (Франция), напоминающее внешне семена *Roupala* и *Grevillea*, остается сомнительным, как и семья *Embothrites* U n g. Прекрасные головчатые соплодия *Petrophiloides* B o w e r b a n k из третичных

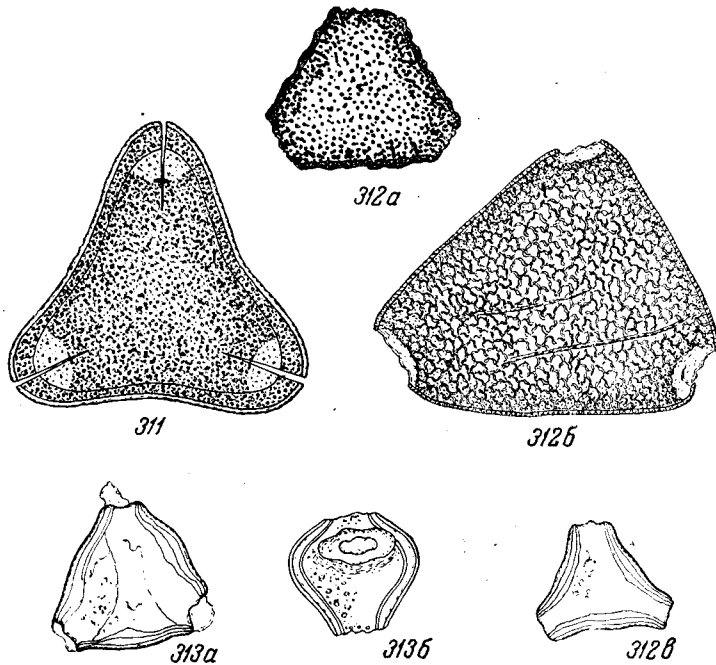


Рис. 311. *Proteaceae* gen. sp.—пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; кампан—маастрехт, север Сибири (колл. ВНИГРИ). Рис. 312. *Proteaceae* gen. sp.: а, б —пыльцевые зерна, полярное положение, $\times 800$; в. мел, север Сибири (Бойцова, Бондаренко, 1954). Рис. 313. *Proteacidites* sp.: а, в —пыльцевые зерна, полярное положение, $\times 800$; палеоген, север Сибири (колл. ВНИГРИ)

отложений Англии и Югославии (Монте Промина и Соцка) хотя и напоминают немного соплодия современного рода *Petrophyla*, но, по мнению Энглера, здесь пока невозможно надежное определение. Столь же скептически относится к возможности произрастания протейных в Европе и Шенк (Schenck, 1890). И хотя А. Н. Краснов (1910) и считал вполне возможным произрастание протейных на территории Европы в палеогене, но и он писал, что «мы все-таки не можем быть уверены, что они непременно принадлежат к представителям этого семейства, а не к сходным с ним по форме листа другим, ныне вымершим видам».

Приводимая А. Н. Красновым *Dryandra brongniartii* E t t. из эоценовых отложений Сум-

ской области (окрестности Путивля) представляет собой бесспорную *Comptonia*, а указанная им же *Banksia helvetica* Неег из олигоценовых отложений Волынской области является представителем рода *Myrica*. Оба отпечатка очень плохой сохранности. К роду *Comptonia* нужно отнести также многочисленные отпечатки хорошей сохранности из верхнего мела Южного Закавказья (Даралагез), описанные И. В. Палибиным (1930, 1937) как *Dryandra yakovlevii* P a l i b. Отпечатки же растений, определенные И. Ф. Шмальгаузенем (1884), А. Н. Красновым (1910), Н. В. Пименовой (1937), Ф. А. Станиславским (1950) и Г. М. Касумовой (1952) как *Hakea*, И. Ф. Шмальгаузенем (1884, 1885), А. Н. Красновым (1910), Н. В. Пименовой (1937), Ф. А. Станиславским (1950) и Г. М. Касумовой (1952) как *Lomatia*, Н. В. Пименовой (1937) как *Grevillea* и Н. В. Пименовой (1937) и Ф. А. Станиславским (1950) как *Persoonia*, И. Ф. Шмальгаузенем (1884), Н. В. Пименовой (1937) и Н. Д. Васильевской (1952) как *Banksia*, А. П. Красновым (1910) как *Banksites* и В. И. Палибиным (1904, 1906) как *Dryandra* и *Dryandroides*, также ничего общего с *Proteaceae* не имеют и должны быть отнесены к различным другим семействам. То же самое нужно сказать об очень интересном ксерофильном роде *Palibinia* K o r o v., описанном Е. П. Коровиным (1932) из верхнеэоценовых туфов южной части Туркменистана (Бадхыз) на восточном берегу оз. Ер—Ойлан—Дуз. Детальное исследование всех доступных нам образцов из сборов Е. П. Коровина и Н. Д. Васильев-

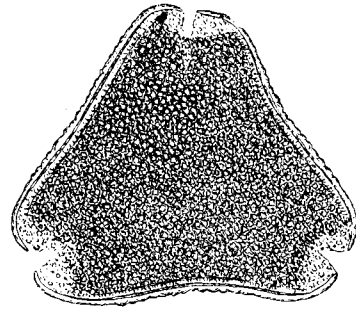
ской и сравнение с многочисленными современными протейными в гербарии Ботанического института АН СССР приводит к выводу, что *Palibinia* не может быть отнесена к этому семейству. От протейных она отличается не только характерными закругленными лопастями, о чем пишет и сам Е. П. Коровин, но также совершенно своеобразным типом жилкования, не имеющим себе аналогов среди протейных. Что же касается найденных Е. П. Коровиным следов пазушных зонтичков, то аналогичные соцветия встречаются среди протейных только у рода *Hakea*, о котором сам автор пишет, что по строению листовой пластинки «сходных форм в этом роде мы не имеем». Поэтому он и выделил это растение в отдельный род *Palibinia*. Но некоторое сход-

ство соцветий с таковым у рода *Nahea* и чисто внешняя «дриадроподобность» листьев еще совершенно недостаточно для того, чтобы относить этот род к семейству протейных. В настоящее время единственно правильным является рассматривать его временно как формальный род неустановленного родства.

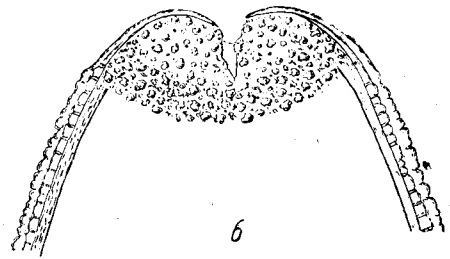
По пыльце с в. мела. Сенومان — кампан Сев. Казахстана (Тургайская впадина); сантон Приморского края, Камчатки; сеноман — датский ярус западной, центральной и южной областей Зап.-Сибирской низменности, сантон — датский ярус восточной и северной областей Зап.-Сибирской низменности, Дальнего Востока (бассейн р. Зеи); палеоцен Зауралья (марсятская и ивдельская свиты); ср. эоцен Украины (бучакский яр); эоцен Прибалтики; в. олигоцен Воронежской области, Кавказа (н. майкоп); миоцен южных районов Европейской части СССР. Вне СССР: в. мел — плиоцен Новой Зеландии; эоцен?, в. олигоцен — н. миоцен Австралии.

Beauprea Brongniart et Gris, 1871. Тип рода — *Beauprea spatulifolia* Brongn. et Gris, 1871; современный. Пыльцевые зерна трехборздновиднопоровые; диаметр 36,0—67,0μ; в экваториальном положении треугольные с вогнутыми, выпуклыми или прямыми сторонами и закругленными углами; в полярном — сплюсненно-эллиптические. Поры борздновидные, в форме очень коротких, довольно широких, меридиональных заостренных трещин с неровными краями; экзекзина трехслойная, к порам утончается; эктэкзина столбчатая, покровная, скульптура ее сетчатая или редко крупнобугорчатая (рис. 314; табл. XXX, фиг. 8). С в. мела. Сенон Зап.-Си-

бирской низменности (нижнесымская подсвита); маастрихт — датский ярус Зап. Си-



a



b

Рис. 314. *Beauprea* sp. — пыльцевое зерно: а — полярное положение, $\times 800$; б — деталь строения поры, $\times 1350$. Сенон (нижнесымская подсвита), р. Сым, Колокольников Яр, Зап.-Сибирская низменность

бирской низменности (верхнесымская подсвита). Вне СССР: в. мел Нов. Зеландии; в. олигоцен — миоцен Австралии.

ПОРЯДОК 47. GENTIANALES

СЕМЕЙСТВО

AROCYNACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Вечнозеленые деревья, кустарники, полукустарники или лианы. Листья супротивные или очередные, эллиптические, яйцевидные или линейные, цельнокрайние. Жилкование перистое; главная жилка мощная; вторичные жилки прямые либо дугообразные, многочисленные, часто густо расположенные, кампидромные, редко брохидромные; между вторичными жилками часто имеются промежуточные жилки; третичные жилки отходят от вторичных под острым углом; сеть мелких жи-

лок полигональная. Цветки обоеполые, актиноморфные, пятичленные. Гинецей обычно из двух плодолистиков. Плоды разнообразные. Более 130 родов и 1300 видов, распространенных главным образом в тропических странах. В ископаемом состоянии указывается с в. мела. Наибольшее распространение имеет в эоцене и олигоцене.

Nerium L., 1753. Тип рода — *Nerium oleander* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Листья супротивные или по три, ланцетные, линейные или удлинненно-эллиптические с клиновидным основанием и удлинненной верхушкой, цельно-

* Составила М. Д. Узнадзе.

крайние. Вторичные жилки густо расположенные и многочисленные, тонкие мало выступающие, отходящие под углом, близким к прямому, прямые, параллельные, у самого края ветвящиеся и соединенные в мелкие петли. Между вторичными жилками почти всегда видны более тонкие и короткие промежуточные жилки. Современное распространение: Средиземноморская область и Вост. Азия. Три вида.

С в. мела. Приводится для палеогена Украины (Воляница). Вне СССР: из эоцена, миоцена и плиоцена Зап. Европы (Испания, Франция), из эоцена Невады и Калифорнии в С. Америке.

Arocynophyllum Unger, 1850. Тип рода — *Arocynophyllum seyfriedii* Ung., 1850; ср. миоцен Югославии (Радобой). В ископаемом состоянии известны только листья. Проблематичный род, выделенный по отпечаткам листьев. Листья кожистые, удлиненно-эллиптические или ланцетные с параллельными краями, с узким клиновидным основанием и вытянутой верхушкой, цельнокрайние. Вторичные жилки тонкие, отходящие под углом, близким к прямому, прямые, параллельные, камптодромные, соединяясь образуют краевую жилку; промежуточные жилки часты. Указывается с в. мела, но эти находки не достоверны. В СССР: приводится из палеогена Украины, эоцена Южн. Урала; олигоцена бассейна р. Иртыша; палеоцена Среднего Поволжья (Камышин). Вне СССР: известен из палеоцена, эоцена, олигоцена и миоцена С. Америки и эоцена, олигоцена и миоцена Зап. Европы.

Neritinium Unger, 1845. Тип рода — *Neritinium dubium* Ung., 1850; ср. миоцен Югославии (Радобой). Проблематичный род, выделенный по отпечаткам листьев. Листья сидячие, либо с коротким черешком, линейные и удлиненно-ланцетные, цельнокрайние либо слабозубчатые на верхушке. Главная жилка мощная; вторичные жилки многочисленные, отходящие под углом, близким к прямому, параллельные, слегка дугообразные, не ветвящиеся, камптодромные. Олигоцен — миоцен. В СССР: приводится из палеогена Украины (Рыжаны, Воляница), олигоцена Курской области (Тим), описывается ошибочно под родовым названием *Neritium*. Вне СССР: известен из олигоцена и миоцена Зап. Европы.

Echitonium Unger, 1839. Тип рода — *Echitonium superstes* Ung., 1839; ср. миоцен Югославии (Радобой). Проблематичный род,

выделенный по остаткам плодов, семян и отпечатков листьев. Листья простые удлиненно-ланцетные, линейные, цельнокрайние. Вторичные жилки немногочисленные, дугообразно изогнутые, камптодромные; третичные жилки хорошо заметные, отходящие от средней жилки под углом, близким к прямому, а от боковых — под острым углом; хорошо заметна полигональная сеть мелких жилок. Плод листовкообразный. Семена хохлатые. С палеоцена. В СССР: описывается из палеогена Украины. Вне СССР: из эоцена, олигоцена и миоцена Зап. Европы, Гренландии, С. и Центр. Америки.

Приводимая Пименовой (1937) для палеогена Украины *Rauwolfia* является сомнительной.

Вне СССР: *Plumeria* L., *Strychnos* L., *Cerbera* L., *Tabernaemontana* L., *Allamanda* L., *Aspidosperma* Mast. et Zucc., *Cameraria* L., *Hancornia* Gomes, *Rauwolfia* L., *Vinca* L. и формальные роды *Apocynospermum* Reid et Chandler.

СЕМЕЙСТВО PERIPLOCACEAE SCHLECHTER, 1924*

Вьющиеся, лазящие или прямостоячие кустарники или кустарнички, редко деревья или травы. Листья супротивные, от линейных до обратнояйцевидных, цельные, перистонервные, лишенные прилистников. Цветки обоюполые, актиноморфные, обычно мелкие, в цимозных соцветиях. Чашечка сростнолистная, из пяти чашелистиков. Венчик сростнолепестный, из пяти лепестков. Чашелистиков пять, приросших к трубке венчика. Гинецей из двух плодolistиков, срастающихся только вершинами. Семена большей частью увенчаны хохолком длинных шелковистых волосков. 50 родов и до 150 видов, распространенных в умеренных субтропических и тропических областях Старого Света.

Periploca L., 1753. Тип рода — *Periploca graeca* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Вечнозеленые или листопадные вьющиеся кустарники. Листья супротивные, цельные, от линейных до овальных и почти округлых. Вторичные жилки тонкие, многочисленные, отходящие под углом 55—65°, слегка изогнутые или почти прямые, параллельные, камптодромные, соединяясь образуют краевую жилку; промежуточные жилки часты (табл. XXXVI, фиг. 4—5).

С миоцена. Н. миоцен Тургайской впадины; сармат Краснодарского края; неоген Арме-

* Составил А. Л. Тахтаджян.

нии (Агарак); плиоцен Абхазии (Меоре-Атара). Вне СССР: третичные и четвертичные отложения Италии. Современное распространение: от Ю. Европы до тропической Африки, Индия, Вост. Азия. Около 12 видов.

СЕМЕЙСТВО
OLEACEAE HOFFMANNSEGG ET LINK, 1809*

Вечнозеленые и листопадные деревья и кустарники, иногда лианы. Листья обычно супротивные, без прилистников, простые или перистосложные, цельнокрайние, зубчатые или пильчатозубчатые. Цветки обоеполые или реже однополые, актиноморфные. Гинецей синкарпный, из двух плодолистиков; завязь верхняя. Плоды ягодообразные, костянообразные, коробочки или крылатки (крылатые орешки). 22 рода и около 500 видов, распространенных в умеренных, субтропических и тропических областях, главным образом в Северном полушарии (особенно в Азии). В ископаемом состоянии указываются с в. мела Гренландии.

Fraxinus L., 1753. Тип рода — *Fraxinus excelsior* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья, пыльца и плоды. Листопадные деревья и кустарники. Листья непарноперистосложные, как исключение редуцированные до одного листочка. Листочки на черешочках с оттянутым, реже округлым основанием, зубчатые, реже цельнокрайние, продолговатые, яйцевидные, реже ланцетные. Жилкование перистое, вторичные жилки отходят от средней под углом больше 45°, все очередные, частично у края соединяющиеся, частично непосредственно до края доходящие, краевые жилки кончаются в бухточках, посылая в зубчики только более мелкие ответвления; промежуточные жилки иногда развиты; третичные жилки слабо развиты, мало отличаются от жилок более мелкого порядка, только иногда более толстые у места отхождения от вторичных жилок; жилки более мелкого порядка не выступающие, образуют более или менее мелкие ячейки с видными в них окончаниями. Пыльцевые зерна трехбороздные, трехбороздноповровые или четырех-пятибороздные, у последних борозды наклонены к экватору; диаметр 22,5—35,2μ; в полярном положении трех-, четырех- и пятиугольнолопастные; борозды короткие широкие, заостренные, мембрана гладкая или слабо скульп-

турная; экзина двухслойная, тонкая; скульптура сетчатая; сетка простая, тонкая, ячейки угловатые, иногда у полюсов более крупные; контур слабоволнистый (рис. 315). Плод — крылатый орех; семя довольно крупное или почти незаметное помещается у основания крыла; крыло продолговатое или линейно-продолговатое с более или менее тонкими продольными жилками (табл. XXXVI, фиг. 211). Указывается с в. мела Гренландии, достоверно известен с палеогена. Ср. — в. олигоцен Казахстана (Ашутас и Тургай); миоцен Зап. Сибири (Бухтарма, Тара, Тым), плиоцен Закарпатской области (УССР); возможно неоген Закавказья (Криштофович, 1939). Вне СССР: третичные отложения Зап. Европы и С. Аме-

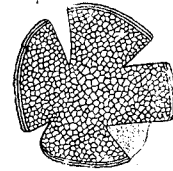


Рис. 315. *Fraxinus* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; миоцен, Н. Дон (Покровская, 1952)

рики, указание для в. мела Гренландии недостаточно. По пыльце с палеогена. Палеоцен северной части Зап.-Сибирской низменности; ср. эоцен Прибалтики, Украины; н. олигоцен восточного склона Сев. и Ср. Урала; олигоцен — миоцен Зап.-Сибирской низменности; н. миоцен Вост. Предкавказья, Н. Дона; ср. миоцен Львовской области; в. миоцен низовьев р. Днепра: миоцен Якутии, Прибайкалья, Приморья, Современное распространение: в Европе до 63°, в теплоумеренной субтропической и горной части тропической Азии, в Атласских горах Сев. Африки, на о-ве Ява, в С. и Центр. Америке. Около 70 видов.

Forsythia Vahl, 1805. Тип рода — *Forsythia suspensa* Vahl, 1805; современный. В ископаемом состоянии указываются листья. Листопадные кустарники с супротивным месторасположением. Побеги и ветви обычно голые, листья простые, реже тройчатые, цельнокрайние или пильчатые, часто те и другие на одном растении, удлиненно-эллиптические или яйцевидные, суженные или округлоклиновидные в основании, притупленные, острые или заостренные на верхушке. Жилкование брахидродромное; вторичные жилки, как

* Составили И. А. Ильинская, А. Л. Тахтаджян (*Osmanthus*), Л. Ю. Буданцев (*Forsythia*), описание пыльцы — Н. К. Стельмак.

правило, малочисленные, высоко поднимающиеся вдоль края пластинки. Жилки третьего порядка слабые, образуют рыхлую неправильную сеточку (табл. XXXVI, фиг. 6). Плиоцен Абхазии (Меоре-Атара). Единственная находка — *F. cf. viridissima* Lindl., которую лишь с некоторым сомнением можно отнести к этому роду. Современное распространение: Вост. Азия, Балканский полуостров (Албания). Шесть видов.

Phillyrea L., 1753. Тип рода — *Phillyrea latifolia* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Вечнозеленые кустарники или маленькие деревья. Листья супротивные, простые, цельные на коротких черешках, кожистые, зубчатые или цельнокрайние. Жилкование чаще перистое, реже с высоко поднимающимися базальными жилками, отходящими выше основания листа. Главная жилка к верхушке сильно утончающаяся, вторичные жилки тонкие, кончаются у края петлями, от которых отходят тонкие ответвления в зубцы. Третичные жилки малозаметные, редкие, образуют редкую сеть (табл. XXXVI, фиг. 7). Плод — костянка. С плиоцена. Плиоцен Абхазии (Дуаб и Кодор). Вне СССР: плиоцен Франции. Современное распространение: Средиземноморская область и Западное Закавказье. Четыре вида.

Oleiphyllum Conwentz, 1886. Тип рода — *Oleiphyllum boreale* Conw., 1886; эоценовые янтари Калининградской области. Установлен по остаткам, не содержащим достаточных диагностических признаков (Conwentz, 1886).

Osmanthus Loureiro, 1790. Тип рода — *Osmanthus fragrans* Loureiro, 1790; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Вечнозеленые кустарники или маленькие деревья. Листья супротивные, с короткими черешками, цельные, цельнокрайние или зубчатые. Жилкование перистое; средняя жилка сильно развита; вторичные жилки отходят под острым или почти прямым углом, более или менее извилистые, соединяются друг с другом петлями; третичные жилки извилистые; жилки четвертого порядка образуют сеть из крупных или мелких ячеек (табл. XXXVI, фиг. 8). С эоцена. Неоген Зап. Грузии (Годердзский перевал). Вне СССР: плиоцен Болгарии (София) и палеоцен С. Америки.

Вне СССР роды: *Syringa* L., *Forestiera* Poiret, *Chionanthus* L., *Fontanesia* Labill., *Ligustrum* L. (указание для сармата Молда-

вии — Якубовская, 1954 — основано на ошибочном определении), *Jasminum* L. (указание для плиоцена Абхазии — Колаковский, 1957 — недостоверно), *Notelaea* Vent., *Olea* L.

СЕМЕЙСТВО MENYANTHACEAE DUMORTIER, 1829*

Водные или болотные травы. Листья обычно очередные. Цветки обоеполые, актиноморфные, с опадающим венчиком. Гинецей парикарпный, из двух плодолистиков; завязь верхняя. Плоды коробочки. Пять родов и 35 видов,

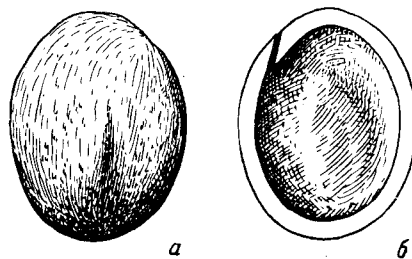


Рис. 316. *Menyanthes trifoliata* L. — половинка семени с двух сторон (а, б), $\times 16$; плиоцен, Кривоборье, Воронежская область (колл. П. А. Никитина)

имеющих космополитическое распространение.

В ископаемом состоянии представители семейства известны начиная с олигоцена.

Menyanthes L., 1753. Тип рода — *Menyanthes trifoliata* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Травянистое болотное растение с очередными тройчатыми листьями, доли которых обратно-треугольные, цельнокрайние. Плоды — двухстворчатые коробочки. Семена 2,3—3,0 \times 2—2,5 мм, эллиптические, почти плоские, с косой выемкой на верхушке для микропиле и рубчика, распадающиеся на две створки по шву; кожура толстая, деревянистая, снаружи прикрытая тонким эпидермисом, образованным продолговатыми клетками, которые придают поверхности семян характерную штриховатость (рис. 316). С олигоцена. Олигоцен — миоцен Зап. Сибири, плиоцен Воронежской области, бассейна р. Камы. Вне СССР: миоцен Германии, плиоцен Польши. Современное распространение: Евразия, за исключением степных и пустынных районов, Сев. Африка, Гренландия, С. Америка. Монотипный род.

* Составил П. И. Дорофеев.

ПОРЯДОК 48. RUBIALES

СЕМЕЙСТВО

RUBIACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Деревья, кустарники или травы. Листья супротивные или мутовчатые, простые, цельные или редко зубчатые. Цветки обоеполые, обычно актиноморфные. Чашечка четырех-пятилопастная. Венчик сростнолепестный, четырех-пяти (редко 8—10-лопастной). Тычинок четыре-пять. Гинецей синкарпный, из двух и более плодолистиков; завязь нижняя, двугнездная, редко четырехгнездная, с одним или

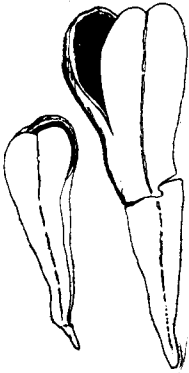


Рис. 317. *Cephalanthus kireevskiana* (Dorof.) Rap.-Vobr. — плоды, $\times 16$; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (по П. И. Дорофееву)

несколькими семезачатками в каждом гнезде. Плоды — коробочки или нераскрывающиеся и распадающиеся на односеменные сегменты, у некоторых родов мясистые. 400 родов и до 5000 видов, распространенных главным образом в тропических и субтропических областях обоих полушарий; многие травянистые представители заходят в умеренные зоны, а некоторые — в холодную зону.

Представители семейства встречаются в ископаемом состоянии с олигоцена.

Cephalanthus L., 1753. Тип рода — *Cephalanthus occidentalis* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды и листья. Листопадные или вечнозеленые кустарники или небольшие деревья. Листья супротивные или мутовчатые, черешковые, овальные, эллиптические, ланцетные, 6—12 см длины. Цветки мелкие, четырехмерные, сидячие, собраны в головчатые соцветия. Плоды собраны в головки, плотно соединены в пары,

* Составил П. И. Дорофеев.

распадающиеся по созреванию. Отдельные плоды 4—5×2,3—2,7 мм, одногнездные, продолговатые, в основании и на верхушке закруглены, спинная сторона выпуклая, брюшная плоская, окаймлена по краю проводящим пучком; такой же пучок проходит вдоль плода по брюшной стороне; вход в полость гнезда прикрыт створкой; стенки кожистые, обычно измятые; семя одно, продолговатое, на верхушке округлое, плоское, черного цвета (рис. 317). С олигоцена. Олигоцен — миоцен Зап. Сибири. Вне СССР: буроугольные отложения (олигоцен — миоцен) Польши; плиоцен С. Америки. Современное распространение: Вост. Азия, Африка, С. Америка. Шесть видов.

СЕМЕЙСТВО

CAPRIFOLIACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Листопадные или вечнозеленые кустарники, иногда лианы или небольшие деревья, реже полукустарники и многолетние травы. Листья супротивные, большей частью простые, цельные, иногда лопастные, реже перистосложные. Цветки обоеполые, актиноморфные или зигоморфные, сростнолепестные. Тычинок пять или четыре. Пыльцевые зерна трехборздно-поровые или трех-четырёхпоровые; в очертании округло-трех-четырёхугольные, округло-эллиптические или эллиптические; борозды большей частью короткие, узкие, иногда глубокие, с гладкой мембраной; поры обычно небольшие, нечеткие, иногда крупные, камерные; экзина двух-трехслойная, мелкосетчатая, до крупносетчатой или шиповатая. Гинецей синкарпный, из трех-пяти плодолистиков; завязь нижняя. Плоды ягоды или костянообразные. Около 18 родов и 280 видов, распространенных, главным образом, в Северном полушарии, особенно в Вост. Азии и С. Америке.

В ископаемом состоянии представители семейства известны с в. мела. По пыльце — в мел Тургайской впадины, Камчатки; эоцен Украины; палеоген Зап.-Сибирской низменности; олигоцен Тургайской впадины, Южно-Уссурийского края, Северо-Востока СССР; в. олигоцен Нижн. Приобья; в. олигоцен — миоцен Зап.-Сибирской низменности; миоцен Сев.-Зап. Кавказа, юга Зап.-Сибирской низменности, Тургайской впадины, Вост. Сибири, Прибайкалья, Вост. Забайкалья, Сахалина, Южно-Уссурийского края, Северо-Востока

* Составила Т. Н. Байковская с участием П. И. Дорофеева (*Weigela*); (описание пыльцы — Н. С. Громова).

СССР; плиоцен Зап.-Сибирской низменности, Северо-Востока СССР; ср. четвертичные Северо-Востока СССР.

Viburnum L., 1753. Тип рода — *Viburnum lantana* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья, пыльца и семена. Преимущественно листопадные, реже вечнозеленые кустарники или небольшие деревья. Листья эллиптические, широко-эллиптические, округлые, иногда в очертании ромбические, реже яйцевидные или обратно-яйцевидные, простые, цельные или лопастные (трехлопастные); основание закругленное, ширококлиновидное или сердцевидное. Вер-

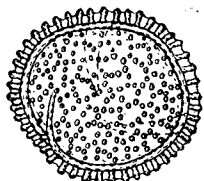


Рис. 318. *Viburnum* sp.—
пыльцевое зерно, наклон-
ное положение, $\times 800$;
миоцен, Приморье
(колл. ВСЕГЕИ)

хушка (также верхушки лопастей) заостренные. Край большей частью выемчато-зубчатый, зубчатый, реже пильчатый или цельный. Жилкование перистое или пильчато-перистое (часто развиты базальные жилки); базальные и вторичные жилки прямые или слегка дугообразно изогнутые, большей частью со значительным количеством ответвлений. Ответвления также прямые или слегка изогнутые; нередко жилки дважды разветвленные (т.е. ответвления базальных и вторичных жилок также разветвляются); базальные, вторичные жилки и их ответвления краспедодромные; третичные жилки большей частью ломаные, изогнутые или почти прямые, перпендикулярны вторичным, часто разветвленные, реже они извилистые, менее правильные; более мелкие жилки образуют полигональную сеть; по-видимому, лишь у одного вида — *V. lentago* L. третичные жилки расположены перпендикулярно главной и образуют со вторичными жилками острый угол; жилки следующих порядков образуют вытянутые в горизонтальном направлении петли (табл. XXXVI, фиг. 3). Пыльцевые зерна трехборозднопоровые, полярная ось 32,0—40,0 μ ; экваториальная ось 30,4—32,0 μ ; в полярном положении округлые, в экваториальном — округло-эллиптические; борозды узкие, короткие, на концах заостренные, с гладкой мембраной; поры небольшие,

нечеткие, вытянутые экваториально; экзина двухслойная; скульптура крупносетчатая, стенки сетки образованы булавовидными выростами (рис. 318). Плоды — ягоды. Семена крупные, овальные, плоские; кожура толстая, снаружи гладкая или слабо скульптурированная. С в. мела. В СССР: наиболее обычен в верхнемеловых отложениях Сибири и Дальнего Востока (особенно Сахалина), где представлен большим числом видов. В третичных отложениях встречается редко: установлен в верхнеудейской флоре Сахалина (ср. миоцен), в в. олигоценовых отложениях Аштаса (Казахстан) и в плиоцене Кавказа. Семена из миоцена Зап. Сибири. Вне СССР: широко распространен в верхнемеловых и нижнетретичных отложениях С. Америки, но довольно редок в мелу и третичных отложениях Европы. В последних наиболее достоверен в н. олигоцене Франции (Центральный массив, Селас), в ср. олигоцене Италии (Санта Жюстина, Сальцедо), в в. миоцене Швейцарии и Италии; в плиоцене Италии и Франции (Центральный массив). По пыльце с в. мела. В мел Тургайской впадины; палеоген Сахалина; эоцен Украины, Тургайской впадины; олигоцен Тургайской впадины, Южно-Уссурийского края; н. миоцен Сев.-Зап. Кавказа, миоцен Зап.-Сибирской низменности, Южно-Уссурийского края; в. миоцен низовья Днепра. Современное распространение: преимущественно умеренная и субтропическая зоны Северного полушария; незначительно представлен в тропиках. Особенно обильно *Viburnum* представлен в С. Америке. Около 120 видов.

Abelia R. Brown, 1818. Тип рода — *Abelia chinensis* R. Br., 1818; современный. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Листопадные или редко вечнозеленые кустарники. Листья супротивные от яйцевидных до ланцетных, цельнокрайние или крупно- и неравно-пильчатые или городчато-зубчатые. Пыльцевые зерна трехборозднопоровые; диаметр 57,6 μ ; трехугольноокруглые; борозды узкие, широкие, поры экваториально-вытянутые; экзина трехслойная; скульптура шиповатая, шипы тонкие, длинные, заостренные, равномернорассеянные, между ними заметна зернистость; контур слегка шиповатый (рис. 319). Плоды удлинённые, кожистые, трехгнездные, односемянные. По пыльце с олигоцена. Олигоцен Южно-Уссурийского края; в. олигоцен-н. миоцен Тургайской впадины; миоцен Зап.-Сибирской низменности. Современное распространение: Китай, Гималаи, Япония, Мексика. Около 25 видов.

Diervilla Miller, 1754. Тип рода — *Lonicera diervilla* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Листопадные кустарники. Листья супротивные, продолговатые, продолговатояйцевидные, пильчатозубчатые. Пыльцевые зерна трех-четырепорные; диаметр 35,2—64,0 м; округло-овальные; поры крупные, камерные, расположены по экватору на равном расстоянии друг от друга; экзина трехслойная, эктэксина тектатная, двухслойная, нижний слой выклинивается около пор; эндэксина

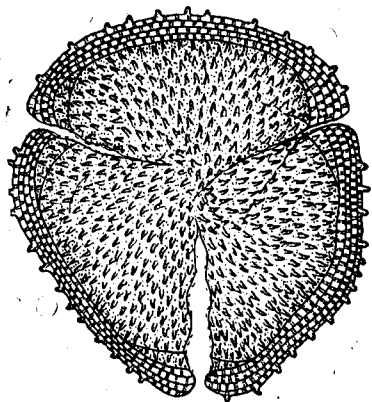


Рис. 319. *Abelia* sp. —пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; олигоцен, Приморье (Седова, 1956)

подстиляет дно пор; скульптура шиповатая, шипы неравномернорассеянные, закругленные; контур слегка волнистый (рис. 320). С эоцена. Эоцен Сахалина; олигоцен Нижне-Зейской депрессии, Южно-Уссурийского края; ср. и в. олигоцен Сев.-Зап. Предкавказья; в. олигоцен Нижн. Приобья; в. олигоцен н. миоцен Тургайской впадины; миоцен Зап.-Сибирской низменности, Вост. Сибири, Прибайкалья, Вост. Забайкалья, Сев. Сихотэ-Алиня, Южн. Приморья, Сахалина; плиоцен Европейской части СССР, Верхне-Зейской депрессии. Современное распространение: С. Америка. Три вида.

Weigela Thunberg, 1780. Тип рода — *Weigela japonica* Thunb., 1780; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Кустарники от 1,5 до 6 м высоты с супротивными на черешках или сидячими, по краю зубчатыми листьями, с крупными цветками, продолговатыми плодами — коробочками. Семена продолговатые, овальные, слегка изогнутые в оси, 1,6—1,8 \times 0,6—0,9 мм, слабо двояковыпуклые, почти плоские, с трех сторон крылатые; кожа тонкая, снаружи ячеистая;

крыло полупрозрачное из радиально направленных продолговатых клеток (рис. 321). С олигоцена. Олигоцен — миоцен Зап. Сибири, плиоцен Башкирии. Современное распространение: Вост. Азия (Охотское побережье, Корея, Япония, Китай). Около 12 видов.

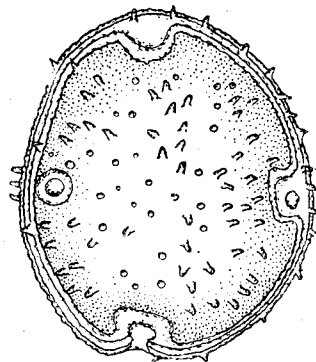


Рис. 320. *Diervilla* sp. —пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; олигоцен, Приморье (колл. ВСЕГЕИ)

Lonicera L., 1753. Тип рода — *Lonicera caprifolium* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны листья и пыльца. Большой частью листопадные, реже вечноз-

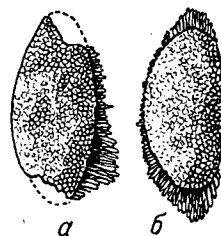


Рис. 321. *Weigela kryshstofovichiana* Dorof. а, б — семена, $\times 16$; олигоцен, с. Екатериненское близ г. Тары на Иртыше (колл. П. И. Дорофеева)

ленные кустарники или лианы. Листья обычно средней величины или мелкие, простые, супротивные, иногда сидячие, сросшиеся основаниями, эллиптические, округлые, яйцевидные, обратояйцевидные, реже ланцетные. Верхушка обычно закругленная или коротко заостренная, реже вытянутая. Основание закругленное или срезанное, редко широко клиновидное, еще реже сердцевидное. Край цельный, редко пильчатый. Жилкование перистое; вторичные жилки тонкие, преимущественно дугообразные, часто извилистые, большей частью очерченные, иногда разветвленные вблизи края,

брохидодромные; третичные жилки обычно перпендикулярны вторичным, извилистые или изогнутые, нередко разветвленные; сеть жилок следующих порядков полигональная, отчетливо выражена. Цветки актиноморфные или зигоморфные, в конечных головках или попарно сидящие на ножках в пазухе листового черешка (рис. 322). Пыльцевые зерна трехборозднопоровые; диаметр 41,6—44,8 м; борозды меридиональные, короткие, пересеченные экваториально-вытянутыми бороздновидными порами; экзина отчетливо-столбчатая,

мом состоянии встречаются листья, пыльца и семена. Листопадные деревья или кустарники. Листья с прилистниками, супротивные непарноперисто-сложные, с пятью-семью листочками. Листочки на коротких черешках или сидячие, эллиптические, ланцетные, иногда обратнойцевидные. Конечные листочки часто более широкие, чем боковые. Основание клиновидное (обычно у конечных листочков) и закруг-

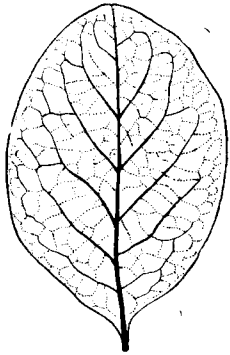


Рис. 322. *Lonicera caprifolium* L. — листья; современный

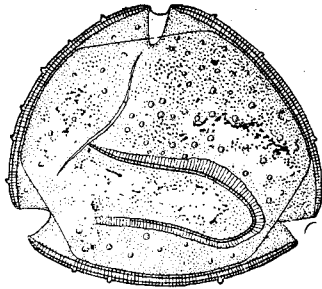


Рис. 323. *Lonicera* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; миоцен, юг Зап.-Сибирской низменности (Зауер, 1956)

скульптура ее мелкозернистая с редкими шипами — рис. 323 (В. В. Зауер, 1956). Плод — двух-трехсемянная, редко односемянная ягода. Семена довольно крупные плоские, яйцевидные с кожистой кожурой. Достоверно известно только из плиоцена Киргизии (Кочкорка). Приводимые Поярковой (1936) из третичных отложений Сахалина и Колаковским (1952) из плиоцена Абхазии отпечатки листьев *Lonicera* недостоверны. Вне СССР: достоверных остатков *Lonicera* неизвестно. По пыльце с палеогена. Палеоген Сахалина; миоцен юга Зап.-Сибирской низменности, Сев. Кавказа, Южно-Уссурийского края; плиоцен Европейской части СССР. Современное распространение: Северное полушарие, главным образом субтропические и умеренные области. Около 180 видов.

Вне СССР: *Viburnites* Lesq., *Symphoricarpos* Juss. и *Symphorocarpophyllum* Dawson.

СЕМЕЙСТВО SAMBUCACEAE LINK, 1829*

В семействе один род.

Sambucus L., 1753. Тип рода — *Sambucus nigra* L., 1753; современный. В ископае-

* Составила Т. Н. Байковская с участием П. И. Дорофеева (семена) и Н. С. Громова (пыльца).

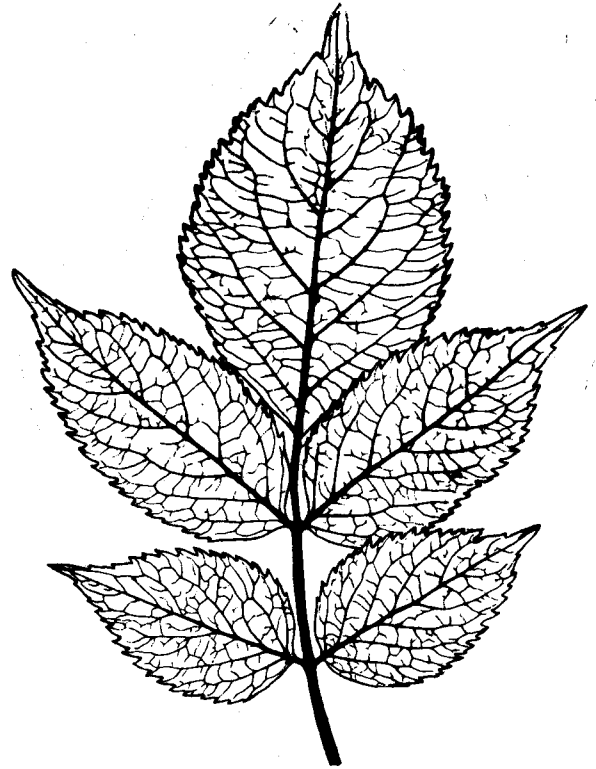


Рис. 324. *Sambucus nigra* L. — лист; современный

ленное, слегка несимметричное (у боковых листочков). Верхушка большей частью заостренная, вытянутая. Край пильчатый, неравномерно пильчатый или неяснодвойкопильчатый. Жилкование листочков перистое; вторичные жилки тонкие, преимущественно очередные, обычно слегка дугообразно изогнутые, иногда извилистые, значительно разветвленные, особенно вблизи края, самые нижние часто почти прямые. Окончание жилок смешанное — часть разветвлений камптодромно соединяется между собой, часть — краспедодромно заканчивается в зубчиках края (рис. 324). Цветки мелкие, пятираздельные, собраны в головчатые или щитковидные соцветия. Пыльцевые зерна трехборозднопоровые, диаметр 30 м; в полярном положении округлые, в экваториальном — округло-эллиптические;

борозды длинные, заостренные на концах; поры небольшие, нечеткие; экзина двухслойная; эндэкина подстилает дно пор; скульптура сегчатая с толстыми стенками ячей (рис. 325). Плод — ягода с тремя-пятью семенами. Семена средней величины продолговато-яйцевид-

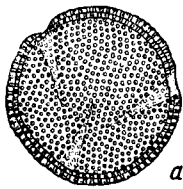


Рис. 325. *Sambucus* sp. — пыльцевое зерно: а — полярное положение, $\times 800$; б — деталь скульптуры, $\times 1350$. Оligocen, Приморье (колл. ВСЕГЕИ)

ные с резкими поперечными морщинами. С олигоцена. В СССР листья установлены только в плиоцене Киргизии (Кочкорка) и плиоцене Абхазии (Дуаб). Семена широко известны из олигоцена и миоцена Зап. Сибири, миоцена Украины. Н. Дона и плиоцена Татарии, Ростовской и Воронежской областей. Приводимые Конвентцом цветки *Sambucus* из эоценовых янтарей Прибалтики недостоверны, так как он изображает шести-семираздельные цветки, в то время как у *Sambucus* цветки пятираздельные. Вне СССР: указывается из олигоцена С. Америки, из в. плиоцена Франции — Центральный массив (листья) из н. плиоцена Голландии и Польши (семена). По пыльце с олигоцена: олигоцен Тургайской впадины; миоцен Южно-Уссурийского края, Зап.-Сибирской низменности. Современное распространение: умеренные и субтропические области обоих полушарий. Около 20 видов.

СЕМЕЙСТВО

VALERIANACEAE DE CANDOLLE, 1805*

Однолетние и многолетние травы, редко полукустарники. Листья супротивные на стеблях или в прикорневой розетке, цельные или рассеченные, лишенные прилистников. Цветки обычно мелкие, обоеполые или однополые, часто несколько зигоморфные. Гинецей синкарпный, псевдомономерный; завязь нижняя.

* Составил П. И. Дорофеев.

Плоды — сеянки с хохолками или крыльями, развивающимися из чашечки. 10 родов и около 370 видов, распространенных главным образом в Ю. Америке и в умеренных областях Северного полушария; несколько видов известно в Африке и Индии; в Австралии и на прилегающих островах полностью отсутствуют. В ископаемом состоянии представители семейства известны с миоцена.

Valeriana L., 1753. Тип рода — *Valeriana officinalis* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Травы, реже полукустарники, лианы, вечнозеленые кустарники с перистыми листьями, мелкими цветками в соцветиях. Плоды 1,8—2,0 \times 0,8—1,0 мм, продолговато-яйцевидные, со слабо выпуклой спинкой и плоским брюшком; на спинке пять тонких продольных жилок (две краевые, три срединные), по брюшку — одна; кожура тонкая, поверхность матовая (рис. 326). С миоцена. Мэотис Одессы, плиоцен Татарии, Башкирии, Н. Дона. Вне СССР: плиоцен Польши, Голландии и Англии. Современное распространение: Ю. Америка (наибольшее число видов), умеренные области Северного полушария. Африка, Цейлон. Свыше 100 видов.

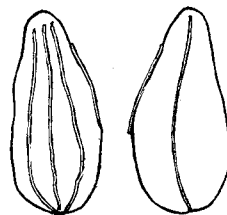


Рис. 326. *Valeriana* sp. — плод с двух сторон, $\times 9$; мэотис, Одесса (колл. П. И. Дорофеева)

Кроме того, из третичных отложений Зап. Сибири (Никитин, 1948; Колесникова, 1961) указывается род *Patrinia* Juss.

СЕМЕЙСТВО

DIPSACACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Однолетние, двулетние или многолетние травы, иногда древеснеющие при основании. Листья супротивные или редко мутовчатые, простые, цельные, или рассеченные, лишенные прилистников. Цветки обоеполые, зигоморфные (редко неправильные). Тычинок обычно четыре (редко две-три). Пыльцевые зерна трехбороздные, трехборозднопоровые или реже четырехбороздные, почти сферические, в очер-

* Составили Л. А. Куприянова и Н. В. Кручинина (*Knaulia* и *Scabiosa*).

тании с полюса округло-треугольные или трехлопастные, 70—115 μ в наибольшем диаметре; поровые мембраны покрыты крышечкой, имеющей пальцеобразные выросты; экзина тектатная с шиповатой скульптурой и с отчетливым столбчатым внутренним строением. Пыльцевые зерна ворсянковых сходны с пыльцой валерьяновых. Плод — семянка в плотно облегающей оболочке, увенчанная чашечкой. Девять родов и около 250 видов, распростра-

вольно крупные, неравномерно расположены на поверхности пыльцевого зерна; эктэкзина и эндэкзина одинаковой толщины; контур мелковолнистый с крупными зубчиками (рис. 327). С акчагыла. Акчагыл района Уральска и Сызрани. Современное распространение: Европа, кроме арктических областей и Средиземноморских стран, Юго-Зап. Азия и Сев. Африка, преимущественно в горных областях. Около 50 видов.

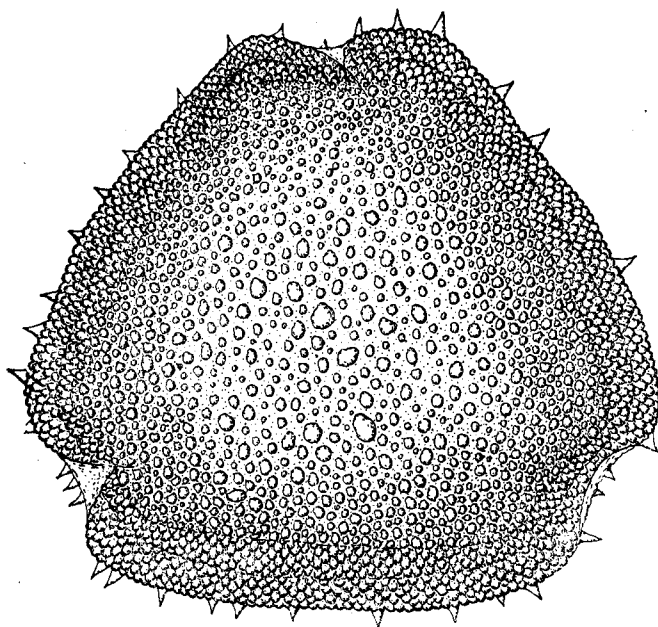


Рис. 327. *Knautia* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; акчагыл, Уральск, Сызрань (колл. ЛЕНГИДЭП)

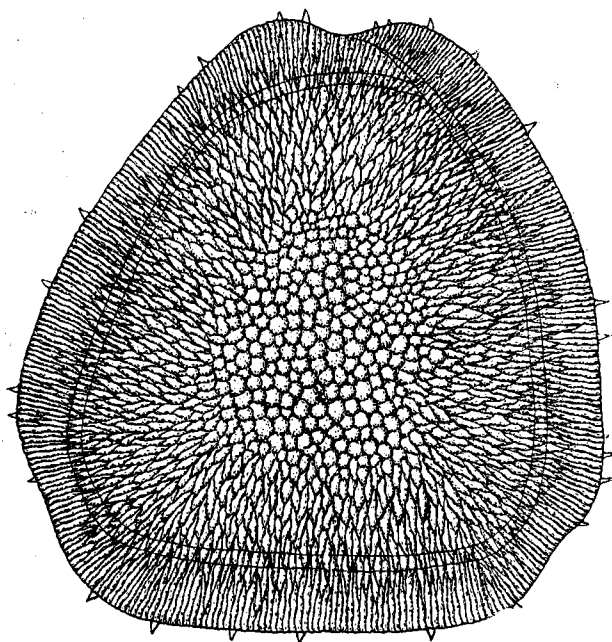


Рис. 328. *Scabiosa* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; акчагыл, Уральск, Сызрань (колл. ЛЕНГИДЭП)

ненных главным образом в странах Средиземноморья и в Передней и Средней Азии; немногие из них доходят на востоке до Китая и Японии, на севере едва проникая в таежную зону; также немногие по горам Вост. Африки достигают южной части этого континента; в странах Западного полушария отсутствует.

Knautia L., 1753. Тип рода — *Knautia orientalis* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Травянистые многолетние и реже двулетние и однолетние растения с продолговато-ланцетными и перисто-раздельными листьями. Семянки четырехгранные, чашечка блюдцевидная. Пыльцевое зерно трехбороздное; диаметр 96 μ ; в полярном положении трехугольно-треугольное; борозды очень короткие, широкие; экзина двухслойная, толстая, бугорчато-шиповатая; бугорки разной величины; шипы до-

Scabiosa L., 1753. Тип рода — *Scabiosa columbaria* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Травянистые растения с лировидными и перисто-раздельными листьями. Пыльцевые зерна трехбороздные; диаметр 97,6 μ ; в полярном положении треугольные с тупыми углами; борозды очень короткие, широкие; экзина двухслойная, толстая, бугорчато-шиповатая, бугорки плотно прилегают друг к другу, образуя сетку; шипы мелкие, неравномерно расположены на поверхности пыльцевого зерна; эктэкзина значительно толще эндэкзины; контур редкозубчатый (рис. 328). Современное распространение: в Средиземноморских странах в широком смысле, только отдельные виды достигают Дальнего Востока и немногие по горам Вост. Африки достигают юга континента. Около 100 видов.

ПОРЯДОК 49. POLEMONIALES

СЕМЕЙСТВО

CONVOLVULACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Травы или кустарники, редко деревья. Стебли часто вьющиеся. Листья очередные, чаще цельные, реже более или менее лопастные или рассеченные, без прилистников, почти всегда обоополье, актиноморфные. Чашелистиков пять, обычно свободных. Венчик сростнолепестный, воронковидный или иногда колокольчатый. Тычинок пять, приросших нитями к основанию трубки венчика и чередующихся с его лопастями. Пыльцевые зерна бороздчатые, бороздчатые или поровые, мелкие или часто очень крупные, 20—200 μ , с шиповатой скульптурой или гладкие текстурные; текстура пятнистая или сетчатая. Плоды большей частью типа коробочки с несколькими семенами или односеменные. Около 40 родов и 1000 видов, распространенных сейчас преимущественно под тропиками, но также в умеренных областях.

В ископаемом состоянии известно с третичного времени (*Parana, Convolvulus*).

Convolvulus L., 1753. Тип рода — *Convolvulus arvensis* L., 1753; современный. Преимущественно многолетние или однолетние травы с вьющимися стеблями или кустарнички с прямостоячими стеблями. Пыльцевые зерна трехбороздчатые; диаметр 45—60 μ ; в полярном положении трехлопастные, в боковом — округлые; борозды узкие, длинные, с заостренными концами; мембрана борозд тонкая, гладкая. Экзина двухслойная; эктэкзина значительно толще эндэкзины; структура эктэкзины столбчатая, в проекции — поперечно-штриховатая; структурные элементы — столбики раздвоены на концах и попарно срослены, в результате чего образуются бугорчатые выросты; скульптура сет-

* Составила Е. Д. Заклинская.

чато-морщинистая, бугорчатая; контур мелкогородчатый (рис. 329). С эоцена. Достоверные находки пыльцы известны из в. эоцена Сев. Приаралья и ср. олигоцена Павлодарского Прииртышья, Сев. Приаралья.

Вне СССР: Восточное Средиземье, Балканы, Иран, Сев. Китай. В СССР: Ср. Азия,

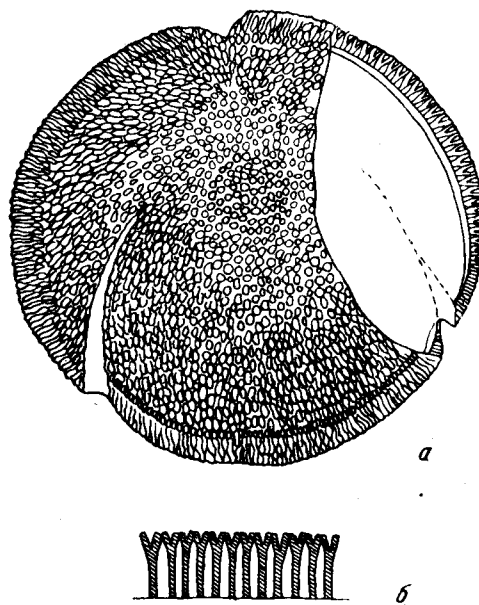


Рис. 329. *Convolvulus* sp. — пыльцевое зерно: а — наклонное положение, $\times 800$; б — деталь экзины, $\times 1200$. Н. миоцен, Дальний Восток (колл. ГИН)

побережье Каспия, Балхаш, Каракум, Кызылкум, Каратау, Памир, Зап. Сибирь, Алтай, Ала-тау, Тянь-Шань, Ферганская долина, Вост. Сибирь, Дальний Восток. Современное распространение; тропические и отчасти умеренные области земного шара. До 200 видов.

ПОРЯДОК 50. SCROPHULARIALES (PERSONALES)

СЕМЕЙСТВО SOLANACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Травы, кустарники или деревья, часто лианы или ползучие растения. Стебли с биколлатеральными проводящими пучками. Листья очередные или реже супротивные, простые или редко перисторассеченные, без прилистников. Цветки обоополье, актиноморфные или слегка зигоморфные, пятичленные. Венчик сростно-

лепестный. Тычинки эипетальные, чередующиеся с лопастями венчика, в числе пяти, иногда четырех (редко только двух). Обычно имеется подпестичный диск. Гинецей синкарпный, из двух плодолистиков; завязь верхняя, обычно двухгнездная, обычно с многочисленными семезачатками в каждом гнезде. 85 родов и около 2200 видов, распространенных в тропических и умеренных областях Старого и Нового света, особенное изобилие в Ю. Аме-

* Составил П. И. Дорофеев.

рике (38 эндемичных родов). Представители семейства известны в ископаемом состоянии с миоцена.

Solanum L., 1753. Тип рода — *Solanum nigrum* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Травы, кустарники, деревья различного облика. Листья цельные, рассеченные, перистые. Плоды — ягоды. Семена 1,0—3,0×1,2—3 мм, согнутые в очертании, широкоовальные, округлые, почковидные, дисковидные или плоские, с тонкой кожурой; поверхность ячеистая; ячейки четы-

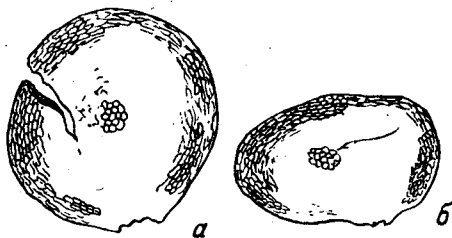


Рис. 330. *Solanum dulcamara* L. — семена (а, б), ×16; плиоцен, Н. Дон, Ростовская область (колл. П. И. Дорофеева)

Hyoscyamus L., 1753. Тип рода — *Hyoscyamus niger* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Травянистые растения с прямым или приподнимающимся стеблем, цельными, лопастными или перистыми листьями, крупными цветками в кистевидных соцветиях, плоды — коробочковидные. Семена 1,0—1,7×1,0—1,3 мм, согнутые, в очертании обратнотрапециевидные, угловатые, толстые; ячейки поверхности глубокие, с толстыми и извилистыми стенками, местами утолщенными в бугорки, выдающиеся над общей поверхностью (рис. 332).

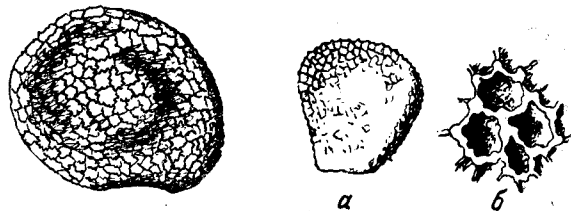


Рис. 331. *Physalis pliconica* Szafer — семя, ×16; плиоцен, Н. Дон, Ростовская область (колл. П. И. Дорофеева)

Рис. 332. *Hyoscyamus niger* L.: а — семя, ×16; б — деталь поверхности. Плиоцен, Н. Дон, Ростовская область (колл. П. И. Дорофеева)

рех-шестиугольные, иногда продолговатые, расположены концентрическими кругами по краям семени и беспорядочно — в середине, неглубокие, с невысокими и слабо извилистыми стенками (рис. 330). С олигоцена. Олигоцен, миоцен Зап. Сибири, Украины, плиоцен Украины, Воронежской области, Н. Дона. Вне СССР: плиоцен Франции, Голландии, Польши. Современное распространение: тропические и умеренные области всех континентов, большая часть видов в Ю. Америке. Около 1500 видов.

Physalis L., 1753. Тип рода — *Physalis alkekengi* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Травянистые растения с лопастными листьями. Плоды — ягоды с остающимися при них чашечками; семена 1,3—2,5×1,5—3,0 мм согнутые, в очертании косойцевидные, округлые, почковидные, с толстоватой кожурой, снаружи ячеистые; ячейки крупные, глубокие, с высокими и сильно извилистыми стенками (рис. 331). С миоцена. Миоцен Украины и Зап. Сибири, плиоцен Воронежской области и Н. Дона. Вне СССР: плиоцен Польши, Голландии и Франции. Современное распространение: тропические и умеренные области С. и Ю. Америки, Европы, Азии, Африки и Австралии. 45 видов.

С плиоцена. Плиоцен Н. Дона. Вне СССР: плиоцен Франции. Современное распространение: Канарские острова, Сев. Африка, Европа, Азия. 11 видов.

Кроме того, из эоцена лондонских глин приводится формальный род *Cantisolanum* Reid, et Chandler.

СЕМЕЙСТВО

SCROPHULARIACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789

Для СССР указывался в ископаемом состоянии род *Paulownia* Siebold et Zuccarini (Закавказье — неоген Годердзи; Палибин, 1937), но это указание основано на ошибочном определении.

СЕМЕЙСТВО PEDALIACEAE R. BROWN, 1810*

Одно- или многолетние травы, иногда водные растения, редко кустарники. Листья супротивные или редко очередные, на черешках простые, эллиптические, широкие или узкие, обычно зубчатые или более или менее выемчатые до отдельных или рассеченных, реже цельнокрайние. Цветки обоеполые, неправильные пятираздельные. Завязь верхняя из двух-четырех плодолистиков, редко нижняя. Пло-

* Составил П. И. Дорофеев.

ды — разнообразные коробочки или нераскрывающиеся орешковидные с придатками 16 родов и около 50 видов, распространенных главным образом в тропических и субтропических областях Старого света, несколько родов встречаются в умеренных областях обоих полушарий.

Представители семейства в ископаемом состоянии встречаются с миоцена.

Trapella Oliver, 1888. Тип рода — *Trapella sinensis* Oliver, 1888; современный.

В ископаемом состоянии известны плоды. Многолетние травы, обитающие в неглубоких водоемах с ползучим, укореняющимся в иле или плавающим стеблем. Листья супротивные, на черешках, диморфные: нижние продолговато-эллиптические, верхние сердцевидно-почковидные, по краю городчато-пильчатые. Цветки одиночные, пазушные, на длинных черешках, закрытые или открытые. Завязь нижняя, двухгнездная (одно гнездо не развивается). Чашечка прирастает к завязи, пятираздельная с тремя отростками. Венчик воронковидный, пятилопастный. Плоды нераскрывающиеся, односеменные, цилиндрические, 6—8×1,5—2,0 мм, в основании слегка сужены, на коротких ножках, на верхушке горизон-

тально срезанные с пятью длинными и узкими, отогнутыми отростками (доли чашечки). Стенки кожистые, толстые. Поверхность шероховатая, продольнорребристая (рис. 333).

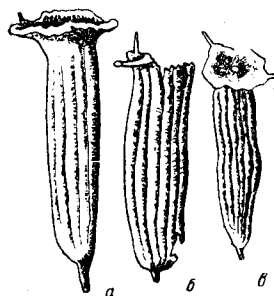


Рис. 333. *Trapella* cf. *sinensis* Oliv. Плоды, ×3: а — миоцен, д. Лержанки на р. Иртыше; б, в — миоцен, с. Чернолучье на р. Иртыше, (колл. П. И. Дорофеева)

С миоцена. Миоцен Зап. Сибири. Вне СССР: плиоцен Японии. Современное распространение: Япония, Китай, Приморский край (на север до Хабаровска). Монотипный род.

ПОРЯДОК 51. LAMIALES (VERBENALES)

СЕМЕЙСТВО LAMIACEAE LINDLEY, 1836*

Многолетние или однолетние травы, иногда кустарники, редко деревья или лианы. Стебли обычно четырехгранные. Листья супротивные или мутовчатые, простые или сложные, без прилистников. Цветки обоеполые, зигоморфные (редко почти актиноморфные). Венчик сростнолепестный, обычно пятилопастный, двугубый. Тычинок две или четыре, эпитальных. Пыльцевые зерна трех-шестибороздные, 16—25,6μ в диаметре, в полярном положении округло-лопастные; борозды глубокие, широкие; экзина одно-двухслойная, зернистая. Гинецей синкарпный, из двух плодолистиков; завязь верхняя, двухгнездная, или кажущаяся четырехгнездной в результате выпячивания стенок завязи; семязачатков четыре. Плод обычно состоит из четырех небольших ореховидных элементов, раздельных или сросшихся попарно. Более 300 родов и около 3200 видов, распространенных на всех континентах, особенно характерны для Средиземноморской области, в Арктике почти отсутствуют.

* Составил П. И. Дорофеев (описание пыльцы — Н. В. Кручинина).

В ископаемом состоянии плоды представителей семейства встречаются с олигоцена, пыльца — с палеоцена.

Stachys L., 1753. Тип рода — *Stachys sylvatica* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды и пыльца. Однолетние или многолетние травы или полукустарники. Пыльцевые зерна трехбороздные, диаметр 22,4μ; в полярном положении округло-трехлопастные; борозды глубокие, широкие; экзина двухслойная эктэкина и эндэкина одинаковой толщины; скульптура экзины тонкозернистая, контур ровный (рис. 334а). Плоды 1,7—2,0×1,1—1,8 мм, обратнойцевидные, в основании клиновидно заостренные, раздутые, с большим обратнойцевидным рубчиком в основании; стенки нетолстые; поверхность бурая или коричневая с мелкими округло-многоугольными ячейками (рис. 334, б, в). С миоцена. Плоды — миоцен Зап. Сибири, плиоцен Воронежской области и Н. Дона. По пыльце с палеоцена. Палеоцен Вост. склона Урала. Современное распространение: все континенты. Около 200 видов.

Perilla L., 1764. Тип рода — *Perilla ocymoides* L., 1764. В ископаемом состоянии из-

вестны плоды. Однолетние травянистые растения с яйцевидными, черешковыми или сидячими листьями; плоды 1,5—2,3×1,0—2,0 мм, обратнойцевидные или овальные, неправиль-

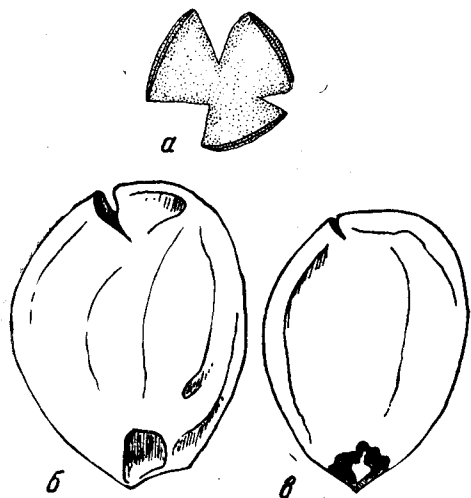


Рис. 334. а — *Stachys* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; палеоген, Восточный склон Урала (колл. ВСЕГЕИ); б, в — *Stachys palustris* L. — плоды, $\times 16$; плиоцен, Н. Дон, Ростовская область (колл. П. И. Дорофеева)

ные, обычно измятые, с большим рубчиком почти в основании; оболочка толстая, кожистая, темно-коричневая, со слабо заметными и более светло окрашенными жилками, обра-

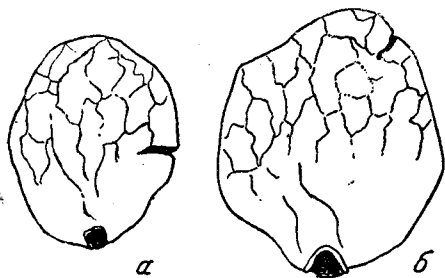


Рис. 335. *Perilla tertiaria* Dogof. — плоды (а, б), $\times 16$; олигоцен, Компасский Бор на р. Тым, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

зующими сеточку в верхней части плода (рис. 335). С олигоцена. Олигоцен, миоцен Зап. Сибири. Современное распространение: Вост. Азия. Три вида.

Teucrium L., 1753. Тип рода — *Teucrium fruticans* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Однолетние или многолетние травы, полукустарники и кустарники разнообразного облика, с цельными го-

родчато-зубчатыми по краю, перистыми или лопастными листьями; плоды 0,9—1,2×0,4—0,8 мм, башмачковидные, в очертании эллиптические, слегка согнутые в оси, с большим до $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ величины орешка рубчиком, прикрытым крышечкой, тонкостенные, с сеточкой тонких жилок, образующих многоугольники только в верхней части орешков, а в нижней половине орешков по спинке проходят лишь три-четыре продольные жилки, не соединяющиеся перемышками (рис. 336). С олигоцена Олигоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен

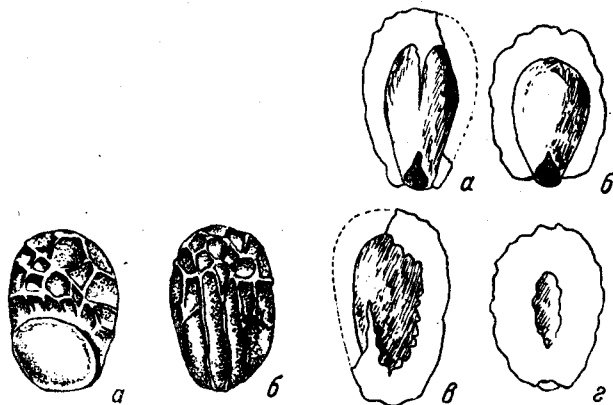


Рис. 336. *Teucrium tati-nae* Nikitin — плод с двух сторон (а, б), $\times 16$; мэотис, Одесса (колл. П. И. Дорофеева)

Рис. 337. *Lycopus anti-quus* E. M. Reid — плоды с двух сторон (а—д), $\times 16$; миоцен, с. Киревское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

Н. Дона и Украины, плиоцен Воронежской области. Современное распространение: все континенты, особенно много видов в Средиземноморской области, в тропиках — реже. Около 100 видов.

Lycopus L., 1753. Тип рода — *Lycopus europaeus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Болотные, прибрежные, долинны травы с цельными или перисто-рассеченными, продолговато-эллиптическими листьями, пальчатыми по краю; плоды 1,0—1,8×0,7—1,0 мм, клиновидные, на спинке плоские, на брюшной стороне выпуклые, с большим трехугольным рубчиком в основании, гладкие, тонкостенные (у современных видов стенки плода довольно толстые) с губчатой каймой, окружающей орешек с трех сторон (рис. 337). С олигоцена. Олигоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен Н. Дона и Украины, плиоцен Н. Дона и Франции. Современное распространение: умеренные области Европы, Азии, С. Америки и Австралии. 12 видов.

Ajuga L., 1753. Тип рода — *Ajuga pyramidalis* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Однолетние или многолетние травы или полукустарники с цельными или лопастными, грубо пильчатыми по краю листьями; плоды 1,3—2,5×0,8—1,0 мм, башмачковидные, в очертании эллиптические, слегка согнутые в оси, с большим округлым, до $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ величины плода, рубчиком, прикрытым крышечкой, толстостенные, с сеточкой жилок по поверхности, образующих большие многоугольные, неглубокие, равномерно рас-

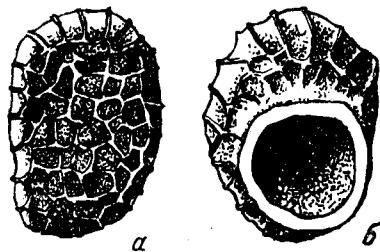


Рис. 338. *Ajuga antiqua* C. et E. M. Reid — плод с двух сторон (а, б), ×16; мзотис, Одесса (колл. П. И. Дорюфеева)

пределенные ячейки (рис. 338). С миоцена. Миоцен Н. Дона, Украины, Зап. Сибири. Вне СССР: плиоцен Польши, Германии, Голландии, Англии. Современное распространение: все континенты, главным образом умеренные области. Около 50 видов.

Phlomis L., 1753. Тип рода — *Phlomis fruticosa* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Травянистые растения. Пыльцевые зерна трехбороздные, диаметр 25,6μ, в полярном положении округло-лопастные; борозды глубокие, широкие; экзина двухслойная, к краям

борозд выклинивается; эктэксина и эндэксина одинаковой толщины, контур ровный (рис. 339). С палеогена. Палеоген юга Зап.-Сибирской низменности. Современное распространение: Европа, Кавказ, Зап. Сибирь, Ср. Азия, Дальний Восток. Около 100 видов.

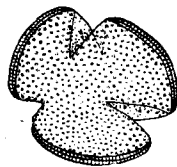


Рис. 339. *Phlomis* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, ×800; палеоген, юг Зап.-Сибирской низменности (колл. ВСЕГЕИ)



Рис. 340. *Clinopodium* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, ×800; палеоген, юг Зап.-Сибирской низменности (колл. ВСЕГЕИ)

Clinopodium L., 1753. Тип рода — *Clinopodium vulgare* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды и пыльца. Травянистые растения с яйцевидными или продолговато-яйцевидными листьями. Пыльцевые зерна шестибороздные, диаметр 16μ; в полярном положении округло-лопастные; борозды глубокие, довольно широкие; экзина двухслойная, зернистая, контур ровный (рис. 340). С палеогена. Палеоген юга Зап.-Сибирской низменности. Плоды этого рода описаны из плиоцена Англии. Современное распространение: Европа, Иран, Ср. Азия, Зап. и Вост. Сибирь, Корея, Уссурийский край, Сахалин, Япония. Около 10 видов.

Кроме того, в ископаемом состоянии указываются плоды родов: *Prunella* L., *Melissa* L., *Thymus* L., *Calamintha* Lam., *Mentha* L., *Origanum* L., *Amethystea* L., *Galeopsis* L.

ПОРЯДОК 52. ASTERALES

СЕМЕЙСТВО ASTERACEAE LINK, 1829*

Травы, кустарники, реже деревья. Листья очередные, супротивные, редко мутовчатые, простые или перистые, пальчато-лопастные, рассеченные или сложные, иногда в прикорневых розетках. Цветки в корзиночных соцветиях, окруженных оберткой из чешуевидных листьев. Венчик сростнолепестный. Тычинок пять. Пыльцевые зерна обычно трехбороздно-поровые, реже трехпоровые. По данным С. Р. Самойлович (1954), встречаются также меридионально четырехбороздно-поровые и

как исключение меридионально-многобороздно-многопоровые; диаметр 23,2—33,4μ; очертания в полярном положении округлые — трехлопастные, в экваториальном — овально-округлые; борозды варьируют по длине от коротких до длинных; поры мелкие или крупные; в полярном положении борозды и поры часто выражены нечетко; экзина двухслойная и трехслойная, толстая или тонкая, с шиповатой скульптурой, реже гладкая или зернистая; контур ровный или зубчатый. По характеру скульптуры пыльцевые зерна семейства сложноцветных делятся на две большие группы: энтомофильную и анемофильную. Пыльцевые зерна энтомофильной группы круп-

* Составил П. И. Дорюфеев (описание пыльцы — Г. М. Романовская).

нее пыльцевых зерен анемофильной, скульптура экзины — шиповатая; скульптура экзины пыльцевых зерен анемофильной группы — гладкая или слабозернистая. Гинецей ценокарпный из двух плодолистиков. Завязь нижняя, одногнездная. Плоды — семянки. Около 950 родов и до 20 000 видов, распространенных по всему Земному шару.

С сеномана (по плодам только с миоцена). Сеноман Тургайской впадины; третичные отложения Зап.-Сибирской низменности; олигоцен Приаралья; н. миоцен Тургайской впадины; миоцен Нижн. Приобья, Прибайкалья, Вост. Забайкалья, Уссурийского края, Южн. Приуралья; нижнесарматские отложения Н. Днепра; плиоцен Куйбышевской области, Зап. Грузии; акчагыл Южн. Приуралья, района Уральска; апшерон Зап. Туркмении. Вне СССР: эоцен Германии; в. олигоцен, н. миоцен Польши; н. миоцен Германии; миоцен Нижнерейнской бухты, Чехии; плиоцен бассейна р. Майна, Чехии; миоцен — ныне Новой Зеландии (пыльца). Около 950 родов и около 20 000 видов, распространенных на всех континентах.

Eupatorium L., 1753. Тип рода — *Eupatorium hyssopifolium* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Травы, кустарники или деревья с простыми или ветвистыми стеблями. Листья очередные, супротивные или по три-шесть в мутовках, главным образом тройчатые из продолговато-эллиптических или ланцетных листочков с пильчатым краем. Корзинки мелкие в верхушечных щитках. Семянки 2,2—3,0 × 0,4—0,7 мм, продолговатые, пятигранные, к основанию суженные, на верхушках горизонтально срезанные с невысокой коронкой, с пятью островатыми ребрами по бокам и широкими, почти плоскими ложбинками между ними. Стенки тонкие, снаружи мелкобугорчатые, внутри глянцевые, продольно штриховатые, черного цвета (рис. 341). С плиоцена. Плиоцен Воронежской области. Вне СССР: плиоцен Польши. Современное распространение: большая часть видов в Центр. и Ю. Америке, два вида — в тропической Африке; четыре вида — в умеренных областях Европы и Азии. Около 600 видов.

Aster L., 1753. Тип рода — *Aster amellus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды и пыльца. Многолетние, реже однолетние травы с очередными простыми листьями. Корзинки различной величины. Пыльцевые зерна трехборозднопоровые, диаметр около 28μ; в полярном положении трехлопастные, в экваториальном — овальные; бо-

розды длинные; поры не всегда отчетливо выражены; экзина двухслойная; эктэксина снабжена крупными, часто посаженными шипами; эндэксина тонкая, контур зубчатый (рис. 342). Плоды мелкие, продолговатые, не ребристые. С плиоцена. Плиоцен района г. Уральска (пыльца). Вне СССР: плиоцен Польши (плоды). Современное распространение: Европа, Азия, Америка, Африка. Около 600 видов.

Chrysanthemum L., 1753. Тип рода — *Chrysanthemum coronarium* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Травянистые многолетние растения. Листья продолговатые, простые, часто зубчатые или двух-трехперисто-раздельные. Пыльцевые зерна трехборозднопоровые, диаметр 34,8μ; в полярном положении округлое; борозды длинные, широкие, поры крупные; экзина трехслойная, эктэксина толстая тектатная, столбчатая, скульптура крупношиповатая, эндэксина тонкая (рис. 343). С сеномана. Сеноман Тургайской впадины; акчагыл района Уральска. Современное распространение: умеренные области Европы, Азии, Америки: встречаются также в Сев. Африке на Канарских островах и в Южн. Африке. Пять видов.

Matricaria L., 1753. Тип рода — *Matricaria recutita* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Однолетние или многолетние травы, с очередными перистыми листьями, с цветками, собранными в корзинки. Пыльцевые зерна трехборозднопоровые. В полярном положении трехлопастные, диаметр 27μ; борозды короткие, широкие; поры в полярном положении не различимы; экзина трехслойная; эктэксина светлая, структурная; текстура столбчатая; скульптура крупношиповатая (всего шипов от 31 до 35 на всем пыльцевом зерне); эндэксина тонкая; контур зубчатый (рис. 344). Плоды мелкие слегка согнутые в оси, на вогнутой стороне с тремя-пятью ребрышками. С плиоцена. Плиоцен Туркмении. Современное распространение: Европа, Средиземноморье, Зап. Азия, Южн. Африка, С. Америка. 70 видов.

Tanacetum L., 1753. Тип рода — *Tanacetum vulgare* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Травянистые растения. Листья продолговатые перисто-рассеченные, доли их продолговато-ланцетные, притупленные. Пыльцевые зерна трехборозднопоровые; диаметр 25,6 μ; в полярном положении округло-трехлопастные; борозды широкие, неглубокие, поры выражены нечетко; эктэксина тектурная, столбчатая, скульптура шиповатая, шипы с широким осно-

ванием, заостренные; эндэксина тонкая (рис. 345). С акчагыла. Акчагыл района Уральска. Современное распространение: Азия и Америка. Около 150 видов.

Artemisia L., 1753. Тип рода — *Artemisia vulgaris* L., 1753; современный. В ископаемом

зине тонкая; текстура эктэксини столбчатая; скульптура слабозернистая; контур неровный (рис. 346). С олигоцена. Олигоцен — миоцен Казахстана; неоген Зап.-Сибирской низменности, Забайкалья, Сихотэ-Алиня; плиоцен: Куйбышевской области и Сев. Прикаспия. Со-

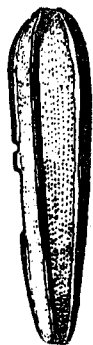


Рис. 341. *Eupatorium cannabinum* L. Плод, $\times 16$; плиоцен, Воронежская область (Никитин, 1956)

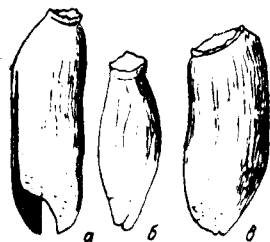


Рис. 348. *Carduus nutans* L. — плоды (а—в), $\times 16$; плиоцен, Н. Дон, Ростовская область (колл. П. И. Дорофеева)

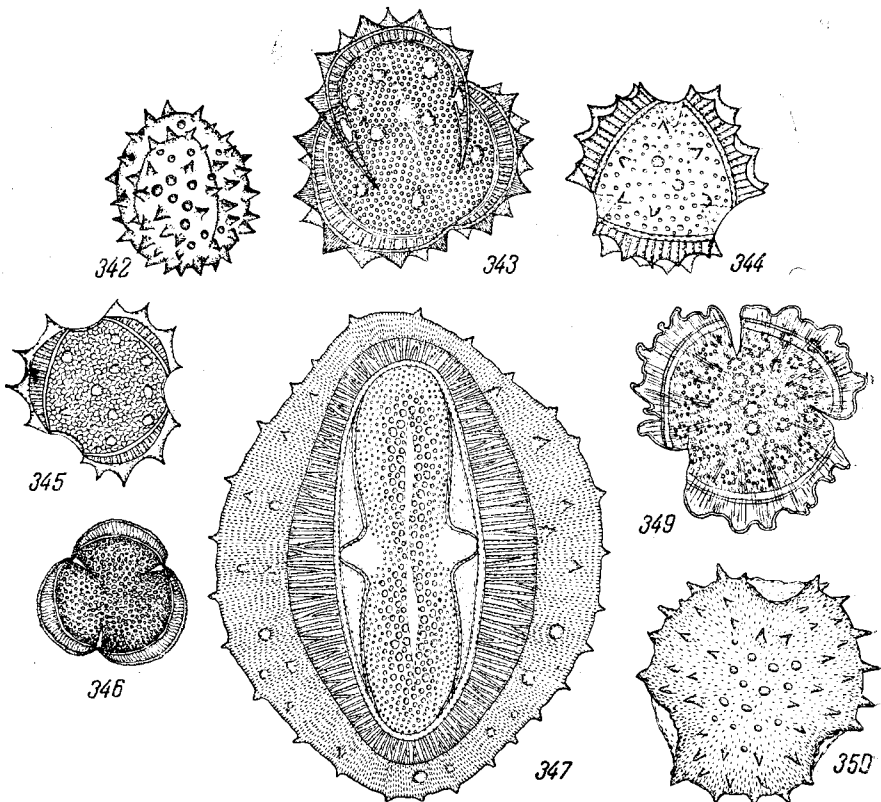


Рис. 342. *Aster* sp. — пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; акчагыл, район Уральска (колл. ЛЕНГИДЭП). Рис. 343. *Chrysanthemum* sp. — пыльцевое зерно, наклонное положение, $\times 800$; сеноман, Тургайская впадина (колл. ВСЕГЕИ). Рис. 344. *Matricaria* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; апшерон, Зап. Туркмения (Гладкова и Самойлович, 1954). Рис. 345. *Tanacetum* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; акчагыл, район Уральска (колл. ЛЕНГИДЭП). Рис. 346. *Artemisia* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; н. миоцен, Тургайская впадина (колл. ВСЕГЕИ). Рис. 347. *Echinops* sp. — пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; плиоцен, район Уральска (колл. ЛЕНГИДЭП). Рис. 349. *Serratula* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; миоцен, Приморье (Седова, 1956). Рис. 350. *Centaurea* sp. — пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; плиоцен, район Уральска (колл. ЛЕНГИДЭП)

состоянии известна только пыльца. Многолетние травы, полукустарники, редко однолетние травы или кустарники, с очередными перисторассеченными листьями, цветки в мелких корзинках. Пыльцевые зерна трехборозднопоровые; диаметр 25 μ ; в полярном положении округлые, трехлопастные, в экваториальном — округло-овальные; борозды узкие; поры не всегда отчетливо выражены; эксина трехслойная; эктэксина двухслойная, широкая; эндэксина тонкая; текстура эктэксини столбчатая; скульптура слабозернистая; контур неровный (рис. 346). С олигоцена. Олигоцен — миоцен Казахстана; неоген Зап.-Сибирской низменности, Забайкалья, Сихотэ-Алиня; плиоцен: Куйбышевской области и Сев. Прикаспия. Со-

временное распространение: Средиземноморье, Европа, Азия, С. и Ю. Америка, Южн. Африка. Около 400 видов.

Echinops L., 1753. Тип рода — *Echinops sphaerocephalus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Многолетние травянистые растения. Листья продолговатые, глубоко перисто-раздельные, реже цельнокрайние, сверху шероховато-железисто-пушистые или сверху голые,

снизу серовато-войлочные или бело-войлочные. Пыльцевые зерна трехборозднопоровые; полярная ось — 75,0 μ ; экваториальная ось — 59,0 μ ; в полярном положении трехугольно-трехлопастное, в экваториальном — овальное; борозды короткие, поры экваториальные; экзина очень толстая, эктэксина значительно толще эндэксина, двухслойная, структурная, столбчатая, имеет темную окраску, отдельные столбики ветвятся, тектум несет на своей поверхности редкие, небольшие шипики с тупыми концами (рис. 347). С плиоцена. Плиоцен района Уральска. Современное распространение: во всех умеренных областях, реже в тропических районах: в Европе, особенно богат видами в Средиземноморских странах, в Азии и Африке; в СССР в степях Европейской части СССР, в Крыму и на Кавказе. Около 130 видов.

Carduus L., 1753. Тип рода — *Carduus nutans* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Однолетние или многолетние, довольно высокие травянистые растения, с простым или ветвистым, сильно колючим стеблем, с простыми или сильно рассеченными, но всегда зубчатыми и шиповатыми по краю очередными листьями, с мелкими или большими корзинками. Семянки 2—4,5 × 1—2,5 мм, продолговатые, иногда в верхней половине слегка расширенные, несколько сплюснутые с боков, с косой верхушкой, увеличенной невысокой пленчатой коронкой, к основанию суженные, характерно двурассеченные. Поверхность гладкая или продолговато-штриховатая, в основании слегка морщинисто-бугорчатая (рис. 348). С плиоцена. Плиоцен Воронежской области и Польши. Современное распространение: умеренные области Евразии, главным образом Средиземноморье; несколько видов заходит на юг до Канарских островов, тропической Африки, Японии. Около 120 видов.

Serratula L., 1753. Тип рода — *Serratula tinctoria* L., 1753; современный. В ископаемом виде известна только пыльца. Многолетние травянистые растения. Листья продолговатые, зубчатые или лировидно-перистые, длинночерешковые или сидячие. Пыльцевые зерна трехборозднопоровые, диаметр 38,4 μ ; в полярном положении трехлопастные, в экваториальном — овально-округлые; борозды короткие, поры крупные, с неровными краями, при полярном положении зерна плохо выражены: экзина трехслойная, тектатная, столбчатая, с шиповатой скульптурой, шипы с широким основанием, тупые, в плане основания шипов округлые (рис. 349). С миоцена. Миоцен Южн.

Приморья. Современное распространение: умеренные области Европы, Азии и Сев. Африки. Более 40 видов.

Centaurea L., 1753. Тип рода — *Centaurea centaurium* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известна только пыльца. Травы, реже полукустарники со спирально расположенными, цельными или рассеченными листьями. Цветки в корзинках. Пыльцевые зерна трехпоровые, в полярном положении округлые, диаметр 32,8 μ ; поры крупные, широкие; экзина двуслойная; эндэксина очень тонкая, наблюдается только при увеличении свыше 900 (иммерсия): скульптура эксина шиповатая; контур зубчатый (рис. 350). Плоды мелкие, продолговатые, сплюснутые, гладкие, с косым местом прикрепления в основании и с хохолком на верхушке. С плиоцена. Плиоцен окрестностей г. Уральска. Современное распространение: Средиземноморские страны, Зап. и Ср. Азия, а также Европа, Сев. и Вост. Азия, С. и Ю. Америка и Австралия; несколько десятков видов известно в Европе. Около 600 видов (при широком понимании рода).

Taraxacum Wiggers, 1780. Тип рода — *Taraxacum officinale* Weber, 1772; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Многолетние травы. Листья в прикорневых розетках, узколанцетные, струговидные, надрезанные, зубчатые или цельнокрайние, тонкие или кожистые. Корзинки одиночные с двойной оберткой. Семянки 1,8—3,0 × 0,6—1,2 мм, в очертании булавовидные, прямые или согнутые; основание горизонтально срезано; верхушка коническая, постепенно переходящая в столбик, но короткая; стенки толстые, крепкие, по бокам ребристые; ребра закругленные, в основании плодов гладкие, близ верхушки на них появляются бугорки, сначала невысокие и тупые, а потом более высокие и островатые; верхушка имеет коронку из пяти долей, образованных из сросшихся концов нескольких ребер, здесь сплюснутых и слегка отогнутых в сторону; внутри коронки находится еще пять коротко-шиловидных долей, концы которых прижаты к основанию обломанных столбиков (табл. XXXVI, фиг. 9a—e). С олигоцена. Плиоцен Ростовской области и Башкирии. Вне СССР: олигоцен Германии. Современное распространение: космополитный род. Более 1000 видов.

Кроме того, из плиоцена Польши по плодам известны роды: *Cirsium* Adanson, *Lactuca* L., из плиоцена Голландии — *Bidens* L.; из плиоцена Англии — *Inula* L., *Pulicaria* Gaertn.

ПОДКЛАСС II. MONOCOTYLEDONES

ПОРЯДОК 1. ALISMATALES

СЕМЕЙСТВО ВУТОМАСЕАЕ L. C. RICHARD, 1815*

В семействе один род.**

Butomus L., 1753. Тип рода — *Butomus umbellatus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны пыльца и семена. Травянистое растение с прикорневыми линейными листьями, безлистным цветоносом, зонтиковидным соцветием. Пыльцевые зерна однобороздные, экваториальная ось 35—38 м; полярная ось 25,5—29 м; эллиптические; борозда длинная, доходящая до концов пыльцевых зерен, неясно очерченная; бороздная мембрана с мелкой сетчатой скульптурой по краям, в средней части гладкая; вдоль всей борозды имеется продольная щель; экзина тонкая, двухслойная, скульптура сетчатая, стенки сетки тонкие, извилистые, отчетливо видны проекции редко расположенных столбиков; ячеи угловатые; более мелкие у краев борозды и крупные на проксимальной стороне зерен (рис. 351). Пыльцевые зерна *Butomus* сходны с пыльцевыми зернами сем. Liliaceae и Amaryllidaceae. Плоды — многолистовки. Семена 1,5×0,3—0,4 мм, цилиндрические, слегка изогнутые в оси, в поперечном сечении округлые, на концах закругленные, с 7—10 продольными бороздками на боках, из них

наиболее высокая — семяшов; поверхность черная, блестящая, образована крупными клетками — шаровидными на вершинах бороздок и многоугольными — в промежутках между ними (рис. 352). С олигоцена. Семена: олигоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен Украины; плиоцен Н. Дона. По пыльце с неогена. Неоген Южн. Приаралья; миоцен Сев.-Зап. и Вост. Предкавказья. Современное распространение: водоемы всей умеренной зоны Европы и Азии. Монотипный род.

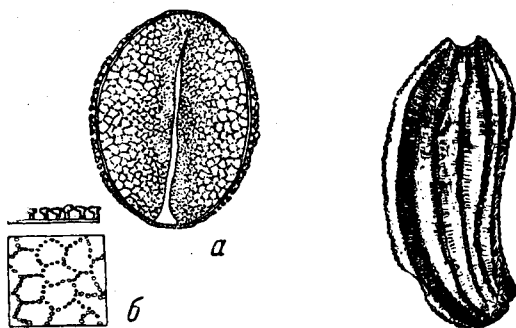


Рис. 351. *Butomus* sp.: а — пыльцевое зерно, ×800; б — детали скульптуры экзины, ×1000. Неоген, Южн. Приаралье (колл. БИН)

Рис. 352. *Butomus umbellatus* L. Семя, ×15; плиоцен, Н. Дон, Ростовская область (колл. П. И. Дорофеева)

* Составил П. И. Дорофеев (описание пыльцы — Л. А. Куприянова).

** Обычно в семейство Вутомасеае включается шесть родов, но в настоящее время ряд авторов выделяет остальные пять родов в отдельное семейство Limncharitaceae Takht. В ископаемом состоянии представители семейства Limncharitaceae пока еще не установлены за исключением плодов *Limncharis*, известных из олигоцена Англии.

*** Составил П. И. Дорофеев (описание пыльцы — Л. А. Куприянова).

СЕМЕЙСТВО ALISMATACEAE VENTENAT, 1799***

Однолетние или многолетние, водные или болотные травы, с укороченными корневищами, с розеткою прикорневых листьев и густым метельчатым соцветием. Листья линейные, ланцетные, эллиптические, стреловидные с продольными или дуговидными основными жилками и поперечными вторичными. Цветки

обоеполюе или однополюе (*Sagittaria*). Тычинок шесть или больше (редко три). Пыльцевые зерна большей частью многопоровые (до 30), пыльцевые зерна рода *Caldesia* двупоровые; диаметр 19—28 μ ; поры округлые или удлинённые, со слабо выраженным краем, ровным или бахромчатым; экзина тонкая, текстура зернистая или с едва заметной мелкой сеткой; на поперечном разрезе более или ме-

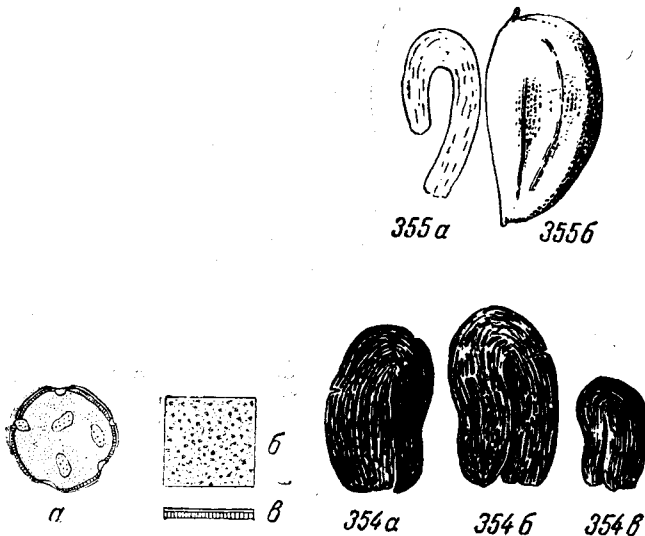


Рис. 353. *Alisma* sp. Пыльцевое зерно: а — полярное положение, $\times 800$; б — детали скульптуры экзины, $\times 1000$. Оligоцен, Вост. Казахстан (колл. БИН)

Рис. 354. *Alisma plantagioliocenica* Nikit. а—в — семена, $\times 9$; плиоцен, Н. Дон, Ростовская область (колл. П. И. Дорофеева). Рис. 355. *Caldesia proventitia* Nikit: а — внутренний слой кожуры семени (тегмен); б — косточка, $\times 9$. Оligоцен, Компасский бор на р. Тым, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

нее отчетливо столбчатая. Пыльцевые зерна сходны с пыльцевыми зернами представителей сем. Hydrocharitaceae. Гинецей апокарпный, из шести или больше плодолистиков; в каждом плодолистике по одному или несколько семезачатков. Плоды — многоорешки, редко многолисточки. 14 родов и 55—60 видов, широко распространенных по водоемам всех континентов.

В ископаемом состоянии достоверные остатки представителей семейства известны с олигоцена.

Alisma L., 1753. Тип рода — *Alisma plantago-aquatica* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды, семена и пыльца. Многолетние травы с прикорневыми листьями и мутовчато-метельчатыми соцвет-

тиями. Пыльцевые зерна многопоровые, диаметр 19,8—26 μ , почти округлые; поры (12—15) простые, округлые или удлинённые с ровным, слабо выраженным краем; экзина тонкая двухслойная; текстура зернистая, в оптическом разрезе более или менее отчетливо столбчатая (рис. 353). Плоды — многоорешки, плодики 1,2—1,8 \times 0,6—1,2 мм, нераскрывающиеся, клиновидные, с закругленными и более толстыми почти деревянистыми спинкой и верхушкой, с острым брюшком, на продолжении которого сохраняется остаток столбика, с пленчатыми стенками на боках; семена согнутые 0,8—1,3 \times 0,4—0,8 мм, с равными по длине и соприкасающимися ветвями, с двухслойной кожурой; внешний слой черный, блестящий, хрупкий, с квадратно-прямоугольными клетками, расположенными рядами, отчего общая поверхность семени кажется бороздчатой; внутренний слой (тегмен) той же формы, пленчатый, полупрозрачный, соломенно-желтый. Наиболее часто встречаются в ископаемом состоянии семена (рис. 354). С миоцена. Миоцен Зап. Сибири, Украины, Нижнего Дона; плиоцен Воронежской области, бассейна р. Камы, Нижнего Дона. Вне СССР: плиоцен Англии, Голландии, Польши. По пыльце с олигоцена. Оligоцен Казахстана; миоцен Южн. Приуралья. Вост. Предкавказья; плиоцен Южн. Приуралья. Современное распространение: почти космополитный род. Шесть видов.

Caldesia Parlato re, 1854. Тип рода — *Alisma parnassifolia* Bassi ex L., 1768; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Многолетнее травянистое растение, внешне сходное с *Alisma*, но плоды костяноковидные, 2,3—2,5 \times 1,2—1,5 мм, косо-обратноячьевидные, раздутые, с продольными жилками на спинке и на боках с коротким столбиком на продолжении брюшной стороны; стенки толстые со столбчатыми структурными элементами (при выветривании трубчатыми), снаружи покрыты тонким эпидермисом с округломногоугольными ячейками, соответствующими столбикам стенок, при выветривании — мелкоямчатые или дырчатые; внутренний слой (тегмен) согнутый, пленчатый, почти прозрачный, ветвь с рубчиком много длиннее ветви микропилярной, ширина повсюду одинакова (рис. 355). С олигоцена. Оligоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен Белоруссии; плиоцен бассейна р. Камы. Вне СССР: плиоцен Польши. Современное распространение: Европа, Сев. Африка, Южн. и Вост. Азия, Австралия. Три вида.

Sagittaria L., 1753. Тип рода — *Sagittaria sagittifolia* L., 1753; современный. В иско-

паемом состоянии известны плоды и семена. Многолетние водные или болотные травянистые растения с подземными клубневидными побегами, со стреловидными или лентовидными листьями, с мутовчато-метельчатым со-

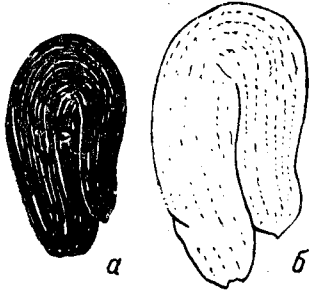


Рис. 356. *Sagittaria sagittifolia* L.: а — семя; б — внутренний слой кожуры семени (тегмен), $\times 9$. Плиоцен, Н. Дон, Ростовская область (колл. П. И. Дорофеева)

цветием. Плоды орешковидные, $2,5-4 \times 1,5-2,5$ мм, плоские, крылатые, с косым треугольным столбиком; семена $1,2-1,9 \times 1,0-1,5$ мм, согнутые, с неравными по толщине и по длине ветвями, с двухслойной кожурой; внешний слой черный, хрупкий, с прямоугольно-квадратными клетками, расположенными в 20—30 рядах; внутренний слой (тегмен) пленчатый, полупрозрачный (рис. 356). С плиоцена. Плиоцен Воронежской области, Н. Дона. Вне СССР: плиоцен Польши, Голландии. Современное распространение: Европа, Зап. и Ср.

Азия, Сибирь, Вост. Азия, С. и Ю. Америка. Около 17 видов.

Sagisma Nikitin, 1948. Тип рода — *Sagisma turgida* Nikitin, 1948; олигоцен Зап. Сибири. Формальный род, установленный по характерным плодам. Плоды $1,8-3,0 \times 1,0-2,0$ мм, косо-обратнояйцевидные, двояковыпуклые, раскрываются по брюшному шву, в основании на короткой ножке, на верхушке с коротким основанием столбика; стенки кожистые, слабо измятые, на изломе столбчатые; поверхность покрыта мелкими или крупными ячейками; редко сохраняются тонкие жилки, проходящие дугами по поверхности

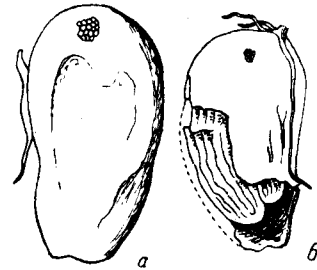


Рис. 357. *Sagisma tavidensis* Dof. Плоды (а, б), $\times 16$; олигоцен, д. Белоярка на р. Тавде, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

(рис. 357). С олигоцена. Главным образом олигоцен Зап. Сибири, единичные находки в миоцене Зап. Сибири. Два вида.

Кроме того, из плиоцена Польши указывается род *Elisma* В u c h e n.

ПОРЯДОК 2. HYDROCHARITALES

СЕМЕЙСТВО

HYDROCHARITACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Многолетние травы, полностью или частично погруженные в воду или редко плавающие в пресных или солоноватых бассейнах. Листья очередные, супротивные или мутовчатые, разнообразны по форме (линейные, ланцетные, сердцевидные, овальные) с линейным или дуговидным жилкованием. Цветки обоеполые или чаще однополые. Тычинок три или много. Пыльцевые зерна без пор и борозд у *Elodea*, *Hydrocharis* и *Ottelia* и однобороздные у *Stratiotes*; в очертании эллиптические или округлые; наибольший диаметр 25—130 μ ; экзина тонкая, двухслойная, скульптура шиповатая, реже бородавчатая;

* Составил П. И. Дорофеев (описание пыльцы — Л. А. Куприянова).

шипы большей частью тонкие, заостренные, равномерно рассеянные, иногда образуют тонкую сетку (пыльцевые зерна *Elodea*). Пыльцевые зерна сходны с пыльцой сем. Nymphaeaceae; некоторое внешнее сходство имеется также и с пыльцевыми зернами рода *Smilax*. Гинецей паракарпный, из 2—15 плодolistиков; завязь нижняя. Плоды разнообразные одногнездные с многочисленными семенами. 14 родов и до 90 видов, распространенных по водоемам субтропических и тропических стран земного шара.

В ископаемом состоянии представители семейства встречаются с эоцена.

Stratiotes L., 1753. Тип рода — *Stratiotes aloides* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена и пыльца. Водное многолетнее травянистое растение с крепкими, линейными, шиповатыми по краю

прикорневыми листьями; пыльцевые зерна однобороздные; экваториальная ось 65 μ , полярная ось 49 μ , эллиптические; борозда ши-

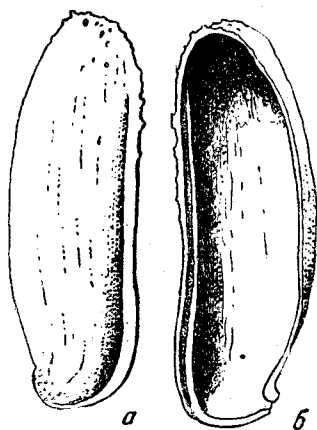
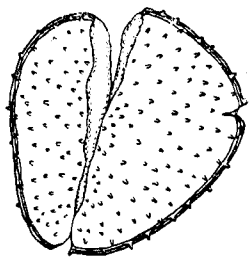


Рис. 358. *Stratiotes* sp. Пыльцевое зерно, $\times 800$; миоцен, Тургайская впадина (Бойцова и Покровская, 1954)

Рис. 359. *Stratiotes aloides* L. Семя: а — снаружи, б — изнутри, $\times 9$. Плейстоцен, р. Кама (колл. П. И. Дорофеева)

рокая, длинная, слабо отграниченная; бороздчатая мембрана тонкая, с шиповатой скульпту-

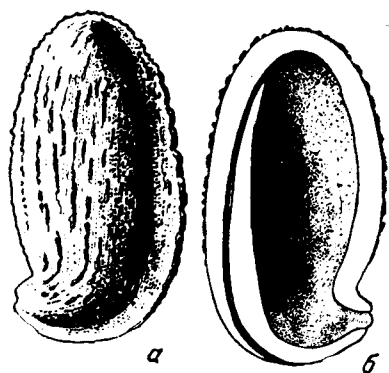


Рис. 360. *Stratiotes tuberculatus* E. M. Reid. Семя: а — снаружи и б — изнутри, $\times 9$. Сармат, р. Ю. Буг (колл. П. И. Дорофеева)

рой, сходной со скульптурой общей поверхности пыльцевого зерна; шипы крупные, несколько притупленные; экзина тонкая, двух-

слойная (рис. 358). В ископаемом состоянии пыльцевые зерна часто разрываются по борозде. Плоды крупные, одногнездные, с многочисленными семенами. Семена 7—10 \times 3—4 мм, продолговатые, слегка S-образно изогнуты в оси, раздутые, толстостенные; внешняя поверхность мелкоячеистая с одиночными или многочисленными бугорками (рис. 359, 360). С эоцена. По семенам: олигоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен Н. Дона, Украины и Белорусии; плиоцен Н. Дона, Украины, Воронежской

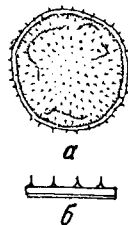


Рис. 361. *Hydrocharis* sp.: а — пыльцевое зерно, $\times 800$; б — деталь скульптуры экзины, $\times 1000$. Сармат, Вост. Предкавказье (колл. БИН)

области, бассейна р. Камы. Вне СССР: эоцен, олигоцен Англии, олигоцен — миоцен Германии; плиоцен Франции, Польши. По пыльце с олигоцена. Олигоцен Южн. Приуралья; миоцен Предкарпатья, Тургайской впадины, Приаралья. Современное распространение: Европа, Кавказ, Зап. Сибирь. Монотипный род.

Hydrocharis L., 1753. Тип рода — *Hydrocharis morsus-ranae* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известна пыльца. Травянистое свободно плавающее по воде растение со шнуровидным стеблем. Пыльцевые зерна без пор и борозд, округлые, диаметр 23—29 μ ; экзина тонкая, двухслойная, с равномерно и часто рассеянными, очень короткими, острыми шипиками (рис. 361). С миоцена. Сармат Вост. Предкавказья. Современное распространение: Европа (кроме Крыма), Кавказ, Ср. Азия, Сибирь, Китай, Индия. Один вид.

Кроме того, из олигоцена Англии описаны плоды рода *Ottelia* Persoon.

ПОРЯДОК 3. ПОТАМОГЕТОНАLES

СЕМЕЙСТВО POSIDONIACEAE LOTSY, 1911*

В семействе один род.

Posidonia Кoenig, 1805 (*Caulinites* Brongn., 1828). Тип рода — *Posidonia oceanica*

* Составила Т. Н. Байковская.

nica Кoenig, 1805; современный. В ископаемом состоянии известны корневища и листья (рис. 362). Погруженные в воду морские многолетние травы. Корневище мощное, деревянистое, ветвистое с короткими междоузлиями, как и стебель, густо покрыто остающимся

волосистыми основаниями листьев. Концы ветвей несут пучки длинных листьев, при основании плотно параллельно сложенных между собой. Листья двурядные, лентовидные, с закругленной верхушкой и пильчатым или цельным краем, снабжены влагалищем. Жилкование параллельное; жилок 13—15; средняя

гоцена Италии, н. миоцена, сармата и н. плиоцена Италии (*Caulinites*). В С. Америке указывается из палеоценовых, эоценовых, миоценовых и плиоценовых отложений. Установлена в нижнетретичных отложениях Гренландии (Атакекердлук). Современное распространение: Средиземное море, Индийский океан, прибрежные бассейны Австралии. Два вида.

СЕМЕЙСТВО ZOSTERACEAE DUMORTIER, 1829*

Многолетние морские подводные травы с разветвленным корневищем и узкими линейными листьями. Цветки мелкие, однодомные или двудомные расположены в соцветия в виде одностороннего початка, заключенного во влагалище верхнего (крящего) листа. Плод—мешечкообразный, односемянный. 2 рода и 13 видов, в умеренных морях всего земного шара. Образуют подводные луга в мелководных спокойных прибрежных зонах. С в. мела.

Zostera L., 1753. (*Zosterites* Brongn., 1823). Тип рода—*Zostera marina* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны корневища и листья. Корневище ползучее, сплюснутое, укореняющееся на узлах (рис. 363). Стебель ветвистый, сплюснутый. Ветви частью стерильные, укороченные, частью цветonoсные, вторично ветвящиеся. Листья двурядные, плоские, линейные с закругленной верхушкой, цельнокрайние, снабженные влагалищем и узким язычком. Жилкование листьев параллельное; жилки немногочисленные, одинаковые (3—7), соединены поперечными анастомозами. С в. мела. В СССР: установлен в эоценовых отложениях Киева (спондиловые глины) и в плиоцене Восточного Закавказья (Апшеронский полуостров). Вне СССР: указывается из верхнемеловых отложений Франции (Экс) и Швеции (Хегане), из ср. эоцена Франции (Парижский бассейн), Италии (Новале), из ср. олигоцена Югославии (Загор) и Италии (Сальцедо), из н. миоцена Швейцарии, Италии и Югославии (Радобой). Современное распространение: прибрежные зоны почти всех морей земного шара. 11 видов.

СЕМЕЙСТВО POTAMOGETONACEAE DUMORTIER, 1829**

Водные или очень редко болотные многолетние травы с корневищами, простым или ветвистым стеблем, с очередными линейными или

* Составила Т. Н. Байковская.

** Составил П. И. Дорофеев (описание пыльцы—Л. А. Куприянова).

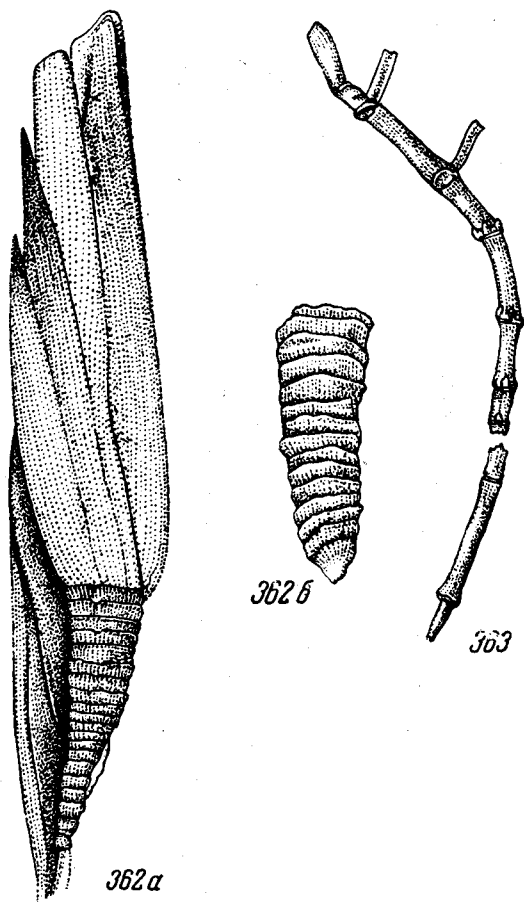


Рис. 362. *Posidonia rogoviczii* Schmalh.: а—корневище с листьями; б—фрагмент корневища. Эоцен, Украина (Шмальгаузен, 1884). Рис. 363. *Zostera kiewiensis* Schmalh. Фрагмент корневища; эоцен, Украина (Шмальгаузен, 1884)

жилка лишь немного более мощная, чем остальные; жилки соединены между собой поперечными анастомозами, листовые рубцы кольцеобразные. Цветки обоеполые. Околоцветник отсутствует или состоит из трех опадающих чешуй. Гинецей паракарпный; завязь верхняя. Плод яйцевидный, мясистый, нераскрывающийся. С палеоцена. В СССР: установлена в эоценовых отложениях Правобережной Украины. Вне СССР: известна из эоцена Бельгии, Парижского бассейна и Италии (в последних двух, как *Caulinites*), из н. олигоцена Тироля (Геринг), из н. и ср. оли-

узко-эллиптическими листьями и колосовидными соцветиями. Цветки обоеполые или однополые. Пыльцевые зерна без пор и борозд округлые, овальные или эллиптические; наибольший диаметр 20—40 μ ; часто наблюдается продолговатое углубление на одной из сторон пыльцевого зерна; экзина двухслойная, тонкая, скульптура сетчатая, стенки сетки однорядные, столбики короткие. Контур пыль-

или сидячими листьями эллиптической, продолговато-овальной или линейной формы, колосовидными соцветиями. Листья линейные или эллиптические 3—5 см длины, в основании суженные в черешок, на верхушке заострены, цельнокрайние, с линейным или дуговидным жилкованием, вторичные жилки поперечные (рис. 364); пыльцевые зерна видов рода *Potamogeton* слабо различаются между собой; различия их состоят главным образом в размерах и степени редуцированности стенок сетки на концах пыльцевых зерен (рис. 365). Плоды — костянки; от околоплодника обычно сохраняется лишь пленчатый и сухой эпикарпий; косточки полукруглые или обратнойцевидные, 1,5—4×1,0—3,0 мм, с согнутым зародышем, на коротких ножках, с центральным или на продолжении брюшной стороны столбиком, раскрывающиеся посредством спинной створки главным образом толстенные, деревянистые, реже стенки плодов кожистые (рис. 366). С мела. Отпечатки листьев — мел — эоцен р. Лозьвы на Урале; миоцен р. Крынки в Приазовье, Киргизии. Плоды — олигоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен Украины, Н. Дона, Белоруссии; плиоцен Н. Дона, Башкирии, Воронежской области, бассейн р. Камы. Вне СССР: олигоцен Англии; миоцен Германии; плиоцен Англии, Голландии, Франции, Германии, Польши. По пыльце с олигоцена. Олигоцен Казахстана; миоцен Приуралья, Вост. Предкавказья, Камчатки; плиоцен Прикаспия, третичные отложения Прибалтики, Зап.-Сибирской низменности. Вне СССР: третичные отложения Америки; миоцен Индии. Современное распространение: водоемы всех континентов. Более 100 видов.

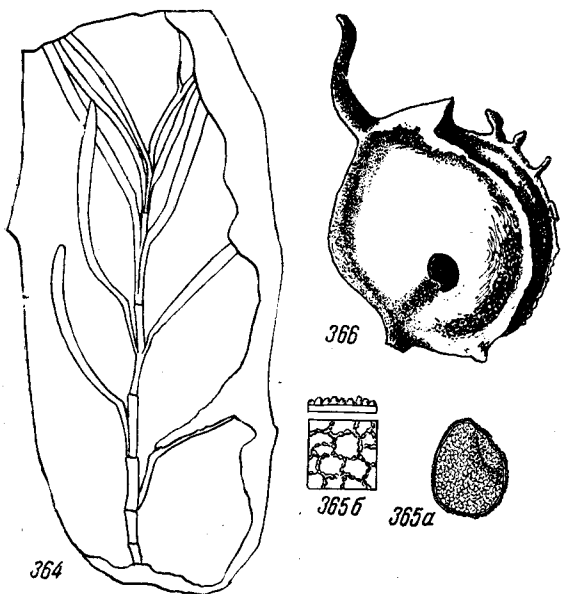


Рис. 364. *Potamogeton mirabilis* Kutuskina. Отпечаток стебля; неоген, Кочкорка, Киргизия (Кутузкина, 1956).
Рис. 365. *Potamogeton corticosus* Nikitin. Плодик, $\times 24$; олигоцен, р. Тым, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева).
Рис. 366. *Potamogeton* sp.: а — пыльцевое зерно, $\times 800$; б — детали скульптуры экзины, $\times 1000$. Неоген, Прибалтика (колл. ВСЕГЕИ)

цевого зерна слабоволнистый. Пыльцевые зерна сходны с пыльцой сем. *Aponogetonaceae*, *Juncaginaceae*, *Liliaceae*; отличаются от первых двух отсутствием борозды, от последнего почти неотличимы. Завязи верхние. Плоды костянковидные или орешковидные. Два рода, распространенные в пресных и солоноватых водоемах всех континентов.

В ископаемом состоянии представители семейства указываются начиная с мела.

Potamogeton L., 1753. Тип рода — *Potamogeton natans* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны отпечатки листьев, плоды и пыльца. Многолетние травянистые растения с корневищем, простым или ветвистым стеблем, очередными черешковыми

СЕМЕЙСТВО ZANNICHELLIACEAE DUMORTIER, 1829*

В семействе один род.

Zannichellia L., 1753. Тип рода — *Zannichellia palustris* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Многолетние водные растения с корневищем, погруженным тонким стеблем, линейными листьями с прилистниками или влагалищем; цветки без околоцветника содной-двумя тычинками и 2—8 пестиками, пазушные; плоды 1—2 мм длины, 0,2—0,5 мм ширины, продолговатые, двояковыпуклые, в оси слабо согнутые, на коротких ножках, с длинным основанием столбиков, на спинке со створкой; стенки тонкие, обычно измятые; поверхность покрыта продолговатыми, невысокими бугорками —

* Составил П. И. Дорофеев.

выпуклыми серединами клеток (рис. 367). С плиоцена. Плиоцен Ростовской области и Башкирии. Современное распространение: почти космополитное растение. Три вида.

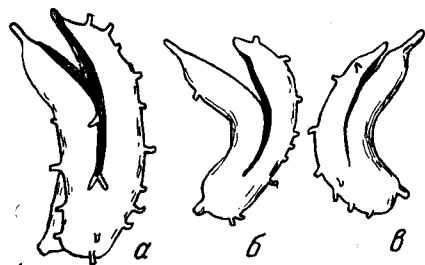


Рис. 367. *Zannichellia pliocenica* D o f. Фрукты (а—в), $\times 16$; плиоцен, Башкирия (колл. П. И. Дороева)

Кроме того, из олигоцена Англии описывается ископаемый род *Limnocarpus* E. M. Reid, соединяющий признаки родов *Potamogeton* L. и *Ruppia* L.

СЕМЕЙСТВО

NAJADACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

В семействе один род.

Najas L., 1753. Тип рода — *Najas marina* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны семена (отпечатки вегетативных побегов *Najadites* мало достоверны). Однолетние водные травянистые растения с линейными или ланцетными, супротивными или мутовчатыми листьями, выемчато-зубчатыми или пальчатыми по краю, одногнездной верхней завязью и односеменным пленчатый плодом. Семена 1,7—5,2 \times 0,6—2,1 мм, продолговатые или веретеновидные, слегка изогнутые в оси, с закругленными или слабо заостренными концами, с кожистой у большинства видов или деревянистой (у *N. marina* L.) ко-

* Составил П. И. Дороева.

журой, внутри гладкой и блестящей, снаружи ячеистой; ячейки разнообразной у разных видов формы: округло-многоугольные, прямоугольные (продольно или поперек ориентиро-

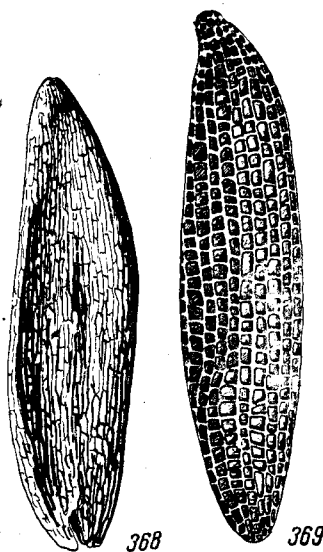


Рис. 368. *Najas lanceolata* C. et E. M. Reid. Семя, $\times 30$; плиоцен, Н. Дон, Ростовская область (колл. П. И. Дороева).

Рис. 369. *Najas pliocenica* D o f. Семя, $\times 30$; плиоцен, Н. Дон, Ростовская область (колл. П. И. Дороева)

ванные), квадратные (рис. 368—369). С олигоцена. Олигоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен Н. Дона, Украины и Белоруссии; плиоцен бассейна р. Камы, Башкирии, Самарской луки, Воронежской области, Н. Дона. Вне СССР: олигоцен Англии, плиоцен Голландии, Польши и Франции. Современное распространение: водоемы всех континентов. Около 40 видов.

ПОРЯДОК 4. LILIALES

СЕМЕЙСТВО LILIACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Большей частью многолетние или однолетние травы, очень редко деревянистые растения. Листья прикорневые или распределенные по всему стеблю, очередные или круговые, мясистые или круговые, мясистые или тонкие, с параллельными, редко параллельно сетчатонервными жилками. Цветки обычно без раз-

* Составила Л. А. Куприянова.

деления на чашечку и венчик, с шестью долями околоцветника, свободными или срастающимися. Пыльцевые зерна одно-двухбороздные, зональнобороздные или трехщелевые, двухпорные, без пор и борозды; диаметр 16—110 м; округлые, эллиптические, овальные; борозды широкие, щелевидные, поры простые (не ободковые); экзина большей частью тонкая, двухслойная; скульптура сетчатая шиповатая, зернистая, иногда с пятнистой текстурой. Пыль-

цевые зерна сем. Liliaceae очень близки по своему строению к пыльце семейства Agavaceae (Palmae), Amaryllidaceae, Bromeliaceae, Iridaceae, Butomaceae.

Изученность пыльцы сем. Liliaceae до сих пор еще недостаточная, в связи с этим определение ее в ископаемом состоянии весьма зат-

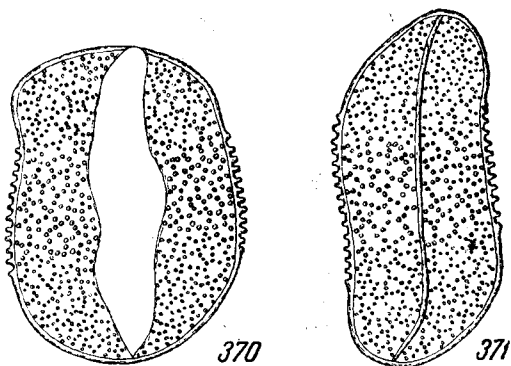


Рис. 370. *Eremurus* sp. Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; акчагыл Монжуклы (Гладкова, 1956). Рис. 371. *Eremurus* sp. Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; плиоцен, п-ва Челекен (Гладкова, 1956)

руднительно. Наиболее характерны для сем. Liliaceae однобороздные пыльцевые зерна с сетчатой скульптурой. Этот тип пыльцы встречается почти во всех подсемействах. Не менее характерными, но значительно более редкими, являются пыльцевые зерна с трехщелевидным отверстием. В основном пыльца с трехщелевидным отверстием встречается большей частью у родов Южного полушария. Поровые пыльцевые зерна довольно редки, они представлены у родов *Colchicum*, *Bulbocodium*, *Merendera* и *Androcymbium*. Примером чрезвычайного разнообразия пыльцы является подсем. *Asphodeloideae*, почти каждая его триба имеет свой специфический характер зерен. Весьма редко встречаются среди представителей сем. Liliaceae пыльцевые зерна, соединенные в тетрады, тетрады были обнаружены пока только у рода *Albuca* (тропическая и Южная Африка), относящегося к трибе Scilleae. Гинецей синкарпный; завязь верхняя. Плод — коробочка или реже ягода. Около 200 родов и до 3000 видов, широко распространенных в умеренных и субтропических областях, с немногими представителями в тропиках.

Eremurus Bieberstein, 1818. Тип рода — *Eremurus spectabilis* Bieb. 1818; современный. В ископаемом состоянии известна только

пыльца. Многолетние, травянистые растения. Пыльцевые зерна однобороздные, длина 33,2—35,0 μ ; ширина 14,0—24,5 μ ; в полярном положении эллиптические; борозда длинная, раскрытая или сомкнутая, с гладкой мембраной, экзина двухслойная тонкая, с мелкой сетчатой скульптурой, ячеи угловатые со стерженьковыми стенками, наиболее крупные ячеи расположены в средней части пыльцевых зерен, по направлению к концам размеры ячеи уменьшаются (рис. 370—371). Ср. плиоцен Зап. Туркмении. Современное распространение: Крым, Зап., Ср. и Центр. Азия. Около 25 видов.

СЕМЕЙСТВО

AMARYLLIDACEAE JAUME ST.-HILAIRE, 1805*

Многолетние луковичные травы. Листья более или менее линейные с параллельными жилками, сходящимися на верхушке и с поперечными вторичными жилками. Цветки обоеполые, актиноморфные; околоцветник лепестковидный, из шести листиков в двух кругах.

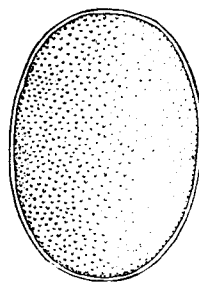


Рис. 372. *Ixiolirion* sp. Пыльцевое зерно, $\times 800$; неоген, Небит-Даг, Туркмения (Гладкова, Самойлович, 1954)

Тычинок шесть (редко больше) с длинными нитями. Пыльцевые зерна одно, реже двухбороздные, с трехщелевидным отверстием, иногда с тремя или более аперттурами, диаметр 17 μ —160 μ ; экзина тонкая двухслойная, скульптура сетчатая или шиповатая; наиболее крупная сетчатая скульптура имеется у пыльцевых зерен рода *Agave*, относимого теперь обычно к отдельному семейству Agavaceae. Пыльцевые зерна сем. Amaryllidaceae сходны с пыльцой сем. Liliaceae. Гинецей синкарпный из трех плодолистиков, завязь нижняя, редко полунижняя, с многочисленными семезачатками. Плод — коробочка, ягода. Более 80 родов и около 1300 видов, распространенных в умеренных и субтропических обла-

* Составила Л. А. Куприянова.

стях, реже в тропиках. В ископаемом состоянии известна только пыльца.

Ixiolirion Fischer, 1821. Тип рода — *Amaryllis tatarica* Pallas, 1776; современный. Пыльцевые зерна однобороздные; длина 48—51 (66) м, ширина 27—30 (42) м; эллиптические, плоско-выпуклые, с проксимальной стороны уплощенные, с латеральной — широко-эллиптические; борозда длил-

ная, доходящая до концов пыльцевых зерен; бороздная мембрана гладкая; экзина тонкая двухслойная; скульптура мелкосетчатая, стенки сетки стерженьковые, ячеи более или менее округлые, к краям борозды переходит в бугорчатую (рис. 372). С неогена. В плиоценовых отложениях Зап. Туркмении (Небит-Даг). Современное распространение: Ср. и Центр. Азия и Зап. Сибирь. Три вида.

ПОРЯДОК 5. DIOSCOREALES

СЕМЕЙСТВО SMILACACEAE VENTENAT, 1899*

Вьющиеся или цепляющиеся кустарники, часто с усиковидными прилистниками и колючими стеблями и ветвями. Стебли облиственные. Листья очередные или супротивные, большей частью кожистые, трехнервные, между тремя жилками сетчатонервные. Цветки двудомные или редко обоеполые, мелкие, в пазушных соцветиях. Листиков околоцветника шесть, свободных или сросшихся в зубчатую трубку. Тычинок шесть, редко больше или меньше; нити свободные или сросшиеся в колонку. Гинецей синкарпный, из трех плодolistиков; завязь верхняя. Плод — ягода. Четыре рода и около 320 видов, широко распространенных в тропических, субтропических и умеренных зонах.

Smilax L., 1753. Тип рода — *Smilax aspera* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии встречаются листья и пыльца. Листопадные или вечнозеленые лианы. Листья округлые, эллиптические, ланцетные или широко-копьевидные. Основание прямосрезанное, сердцевидное, реже закругленное. У эллиптических и ланцетных листьев основание клиновидно-суженное. Верхушка обычно коротко заостренная. Черешки с двумя прилистниками, преобразованными в прицепки. Край листьев цельный, часто волнистый, иногда шиповатый. Жилкование дугонервное; базальные жилки (1—3 пары) достигают верхушки листа; главная и ближайшие к ней базальные жилки выходят из окончания черешка, между тем как крайние базальные жилки ответвляются иногда от соседних с главной базальных жилок; вторичные жилки выражены слабо. Они тонкие, короткие, расходятся на более мелкие жилки во внутренней (ближайшей к главной жилке) части листа или соединяют

главную жилку с соседними базальными; третичные жилки выражены отчетливо, они образуют неправильные, большей частью поперечно-вытянутые петли, заполненные сетью жилок следующих порядков; крайние базальные жилки также соединяются с внутренними поперечными третичными жилками (рис. 373; табл. XXXVII, фиг. 6, 7). Пыльцевые зерна без пор и борозд; диаметр 19,8—21,6 м; округлые или вогнуто-выпуклые; экзина очень тонкая,

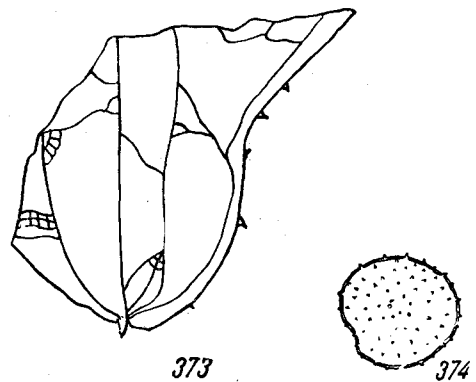


Рис. 373. *Smilax aspera* L. Отпечаток верхней половины листа; плиоцен, Кодор, Абхазия (Колаковский, 1954).
Рис. 374. *Smilax* sp. Пыльцевое зерно $\times 800$; ср. эоцен, Украина (колл. ВСЕГЕИ)

неясно-двухслойная, скульптура шиповатая, шипы короткие, тонко и остроконические около 1 м высоты (рис. 374).

С сеномана. Наибольшего распространения достигает в олигоцене и миоцене. В СССР: известен из верхнемеловых отложений Армении (Даралагез), из эоцена Правобережной Украины; н. сармата Ростовской области (Крынка), из верхнемиоценовых отложений Закарпатской области; из плиоцена Кавказа (Меоре-Атара). Указания Геера (Heer, 1873),

* Составила Т. Н. Байковская (описание пыльцы — Л. А. Куприянова).

для третичных отложений Сахалина ошибочно (*Cercidiphyllum*). Указания Конвентца (Conwentz, 1886) на нахождение цветов в эоценовых янтарях Прибалтики не может считаться достоверным. Вне СССР: указывается из сеномана Чехословакии; из среднего олигоцена Франции (Экс в Провансе), Германии (Флерогей), Италии (Санта Жюстина, Сальцедо); из в. олигоцена Венгрии (Призен, Кундра-тиц), из н. и ср. миоцена Германии и Австрии, нижнего миоцена Чехословакии (Билина), ср. миоцена Швейцарии; из сармата Италии, н. плиоцена Франции (Канталь), из в. плио-

цена Италии; установлен в миоцене Японии. В С. Америке известен в сеномане — туроне Канзаса (свита Дакота) и в различных местонахождениях от палеоцена до плиоцена. По пыльце с палеогена. Палеоген — неоген юга Зап.-Сибирской низменности; ср. эоцен Украины, Южн. Эмбы, Зап. Казахстана; олигоцен Южн. Приуралья; майкоп Кавказа. Вне СССР: третичные отложения Европы и Америки. Современное распространение: тропические и субтропические зоны обоих полушарий, Средиземноморье, умеренные зоны Азии и С. Америки. Около 300 видов.

ПОРЯДОК 6. ZINGIBERALES

СЕМЕЙСТВО ZINGIBERACEAE LINDLEY, 1836*

Многолетние травы с горизонтальным клубневидным корневищем. Листья расположены двурядно, пластинки их обычно крупные,

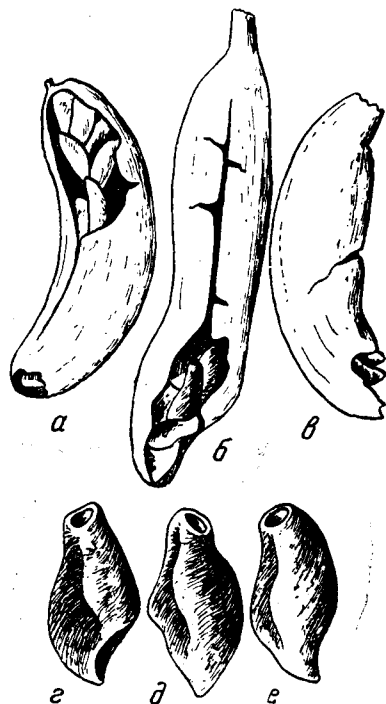


Рис. 375. *Spirematospermum wetzleri* (Heer) Chandler: а—в — плоды; $\times 1$; г—е — семена, $\times 3$. Олигоцен, с. Екатерининское близ г. Тары, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

цветях, большей частью обоеполые. Околоцветник шестилистный. Тычинка одна. Гинецей синкарпный или паракарпный; завязь нижняя. Плоды — трехстворчатые коробочки или мясистые, с многочисленными семенами. 47 родов и около 1400 видов, распространенных в тропических и субтропических странах, с немногими видами, заходящими в умеренную зону.

Достоверных остатков семейства на территории СССР неизвестно.

Spirematospermum Chandler, 1925. Тип рода — *Gardenia wetzleri* Heer, 1859. Формальный род, условно сближаемый с *Globbeae* из *Zingiberaceae*. Известен в ископаемом состоянии по характерным плодам и семенам. Плоды 30—70 \times 12—18 мм, продолговато-эллиптические, слегка согнутые в оси, в поперечном сечении округлые, но обычно сплюснутые, сидящие парами на коротких плодоножках; стенки кожистые, снаружи продольно-штриховатые; развиваются из трех плодолистиков с тремя париентальными плацентами, к которым по два ряда в каждой плаценте прикрепляются многочисленные семена, освобождающиеся, по-видимому, после сгнивания плода; семена 7—9 \times 3—4 мм, неправильно сигаровидные, на одном конце заостренные, на другом — срезанные, с округлым отверстием, из которого выходит тонкая семяножка; кожура толстая, деревянистая, поверхность спирально исчерченная, блестящая (рис. 375). По-видимому, травянистое растение или лиана, распространенная близ воды. С эоцена до плиоцена. Олигоцен Прибалтики (Калининградский п-ов), Тургай, олигоцен — миоцен Зап. Сибири, миоцен Украины Н. Дона и Алдана; плиоцен Украины и Воронежской области. Вне СССР: эоцен, олигоцен Англии; миоцен; плиоцен Германии.

с многочисленными тесно расположенными параллельными жилками, косо отходящими от средней жилки. Цветки одиночные или в со-

* Составил П. И. Дорофеев.

СЕМЕЙСТВО CANNACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Крупные многолетние корневищные травы. Листья крупные, преимущественно удлинненно-эллиптические или широко-эллиптические, с охватывающим стебель черешком. Жилкование перистое; главная жилка мощная, выдающаяся; вторичные жилки многочисленные, камптодромные. Цветки крупные, обоеполые, трехчленные, зигоморфные, собраны в крупные колосовидные соцветия. Один род (*Canna*), заключающий до 60 видов, распространенных в тропической Америке.

В ископаемом состоянии известны роды *Canna* и *Cannophyllites*.

* Составила Т. Н. Байковская.

ПОРЯДОК 7. JUNCALES

СЕМЕЙСТВО JUNCACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Многолетние или однолетние травы, редко кустарники. Стебли короткие. Листья большей частью прикорневые, обычно линейные или нитевидные. Цветки обоеполые или однополые, актиноморфные. Околоцветник пленчатый или кожистый, из шести листиков, расположенных в двух кругах. Тычинок шесть или три. Пыльцевые зерна однобороздные, объединены в округло-тетраэдрические тетрады; диаметр тетрады 20—50 (68) μ ; пыльцевые зерна в тетраде плотно сжаты друг с другом, диаметр зерна 25—30 μ ; борозды овальные или почти округлые с бороздками рыхло зернистыми мембранами; оболочка материнской тетрады тонкая, переходящая с зерна на зерно, с рыхлой равномерно рассеянной зернистой скульптурой, отдельные пыльцевые зерна через оболочку ясно видны; экзина тонкая; контур пыльцевых зерен ровный (рис. 376). Гинецей паракарпный, из трех плодолистиков; завязь верхняя. Плод коро-

* Составила Л. А. Куприянова.

Cannophyllites Nilsson, 1832. Тип — *Cannophyllites septentrionalis* Nilsson, 1832; из эоцена Франции (Парижский бассейн). В ископаемом состоянии известны только листья. Листья простые, цельные, цельнокрайние, иногда край волнистый; вторичные жилки обычно слегка изогнутые или почти прямые, тонкие, многочисленные параллельные. В. мел — н. миоцен. В СССР: установлен в в. олигоцене Сев.-Вост. Казахстана (Ашутас) и в миоцене Зап. Сибири. Вне СССР: известен из эоцена Франции (Парижский бассейн); ср. олигоцене Италии (Санта Пристина); н. миоцена Югославии (Радобой). В С. Америке указывается из верхнемеловых — эоценовых отложений. Вне СССР: известен в ископаемом состоянии также род *Canna*.

бочка. Восемь родов и около 315 видов, широко распространенных в умеренных областях и в Южном полушарии.

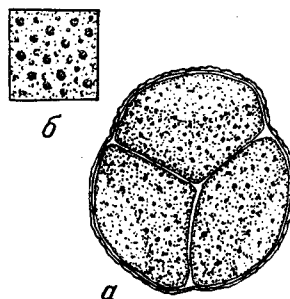


Рис. 376. *Juncaceae* gen. sp.: а — пыльцевое зерно, $\times 800$; б — деталь скульптуры экзины, $\times 1000$; сармат, Днепр (Ананова, 1954)

Пыльца родов сем. *Juncaceae* почти неразличима по своему строению и чрезвычайно сходна с пыльцой сем. *Thurpiaceae*. С неогена. Сармат Днепра.

ПОРЯДОК 8. CYPERALES

СЕМЕЙСТВО

CYPERACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1879*

Водные, болотные или сухопутные, однолетние или многолетние травы с линейными листьями, собранными главным образом

* Составил П. И. Дорофеев (описание пыльцы — Л. А. Куприянова; описание рода *Cyperacites* — Т. Н. Байковская; описание рода *Caricopsis* — В. А. Самылина).

в основании или очередно расположенными на стеблях, с колосовидными или метельчатыми соцветиями. Цветки очень мелкие, обоеполые или однополые. Околоцветник редуцирован и обычно представлен чешуями, щетинками или полностью отсутствует; тычинок одна-шесть, обычно три. Пыльцевые зерна одно-четырепоровые, наибольший диаметр 16—66 μ овальные или почти округлые. Если пора одна, то она большей частью округлая,

ободковая; если пор четыре, то одна из них более или менее округлая, расположена на широком конце пыльцевого зерна, три — боковые удлиненные, часто щелевидные, с бахромчатыми неровными, слабо приподнятыми краями; поровые мембраны с зернистой скульптурой; экзина тонкая, двухслойная, скульптура бугорчатая; у пыльцевых зерен некоторых родов, возможно, экзина текстурная. Однопоровые пыльцевые зерна родов *Marania*, *Diplasia*, *Hypolytrum* и других сходны с пыльцевыми зёрнами злаков и Restiopsaceae. От последних отличаются характером скульптуры экзины, а от пыльцы злаков

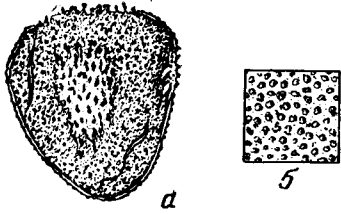


Рис. 377. Cyperaceae gen. sp.:
а — пыльцевое зерно, $\times 800$;
б — деталь скульптуры экзины;
 $\times 1000$. Неоген, Зап.-Сибирская
низменность, р. Обь (колл.
ВСЕГЕИ)

более крупной порой и фрагментированным оперкулумом (рис. 377). Гинецей паракарпный из трех плодолистиков; завязь верхняя, с одним базальным семязачатком. Плод ореховидный, нераскрывающийся. Более 80 родов и около 3200 видов широко распространенных по земному шару.

В ископаемом состоянии достоверные представители семейства, главным образом по плодам известны с олигоцена, проблематичные — с мела.

Dulichium Persoon, 1805. Тип рода — *Cyperus arundinaceus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Травянистое водно-болотное растение, с высоким стеблем, линейными очередными листьями и метельчатым соцветием. Плоды 3—3,2 \times 0,5—0,7 мм, продолговато-овальные, плоско-выпуклые, по краю слегка окантованные, с длинным столбиком на верхушке, в основании суженные в ножку, от которой отходят зазубренные по краю щетинки; стенки кожистые, обычно измятые, поверхность ячеистая коричневатого-желтого цвета, блестящая; ячейки крупные, округло-шестиугольные, расположенные в продольных рядах (рис. 378). С. олигоцена. В СССР: олигоцен, миоцен Зап. Сибири,

Свердловской области, миоцен Алдана, плиоцен Воронежской области, Н. Дона, Украины, бассейна р. Камы; плейстоцен Белоруссии, Смоленской и Рязанской областей. Вне СССР:

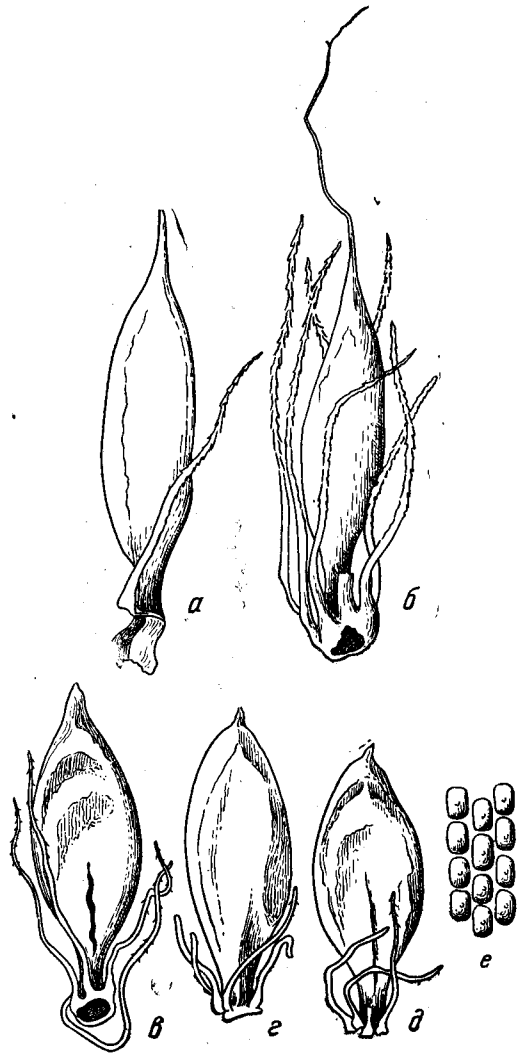


Рис. 378. а, б. *Dulichium arundinaceum* (L.) Britt. — плоды, $\times 15$; рис — вюрм, с. Н. Боярщина на р. Каспле, Смоленская область (колл. П. И. Дорофеева); в—е — *Dulichium marginatum* (C. et E. M. Reid) Dorof. — плоды, $\times 15$; е — ячейки поверхности фиг. в; олигоцен, с. Козюлино на р. Томи (колл. П. И. Дорофеева)

плиоцен Голландии, Германии, Польши; плейстоцен Дании (рис. 379). Современное распространение: болота и берега водоемов главным образом восточной части С. Америки (от Ньюфаундленда до Флориды, на запад до Миннесоты и Техаса) (см. рис. 379). Монотипный род.

Scirpus L., 1753. Тип рода — *Scirpusylvaticus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Травянистые растения с корневищами, трехгранным или ци-

ком; стенки разной толщины; поверхность мелкоячеистая, или мелкобугорчатая, или поперечноморщинистая, черного или коричневого цвета (рис. 380; табл. XXXVI, фиг. 10). С олигоцен-

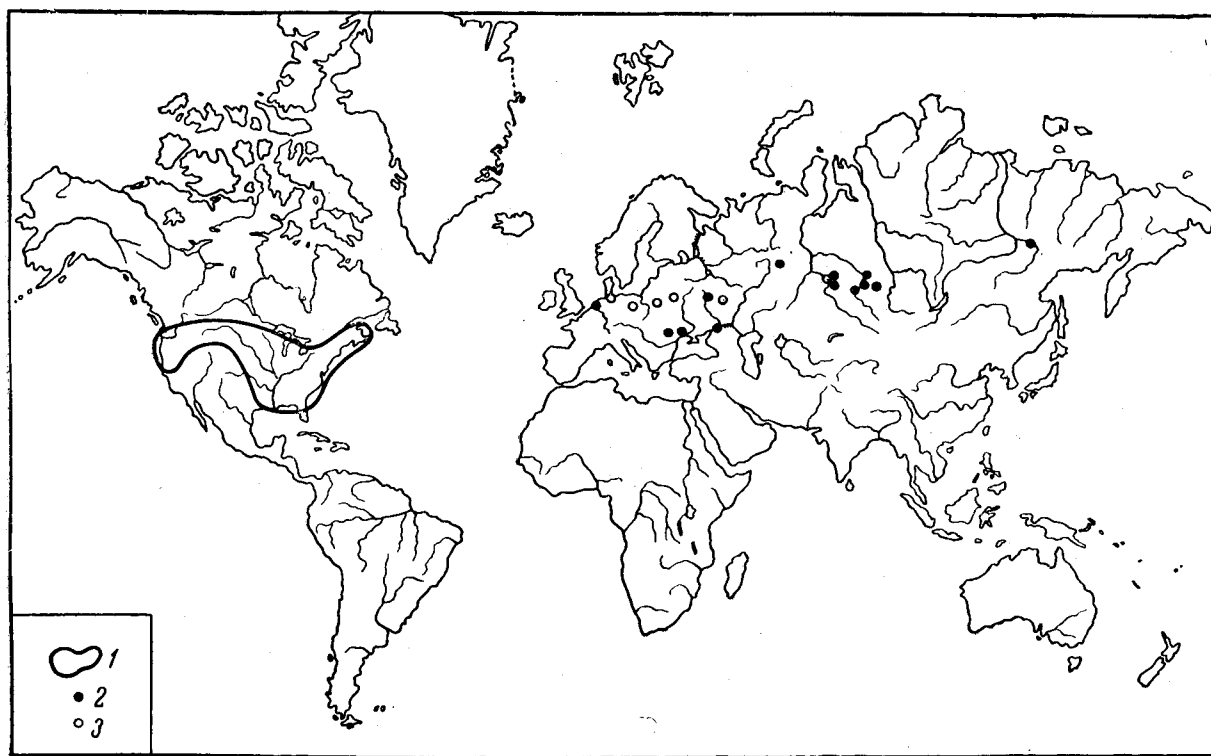


Рис. 379. *Dulichium arundinaceum* (L.) Britt. — современный ареал (Muenscher, 1944) [1] и находки плодов рода в третичных [2] и плейстоценовых [3] отложениях

линдрическим стеблем, линейными листьями, колосовидными соцветиями, собранными в метелки или головки. Плоды 1—3 мм длины,

на. Олигоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен Н. Дона, Белоруссии; плиоцен Воронежской области, Н. Дона, бассейна р. Камы. Вне СССР: плиоцен Англии, Голландии, Польши. Современное распространение; берега водоемов всех континентов, но главным образом умеренные области. Около 200 видов.

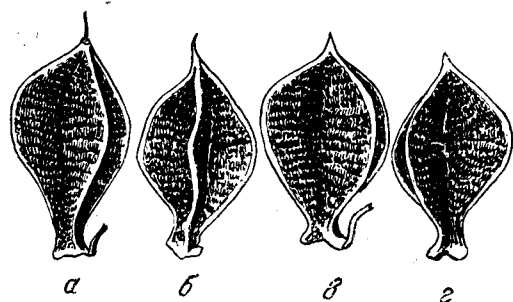


Рис. 380. *Scirpus palibinii* Nikit. Плоды (а-г), ×10; миоцен, с. Киреевское на р. Оби — Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

обратнойцевидные, плосковыпуклые или трехгранные, в основании суженные в ножку, от которой отходят щетиновидные доли околоцветника, на верхушке с прямым округлым, округло-трехгранным или коническим столби-

Cladium P. Brown, 1756. Тип рода — *Schoenus mariscus* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды. Многолетние травы с высоким цилиндрическим облиственным стеблем, линейными, по краю пильчатыми листьями, с метельчатым соцветием. Плоды обратнойцевидной или булавовидной формы 2,5—3 мм длины, на верхушке со слабо заостренным бугорком, в основании с тремя лопастями, иногда значительно отходящими от основания, с ложбинками на боках или без ложбинок; поверхность шероховатая, черная оболочка плода толстая (рис. 381—382). С олигоцена. В СССР: олигоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен Н. Дона, Белоруссии, Башкирии; плиоцен

Абхазии. Вне СССР: плиоцен Англии. Современное распространение: берега водоемов тропических и теплоумеренных областей всех континентов, кроме Африки. Около 30 видов.

Carex L., 1753. Тип рода — *Carex hirta* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны плоды, редко сохраняются плоды в мешочках. Многолетние, реже однолетние

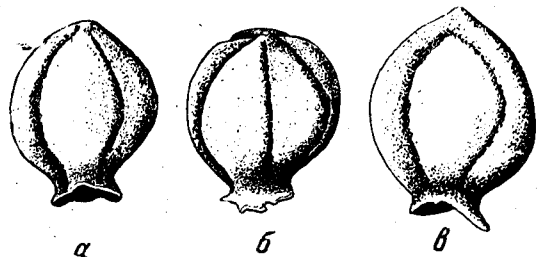


Рис. 381. *Cladium* aff. *mariscus* (L.) R. В г.: а—в — плоды, $\times 15$; третичные бурые угли Башкирии (колл. П. И. Дорофеева)

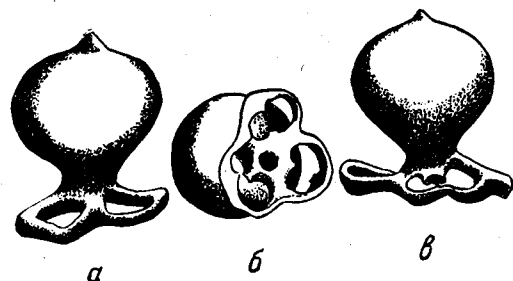


Рис. 382. *Cladium europaeum* Doroф.: а—в — плоды, $\times 15$; миоцен Комарова на р. Сал, Ростовская область (колл. П. И. Дорофеева)

травы с корневищами, с трехгранным или цилиндрическим стеблем, линейными листьями, колосовидными соцветиями. Плоды 2—3 мм длины, в очертании обратнойцевидные или эллиптические, плосковыпуклые или трехгранные, с довольно широким основанием, но иногда на узких ножках, на верхушке с коническим или цилиндрическим столбиком, иногда довольно длинным и изогнутым; поверхность мелкоячеистая, желто-коричневого цвета; ячейки округло-многоугольные в продольных рядах; мешочки яйцевидные тонкие, с продольными жилками (рис. 383, 384).

С олигоцена. В СССР: олигоцен Зап. Сибири; миоцен Зап. Сибири, Алдана, Украины, Белоруссии, Н. Дона; плиоцен Воронежской области, Украины, Н. Дона, бассейна р. Камы, Самарской луки, Абхазии. Вне СССР: плиоцен Голландии, Германии, Польши. Современное распространение: широко распространен по земному шару, главным образом в умеренной зоне. Свыше 1000 видов.

Cyperacites Schimper, 1870. Тип рода — *Cyperites dubius* Heeg, 1855; сармат, Энинген, Швейцария. В ископаемом состоянии встречаются корневища, листья, стебли. В этот род, согласно Гееру (Heeg, 1855), включаются все остатки представителей семейства Сурегасеае, которые не могут быть более точно отнесены к какому-либо определенному роду. Листья длинные, линейные с редкими килевидно выступающими мощными жилками и более тонкими многочисленными жилками между ними. С миоцена. В СССР: установ-

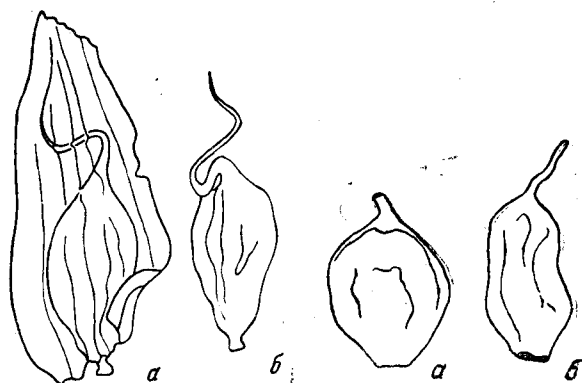


Рис. 383. *Carex rostrata* Stokes. Плоды (а, б), $\times 9$; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

Рис. 384. *Carex* sect. *vigneae*. Плоды (а, б), $\times 9$; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

лен в палеоценовых отложениях Зее-Буреинской равнины, в неогене Грузии (Годердзский перевал); в миоцене Дальнего Востока (Суйфун). Вне СССР: встречается иногда во всех разрезах третичных отложений. Изредка указывается из верхнемеловых отложений С. Америки.

Caricopsis Samylin, 1960. Тип рода — *Caricopsis laxa* Sam., 1960. В ископаемом состоянии известны облиственные побеги с соцветиями. Стебли тонкие, без углов, трехгранные (?); листья линейные, с тонкими параллельными жилками.

Соцветия конечные, компактные или рыхлые, колосовидные, состоят из центральной оси и сидящих на ней небольших колосков, иногда ветвистые. Плоды трехгранные, мелкие, около 1 мм в длину и 0,5 мм в ширину. Соответствует современному роду *Carex*. С н. мела. В СССР: Н. мел (апт—альб) р. Зырянки (бассейн р. Колымы).

Вне СССР: приводятся также роды *Scirpitis* Dusem, *Cyperocaolon* Lingelsceim.

ПОРЯДОК 9. POALES (GRAMINALES)

СЕМЕЙСТВО POACEAE BARNHART, 1895 (GRAMINEAE)¹

Однолетние, двулетние или многолетние травы, реже древовидные растения (среди бамбуков). Стебель цилиндрический, реже более или менее сжатый с боков, простой или ветвистый, прямостоящий или ползучий, укореняющийся в междоузлиях. У большинства злаков междоузлия внутри полые, реже заполнены сердцевиной. Основания (влагалища) листьев открытые или вдоль сросшиеся. Листья расположены попеременно в два ряда, реже спирально, преимущественно линейные или удлинненно-ланцетные, различной величины, цельнокрайние, с многочисленными параллельными жилками, часто с более резко выраженной центральной жилкой. У листьев почти всегда есть язычок в виде небольшой притупленной, заостренной или расщепленной пленки или в виде ряда небольших ресничек, реже язычка нет. Цветки мелкие, обычно обоеполые, реже однополые, с очень редуцированным околоцветником, собраны в колосовидные, метельчатые или кистевидные соцветия, состоящие из многочисленных, реже немногих колосков. Тычинок одна—шесть, редко больше, обычно три. Пыльцевые зерна однопоровые; диаметр 14—130 м, округлые, эллиптические или овальные; пора округлая, ободковая, снабженная крышечкой, часто отсутствующей у ископаемых пыльцевых зерен; отверстие поры более или менее округлое, диаметр 1,5—9 м; экзина тонкая, двухслойная, текстура пятнистая; контур ровный или волнистый. Пыльца злаков по строению поры сходна с пылью сем. Restionaceae и особенно с пылью Flaggeliaceae, отличается от них характером скульптуры экзины (рис. 385). Гинецей паракарпный, из трех плодolistиков; завязь верхняя. Плод обычно сухой—зерновка с оболочкой, приросшей к семени; реже плод мешковидный, с оболочкой, рыхло окружающей семя; редко плод орехообразный или ягодообразный (у некоторых бамбуков). До 600 родов и около 10 000 видов, распространенных по всему земному шару.

Остатки злаков известны с в. мела, но особенно часто встречаются в третичных отложениях. Они сохраняются в форме листьев, стеблей и корневищ. Однако выделение родов среди этих остатков, если они находятся в форме отпечатков, является весьма услов-

ным, вследствие однотипности листьев злаков и невыразительности отпечатков стеблей и корневищ. В ископаемом состоянии указывались многочисленные роды, однако обычными и, по всей вероятности, более достоверными являются *Arundo* L. и *Phragmites* Adans.

По пыльце известны с мела. В СССР: мел Зап. Казахстана, Сев.-Вост. Сибири; эоцен Дона; олигоцен Сев. Казахстана, Устюрта, Ниж. Приобья, в. олигоцен Зайсанской впадины; миоцен Предкарпатья, Днепра, Дона, Вост. Предкавказья, Нижн. Приобья, Тургай-

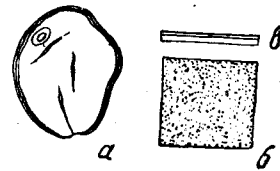


Рис. 385. Poaceae (Gramineae) gen. sp.: а — пыльцевое зерно, $\times 800$; б — деталь экзины, $\times 1000$. Миоцен, Тургайская впадина (колл. ВСЕГЕИ)

ской впадины, юга Зап.-Сибирской низменности, вост. побережья Камчатки; апшерон и мэотис Вост. Предкавказья.

Arundo L., 1753. Тип рода — *Arundo donax* L., 1753. В ископаемом состоянии известны листья, стебли, корневища. Крупные многолетние растения с толстым длинным корневищем. Стебель большей частью прямой (обычно 2—4 м высоты), толстый (до 4 см). Листья длинные, постепенно заостренные, 3—6 см ширины с многочисленными параллельными жилками. Метелка густая, крупная, очень ветвистая (табл. XXXVII, фиг. 4). В ископаемом состоянии часто указываются остатки листьев определяемых как *Arundo* (преимущественно *A. goeppertii* Heeg и *A. pseudogoeppertii* Bergu). Однако отнесение подобных отпечатков к *Arundo* является условным. Можно определенно говорить только о их принадлежности к однодольным травянистым растениям. Обычно указывается из верхнемеловых и третичных отложений всех континентов. Современное распространение: Средиземноморье, Канарские и Азорские о-ва, Сев. Африка, Малая Азия. Около шести видов.

Phragmites Adanson, 1763. Тип рода — *Arundo phragmites* L., 1753. В ископаемом состоянии известны листья, стебли, корневища. Крупные многолетние растения

¹ Составила Т. Н. Байковская (описание пыльцы — Л. А. Куприянова, с участием А. Л. Тахтаджяна (*Graminophyllum*)).

с длинными толстыми корневищами. Стебли обычно прямые, высокие (0,8—4(9) м), до 12 мм толщины, гладкие, доверху олиственные. Листья линейные, длинные с многочисленными жилками 1—5 см ширины (табл. XXXVII, фиг. 5). Метелка густая, реже рыхлая. Обычен во всех третичных отложениях всех континентов, иногда указывается для в. мела. В ископаемом состоянии известно несколько видов, но разделение их, так же как и различие с остатками *Arundo*, чрезвычайно условно. От рода *Arundo* в ископаемом состоянии принято отличать по меньшей ширине листьев, стеблей и корневищ. Современное распространение: три вида, из которых один является космополитом, один произрастает в тропической Азии и один в Аргентине.

Graminophyllum Conwentz, 1886. Тип рода—*Graminophyllum succineum* Conw., 1886. Формальный род, предложенный для обозначения всех тех ископаемых остатков листьев злаков, родовое определение которых не представляется возможным. Обычно в па-

леоботанической литературе пользуются для этой цели названием *Poacites*, предложенным Шлоттхеймом (Schlottheim, 1820) для обозначения некоторых листьев каменноугольного возраста, которые он ошибочно относил к злакам. Что касается *Poacites carinatus* Brown, 1822, то это, по-видимому, лист какого-то древовидного плауновидного, а *Poacites cocoinus* Lindley et Hutton это, по всей вероятности, каламит (Seward, 1898). Впоследствии это название было использовано также для листьев некоторых третичных злаков (*Poacites laevis* A. Br., *P. firmus* Heeg). Однако согласно правилам номенклатуры родовое название *Poacites* невозможно применять к покрытосеменным.

Устанавливаемые А. А. Колаковским в плиоцене Абхазии листья *Bambusa Sternb.* и *Panicum L.* не вполне достоверны. Более достоверна *Sasa kodorica* Kolak. из нижнего плиоцена (понта) Абхазии.

Вне СССР: приводятся также роды *Arundinarites* Saporta, *Pseudophragmites* Saporta, *Berriochloa* Elias, *Stipidium* Elias.

ПОРЯДОК 10. ARECALES (PALMALES)

СЕМЕЙСТВО

ARECACEAE C. H. SCHULTZ, 1832 (PALMAE)¹

Вечнозеленые древовидные растения обычно с колонообразными, неветвящимися стволами, реже кустарники или лианы. Нередко стволы покрыты остатками листовых черешков и листовых влагалищ. Листья крупные, до нескольких метров, веерные или перистые. Цветки мелкие, актиноморфные, обоеполые или чаще однополые, трехчленные, собраны обычно в крупные разветвленные соцветия. Чашелистиков и лепестков по три. Тычинок обычно шесть, в двух рядах, редко тычинки многочисленные. Пыльцевые зерна однобороздные, двухбороздные или опоясанно-бороздные, иногда двухпоровые; очертание в полярном положении овальное; форма борозд различна: от короткой широкой до узкой длинной; борозды хорошо выражены, с гладкой мембраной; иногда на проксимальной стороне имеется небольшая трехугольная щель; строение и количество слоев эскины различно, в зависимости от принадлежности к роду: тонкая однослойная, грубая двухслойная; скульптура эскины очень разнообразна: мелко-крупнозернистая, шиповатая, булавовидная, бугорчатая,

сетчатая, в зависимости от принадлежности к роду. Пыльца пальм имеет сходство с пыльцой *Cycadaceae*. В ископаемом состоянии очень часто определяется только в пределах семейства (рис. 386—390). Гинецей обычно ценокарпный, редко апокарпный. Плоды костянки или реже ягодообразные. 210 родов и около 4000 видов, распространенных в тропических и субтропических областях обоих полушарий.

В ископаемом состоянии представители семейства без родового определения известны из в. мела восточного склона Ср. Урала; в. мела—палеогена Зап.-Сибирской низменности, Тургайской впадины; олигоцена Приморья (ДВК), палеогена—н. миоцена Украины, Кавказа, Н. Дона, Н. Волги; в. миоцена низовьев Днепра.

Livistona R. Brown, 1810 (*Sabalites* Saporta, 1865). Тип рода—*Livistona inermis* R. Br., 1810; современный. В ископаемом состоянии известны листья. Высокие деревья иногда до 25 м высотой, с веерными листьями. Черешки без шипов, с шипами только в нижней половине по всей, или почти по всей длине они усажены загнутыми книзу острыми шипами. Черешки в поперечном сечении более или менее трехгранной формы, сверху плоские или выпуклые, снизу выпуклые, у места при-

¹ Составили Т. Н. Байковская с участием А. Л. Тахтаджяна (*Livistona*, *Trachycarpus*, *Palmophyllum*), описание пыльцы—И. М. Покровская, описание пыльцы *Nyssa*—А. М. Гладкова).

крепления пластинки до 3,5 см ширины. Основание пластинки обычно симметричное. Пластинка в очертании округлая или почковидная, рассеченная до половины или ниже на 70—80 или меньшее число долей (редко только на 10—12 долей). Рахис узкий. Вентральный гребень рахиса маленький, свободный, продолговатый, на верхушке закругленный,

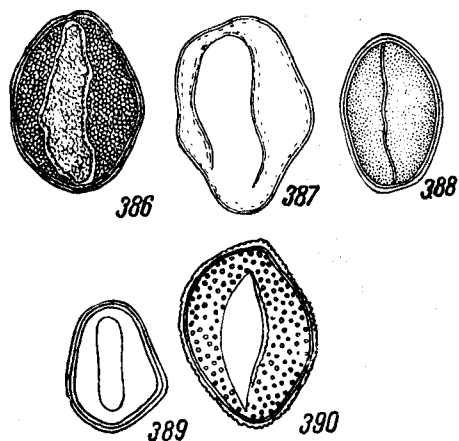


Рис. 386. *Arecaceae* (*Palmae*) gen. sp. Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 900$; апт.-альб.-сеноман, Зап.-Сибирская низменность (Панова, 1960). Рис. 387. *Arecaceae* (*Palmae*) gen. sp. Пыльцевое зерно; полярное положение, $\times 800$; в. мел Дальний Восток (Седова, 1960). Рис. 388. *Arecaceae* (*Palmae*) gen. sp. Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; в. эоцен, Тургайская впадина (Бойцова, 1960). Рис. 389—390. *Arecaceae* (*Palmae*) gen. sp. Пыльцевые зерна, полярное положение, $\times 800$; ср. эоцен (бучакская свита) Украина, (Щекина, 1953)

у основания сердцевидный, с приподнятыми краями, снабженными тонким окаймлением. Дорзальный гребень короткий, до 20 см длины или значительно короче (табл. XXXVIII, фиг. 3; табл. XXXIX, фиг. 1). С эоцена. В СССР: неогеновые отложения Зап. Грузии (Годердзский перевал), возможно также плиоцен Абхазии (кimmerийские отложения окрестностей с. Кобулет). Вне СССР: эоцен Англии, олигоцен и миоцен Южн. Франции, Италии, Югославии, Австрии, Чехословакии. Современное распространение: тропические и субтропические области Южн. и Юго-Вост. Азии, Новая Гвинея, Полинезия и Вост. Австралия. На севере виды *Livistona* доходят до Южн. Китая и Южн. Японии. Около 20 видов.

Trachycarpus H. Wendland, 1861. Тип рода — *Trachycarpus excelsus* Wendl.,

1861; современный. В ископаемом состоянии известны листья и пыльца. Деревья до 12 м высотой со стволом до 15—20 см в диаметре. Листья веерные. Черешки без шипов, по краям более или менее мелкопильчатые или гладкие, сверху слегка выпуклые или почти плоские, у места прикрепления пластинки от 5 до 20 мм ширины. Пластинка в очертании почти округлая или продолговатоокруглая и у основания ширококлиновидная, разрезана на $\frac{1}{3}$ и $\frac{1}{2}$ или более своей длины на 30—40 долей. Вентральный гребень рахиса небольшой, тупой или реже остроконечный, обычно более или менее асимметричный. Дорзальный гребень отсутствует или слабо выраженный, треугольный (рис. 391, табл. XL, фиг. 1). Пыльцевые зерна однобороздные; экваториальная ось 28 μ ; полярная ось 19 μ ; очертание в по-

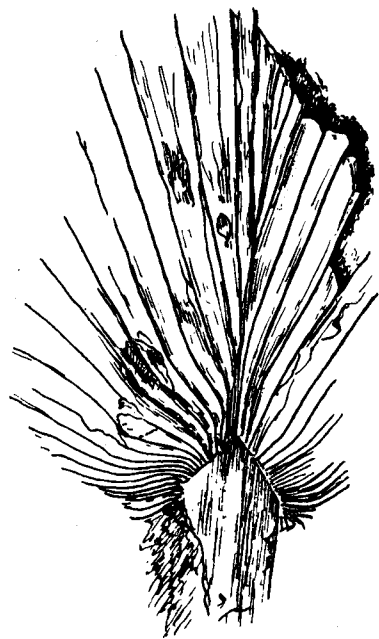


Рис. 391. *Trachycarpus rhapifolius* (Sternb.) Takht. Отпечаток фрагмента листа; эоцен, Украина (колл. Пименовой)

лярном положении овальное; борозда узкая, довольно короткая, не доходит до полюсов пыльцевого зерна, мембрана борозды гладкая; экзина тонкая двухслойная; двухслойность видна только при увеличении около 900 (с иммерсией), скульптура сетчатая, ячейки различной формы, от округлых до угловатых (рис. 392). С эоцена. В СССР: эоцен Сев.-Вост. Казахстана (Павлодарское Прииртышье), Украины (Воляница, Арсеньевка,

Рыжаны, Рудня Барановская, Аджамка, Могильно в Житомирской области, Екатеринопольское бурогольное месторождение). По пыльце: олигоцен бассейна р. Майхэ (Дальний Восток, Приморье), в миоцен низовьев Днепра. Вне СССР: палеогеновые и неогеновые отложения Европы от эоцена и особенно нижнего олигоцена до верхнего миоцена, а может быть, и до плиоцена, если правильно определение фрагмента средней части листа

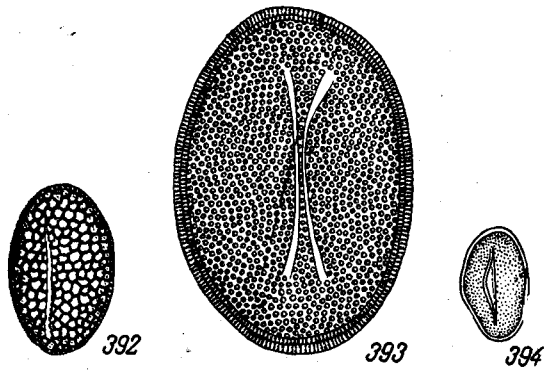


Рис. 392. *Trachycarpus* sp. Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; олигоцен, Приморье (Седова, 1956).
Рис. 393. *Sabal* sp. Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; в мел, Тургайская впадина (Бойцова, 1960).
Рис. 394. *Phoenix* sp. Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; в эоцен, Тургайская впадина (Бойцова, 1960)

из долины Роны (Дераре, 1922). Современное распространение: субтропические области Гималаев, Бирмы, Китая и Японии. Четыре вида.

Sabal Adanson, 1763. Тип рода — *Corypha minor* Jacquin, 1776; современный. В ископаемом состоянии известны листья и пыльца. Бесстебельные или древовидные растения с веерными листьями. Черешки без шипов, по краям гладкие или мелкопильчатые, сверху более или менее вогнутые, у места прикрепления пластинки от 1 до 5 см ширины. Основание пластинки обычно более или менее асимметричное. Пластинка рассечена на 16—80 или более долей. Цельная часть пластинки очень короткая (иногда фактически отсутствует) или же занимает $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ или более длины пластинки. Вентральный гребень рахиса более или менее округлый, обычно асимметричный, тупой и обычно очень короткий, лишь иногда 3—5 см длины или чаще он острый и более или менее остроконечный, от 2 до 10 см и более (иногда до 20 см) длины, края его более или менее загнуты кверху. Дорзальный гребень короткий, от 4 до 20 см длины или

простирающийся почти до конца листовой пластинки (табл. XXXVIII, фиг. 1, 2). Пыльцевые зерна однобороздные; полярная ось — 25 μ ; экваториальная ось 33—44 μ ; очертание в полярном положении — овальное; борозда длинная, узкая; мембрана борозды гладкая; экзина толстая, двухслойная; скульптура ямчатая; ямки округлые с толстыми стенками, густо расположены (рис. 393). С в. мела. На территории СССР беспорные отпечатки листьев *Sabal* известны только из среднего миоцена Дагестана (Байковская, 1950). Все остальные указания для территории СССР сомнительны. Большинство отпечатков, ранее определенных как *Sabal*, А. Л. Тахтаджян (1958) относит к роду *Trachycarpus*, или же к *Livistona*. По пыльце с в. мела. В мел Тургайской впадины. Вне СССР: установлен для палеогена и миоцена Европы и для третичных стложений всех возрастов, а также для плейстоцена С. Америки. Современное распространение: юг и юго-восток США, Мексика, Гватемала, Британский Гондурас, Панама, Колумбия, Венесуэла, Б. Антильские, Багамские и Бермудские о-ва. 26 видов.

Phoenix L., 1753. Тип рода — *Phoenix dactylifera* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны остатки листьев, цветков и пыльцы. Деревья или кустарники с однажды перистыми листьями. Сегменты листьев жесткие, линейноланцетные, заостренные, вдоль складчатые. Цветки однополые, сидячие. Мужские цветки продолговатые или яйцевидные с бокаловидной трехзубчатой чашечкой. Лепестков три, сросшихся у основания, косопроделговатых или яйцевидных. Тычинок три, реже шесть или девять; нити тычинок короткие, шиловидные, у основания сросшиеся; пыльники линейно-продолговатые. Пыльцевые зерна однобороздные, полярная ось 8,5—14,5 μ , экваториальная ось 17—22,7 μ ; очертание в полярном положении овальное, широко-овальное; борозда продольная, длинная, узкая или широкая, в зависимости от степени набухания пыльцевого зерна; мембрана борозды гладкая; экзина тонкая, однослойная; скульптура мелкозернистая (рис. 394). Женские цветки шарообразные, почти равной величины с мужскими; чашечка бокаловидная, трехзубчатая; венчик трехлепестный, с округлыми вогнутыми лепестками; рудиментарных тычинок шесть. С эоцена. В СССР: только по цветкам (эоценовые янтари Прибалтики) и по пыльце (эоцен Украины и Тургайской впадины, майкопская серия Сев.-Зап. Кавказа). Современное распространение: Канарские о-ва, южная часть Средизем-

номорской области, вся Африка, Месопотамия, М. Азия, Иран, Белуджистан, Афганистан, южные склоны Гималайских гор, Ассам до Верхней Бирмы и Китая. 12 видов.

Nypa Wurm b, 1779. (Синоним *Nipadites* Bowerbank, 1840). Тип — *Nypa fruticans* Wurm b, 1779. Монотипный род. В ископаемом состоянии известны плоды и пыльца. Ползучие растения с гигантскими мясистыми, частично погруженными в ил, разветвленными корневищами, несущими мощные пучки очень крупных перисторассеченных листьев; цветки собраны в головчатые соцветия. Пыльцевые зерна дистальнобороздные, дистально-опоясанно-бороздные; экваториальная ось 36,0—57,6 м; полярная ось 17,3—44,8 м; в полярном и продольном экваториальном положениях очертание эллиптическое, часто суженное на одном из концов; в экваториальном — близкое к округлому, с пережимами вблизи экватора; борозда у опоясанно-бороздных пыльцевых зерен кольцеобразная или подкововидная, расположенная параллельно экватору; у двухбороздных борозды направлены параллельно или немного наклонно друг к другу; на проксимальной стороне иногда заметна небольшая трехлучевая щель, являющаяся следом соприкосновения пыльцевых зерен в тетраде; экзина двухслойная, с булабовидной скульптурой, в плане — сетчатая с крупными шипами; эктэксина состоит из небольших стерженьков и округлых или уплощенных головок, слитых или разобщенных между собой; шипы крупные в основании обычно утолщены; контур пыльцевых зерен неровный. Чаше встречаются половины пыльцевых зерен; в полярном положении очертание их овальное, иногда суженное на одном из концов; в экваториальном — полуовальное или суженное также в одном направлении (рис. 395—397, табл. XXX, фиг. 9). Плоды крупные, обратнотрилопастные, четырех-шестигранные, в нижней части угловатые, с тупым или усеченным основанием, одногнездные, односеменные костянки; околоплодник толстый, особенно у куполообразной вершины; эпикарпий тонкий; саркокарпий образован волокнами, погруженными в паренхиму; эндокарпий снабжен крупным отверстием у основания, состоит из наружной оболочки, образованной переплетением продольных и поперечных волокон и из внутренней оболочки, состоящей из плотных продольных волокон. Семя крупное, шарообразное, гладкое или изредка с желобками; семенная кожура тонкая (табл. XXXVII, фиг. 11). С эоцена. В СССР: по плодам установлен в эоценовых отложениях Киева (спон-

дидовые глины) и Одесской области (Воронка, Калиновка). Вне СССР: известен из эоценовых отложений Англии, Бельгии (Шербек), Франции (Парижский бассейн), Италии (Монте Болька) и Египта, из эоцена С. Аме-

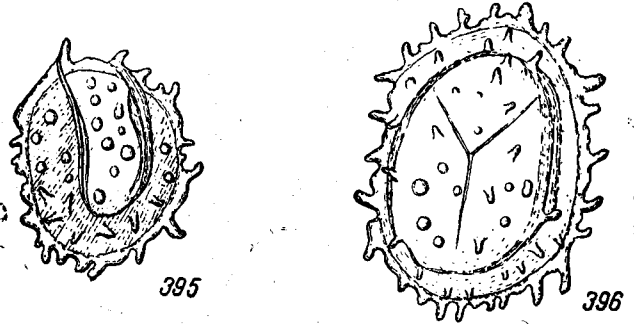


Рис. 395, 396. *Nypa* sp. Пыльцевые зерна, $\times 800$; олигоцен, Приморье (Седова, 1956)

рики (Вилькоккс) и о-ва Борнео. Все указанные местонахождения плодов *Nypa* (за исключением Борнео) лежат приблизительно вдоль

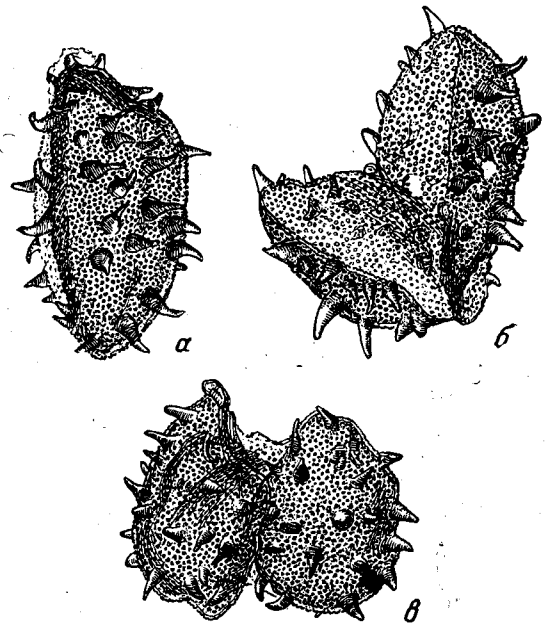


Рис. 397. *Nypa* sp. Пыльцевые зерна (а—в), $\times 800$; в. эоцен, Вост. Туркмения (колл. ВНИГРИ)

побережья древнего нуммулитового моря Тетис. По пыльце со ср. эоцена. Ср. эоцен Украины (бучакский ярус), олигоцен бассейна р. Майхэ (Приморье). Современное распространение: образует густые заросли вдоль полосы прилива и в мангровых болотах Индии, Цейлона, Малайского полуострова, Филиппин-

ских островов, Новой Гвинеи и Австралии. Монотипный род.

Palmophyllum Conwentz, 1886. Тип рода — *Palmophyllum succineum* Conw., 1886; эоценовые янтари Прибалтики. Формальный род, предложенный для обозначения листьев пальм, по степени своей сохранности неопределимых до рода. Предложенное еще в 1822 г. Штернбергом название *Flabellaria* Sternb. оказалось мало удачным, так как еще в 1790 г. оно было использовано для тропического африканского рода *Flabellaria* Cavanilles из семейства Malpighiaceae. Поэтому Ламотт предложил новое название *Exflabellaria* Lamotte (1952), которое, однако, является лишним, ввиду существования более раннего названия *Palmophyllum*.

Bembergia Caspary, 1881. Тип рода — *Bembergia pentatrias* Caspary, 1881; из эоценовых янтарей Прибалтики, установленный на основании остатка цветка типа *Sabal* не поддается пересмотру, так как описан очень кратко и без изображения.

Недавно в н. плиоцене Абхазии А. А. Колаковским найден отпечаток листа *Chamaerops* L.

Вне СССР: *Chamaedorea* Willd., *Attalea* Humboldt, *Bactris* Jacq, *Phytelephas* Ruiz et Pavon, *Erythea* Watson, *Geonometes* Visiani, *Palmoxylon* Schenk, *Palmostrocarpon* Lesq., *Paloreodoxites* Knowl., *Phoenicites* Brongn., *Hemiphoenicites* Visiani, *Calamopsis* Heer, *Bactrites* Berry, *Thrinax* L., *Palmanthium* Schimp.

ПОРЯДОК 11. ARALES

СЕМЕЙСТВО ARACEAE A. L. DE JUSSIEU, 1789*

Травы с клубневидным или удлинённым корневищем, реже древовидные растения. Листья цельные или различным образом раздельные или рассеченные, у основания спленчатый влагалищем. Цветки мелкие, обоеполые

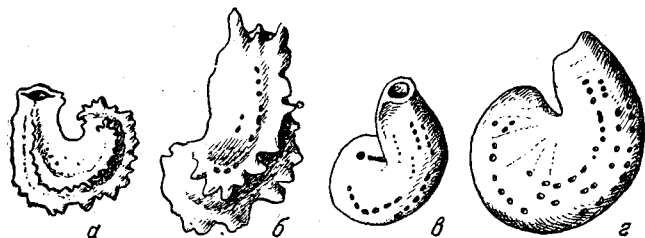


Рис. 398. а, б — *Epipremnum cristatum* Nikit. — семена; в, г — *Epipremnum ornatum* E. M. Reid et Chandler — семена, $\times 9$. Олигоцен, с. Козюлино, р. Томь, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

или однополые, собранные в початки. Гинецей синкарпный или паракарпный; завязь верхняя или погруженная в початок, одногнездная. Плод — ягода или кожистый и раскрывающийся, одно-многосемянный. Около 105 родов и до 1500 видов, распространенных главным образом в тропических и субтропических странах, но представленных также в умеренных областях.

В ископаемом состоянии представители семейства встречаются с олигоцена (семена, початки). По пыльце со ср. эоцена (но ука-

зание на пыльцу *Pothos* в эоцене Украины нуждается в подтверждении, так же как указание на находку пыльцы *Acorus* в третичных отложениях Приуралья, Украины).

Epipremnum Schott, 1857. Тип рода — *Pothos pinnata*, 1762; современный. В ископаемом состоянии известны семена. Травянистые растения или лианы, иногда с довольно длинным, древеснеющим стеблем, с очередными иногда только прикорневыми сердцевидными, эллиптическими, цельными или рассеченными довольно крупными листьями на длинных черешках; соцветия в початках с многочисленными завязями, плоды ягодообразные, двухсеменные. Семена согнутые два — три мм высоты, 3 — 3,5 мм ширины, на халазовом конце закруглены или заострены, на микропиларном, несколько возвышающемся конце — горизонтально срезанные, с широким округлым отверстием, прикрытым втулкой; рубчик округлый в выемке на вогнутом конце: кожа толстая, деревянистая, снаружи блестящая, радиально исчерченная, гладкая, с ямками или с крупными бугорками на выпуклой стороне или морщинистая (рис. 398). С олигоцена. В СССР: олигоцен Зап. Сибири и Казахстана; миоцен Зап. Сибири, Свердловской области, Алдана, Башкирии, Белоруссии; плиоцен Башкирии, Татарии, Воронежской области. Вне СССР: олигоцен Англии и Германии, миоцен Германии, плиоцен Голландии, Франции. Современное распространение: Юго-Вост. Азия, о-ва Малайского архипелага. С. Австралия (рис. 399). 14 видов.

* Составил П. И. Дорофеев.

Aracistrobus Nikitin, 1948. Тип рода — *Aracistrobus dravertii* Nikitin, 1948. В ископаемом состоянии известны соплодия $3-5 \times 1-2$ см; основу их составляют цилинд-

же оси можно видеть сильно разрушенные остатки мужских соцветий (рис. 400). Формальный род, соединяющий признаки нескольких современных родов, особенно близкий к

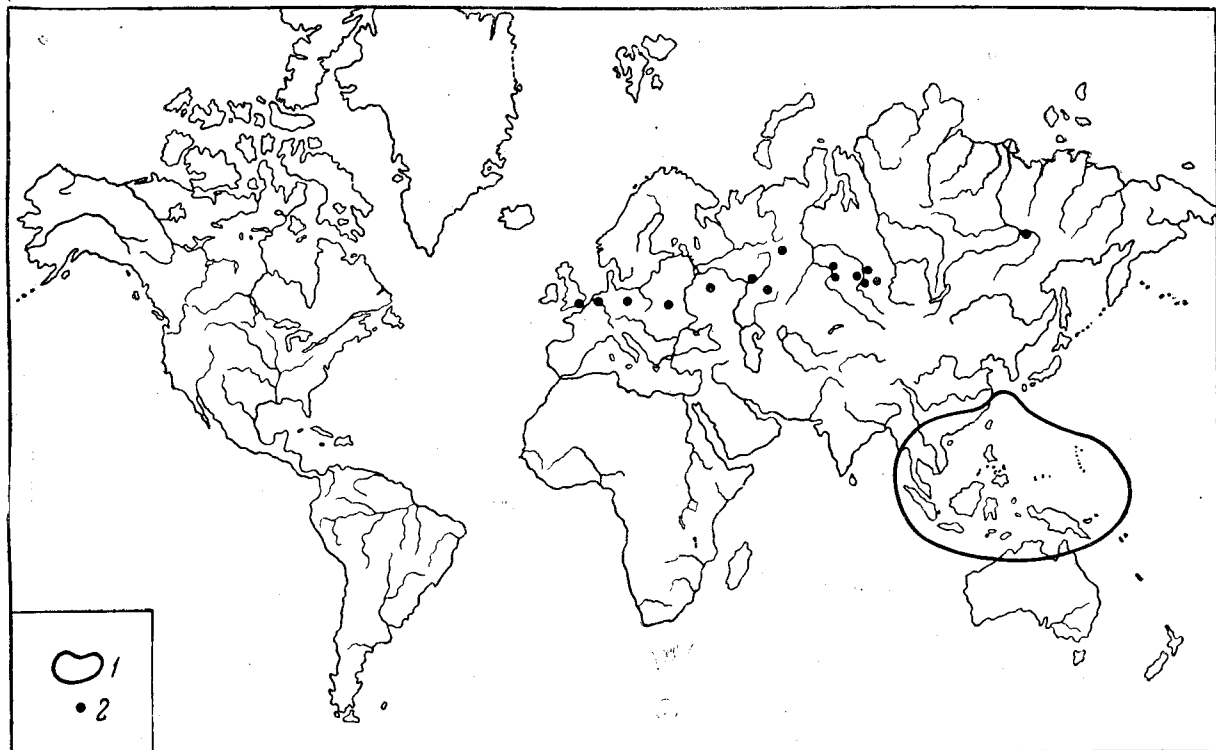


Рис. 399. *Epipremnum* Schott. — современный ареал рода [1], находки семян в третичных отложениях [2]



Рис. 400. *Aracistrobus dravertii* Nikit.: а—в — соплодия, $\times 1$; олигоцен, с. Екатерининское близ г. Тары, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

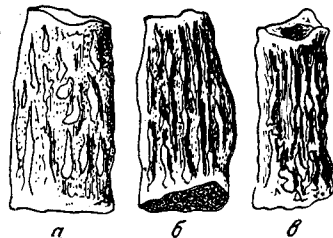


Рис. 401. *Pistia sibirica* D o g o f. Семена (а—в) $\times 16$; олигоцен, р. Тым, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

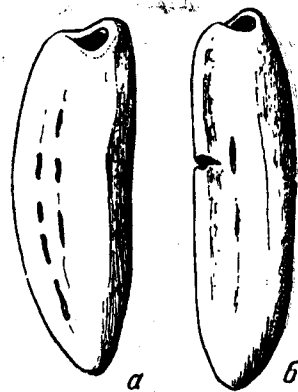


Рис. 402. *Aracispermum canaliculatum* Nikit.: а, б — семена, $\times 16$; олигоцен, р. Тавда, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева)

рические оси, на которых главным образом с одной стороны располагаются одно-двусеменные плаценты в виде продолговатых бугорков из двух створок, обычно уже раскрывшихся и без семян; выше на продолжении той

Epipremnum Schott. С олигоцена. Олигоцен, Зап. Сибири, главным образом бурые угли окрестностей г. Тары на Иртыше.

Pistia L., 1753. Тип рода — *Pistia stratiotes* L., 1753; современный. В ископаемом со-

стоянии известны семена. Травянистое водное растение, плавающее на поверхности воды. Стебель короткий, листья располагаются по спирали, очень тесно, почти в розетке. Листья крупные обратнойцевидные, на верхушке выемчатые с 7—15 одновидными жилками. Цветки в початке, однополые. Плод ягодовидный, одногнездный. Семена многочисленные, 1,4—2,4×0,9—1,1 мм, цилиндрические, прямые или слегка согнутые, в основании и на верхушке горизонтально срезанные. Кожура толстая, деревянистая. Внешняя поверхность бугорчато-морщинистая (рис. 401). От олигоцена. Олигоцен—миоцен Зап. Сибири. В роде один вид, распространенный в тропических областях С. и Ю. Америки, Африке, Мадагаскаре, Индии, Филиппинах.

Aracispermum Nikitin, 1948. Тип рода—*Aracispermum canaliculatum* Nikitin, 1948. В ископаемом состоянии известны семена 3—5×1—2,5 мм, цилиндрические, продолговато-овальные, овальные или яйцевидные, в основании закругленные или слегка заостренные, с округлым отверстием на верхушке; гнездо цилиндрическое или яйцевидное, с широким или узким входом; стенки толстые, деревянистые; поверхность гладкая или ямчатая (рис. 402). Формальный род из четырех видов, несомненно принадлежащих нескольким родам, главным образом Aroideae, возможно и Monsteroideae. Солигоцена. В СССР: олигоцен, миоцен Зап. Сибири; плиоцен Воронежской области. Вне СССР: олигоцен Германии, Дании.

ПОРЯДОК 12. PANDANALES

СЕМЕЙСТВО

SPARGANIACEAE, C. N. SCHULTZ, 1832*

В семействе один род.

Sparganium L., 1753. Тип рода—*Sparganium erectum* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны отпечатки чешуевидных частей околоцветника, плоды и пыльца. Травянистые растения с горизонтальными корневищами, переходящими в простые или ветвистые, прямостоящие или плавающие стебли с очередными линейными цельнокрайными листьями. Цветки однополые, собранные в однополые шаровидные мужские и женские соцветия. Околоцветник обычно сведен к трем-шести мелким, пленчатым удлиненным или лопастным чешуям с округлыми основаниями и сильно рассеченными на многочисленные доли верхушками. Пыльцевые зерна однопоровые. Диаметр 18—40 м, округлые или эллиптические; пора перфорированная—отверстие поры более или менее округлое или продолговатое, диаметр пор—2,5—5,1 м с неровным слабо очерченным краем; экзина тонкая, двухслойная; скульптура сетчатая, стенки ячеек замкнутые двухрядные, столбики тонкие, теснорасположенные; контур пыльцевых зерен слабо волнистый. Пыльцевые зерна морфологически сходны с пыльцевыми зернами сем. Турпасеae, но имеют более тонкую экзину, замкнутые стенки ячеек сетки, а также более округлые очертания последних (рис. 403). Гинецей из двух плодолостик; завязь верхняя. Плоды с сухим, редко сохраня-

ющимся околоплодником, с губчатым экзокарпием и твердым эндокарпием; косточки деревянные, 2—4×1,5—4 мм, у одногнездных

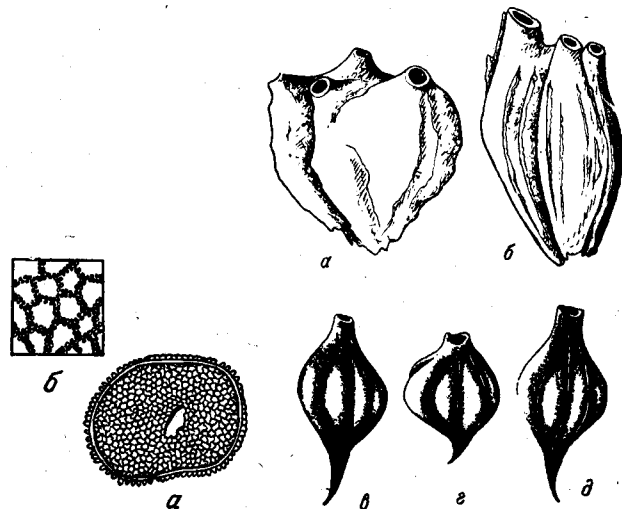


Рис. 403. *Sparganium* sp. а — пыльцевое зерно, X800; б — деталь скульптуры экзины, X1000;

Рис. 404. *Sparganium multiloculare* E. M. Reid et Chandler: а, б — эндокарпы, X6; олигоцен, Компасский бор, р. Тым, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева); в—д — *Sparganium noduliferum* C. et E. M. Reid — эндокарпы, X9; миоцен, Б. Орловка, р. Сал, Ростовская область (колл. П. И. Дорофеева)

* Составил П. И. Дорофеев (описание пыльцы — Л. А. Куприянова).

веретеновидные, в основании заостренные, на верхушке трубчатые с продольными сосудистыми пучками в виде жилок, лежащих на

поверхности, у многогнездных — неправильно угловатые, по бокам ребристые с несколькими (двумя-шестью) трубчатыми верхушками, соответствующими числу гнезд (рис. 404). С мела. В СССР: по плодам: олигоцен, миоцен Зап. Сибири, миоцен Белоруссии; плиоцен Воронежской области, Н. Дона, бассейна р. Камы. Вне СССР: олигоцен Англии, Германии; плиоцен Англии, Голландии, Германии, Польши. По пыльце: в мел. Зап.-Сибирской низменности; третичные отложения Зап. Сибирской низменности, восточное побережье

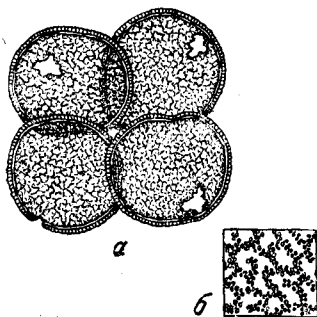


Рис. 405. *Typha* cf. *latifolia* L. Пыльцевая тетрада, $\times 800$; а — деталь скульптуры экзины, $\times 1000$; неоген, р. Обь, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВСЕГЕИ)

Байкала, Приморья; палеоген Казахстана; палеоцен Зап.-Сибирской низменности; ср. эоцен Украины; олигоцен Белоруссии, Южн. Предуралья, Тургайской впадины, Устюрта; миоцен Южн. и Зап. Приуралья; мэотис Вост. Предкавказья; плиоцен Южн. Приуралья. Современное распространение: берега водоемов всех континентов. Около 20 видов.

СЕМЕЙСТВО ТУРНАСЕАЕ А. L. DE JUSSIEU, 1779*

В семействе один род.

Typha L., 1753. Тип рода — *Typha angustifolia* L., 1753; современный. В ископаемом состоянии известны отпечатки листьев, семена и пыльца. Травянистые водные или болотные растения с утолщенными корневищами, длинными линейными большей частью базальными листьями, 10—12 мм ширины (редко до 30 мм) с 12—13 продольными основными жилками и с тремя-девятью добавочными между парюю основных; добавочные жилки соединены поперечными. Цветонос прямой, цилиндрический, соцветия густые, ко-

* Составил П. И. Дорофеев (описание пыльцы — Л. А. Куприянова).

лосовидные, мужские и женские отдельно, но сидящие на одной оси. Пыльцевые зерна однопоровые, одиночные или соединенные в квадратные и ромбические тетрады; диаметр пыльцевых зерен — 20—23 μ , диаметр тетрад до 40 μ ; пора перфорированная с неровными краями, диаметр поры 3,4 μ . Экзина толстая, отчетливо двухслойная, скульптура сетчатая, стенки сетки двухрядные, часто несомкнутые, ячеи угловатые, вытянутые; контур пыльцевых зерен слабо волнистый (рис. 405). Одиночные пыльцевые зерна *Typha* весьма сходны с пыльцевыми зернами *Sparganium*. От пыльцевых зерен *Potamogeton* отличаются двухрядностью стерженьков стенок сетки и наличием перфорированной поры. Плоды орешковидные. Семена 0,7—1,5 \times 0,3—0,5 мм, сигаровидные, обычно сплюснутые, в основании заостренные, на верхушке срезанные с широким отверстием, прикрытым диском с шипом посередине, в котором находится микропиле; кожура трехслойная: внешний слой тонкий глянцевый с продольно удлиненными четырьмя-шестьюугольными клетками, средний слой толще с четырехугольными узкими поперек удлиненными клетками, внутренний слой (тегмен) кутикулярный, соломенно-желтый, полупрозрач-

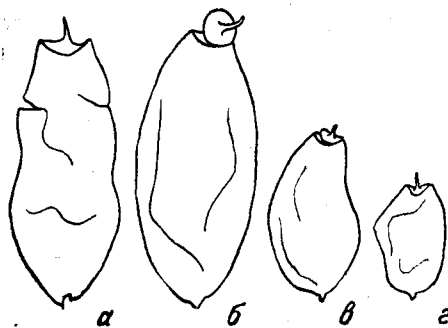


Рис. 406. *Typha latissima* A. Br. а—г — внутренний слой семенной кожуры (тегмен), $\times 20$; олигоцен, Кызбeltaу, Тургай (колл. П. И. Дорофеева)

ный (рис. 406). С олигоцена. В СССР: листья — олигоцен г. Ашутас в Казахстане; миоцен р. Крынки; плиоцен Абхазии; олигоцен Зап. Европы. Семена — олигоцен Казахстана, олигоцен — миоцен Зап. Сибири, миоцен — плиоцен Н. Дона и Украины, плиоцен Воронежской области. По пыльце с мела. Мел Ср. Урала (Каменский район), вост. склон Ср. Урала, Колпашева, Н. Приобья, Сев.-Вост. Сибири; палеоген Н. Дона; олигоцен Приаралья, Сев. Казахстана, Тургайской впадины; миоцен Вост. Прибалтики, Южн. Приуралья, Вост. Предкавказья; плиоцен Южн.

Приуралья, Прикаспия. Вне СССР: третичные отложения Зап. Европы. Современное распространение: берега водоемом всех континентов. Около 15 видов.

**ФОРМАЛЬНЫЕ РОДЫ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ
НЕУСТАНОВЛЕННОГО РОДСТВА**

Bromelites Schmalhausen¹, 1884.
Тип рода — *Bromelites dolinskii* Schmalh., 1884; эоценовые спондиловые глины Киева. Известны только стебли с сохранившимися на

в виде отпечатков сложных листьев или отдельных листочков. Листья пальчато-рассеченные на три-пять-семь лопастей; кожистые, черешковые. Форма листочков продолговатая, обратно- и продолговато-ланцетная, линейно-ланцетная с клиновидным или узко-клиновидным основанием, острой или притупленной верхушкой. Край листовой пластинки цельный или редко зубчатый. Длина и ширина сильно варьируют у различных видов. Жилкование перистонервное; срединная жилка

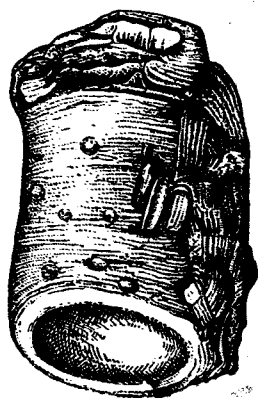


Рис. 407. *Bromelites dolinskii* Schmalh.: — неолиственный стебель; Эоцен, с. Екатеринополь, Украина (Шмальгаузен, 1884)

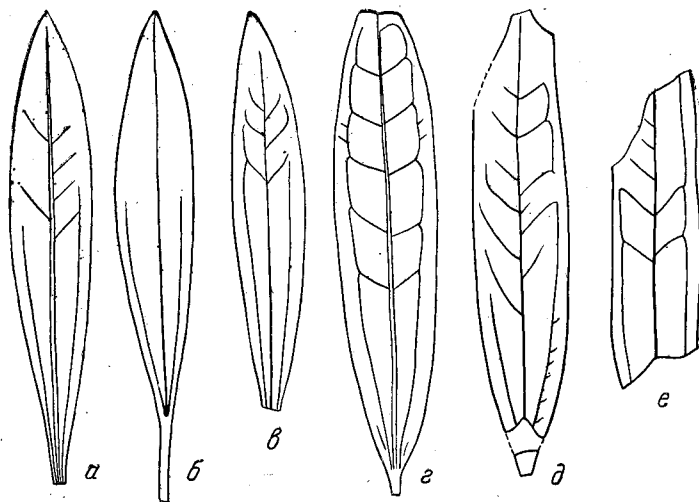


Рис. 408. *Macclintockia excellens* (Eichw.) Stanisl. Отпечатки листьев; эоцен (б, в д — Рудня Барановская, а—г — Осиповка, е — Кремьянка), Украина (Станиславский, 1956)

них основаниями листьев. Олиственные цилиндрические стебли с тесно расположенными кольцеобразными рубцами от оснований листьев и рассеянными между ними округлыми выходами придаточных корней; листья тесно расположенные, широкие, с тонкими параллельными жилками; ткань стебля состоит из толстого корового слоя и из срединного цилиндра, в котором находятся разбросанные многочисленные сосудистые пучки, идущие в разных направлениях и соединяющиеся между собой во многих местах (рис. 407).

Известен только из спондиловых глин Киева.

Dewalquea Saporta et Marion², 1873.
Тип рода — *Dewalquea haldemiana* Sap. et Mag., 1873; палеоцен Бельгии. Известен

толстая, прямая или слегка волнистая; вторичные жилки отходят под острым углом, у края листа довольно резко направляются вверх и анастомозируют с вышележащими, образуя петли; жилки третьего порядка слабо заметны (табл. XL, фиг. 2, 3). Одни исследователи относят *Dewalquea* к семейству Ranunculaceae, другие к Araliaceae. С палеогена. В СССР: Ср. и Ниж. Поволжье, Мугоджары, Южн. Урал, Казахстан. Вне СССР: верхнемеловые отложения Чехословакии, Гренландии, Аахена; палеоцен Бельгии, Франции.

Macclintockia Heer¹, 1868. Тип рода *Macclintockia dentata* Heer, 1868; палеоцен Гренландии. Известны отпечатки листьев. Листья простые кожистые, ланцетовидные, эллиптические или округлые, как правило в нижней половине цельнокрайние,

¹ Составила Т. Н. Байковская.
² Составила О. М. Мокшина.

¹ Составил Д. Ю. Буданцев.

в верхней — зубчатые. Зубцы туповатые или острые, направленные вперед. Верхушки листьев острые, основание округло- или узкоклиновидное, иногда низбегающее к черешку. Последний более или менее длинный. Жилкование листьев пальчато-дуговидное; базальных жилок три-пять (*M. kanii*, *M. irtyschensis*) или семь (*M. lyellii*), из которых только три достигают верхушки листа. Базальные жилки тонкие, отходят либо от характерного утолщения в месте отхождения черешка (у *M. kanii* и *M. irtyschensis*), либо пучком от основания листовой пластинки (*M. lyellii*). От базальных жилок отходят тонкие жилки второго порядка, под углом соединяющиеся друг с другом. Вторичные жилки, проходящие между боковыми базальными и краем пластинки, соединяются более или менее ровными петлями. Поля между жилками второго порядка заполнены тонкой сеточкой с мелкими полигональными ячейками, образованной жилками третьего порядка. Иногда между базальными жилками от основания листа отходят тонкие вставочные жилки, не достигающие верхушки листа (рис. 408). Род содержит около 10 видов. От мела до эоцена. В СССР: в мел Сахалина, в мел или палеоцен Сев. Урала (р. Лозьва), в эоцен Прииртышья (Такыр-сор) и Правобережной Украины (Рудня Барановская). Вне СССР: в мел — эоцен С. Америки (Аляска, Канада), в мел — палеоцен Гренландии и Шпицбергена; эоцен Бельгии (Гелинден).

Oxycarpia Trautschold, 1874.¹ Тип рода — *Oxycarpia bifaria* Trautsch., 1874; палеоцен Поволжья. Род известен в виде окаменелого образования, похожего на плод и отпечатков его широких сторон. Окаменелость округлая, округло-треугольная, иногда ромбовидной формы, с клиновидным, округло-клиновидным или почти сердцевидным основанием, тонкая при основании (0,2—0,4 см) к верхушке постепенно утолщается до 0,9—1,5 см; затем резко суживается в довольно длинный носик. Высота и ширина окаменелости колеблется от 2,9 до 4 см. Ядро *Oxycarpia* находится как бы в обертке (скорлупа плода или кожура семени), состоящей из двух половинок и связанной с первым при помощи механических волокон, оставивших свои следы в виде ямочек на поверхности плода. Механические волокна особенно хорошо видны у самого основания — место прикрепления к ножке (табл. XXXVII, фиг. 2, 3). Кроме того, на широкой стороне видны весьма многочисленные дихотомически ветвящиеся жилки. Как

природа, так и систематическое положение этого оригинального образования не выяснены.

С палеоцена. Палеоцен Поволжья (гора Уши), окрестности г. Челябинска (с. Смолино).

Род *Pandanophyllum* Kryshthofovich, 1929¹. Тип рода — *Pandanophyllum ahnertii* Kryshth. нижний мел Приморья (д. Константиновка, правый берег р. Суифуна). Известны только листья. Листья тонкие, линейные, довольно узкие, 0,4—1,0 см ширины, край шиповато-реснитчато-пильчатый, частично двоякопильчатый; средняя жилка довольно мощная, продольные боковые жилки слабо заметные, тонкие (около 14—16). С. мела. Нижний мел (никанская свита) Приморья.

Proteophyllum Fontaine¹, 1889. Тип рода — *Proteophyllum reniforme* Font., 1889; нижний мел штата Вирджиния, США. Известны только листья. Листья округлые или удлинённые: округлые листья без средней жилки, удлинённые листья с толстой, неясно очерченной средней жилкой; черешки толстые; сеть жилок первого порядка очень тонкая; жилки слабо дифференцированы или не дифференцированы по своей толщине; сеть жилок следующих порядков слабая, неравномерная, с различной формой петель; удлинённые листья нередко имеют отчетливо выраженные вторичные жилки; сеть конечных жилок мощная, отчетливая, сходна с сетью анастомозов у папоротников. С. нижнего мела. В СССР: установлен в Приморье в никанской свите и в аптских отложениях п-ова Муравьева-Амурского. Вне СССР: известен из нижнемеловых отложений восточных штатов С. Америки.

Quereuxia Kryshthofovich, 1953¹. (Синоним *Trapa microphylla* Lesq., 1878.) Тип рода — *Neuropteris angulata* Newberry, 1861; мел С. Америки. Известны розетки плавающих листьев, отдельные листья и плоды. Розетки плоские, плавающие, округлые или продолговатые до 8 см и более в поперечнике с листьями, образующими мозаику; листья супротивные, три-пять пар молодых листьев в центре, дерновинки простые; старые листья тройчатолучистые, причем средний луч несет один листочек, боковые — по два-три листочка. Листочки от поперечно-эллиптических до округлых, эллиптических и лопатчатых, несколько угловатых; основание листочков

¹ Составила О. М. Мокшина.

¹ Составила Т. Н. Байковская.

клиновидное, закругленное, срезанное или слабо почковидное; черешок менее длины листочков: в дерновинках длина листочков до 2,2 см, ширина до 1,5 см; изолированные листочки (листья) имеют длину до 3,5 см и более и ширину до 4,5 см; края листочков городчато- или пильчато-зубчатые, у крупных листочков (листьев) слабо плейчатые. Жилкование листочков лучистое или почти перистое, с более или менее выделяющейся средней жилкой, от которой боковые веточки отходят под углом от 20° и более; боковые веточки

*Rhoidium Unger*¹, 1850. Тип рода — *Rhoidium juglandinum Unger*, 1850; третичные отложения Венгрии. Известна только древесина. Годичные кольца выражены отчетливо. Древесина состоит из сосудов, волокнистых трахеид и лучевой и тяжевой(?) паренхимы. Сосуды двух типов — средние и мелкие, средние с простой перфорацией, стенки их пронизаны многочисленными простыми (?) сильно вытянутыми в поперечном направлении порами (лестничные), или округлыми порами, поры лежат свободно; перфорация на скошенной поперечной стенке, мелкие сосуды с лестничной перфорацией, на продольной или косой поперечной стенке число перекладин небольшое (до 14). Поры на мелких сосудах отмечены не были. Сосуды с простой перфорацией имеют довольно значительный клювик. Волокнистые элементы представлены волокнистыми трахеидами. Трахеиды с закругленными окончаниями, тонкостенные, на стенках несут округлые окаймленные поры, лежащие в несколько рядов (2—3), или в одном ряду. У концов трахеид они переходят в вытянутые, почти лестничные. Поры между сосудами и стенками трахеид простые, лестничные, многочисленные. Древесина рассеяно-сосудистая. Просветы сосудов ранней древесины значительно

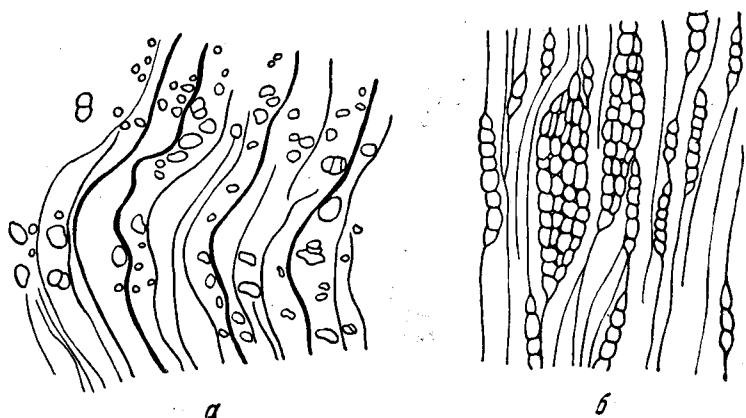


Рис. 409. *Rhoidium ungeri* Mercklin: а — поперечный разрез, $\times 40$; б — тангентальный разрез, $\times 180$; в. мел?, Дурасовка, близ Саратов (Mercklin, 1855)

краспедодромные, дихотомирующие и соединенные анастомозами, образующие вытянутые в длину листа поля; плоды одиночные или в рыхлой кисти, эллиптической формы длиной 10—11 мм или менее с раздвоенным носиком. Плоды, определенные А. Н. Криштофовичем как *Q. aculeata*, обнаружены хотя и в отложениях, где обильна *Q. angulata* (*Trapa? microphylla*), но найдены изолированно от розеток и листьев. Поэтому принадлежность плодов и розеток с листьями к одному роду не является доказанной. Брауном (Brown, 1939) обнаружены экземпляры *Quereuxia* (*Trapa? microphylla*) с одиночными, прикрепленными к побегу плодами, но последние не вполне сходны с *Q. aculeata*, и как считает А. Н. Криштофович, трудно судить о тождестве тех и других плодов. С альба. В СССР: широко распространен в верхнемеловых отложениях Северо-Восточной Азии — сеноман — турон Сахалина, Анадырского бассейна, сенон Колымского бассейна. Вне СССР: обилен в верхнемеловых и палеоценовых отложениях С. Америки. В Европе известен из аптских и альбских отложениях Португалии.

но крупнее просветов сосудов поздней древесины, переход между ними резкий. Просветы одиночные или сомкнутые по три-четыре, в очертании угловато-округлые. Число просветов сосудов в ранней древесине значительно больше, чем в поздней. В ранней древесине сосуды мелкие и крупные, в поздней только мелкие. Паренхима диффузная, вся тяжевая, поры на станках паренхимы не отмечены. Лучи многочисленные, многорядные, четырех-шестирядные, невысокие, 8—15 слоев. Однорядные — от двух до восьми клеток. Все переходы от однорядных до четырех-шестирядных. Стенки клеток пронизаны многочисленными, вытянутыми в продольном направлении или почти лестничными порами. Простые и многочисленные поры подобной формы наблюдаются и между стенками сосудов и клетками лучей. Лучи гетерогенные — центральная часть из лежащих клеток, концы — из стоячих. Гетерогенность выражена не резко. Встречаются и гомогенные, преимущественно однорядные лучи (рис. 409). С мела, достоверные остатки

¹ Составила И. А. Шилкина.

с третичного периода. В СССР: в мел близ Саратова (Дурасовка). Вне СССР: третичные отложения Венгрии и Филиппин. Систематические связи неясны.

Steinhauera C. Presl¹, 1838. (Синоним — *Syncarpites* Schmalh., 1884). Тип рода — *Steinhauera subglobosa* C. Presl, 1838, аквитанские отложения Старе Седло в Чехословакии. Известны только соплодия. Соплодия овальные, удлинённые или шарообразные, состоящие из плотнособранных, по-видимому, сросшихся между собой деревянистых двугнездых плодов; гнезда расположены вертикально одно над другим; они открывались на наружной стороне: плодики овальные, обычно 1 см или более длины и около 1 см ширины с довольно толстой оболочкой, утончающейся к полюсам и значительно утолщающейся в средней части плодиков; от этих утолщений поперек всего плодика протягивается тонкая перегородка, разделяющая его на два одинаковых гнезда, в каждом из которых располагалось по одному семени; семена небольшие, достигают обычно в длину 4, а в ширину — 2 см; они выделяются в виде небольших выступов. С палеоцена. В СССР: известен из палеоцена Южн. Урала и эоцена правобережной Украины (*Syncarpites* из Могильно). Вне СССР: установлен в эоцене Франции (*Morinda brongniartii* Crie из Манса) и в аквитане Чехословакии. Многие образования, определявшиеся европейскими авторами как *Steinhauera*, в действительности представляют собой шишки хвойных. Пресль, описывая данные соплодия, также считал их шишками хвойных, что, по-видимому, относится действительно к части образцов, у которых ясно видны семенные чешуи и которые ничего общего не имеют с соплодиями *Steinhauera*.

*Palibinia*² E. Kogovin, 1932. Тип рода — *Palibinia laxifolia* E. Kogov., 1932; палеоген Туркмении. Известны отпечатки листьев. Указание на связь листьев с цветками (Коровин, 1932), хотя и найденными в непосредственной близости друг от друга, сомнительно³. Листья кожистые, узколанцетовидные, зубчатые по краю, с острой верхушкой и узкоклиновидным основанием, коротко-чешковые. Листорасположение очередное. Характерно жилкование листьев: от прямой, резко выступающей главной жилки под углом 45—60° отходят частые, прямые или слегка изогнутые кверху вторичные жилки, оканчи-

вающиеся в краевых зубцах и дающих короткие ответвления в бухты между зубцами (табл. XL, фиг. 4—7). Сети третичных жилок на отпечатках заметить не удастся. Сближение *Palibinia* с современными представителями сем. Proteaceae (триба Grèvilleae), на основании якобы связанных с листьями *Palibinia* зонтиковидных соцветий лишено достаточных оснований. С палеогена. Палеогеновые (н. олигоцен — в. эоцен) отложения южной Туркмении (Ер-Ойлан-Дуз).

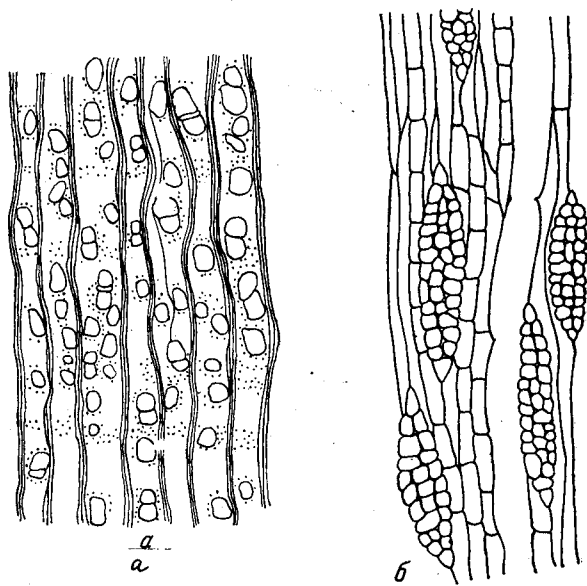


Рис. 410. *Taenioxylon porosum* Felix. — древесина: а — поперечный разрез, $\times 90$; б — тангентальный разрез, $\times 25$; олигоцен, Закавказье (Felix, 1894)

Taenioxylon Felix¹, 1894. Тип рода — *Taenioxylon porosum* Felix, 1894; третичные отложения Закавказья (Апшеронский п-в). Годичные кольца выражены отчетливо. Сосуды одного типа, радиальный диаметр 140—180, иногда 250 μ . Тангентальный диаметр отдельных сосудов несколько меньше радиального. Боковые стенки покрыты спирально расположенными округлыми окаймленными порами. Перфорация простая. Древесина рассеянно-сосудистая (рис. 410) в ранней части кольца просветы сосудов преимущественно одиночные или реже сомкнутые по два, в средней и поздней — одиночные и собраны в радиальные группы до четырех просветов. Имеется тенденция к образованию косого радиально-рядового расположения сосудов и их групп. Граница годичного слоя различается по узкой полоске радиально-сплюснутых поздних волокон и по довольно резкой разнице

¹ Составила Т. Н. Байковская.

² Составил Л. Ю. Буданцев.

³ Просмотр материала из Ер-Ойлан-Дуза по роду *Palibinia* связи цветков с листьями не подтвердили.

¹ Составила И. А. Шилкина.

диаметра ранних и поздних сосудов. Паренхима паратрахеальная, крыловидная располагается вокруг сосудов в несколько рядов и изредка тангентальными тяжами шириной в две-четыре клетки. Лучи от одного до четырех рядов клеток в ширину и до 30 слоев в высоту, обычно 18—15 слоев в высоту и три-

четыре ряда в ширину. Лучи слабо гетерогенные.

Третичные отложения Закавказья (Апшеронский п-ов). Систематические связи неясны. Феликсом был отнесен к корневой древесине сем. Sapotaceae, однако нет никаких оснований подтвердить это мнение.

ЛИТЕРАТУРА

Общая

Александров В. Я., Свешникова И. Н., 1956. Применение флуоресцентной микроскопии в палеоботанике. Ботан. журн., 41, № 2, 206—212.

Варминг Е., 1900. Экологическая география растений. Вахрамеев В. А., 1947. Роль геологической обстановки в развитии и распространении покрытосеменных флор в меловое время. БМОИП, отд. геол. 22 (6), стр. 3—17.—1957. Ботанико-географическая и климатическая зональность на территории Евразии в юрское и меловое время. Вопросы палеобиогеогр. и био-стратиграфии. Госгеолтехиздат, М., стр. 64—76. Вульф Е. В., 1933. Введение в историческую географию растений. Изд. 2. М.—Л.—1936. Историческая география растений. М.—Л.—1944. Историческая география растений. История флор земного шара. М.—Л.

Гоби Х. Я., 1916. Обзорение системы растений. Петроград.—1921. Генетическая классификация плодосеменных растений. Зап. по семенов. Гл. Бот. Сада, т. IV, в. 4, 1921. Петроград. Голенкин М. И., 1937. Победители в борьбе за существование. Изд. Асс. научно-исследоват. ин-та при физ.-мат. ф-те 1-го МГУ. М.—Л. Гребнер, П., 1914. География растений СПб. Гроссгейм А. А., 1945. К вопросу о графическом изображении системы цветковых растений. Сов. Бот. 13 (3), стр. 3—27.

Дильс А., 1916. Ботаническая география. Тр. Бюро по прикл. бот., приложение 16. Дорофеев П. И., Грубов В. И., 1954. Развитие и достижения палеоботаники в СССР. Сб. к VIII междунар. бот. конгр.

Ильинская И. А. 1958. Ископаемые моноотопные и политопные флоры и комплексы. Докл. АН СССР, т. 119, № 4, стр. 797—799. Ильинский А. П., 1937. Растительность земного шара. М.—Л.

Козо-Полянский Б. М., 1922. Введение в филогенетическую систематику высших растений. Воронеж.—1925. Ближайшие перспективы в филогенетической систематике Angiospermae. Вологда.—1928. Предки цветковых растений. М.—1936. Филогения (и филогенезис) покрытосеменных растений. БСЭ, 57, стр. 402—411. Кречетович Л. М., 1952. Вопросы эволюции растительного мира. Изд. Моск. общ. исп. прир. М. Криштофович А. Н., 1946. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Мат. по истории флоры и раст. СССР, вып. II, стр. 21—86.—1950. Эволюция растений по данным палеоботаники. Проблемы ботаники, вып. 1, стр. 5—27.—1955. Развитие ботанико-географических областей Северного полушария с начала третичного периода. Вопросы геологии Азии, т. 2, стр. 824—844.—1957. Палеоботаника. М.—Л.—1957. Палеоботаника. Сб. памяти А. Н. Криштофовича. М.—Л. АН СССР, стр. 12—22.—1959. Происхождение флоры Агарской суши. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. 3, Изд. АН СССР, Куприянова Л. А., 1956. К вопросу о строении оболочки пыльцевых зерен. Ботан. журн., т. XLI, № 8.

Леньков П. В., 1932. Семена полевых сорных растений Европейской части СССР. Сельхозгиз, 1932, М.—Л.

Мальцев А. М. Руководство по изучению и определению семян и плодов сорных растений, ч. 1. Морфология и биология. Тр. Бюро по прикладной ботанике, прилож. 25. Л.

Самылина В. А., 1959. Новые находки покрытосеменных растений в нижнемеловых отложениях Колымы. Бот. журн., т. 44, № 4. 1960.—Покрытосеменные растения из нижнемеловых отложений Колымы. Бот. журн., т. 45, № 3. Скотт Д. Г., 1927. Эволюция растительного мира. Перевод с английского под ред. и с дополн. проф. Л. М. Кречетовича. М.—Л. Стеббинс Дж. Л. О гибридном происхождении покрытосеменных. Бот. журн., т. 42, № 10.

Тахтаджян А. Л., 1961. Происхождение покрытосеменных растений. М.—1954. Вопросы эволюционной морфологии покрытосеменных. Л.—К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии. Бот. журн., т. 42, № 11.—Тахтаджян А. Л. и Яценко-Хмельевский А. А., 1945. Опыт стандартизации палеонтологической терминологии. Изв. АН Армянской ССР. № 5—6.

Флора СССР. 1934—1955. тт. 1—22.

Хитрово В. Н., 1914. Атлас семян и плодов среднерусских полевых сорных растений. СПб.

Шварцбах М. Климаты прошлого. Введение в палеоклиматологию. Перевод с немецкого Т. П. Комова. М. 1957.

Яценко-Хмельевский А. А., 1954а. Основы и методы анатомического исследования древесины. М. Л.—1958. Происхождение покрытосеменных по данным внутренней морфологии их вегетативных органов. Бот. журн., т. 43, № 3.—1961. Краткий курс анатомии растений. М.

Andrews H. N., 1961. Studies in paleobotany. New York and London. Arber N. A. N. and J. Parkin, 1907. On the origin of angiosperms, J. Linn. Soc. Bot. London, v. 38, pp. 29—80. Axelrod D. I., 1952. A theory of angiosperm evolution. Evolution, v. 4 (1), p. 29—60.—1959. Poleward migration of early angiosperm flora. Science, v. 130 (3369), p. 203—207.—1960. The evolution of flowering plants. In «Evolution after Darwin», v. 1, p. 227—305.

Bailey I. W., 1949. Origin of the angiosperms: need for a broadened outlook, J. Arnold Arboretum, v. 30, p. 64—70.—1954. Contributions to plant anatomy. Waltham, Mass. Bailey I. W. and Swamy B. G. L., 1951. The conduplicate carpel of dicotyledons and its initial trends of specialization. Amer. J. Bot., v. 38 (5), p. 373—379. Bessey C. E., 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. Ann. Missouri Bot. Garden, v. 2, p. 109—164. Bews J. W., 1927. Studies in the ecological evolution of the angiosperms. New Phytologist, v. 26, p. 1—26, 65—84, 129—148, 209—231, 273—304. Bureau E., 1954, 1956, 1957. Anatomie végétale. I—III. Paris.

Cain S. A., 1944. Foundations of plant geography. N. Y.—1950. Life-forms and phytoclimates. Bot. Rev., v. 16, p. 1—32. Cain S. A. and Castro G. M., 1959. Manual of vegetation analysis. New York. Chanev R.,—1924. Quantitative studies of Bridge Creek flora. Amer. J.

Sci., v. 8, p. 127—144.—1940. Tertiary forests and continental history. Bull. Geol. Soc. America, v. 51, p. 469—488. Cheadle V. I., 1953. Independent origin of vessels in the monocotyledons and dicotyledons. Phytomorphology, v. 3 (1, 2), p. 23—44. Constance L., 1955. The systematics of the angiosperms. In «A Century of Progress in the Natural Sciences. 1853—1953», California Academy of Science, San Francisco. Croizat L., 1952. Manual of phytogeography. The Hague.—1960. Principia botanica. V. 1a, 1b. Codicote, Hitchin.

James A. J., 1961. Morphology of the angiosperms. New York. Engler A., 1900. Das Pflanzenreich. Leipzig und Berlin (неокончено). Engler A. und Diels L., 1936. Syllabus der Pflanzenfamilien, 11. Aufl. Berlin. Engler A. und Prantl K., 1926—1959. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. (неокончено). Erdtman G., 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm.—1954. An introduction to pollen analysis. Waltham, Mass. Esau K., 1960. Anatomy of seed plants. New York. Ettingshausen C., 1861. Die Blatt-Skelette der Dicotyledonen mit besonderer Rücksicht auf die Untersuchung und Bestimmung der fossilen Pflanzenreste. Wien.

Fægri R. and Iversen S., 1950. Text-book of modern pollen analysis. Copenhagen.

Gaussen H., 1933. Géographie des plantes. Paris. Good R., 1953. The geography of the flowering plants. London.—1956. Features of evolution in the flowering plants. London. Gothan W. and Weyland H., 1954. Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin. Greguss P., 1945. Bestimmung der Mitteleuropäischen Laubhölzer und Sträucher auf xylotomischer Grundlage. Budapest.—1959. Holzanatomie der Europäischen Laubhölzer und Sträucher. Budapest. Guttenberg H. von, 1960. Grundzüge der histogenese höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen. Berlin.

Hallier H., 1912. L'origine et le système phyletique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. Arch. Neerl., ser. 2 B. 1, p. 146—234. Hughes N. F., 1961. Fossil evidence and angiosperm ancestry. Sci. Progr., v. 49, n° 193, p. 84—102. Hutchinson J., 1959. The families of flowering plants, v. I, II, London.

Lam H. J., 1959. Taxonomy general principles and angiosperms. In Turrill (ed by), «Vistas in botany», p. 3—75. Lawrence G. H. M., 1951. Taxonomy of vascular plants. New York.

Mägdefrau K., 1953. Paläobiologie der Pflanzen. Jena. Metcalfe C. R. and Chalk L., 1950. Anatomy of the dicotyledons, v. I, II, Oxford. Metcalfe C. R., 1960. Anatomy of the monocotyledons. I. Gramineae. Oxford.

Nemejc F., 1956. On the problem of the origin and phylogenetic development of the Angiosperms. Acta Musei Nat. Pragae, 12 B, 2—3, p. 59—143. Novak F. A., 1961. Vyšší rostliny. Praha.

Parkin J., 1923. The strobilus theory of angiospermous descent, Proc. Linn. Soc. London, v. 153, p. 51—64. Porter C. L., 1959. Taxonomy of flowering plants. San Francisco.

Raunkiaer C., 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford. Rehder A., 1940. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America, 2nd ed. New York. Rendle A. B., 1952, 1953. The classification of flowering plants. I—II. Cambridge. Rowley I. R., 1959. The fine structure of pollen wall in the Commelinaceae. Grana Palyn., v. 2, n° 1, p. 3—31.—1960. The exine structure of «cereal» and «wild» type grass pollen. Grana Palyn., v. 2, n° 2, p. 9—15.

Schmucker Th., 1942. Die Baumarten der nordlich-gemässigen zone und ihre Verbreitung. Silvae orbis, n° 4. Solereder H., 1908. Systematic anatomy of the dicoty-

ledons. Oxford. Solereder H. und Meyer J., 1928, 1929, 1930. Systematische Anatomie der Monokotyledonen. Berlin. Stebbins G. L., 1951. Variation and evolution in plants. New York.

Takhtajan A., 1959. Die Evolution der Angiospermen. Jena. Troll W., 1954, 1957. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. I—II. Jena. Turrill W. B., 1959. Plant geography. In Turrill (ed. by), «Vistas in botany», p. 172—229.

Warming E. und Graebner P., 1933. Lehrbuch der Okologischen Pflanzengeographie. Berlin. Wettstein R., 1935. Handbuch der Systematischen Botanik. Wien. Willis J. C., 1951. A dictionary of the flowering plants. Cambridge. Wodehouse R., 1935. Pollen grains. New York.

Zimmermann W., 1959. Die Phylogenie der Pflanzen. 2. Auflage. Stuttgart.

Специальная

Абузярова Р. Я., 1953. Ископаемая флора Такыр-Сора по данным спорово-пыльцевого анализа. Ботан. журн., т. XXXVIII, № 5.—1953. Ископаемая флора Чинка Науша (Тургай) по данным пыльцевого анализа. Уч. зап. Казахск. гос. ун-та, биология, т. XIV, вып. 4.—1954. Третичные спорово-пыльцевые комплексы Тургая и Павлодарской Прииртышья. Автореферат диссертации на соиск. уч. степени канд. биол. наук АН Казахск. ССР, Ин-т ботаники. Ананова Е. Н., 1952. Новые данные о сарматской растительности в низовье Днепра. Ботан. журн. АН СССР, т. XXXVII, № 2.—1954. Новые данные о флоре и растительности плиоцена. Докл. АН СССР, т. XCVI, № 3.—1954. Палинологические данные к вопросу о происхождении степей на юге Европейской равнины. Ботан. журн., т. XXXIX, № 3.—1956. Флора и растительность района нижнего течения р. Камы в среднем плиоцене (по данным палинологического анализа). Ботан. журн., т. 41, № 7. Ананьев А. Р., 1948. Остатки верхнемеловой и третичной флоры с р. Кемь, левого притока Енисея. Тр. ТГУ, т. 99. Атлас верхнемеловых, палеоценовых и эоценовых спорово-пыльцевых комплексов некоторых районов СССР. 1960. Тр. ВСЕГЕИ, нов. серия, т. 30. Л. Атлас миоценовых спорово-пыльцевых комплексов различных районов СССР. 1956. Под редакцией И. М. Покровской. Мат. ВСЕГЕИ. М. Атлас олигоценовых спорово-пыльцевых комплексов различных районов СССР. 1956. Под редакцией И. М. Покровской. Мат. ВСЕГЕИ. М.

Байковская Т. Н., 1950. Палеоценовая флора Зее-Бурейской равнины. Вопросы палеонтологии, 1950, т. 1, ЛГУ, стр. 348—381.—1951. К палеоценовой флоре южного Урала (*Steihauera subglobosa* P. et S.). Ботан. журн., т. 36, № 6, стр. 646—648.—1953. К неогеновой флоре Закарпатской области УССР. Тр. Львовского гос. о-ва, палеонт. серия, в. 2.—1956. Верхнемеловые флоры Северной Азии. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия 8, вып. 2, стр. 47—184.—1957. О верхнемеловых флорах Чулымо Енисейского бассейна. Сб. памяти А. Н. Криштофовича М. Л. АН СССР, стр. 65—99.—1959. Материалы по падающей флоре Зее-Бурейской равнины. Проблемы ботаники, вып. IV. М. Л., стр. 253—274. Баранов В. И., 1948. Новые находки плиоценовой флоры в Волжско-Камском крае. Бот. журн., т. XXXVIII, № 1.—1948. Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде. ч. 1. Палеоген. Уч. Зап. Казанского у-та, т. 108, кн. 3. Ботаника. Казань.—1949. К истории лесов Волжско-Камского края. Изв. Казанского фил. АН СССР. Серия биол. и сельск.-хоз. наук, № 1.—1950. Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде, ч. 2. Верхний отдел третичного периода. Уч. зап. Казанского ун-та, т. 110, кн. 6.

Ботаника, вып. 8. Казань, стр. 1—239. — 1954. Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде, ч. 3. Итоги изучения ископаемых третичных флор и проблема реликтов в современной растительности СССР. Уч. зап. Казанского ун-та, т. 114, кн. 4. Ботаника. Казань. — 1954. Новая ископаемая флора из железистых песчаников ергенинской свиты, найденная В. А. Николаевым. Изв. Казанского филиала АН СССР, серия геол. наук, т. 2, стр. 27—36. — 1956. К познанию палеоценовой флоры Камышина. Сб. Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. АН СССР. М. Л. стр. 64—69. — 1956. Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде, ч. 4. Новые материалы по третичной флоре. Указатели названий растений и животных, упомянутых в тексте. Уч. зап. Казанского ун-та, том 116, кн. 10, стр. 1—92. — 1957. К оценке возраста третичных отложений Енисейского кряжа. Уч. зап. Казанского ин-та, № 2, стр. 190—201. Баранов В. И. и Васильева И. М., 1960. Сопоставление результатов спорово-пыльцевого анализа и изучения листовых флор плиоцена. Тр. конф. по спорово-пыльцевому анализу 1948. МГУ, стр. 115—125. Баранов В. И. и Мокшина О. М., 1956. Новые виды палеоценовой флоры Камышина. Уч. зап. Казанского ун-та, 116, № 1, стр. 183—185. Баранов В. И., Немкова В. К., Кондратьев Г. К., 1957. Листовые отпечатки и спорово-пыльцевой спектр флороносного горизонта из михайловской свиты р. Кеми. Уч. зап. Казанского ун-та вып. 117, № 2, стр. 202—209. Баранов В. И. и Николаева О. Г., 1956. Ископаемые древесины из верхнемеловых отложений Енисейского кряжа. Докл. АН СССР, т. 107, № 1, стр. 125—127. — 1957. Плиоценовая флора из Альметьевского района Татарской АССР. Уч. зап. Казанского ун-та, вып. 117, № 2, стр. 210—212. Барбашинова Е. Н., 1956. Спорово-пыльцевые комплексы мезозойских отложений северной части Тургайской впадины. Тр. Ин-та геол. наук, АН Казахской ССР, вып. 1, № 1, геол. серия. Барбашинова Е. Н. и Пигулевский Н. А., 1953. Пыльца юрской флоры в третичных отложениях Сев. Тянь-Шаня. Изв. АН Казахской ССР, т. 124, серия геол., № 17, стр. 131—143. Биджиев Р. А., Земскова Г. К., Невяжский И. И., Широкова И. А., 1956. Новые находки третичной флоры в Центральной Якутии. Тр. ВАГТ, вып. 2, стр. 177—179. Биджиев Р. А. и Караваев М. Н., 1959. Новые материалы по неогеновым отложениям Центральной Якутии (Проблема Мамоновой горы) Вестн. МГУ, № 4, стр. 117—124. Боголепов К. В., 1955. Новые данные о третичных отложениях Енисейского кряжа. БМОИП, отд. геол., т. XXX (1), стр. 21—36. — 1955. К вопросу об этапах развития третичной растительности в Приангарской части Енисейского кряжа. Докл. АН СССР, нов. серия, т. 100, № 5, стр. 985. — 1956. К истории развития третичной растительности в нижнем Приангарье. Бот. журн., 41, № 11, стр. 1662—1667. Боголепов К. В. и Попов П. А., 1955. О возрасте бокситов Енисейского кряжа. Докл. АН СССР, нов. серия, т. 100, № 1, Геология. Болховитина Н. А., 1950. Нижнемеловые спорово-пыльцевые комплексы Чулымо-Енисейского бассейна Южного Урала и Казахстана. Тр. конф. по спорово-пыльцевому анализу 1948 г., МГУ, стр. 125—136. — 1953. Спорово-пыльцевая характеристика меловых отложений центральных областей СССР. Тр. ГИН АН СССР, вып. 145, геол. серия (№ 61), стр. 1—152. Бойцова Е. П., Покровская И. М., 1954. Материалы по стратиграфии континентальных олигоценовых и миоценовых отложений Тургайской впадины. Тр. ВСЕГЕИ. Мат. по палинологии и стратиграфии, сб. статей. Госгеолтехиздат. Бойцова Е. П., Краснов И. И., Малецова и Покровская И. М., 1954. Результаты изуче-

ния спорово-пыльцевых комплексов из континентальных третичных отложений нижнего Приобья. Тр. ВСЕГЕИ. Мат. по палинологии и стратиграфии, сб. статей. Госгеолтехиздат. Борсук М. И., 1935. К изучению Тургайской третичной флоры Тр. ЦНИГРИ, вып. 37. Л. М. — 1946. Палеогеновая флора Сахалина (конгломератной и нижнедунайской свит). Тр. ВСЕГЕИ, 12, стр. 1—132. Буданцев Л. Ю., 1953. Новая находка пальмы *Sabal* в Казахстане. Докл. АН СССР, т. 93, № 2, стр. 347—348. — 1955. Материалы к изучению флоры континентального олигоцена Тургай. Изв. АН Казахской ССР, серия геолог., вып. 21. — 1955. Олигоценовые растения с реки Ишим в Северном Казахстане. Мат. по истории фауны и флоры Казахстана, т. 1, АН Казахской ССР, Алма-Ата, стр. 159—168. — 1957. Эоценовая флора Павлодарского Прииртышья. Сб. памяти А. Н. Криштофовича. М. Л. АН СССР, 177—198. — 1959. Олигоценовая флора Северного Приаралья. Проблемы ботаники, вып. IV, стр. 190—252. — 1960. Водяной орех (*Trapa* и *Hemitrapa*) в третичных отложениях юго-восточного побережья Байкала. Бот. журн. XLV, стр. 139—144. Бурый Н. В., 1952. Ствол ископаемого дерева с пневматофорами из третичных отложений Угловского бурогоугольного бассейна. Сообщение Д. В. филиала АН СССР, вып. 5, стр. 54—55. Варданянц Л., 1929. О некоторых стратиграфических и тектонических соотношениях в Центральном Кавказе между Военно-Грузинской и Военно-Осетинской дорогами. Изв. Геолкома, т. XLVIII. Л. Васильевская Н. Д., 1949. О полтавской ксерофитной флоре Туркмении. Докл. АН СССР, том LXVIII, № 4, стр. 753—756. — 1957. Эоценовая флора Бадхыза в Туркмении. Сб. памяти А. Н. Криштофовича. АН СССР. М. Л., стр. 103—175. Васильевская Н. Д. и Сидоренко А. В., 1950. Новые находки третичной флоры в Бадхызе. Изв. Туркм. фил. АН СССР, № 3, стр. 8—15. Васильев В. Н., 1957. Ископаемый водяной орех из южной Якутии. Сб. памяти А. Н. Криштофовича. АН СССР. М. Л. стр. 327—330. Васильевский А. П. и Тучков И. И., 1953. Решение одной из важных палеогеографических проблем Мамоновой горы на Алдане. Колыма, № 9, стр. 42—44. Вахрамеев В. А., 1946. Континентальные меловые отложения восточного склона среднего Урала. Изв. АН СССР, серия геол., № 3, стр. 69—88. — 1949. Континентальные и солоноватовидные отложения олигоцена Северного Приаралья и северных чинков Устьурта. Изв. АН СССР, серия геол., № 4, стр. 19—49. — 1952. Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана. Региональная стратиграфия СССР, т. 1, ГИН АН СССР. Виноградов-Никитин П. З., 1912. Окаменелый лес на Кавказе. Изв. Кавк. отд. РГО, т. XXI, № 3. Геер О., 1886. Миоценовая флора о-ва Сахалин. Тр. сиб. эксп. РГО, физ. отд., т. III, геол., ч. вып. 3. СПб. Гладкова А. Н., 1953. Флора майкопских отложений Северного Кавказа по данным спорово-пыльцевого анализа. Тр. ВНИГРИ, Палеонтологический сборник, нов. серия, вып. 75. Госоптехиздат. — 1956. Об ископаемой пыльце рода *Eremurus*. Докл. АН СССР, т. 107, № 3, стр. 471—472. — 1956. О пыльце некоторых современных и ископаемых видов рода *Myrica* L. Докл. АН, т. 109, № 1. Ботаника. Гладкова А. Н. и Самойлович С. Р., 1954. Морфология пыльцы некоторых видов тропических и аридных субтропических растений. Пустыни СССР и их освоение, II, М. Л., стр. 634—718. Голубятников Л. В., 1902. Средиземноморские отложения Дагестана. Изв. Геолкома, т. XXI, стр. 185—230. СПб. Горбунов М. Г., 1947. О новом местонахождении третичной флоры на р. Тым (Зап. Сибирь), Уч. зап. Томского гос. ун-та, № 7. — 1954. Семена винограда из плиоценовых отложений низовьев р. Чулым в Западной Сибири. Докл.

АН СССР, нов. серия, т. ХСVII, № 3. — 1956. Новые виды *Juglans* из третичных отложений Западной Сибири. Бот. журн., т. 41, № 5, стр. 658—666. — 1959. Об остатках плодов яблони (*Malus*) из третичных отложений Западной Сибири. Докл. АН СССР, т. 128, № 3. Горбунов М. Г. и Шацкий С. Б., 1954. Стратиграфическое положение третичной флоры Компасский Бор на р. Тым (Зап. Сибирь). Докл. АН СССР, 97, № 6, стр. 1049—1052. Горбунов М. Г., Баркалов И. А., 1955. К вопросу о стратиграфическом положении третичных флор в долине реки Оби в районе Томска. Докл. АН СССР, 105, № 5, стр. 1062—1065. Гричук В. П., 1954. Материалы к палеоботанической характеристике четвертичных и плиоценовых отложений северной части Прикаспийской низменности. Тр. Ин-та географии АН СССР, т. XIII. Мат. по геоморф. и палеогеогр. СССР, вып. 11, стр. 5—80. Гроссгейм А. А. и Гладкова А. Н., 1950. Новые данные о строении суши караганского времени восточной части Кавказа. Докл. АН СССР, т. LXXIII, № 1, Геология. — 1951. Результаты изучения пыльцы и спор в хадумских и майкопских слоях Восточного Предкавказья. Докл. АН СССР, нов. серия, т. LXXX, № 5, стр. 805—808. — 1953. Распределение пыльцы и спор по разрезу хадума и майкопа р. Белой. Докл. АН СССР, т. ХСII, № 6, стр. 1205—1208. Гроссгейм В. А. и Мчедlishvili П. А., 1957. Первая находка плиоценовой флоры на Северном Кавказе. Докл. АН СССР, 116, № 5, стр. 845—846. Грубов В. И., 1949. Монографический обзор рода *Rhamnus*. Флора и систематика растений. Изд. АН СССР, серия 1, вып. 8. Губонина З. П., 1952. Описание пыльцы видов рода *Tilia* L., произрастающих на территории СССР. Тр. Ин-та географии АН СССР, т. L. Мат. по геоморф. и палеогеогр. СССР, вып. 7. Деревья и кустарники СССР, т. II. 1951. М. Л. Дорофеев П. И., 1951. Местичні рослини з околиць Одеси. Бот. журн. АН УРСР, т. 8, № 3, стр. 31—40. — 1955. Ископаемая флора с реки Большой Юксы в Западной Сибири. Докл. АН СССР, т. 102, № 6, стр. 1207—1210. — 1955. К палеокарпологиеским исследованиям третичной флоры Казахстана. Мат. по истории фауны и флоры Казахстана, т. 1. Изд. ин-та зоологии АН Казахской ССР, Алма-Ата, стр. 117—125. — 1955. Мезотическая флора из окрестностей г. Одессы. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия 1, вып. 11, стр. 109—143. — 1955. О находке понтической флоры на Украине. Докл. АН СССР, т. 102, № 5, стр. 1017—1018. — 1955. Об остатках растений из третичных отложений в районе с. Новоникольского на Иртыше в Зап. Сибири. Докл. АН СССР, т. 101, № 5, стр. 941—944. — 1955. Сарматские растения с рек Тилигула и Ю. Буга. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия 1, вып. 11. — 1956. О находке третичной флоры на Алтае. Докл. АН СССР, 109, № 5, стр. 1027—1029. — 1956. О плиоценовой флоре нижней Камы. Сб. Акад. Сукачеву к 75-летию со дня рожд. АН СССР, М. Л., стр. 171—181. — 1956. О плиоценовой флоре Самарской Луки. АН СССР, 110, № 4, стр. 665—667. — 1956. Плейстоценовые флоры нижней Волги и Ахтубы. Бот. журн., т. 41, № 6, стр. 810—829. — 1957. Материалы к познанию западносибирской третичной флоры (иск. флора с. Екатеринбургского, близ г. Тары). Сб. памяти А. Н. Криштофовича. АН СССР, М. Л., стр. 277—312. — 1957. Новые данные о плиоценовой флоре Камы. Докл. АН СССР, 117, № 3, стр. 487—490. — 1957. О межледниковой флоре у с. Корнево под Москвой. Бюлл. комис. по изуч. четв. периода АН СССР, № 21, стр. 138—140. — 1957. О плиоценовой флоре нагавских глин на Дону. Докл. АН СССР, 117, № 1, стр. 124—126. — 1957. О семенах рода *Ampelopsis Michaux* из третичных отложений территории СССР. Бот. журн., т. 42, № 4, стр. 643—648. — 1958. О новом виде рода *Proserpinaca* L. для третичной флоры СССР. Бот. журн.,

т. 43, № 9, стр. 1337—1340. — 1959. О третичной флоре д. Лежанки на Иртыше. Палеонтолог. журн. № 2, стр. 123—133. Дорофеев П. И. и Межвилк А. Д. О плиоценовых отложениях и флоре с реки Курейки. Докл. АН СССР, т. 110, № 3, стр. 449—352.

Заклинская Е. Д., 1950. Некоторые данные по плиоценовой флоре Баргузинской долины. Бюлл. комис. по изуч. четв. периода АН СССР, № 15, стр. 87—92. — 1953. Описание некоторых видов пыльцы и спор, выделенных из третичных отложений Пасековского карьера Воронежской обл. Тр. ИГН АН СССР, вып. 142, серия геолог. (№ 59). — 1953. Материалы к истории палеогеновой и неогеновой флор Сев. Кавказа. Вопр. петрограф. и минералог. АН СССР, ч. 1, стр. 418. — 1953. Спорово-пыльцевые спектры морского эоцена Северного Приаралья. Докл. АН СССР, нов. серия, т. ХСII, вып. 5. — 1953. К вопросу об основных этапах в развитии кайнозойской флоры юга европейской части СССР на основании данных спорово-пыльцевого анализа. Докл. АН СССР, т. LXXXIX, № 5. — 1953. Спорово-пыльцевые спектры морского олигоцена Северного Приаралья. Докл. АН СССР, нов. серия, т. ХСII, № 6, стр. 1213. — 1954. Морфология пыльцы некоторых видов пустынных растений. Сб. Пустыни СССР и их освоение. т. II, Изд. АН СССР, стр. 602—633. — 1954. Спорово-пыльцевые спектры верхнего эоцена Северного Приаралья. Докл. АН СССР, нов. серия, т. ХСIX, № 4, стр. 621. Зауер В. А., Мчедlishvili Н. Д., Седова М. А., Стельмак Н. К., 1952. Олигоценовая флора и растительность Приморского края по данным спорово-пыльцевого анализа. Тр. ВСЕГЕИ. Сб. статей «Палеонтология и стратиграфия». Госгеолиздат. Зинин В. А., 1938. Геологический очерк района реки Сияля и нижнего течения реки Ожогиной. Мат. по изучению Колымско-Индибирского края, серия 2. Геология и геоморфология, вып. 2. Л. М.

Ильинская И. А., 1953. Монография рода *Pterocarya* Kunth. Тр. БИН АН СССР, серия 1, вып. 10, стр. 7—123. — 1957. Ископаемая флора горы Кинн-Кериш Зайсанского района, часть 1, род *Dryophyllum* Debeu. Сб. памяти А. Н. Криштофовича, АН СССР, М. Л., стр. 235—248. — 1957. Новые данные по олигоценовой флоре горы Ашутас. Бот. журн., 42, № 3, стр. 395—413. — 1959. Верхнемиоценовая флора горы Повитруле в Закарпатье. Бот. журн., 44, № 5. — 1959. Об остатках эоценовой флоры из горы Кинн-Кериш в Зайсанской впадине. Докл. АН СССР, т. 130, № 6. — 1960. Неогеновые флоры Закарпатской обл. УССР. Сб. Флора и фауна Карпат. М., стр. 75—86. — 1961. *Ioffea* — новый род покрытосеменных. Палеонтол. журн., № 1, стр. 133—138.

Караваяев М. Н., 1948. Основные моменты развития растительного покрова центральной Якутии с середины третичного периода. Докл. I научной сессии Якутской базы АН. Якутск, стр. 151—163. Караваяев М. Н., Попова А. И., 1955. Новые данные по спорово-пыльцевым спектрам неогеновых отложений Северо-Восточной Азии. БМОИП, отд. биолог., 60, № 6, стр. 107—113. Кара-Мурза Э. Н., 1941. Растительные остатки чаудинских слоев. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, серия 1. Флора и систематика высших растений, вып. 5, стр. 35—63. М. Л. Карлов В. Д., 1950. Отпечаток листа миоценовой ивы из полтавских песчаников г. Днепротровска. Киевский ун-т, геол. сборник 3, стр. 139—143. Касумова Г. М., 1957. О находке представителя рода *Citrophyllyum* Веггу в Азербайджане. Докл. АН Азербайджанской ССР, 13, № 8, стр. 869—871. — 1957. Остатки ископаемых растений в морских майкопских отложениях северо-восточных предгорий малого Кавказа (Азербайджан) и их значение для корелляции. Докл. АН Азербайджанской ССР, 13, № 7, стр. 757—761. Кипарисова Л. Д., Мар-

ковский Б. П., Радченко Г. П., 1956. Материалы по палеонтологии. Новые семейства и роды. ВСЕГЕИ, вып. 12, Госгеолтехиздат, стр. 356. Киричкова А. И., 1955. Флора верхов индрикотериевой свиты в Акмоле. Мат. по истории фауны и флоры Казахстана, т. 1, АН Казахской ССР. Коваль Я. М., 1950. Материалы для изучения Полтавского яруса (1. Новые данные о тимском месторождении третичной флоры). Зап. геолог. ф-та Харьковского гос. ун-та, т. 10.—1955. О новом местонахождении третичной флоры северного Приазовья. Зап. геол. ф-та Харьковского гос. ун-та т. 12, стр. 93—96.—1957. Материалы для изучения полтавского яруса. (2. О Пасековском местонахождении буроугольной флоры). Уч. зап. Харьковского ун-та, 93, Зап. геолог. ф-та, 14, стр. 261—268. Колаковский А. А., 1951. Предварительные данные о находке плиоценовой флоры в западной Грузии. Бот. журн., т. XXXVI, стр. 408—410.—1952. Новая страница палеоботанической летописи для нижнего понта западной Грузии. Докл. АН СССР, 87 (1), стр. 127—129.—1952. Плиоценовая флора Сухуми. Тр. Сухумского бот. сада АН Грузинской ССР, вып. VII.—1954. Плиоценовая флора Меоре-Атара. Тр. Сухумск. бот. сада, вып. VIII, стр. 211—302.—1955. Ископаемая дендрофлора Кавказа. Тр. Тбилисского бот. ин-та АН Грузинской ССР, 17, стр. 263—297.—1956. Новый вид кирказона в плиоценовой флоре Меоре-Атара. Бот. журн., 41, № 8, стр. 1206—1207.—1956. Плиоценовая флора Дуаба. Тр. Сухумского бот. сада, вып. 9, стр. 211—309.—1957. Первое дополнение к Кодорской плиоценовой флоре (Меоре-Атара). Тр. Сухумск. бот. сада, вып. X.—1958. Первое дополнение к Дуабской плиоценовой флоре. Тр. Сухумского бот. сада, вып. XI, стр. 311—397.—1959. Второе дополнение к Кодорской плиоценовой флоре. Тр. Сухумского бот. сада, вып. XII, стр. 211—262.—1960. Третье дополнение к Кодорской плиоценовой флоре. Тр. Сухумского бот. сада, вып. XIII, стр. 33—52. Колесникова Т. Д., 1961. К познанию третичной флоры Заобского Яра в Западной Сибири. Бот. журн., т. 46, № 1. Константов С. В., 1913. Несколько представителей флоры из миоценовых отложений, развитых в низовьях р. Буреи. Изв. Геолкома, т. XXXII, стр. 405—426, СПб.—1914. Третичная флора Белогорского обнажения в низовье р. Буреи. Тр. Геолкома, нов. серия, вып. 113. Корнилова В. С., 1950. Новые данные к флоре индрикотериевых слоев Тургая. Изв. АН Казахской ССР, бот. серия, вып. 5.—1950. Новые материалы к третичной флоре Тургая. Вестн. АН Казахской ССР, № 12.—1952. Новая находка древнетретичной флоры в Казахстане. Докл. АН СССР, т. 86, № 1, стр. 145—147.—1954. Континентальная третичная флора Тортмольи. Уч. зап. Казахского гос. ун-та им. С. М. Кирова. Геол. и геогр., т. XV, вып. 1, стр. 80—91.—1955. К характеристике флоры болаттамских слоев Тургая. Изв. АН Казахской ССР, серия биолог., вып. 9, стр. 3—19.—1955. Материалы к эоценовой флоре правобережья р. Селеты. Тр. Инст. бот. АН Казахской ССР, т. 1, стр. 118—130.—1956. Итоги изучения олигоценовой флоры Тургая. Тр. Ин-та ботаники АН Киргизской ССР, 3, стр. 59—101.—1956. Новые виды третичной флоры Тургая и их стратиграфическое значение. Уч. зап. Казахского гос. ун-та им. С. М. Кирова, том XXI.—1957. Новый вид ольхи из олигоценовых отложений Тургая. Сб. памяти А. Н. Криштофовича. АН СССР, М. Л., стр. 249—256.—1958. Нижнепалеогеновая флора Жеман-Туза. Материалы по ист. фауны и флоры Казахстана, Инт. зоологии АН Казахской ССР, т. II, Алма-Ата.—1960. Нижнемиоценовая флора Кушука (Тургайский прогиб). Изд. АН Казахской ССР, Алма-Ата. Коровин Е. П., 1932. Новый третичный тип семейства Proteaceae из Средней Азии. Бот. журн. СССР, т. 17, № 5—6,

стр. 506—519.—1934. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент—Москва.—1956. Новый третичный представитель семейства Ebenaceae в Средней Азии. Бот. журн., 41, № 6, стр. 830—835. Краснов А. Н., 1910. Начатки третичной флоры юга России. Харьков. Криштофович А. Н., 1911. О растительных остатках третичных песчаников Волинской губ. Зап. Минерал. о-ва, ч. 48, вып. 1, стр. 35.—1912. Новые находки молодой третичной и послетретичной флоры Южной России. Зап. Новор. об-ва естествоиспыт., т. XXXIX, стр. 1—10.—1914. Последние находки остатков сарматской и мезотической флоры на юге России. Изв. АН СССР, т. 1, стр. 591—602. СПб. Криштофович А. Н. и Палибин И. В., 1915. Новые материалы к третичной флоре Тургайской области. Изв. АН СССР, серия VI, т. XX. Криштофович А. Н., 1915. Руководящая форма европейского плиоцена *Juglans cinerea* L. из пресноводных отложений Якутской обл. Геол. вестн., т. 1, № 3, стр. 147—150.—1916. Некоторые представители китайской флоры в сарматских отложениях на р. Крынке (обл. Войска Донского). Изв. Им. Акад. наук, серия VI, т. X, № 14, стр. 1285—1294. Петроград.—1921. О третичной флоре бухты Посьет, собранной Э. Э. Аннертом в 1919 г. Мат. по геолог. и полезн. ископ. Дальнего Востока, № 11, стр. 1—31.—1921. Третичные растения р. Амагу Приморской обл., собранные А. Г. Кузнецовым в 1919 г. Мат. по геолог. и полезн. ископ. Дальнего Востока № 15, стр. 1—15.—1925. Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета Дальнего Востока в 1924 г. Мат. по геолог. и полезн. ископ. Дальнего Востока. № 37, стр. 18.—1927. Новые данные к верхнетретичной флоре Сев.-Зап. Сибири. Изв. Геолкома, т. XLVI, стр. 753—756.—1927. Об отпечатках растений из песчаников полтавского яруса Аджамки. Изв. Геолкома, т. XLVI, стр. 201—206.—1930. Новые данные к вопросу о третичной и меловой флоре Арало-Каспийского края и ее отношении к ископаемой флоре Северной Азии. Отчет почвенно-ботанич. отр., вып. IV, ч. 2, стр. 233—265.—1931. К вопросу о возрасте некоторых меловых отложений Дальнего Востока и первых фазах развития третичной флоры. Зап. Росс. минер. об-ва, 2 серия, ч. 60, вып. 2.—1931. Сарматская флора с р. Крынки. Тр. ГПРУ ВСНХ СССР, вып. 98, М. Л.—1933. Третичная флора залива Корфа. Мат. по геолог. и полезн. ископ. Дальнего Востока, вып. 62, стр. 1—32.—1937. О меловой флоре охотского побережья и Северной Камчатки. Материалы по изучению Охотско-Кольмского края, серия I, геолог. и геоморфолог., вып. V, стр. 1—85.—1937. Меловая флора Сахалина. 1. Мгач и Половинка. Тр. Дальневосточного Фил. АН СССР, т. II.—1937. Новые данные о третичной флоре Новокиевска. Ежегодник Всеросс. палеонт. об-ва, т. XI.—1938. Верхнемеловые растения бассейна реки Колымы. Мат. по изучению Колым-Индигир. края, серия 2. Геолог. и геоморфолог., вып. 15.—1939. Новые находки ископаемых флор на Дальнем Востоке как вехи стратиграфии. Юбил. сб. А. В. Обручеву к 50-летию педагог. деятельности, АН СССР, II.—1941. Каталог растений ископаемой флоры СССР. Палеонтология СССР, прилож. к т. XII, М. Л.—1946. Миоценовые растения из Суйфунской свиты Уссурийского края. Бот. журн. СССР, т. 31, № 4.—1949. Mугtaseae в флоре СССР, т. XV, М. Л.—1952. Флора Райчики—новое звено третичной флоры на Дальнем Востоке. Бот. журн., т. 37, № 3.—1958. Ископаемые флоры Пенжинской губы, оз. Тастах и хр. Рарыткин. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия VIII. Палеоботаника, вып. 3, стр. 73—124.—1958. Меловая флора бассейна р. Анадыря. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия VIII. Палеоботаника, вып. 3, стр. 7—78. Криштофович А. Н. и др. 1955. Олигоценовая флора горы Ашутас. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия 8. Палеоботаника,

вып. 1. Криштофович А. Н., Байковская Т. Н., 1951. Сарматские растения из Амвросиевки в Донецком бассейне. В кн.: «Памяти акад. А. Д. Архангельского». — 1960. Меловая флора Сахалина. М. Л. Криштофович А. Н. и Борсук М. И., 1939. Миоценовые растения с р. Иртыша близ г. Тары в Западной Сибири. Пробл. палеонтол., т. V, стр. 379—395. Криштофович А. Н. и Дорофеев П. И., 1953. Ископаемые растения р. Ваенги, притока Северной Двины. Тр. БИН, серия 1, вып. 10, стр. 270—289. Куприянова Л. А., 1948. Морфология пыльцы однодольных растений (Материалы к филологии класса). Тр. Ботан. ин-та АН СССР, серия 1, вып. 7. Кутузкина Е. Ф., 1957. Материалы по верхнетретичной флоре Киргизии Сб. памяти А. Н. Криштофовича. АН СССР, М. Л., стр. 259—275. — 1958. Платан из сарматских отложений Северного Кавказа. Бот. журн., 43, № 1, стр. 81—85.

Ларищев А. А., 1956. Об ископаемых остатках древесины из пестроцветных глин района Амангельды Тургайской впадины. Докл. АН СССР, 107, № 1, стр. 139—140. — 1957. О некоторых ископаемых остатках древесины из Западной Сибири. Докл. Седьмой научн. конф., посв. 40 годовщине Октября, вып. 4, Томский ун-т, стр. 13—15. Лебедев И. В., 1954. Верхнемеловые платановые из Чулымо-Енисейской впадины. Тр. Томск. гос. ун-та, т. 132, серия геолог., стр. 67—82.

Макарова З. И., 1957. К истории рода *Liquidambar* L. Бот. журн., т. 42, № 8, стр. 1182—1195. Международные правила ботанической номенклатуры, 1959. М. Л. Моносзон М. X., 1950. Описание пыльцы видов полыней, произрастающих на территории СССР. Тр. Ин-та геогр. АН СССР, т. XLVI. Мат. по геоморф. и палеогеогр. СССР, вып. 46. — 1951. Морфология пыльцы семейства *Chenopodiaceae* Less. Тр. Ин-та географии АН СССР, вып. 50. — 1952. Описание пыльцы видов семейства мареновых, произрастающих на территории СССР. Тр. Ин-та геогр. АН СССР, вып. 52. Мчедlishvili Н. Д., 1955. Спорово-пыльцевые комплексы дубаевых слоев. Докл. АН СССР, т. 100, № 4, стр. 769—770. — 1956. Флора и растительность киммерийского века по данным палинологического анализа. Автореферат дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Ин-т ботаники АН Грузинской ССР, Тбилиси. Мчедlishvili П. А., 1950. О возрасте корбулевых слоев Закавказья и Северного Приаралья. Докл. АН СССР, т. 70, № 1, стр. 79—81. — 1954. Еще раз о возрасте гондердзской флоры. БМОИП, отд. геологии, т. XXIX, (1), стр. 21—33. — 1956. Новые данные о мезотических флорах Западной Грузии. Докл. АН СССР, 107, № 6, стр. 888—890. — 1956. Новые данные о тортонских флорах Западной Украины (на укр. яз.). Укр. ботаничний ж., № 2, стр. 85—88. — 1956. Новые данные о флоре церитовых слоев Свошовице (на укр.). Укр. ботаничний ж., 13, № 1, стр. 95—99. — 1957. О возрасте флор Амвросиевки и Крынки в связи с новыми данными о тортонской флоре окрестностей г. Львова. Докл. АН СССР, 114, № 3, стр. 627—630.

Нейштадт М. И., 1957. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. Изд. АН СССР, М. стр. 404. Никитин П. А., 1927. Предварительная заметка об исследовании истории растительности Воронежской губ. за послемезотическое время. Бюлл. почвовед, № 1—2, стр. 14—20. М. — 1928. Остатки растительности от верхнетретичного времени. «Воронежский край», стр. 17—18, Воронеж. — 1928. О послемезотических изменениях растительности и климата на территории Воронежской губ. Дневник Всесоюз. съезда ботан. в Ленинграде в январе 1928 г., стр. 121—122. — 1928. Послемезотические ископаемые флоры в Воронежской губ. и эволюция ее растительности. Природа, № 4, стр. 397—400. — 1932. Плиоценовые и четвертичные флоры низового Поволжья. Тез. докл. на II Конф. Ассоциации по изуч. четв. периода

Европы, стр. 38—39. — 1932. Плиоценовые и четвертичные флоры области Донского оледенения. Тез. докл. на II Конф. Ассоциации по изуч. четвертич. периода Европы, стр. 36—37. — 1935. Семенная миоценовая флора у г. Томска. Докл. АН СССР, нов. серия, т. 2, № 3, стр. 133—136. — 1948. Плиоценовые флоры с реки Оби в районе Томска. Докл. АН СССР, т. 61, № 6, стр. 1103—1106. Никитин П. А. и Дорофеев П. И., 1953. Четвертичная флора района г. Новохоперска. Бюл. комис. по изуч. четверт. периода, № 17. Никитин А. А., Гаммерман А. Ф., Николаева Т. И., 1951. Определитель древесины по микроскопическим признакам. Изд. АН СССР Л. М. Никифорова И. И., 1957. О стратиграфическом положении мезозойской флоры Тьльско-Торомского междуречья (Западное Приохотье). Известия Д. В. филиала АН СССР, № 4—5, стр. 28—35. Николаева О. Г., Закирова Н., 1957. Ископаемая флора из плиоценовых отложений р. Ик в Мензелинском районе Татарской АССР. Уч. зап. Казанского ун-та, 117, № 2, стр. 217—221.

Палибин И. В., 1901. Некоторые данные о растительных остатках из белых песков и кварцевых песчаников Южной России. Изв. Геолкома, т. XX, № 45, стр. 447—506. — 1905. О растительных остатках на Командорских островах. Зап. Минерал. об-ва, серия 2, ч. XIII, вып. 1. — 1906. Ископаемые растения берегов Аральского моря. Научные результаты Аральск. эксп. Изв. Турк. отд. ВРГО, т. IV, вып. VII, стр. 1—19. — 1907. Отчет о палеофитологических исследованиях в юго-восточной России, т. XXIII, вып. 2, стр. 281. — 1909. О третичной флоре юго-западной Сибири. Автореферат Зап. Минерал. об-ва, сер. 2, ч. XLVII. Протокол, стр. 22—24. — 1914. Предварительный отчет об исследовании ископаемой флоры Гондердзского перевала. Изв. Кавк. отд. РГО, т. XXII, № 3, стр. 1—15. — 1925. Отчет о состоянии и деятельности Геолкома в 1924 г. Изв. Геолкома, т. XLIV, стр. 403. — 1930. Верхнемеловая флора юго-востока Закавказья. Изв. ГГРУ, т. XLIX, № 7, стр. 125—133. — 1930. Олигоценовая флора тимского кварцевого песчаника. Изв. ГГРУ, т. XLIX, № 2, стр. 105—115. — 1933. Сарматская флора восточной Грузии. Мат. Центр. Геол.-разв. ин-та. Палеонтология и стратиграфия. Сб. 1, стр. 25—43. — 1934. Палеоботанические материалы из восточной Грузии. Тр. Нефт. геол.-разв. ин-та, серия А, вып. 29, стр. 34—45. — 1937а. Меловая флора Даралагеца. Тр. БИНа АН СССР, серия 1, вып. 4, стр. 171—196. — 1937б. Ископаемая флора Гондердзского перевала. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия 1, вып. 4. — 1939. Материалы к третичной флоре Армении. Юбил. сб. акад. В. Л. Комарова, стр. 607—630. — 1947. Плиоценовая флора Кисаитбского отложения диатомита. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия 1, стр. 6—32. Палибин И. В., Петров Л. С. и Цырина Т. С., 1934. Растительные остатки из ачкагельских отложений Кила-Купровского нефтяного района южной Кахетии. Тр. Нефт. Геол.-разв. ин-та, серия А, вып. 29 (Палеоботанический сборник 1), стр. 16—33. Пашков Г. Д., 1959. О новой находке неогеновой флоры на Северном Кавказе. Бот. журн., том XLIV. Пименова Н. В., 1936. Відбитки рослин із середземноморських пісковиків с. Малинівці на Поділлі. Геол. журнал. Київ, т. III, вып. 1. — 1937. Мезотична флора с. Гребеники МАРСР. Геол. журн. АН УССР, т. II, в. 3—4. Киев. — 1937. Флора третичных пісковиків правобережжя УССР. Тр. ин-та Геол. АН Укр. ССР, т. 12, стр. 1—133. — 1939. Возраст полтавского песка района села Шестеринцы. Докл. АН СССР, том XXIII, № 9, стр. 977—980. — 1954. Сарматская флора Амвросиевки. Тр. Ин-та геолог. наук АН УССР, серия стратигр. и палеонтол., вып. 8, стр. 5—96. Покровская И. М., 1952. Результаты изучения спорово-пыльцевых комплексов майкопских отложений. Тр.

- ВСЕГЕИ. Палеонтология и стратиграфия, сб. статей, Госгеолиздат. — 1950. Основные этапы развития растительности Урала в течение мезозоя и кайнозоя по данным пыльцевого анализа. Тр. Конф. по спорово-пыльцевому анализу 1948, стр. 137—154. МГУ. — 1954. Основные этапы в развитии растительности в течение четвертичного периода на территории Европейской части СССР. Метод. руководство по изучению и геол. съемке четвертичных отложений (ч. 1), Госгеолтехиздат, стр. 245—259. Попов П. А., 1956. Пыльца *Traza L.* в третичных отложениях Енисейского края. Докл. АН СССР, т. 110, № 3. Пояркова А. И., 1932. Флора индикаторных слоев Центрального Казахстана. Тр. Ин-та геолог. наук АН СССР. — 1933. Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода *Acer*. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия 1, вып. 1. 1935. Материалы к третичной флоре северного Приаралья. Тр. Нефт. геол.-разв. ин-та, серия А, вып. 39. Палеоботан. сб., вып. 2, стр. 3—21. — 1935. Находка дуйской флоры в восточной части о. Сахалина. Тр. Нефт. геол.-разв. ин-та, серия А, вып. 39, Палеоботан. сб., стр. 36—48. — 1935. Новые материалы к третичной флоре северного Приаралья. Тр. Нефт. геол.-разв. ин-та, серия А, вып. 39, Палеоботан. сборник. — 1935. Третичная флора рек Тенги и Кадык-биракана (западная часть о. Сахалина). Тр. Нефт. геол.-разв. ин-та, серия А, вып. 39, Палеоботан. сб., № 2, стр. 22—32. — 1936. Материалы по третичной флоре Зап. и центр. части Сев. Сахалина. Тр. Нефт. геол.-разв. ин-та, серия А, вып. 76. Палеоботан. сб., вып. 3. — 1939. К изучению ископаемых флор бурейского и амурского Цагайна, «Президенту АН СССР академику В. Л. Комарову», сб. изд. АН СССР, стр. 631—682. Пыльцевой анализ, 1950. Под редакцией И. М. Покровской. Госгеолиздат.
- Ратiani Н. К., 1959. Некоторые данные о плиоценовой флоре Сухуми. Тр. Сухумского бот. сада. Выпуск XII, Изд. АН ГССР. Ржаникова Л. Н., 1956. Петрография углей и спорово-пыльцевой состав третичной континентальной толщи Жиланчикского бассейна (ю.-в. части Тургайской впадины). Тр. ин-та геологич. наук АН Казахской ССР, вып. 1, № 1, геол. серия. Романова Э. В., 1960. К флоре северо-зайсанской свиты горы Киин-Керши. Вестн. АН Казахской ССР, № 2, стр. 97—99. — 1960. Новый род покрытосеменных из верхнемеловых отложений Зайсанской впадины. Вестн. АН Казахской ССР, № 8.
- Самылина В. А., 1960. Покрытосеменные растения из нижнемеловых отложений Колымы. Бот. журн., т. 45, № 3. Санигиревская Н. С., 1955. К морфологии пыльца *Nymphaeales*. Ботан. журн., том XL, № 1. Сладков А. Н., 1953. О формах пыльцевых зерен Селитрянки шобера. Докл. АН СССР, т. LXXXVIII, № 3. — 1954. Морфологическое описание пыльца грушанковых, вертляницевых, вересковых, брусничных и воронниковых Европейской части СССР. Тр. Ин-та географ. АН СССР, том LXI. Мат. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, вып. 11. — 1954. О морфологических признаках пыльцевых зерен вересковоцветных. Докл. АН СССР, т. ХСII, № 5. Станиславский Ф. А., 1950. Палеогеновая флора с. Волящины (кандидат. диссерт.). Фонды ин-та геологич. наук АН УССР, Киев. — 1951. О флоре палеогеновых песчаников Украинской ССР (на укр. языке). Геологич. журн., т. XI, вып. 4, стр. 23—28. — 1956. Об остатках макклинтокий и возрасте вмещающих отложений УССР. Бот. журн., 41, № 8, стр. 1188—1193. Сухов С. В., 1954. Миоценовые растения с рек Кизак и Шиш в Западной Сибири. Тр. Томск. гос. ун-та, т. 132, серия геол., стр. 131—154.
- Тахтаджян А. Л., Габриэлян А. А., 1948. Опыт стратиграфической корреляции вулканических толщ и пресноводных отложений плиоцена и плейстоцена Малого Кавказа. Докл. АН Армянской ССР, 8 (5), стр. 211—216. Тахтаджян А. Л., 1956. Ископаемая флора с рудной площади Агарака в Мегринском районе Армянской ССР. Бот. журн., 41, № 5, стр. 627—657. — 1958. К систематике третичных веерных пальм СССР. Бот. журн., т. 43, № 12, стр. 1661—1674. Тесленко Ю. В., 1954. Некоторые новые данные о верхнемиоценовой флоре Закарпатской обл. Геол. сб. Львовск. геол. о-ва, № 1, стр. 160—161. — 1957. К изучению миоценовой флоры окрестностей города Жданова. Уч. зап. Харьковск. ун-та, 33, Зап. геол. ф-та, 14, стр. 291—293. — 1957. Неогеновая флора реки Грузской Елапчик. Докл. АН СССР, 116, № 6, стр. 1012—1014. — 1957. О возрасте ископаемых флор с. Александровки и г. Амвросиевки. БМОИП, серия геол., 32, № 3, стр. 175—176. Тузова Л. С., 1957. Строение и стратиграфическая принадлежность остатков древесины, встречающихся в третичных угленосных отложениях Башкирии. Изв. Казанск. фил. АН СССР, серия геол., № 4, стр. 173—178.
- Узнадзе М. Д., 1946. Флора Годерзской свиты. Сообщ. Грузинской АН, т. VII, № 7. — 1947. Эоценовая флора Южного Урала. Тр. Ин-та геологии АН Грузинской ССР, том IV (IX), стр. 161—182. — 1951. Кисатибская ископаемая флора. Сб. трудов Ин-та геологии и минералогии АН Грузинской ССР, стр. 299—305. — 1957. Растительные остатки из континентальных третичных отложений сев. Приаралья. Сб. памяти А. Н. Криштофовича. АН СССР, стр. 213—239.
- Флора СССР, 1934—1955. I—XXII.
- Чигуряева А. А., 1948. К зайсанской третичной флоре Ашутаса. Докл. АН СССР, отд. палеонт., т. LXI, № 2, стр. 349—352. — 1950. О спорово-пыльцевом комплексе Крынки. Тр. конф. по спорово-пыльц. анализу 1948 г., МГУ, стр. 107—114. — 1950. Заметка о третичной флоре р. Эльген. Ботан. журн., т. XXXV, № 6. — 1951. К ископаемой третичной флоре и растительности Приаралья. БМОИП, отд. геол., т. XXVI (5), стр. 45—52. — 1951. Материалы к олигоценовой флоре майкопской свиты Кавказа. Бот. журн., т. XXXVI, № 3, стр. 306. — 1951. Об эоценовой флоре Южной Эмбы. БМОИП, отд. геол., т. XXVI (5), стр. 53—56. — 1952. Материалы к третичной растительности Южного Предуралья. Уч. зап. Саратов. гос. ун-та, т. XXXV, вып. ботанич. — 1956. Атлас микроспор из третичных отложений СССР. Саратов. гос. ун-т.
- Шапоренко К. К., 1937. *Liriodendron* — тюльпанное дерево. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия 1, 4, стр. 93—170. — 1939. Об ископаемых цветках рода *Ulmus*. Президенту Академии наук СССР академику В. Л. Комарову, стр. 750—753. — 1940. Ископаемые *Leguminosae* и некоторые вопросы классификации палеоботанических наук. Бот. журн. СССР, т. 25, № 2, стр. 102—121. Шаркань и Штибер, 1950. Антракотомическое исследование остатков древесного угля в Селимской пещере. Ann. Biolog. Univ. Budapesti, t. I. Nasc. 1, 2, Taf. pp. 32—42. Шилкина И. А., 1958. Ископаемые древесины Годерзского перевала. Тр. БИН АН СССР, серия VIII, Палеоботаника, вып. 3. Шмальгаузен И. Ф., 1884. Материалы к третичной флоре юго-западной России. Зап. Киев. о-ва естеств., т. VII, вып. 2, стр. 144. Штемпель Б. М., 1926. Угловский район. Отчет о геологическом исследовании осенью 1924 года. Мат. по геол. и пол. иск. Дальнего Востока, № 45, стр. 37.
- Шекина Н. О., 1953. Флора буцакского віку на території України за даними спорово-пилкових досліджень. Бот. журн. АН УССР, т. X, № 1. — 1954. Материалы по вивчення тортонської флори (середній міоцен) львівської області. Бот. журн. АН УССР, т. XI, № 3. — 1956. Материалы к флоре второго средиземноморского яруса Львовской области (укр.). Укр. бот. журн., 13, № 3, стр. 41—48.

Яковлев В. Н., 1955. Меловые флоры южного и среднего Сихоте-Алиня. Сообщ. Дальневост. фил. АН СССР, вып. 3, стр. 20—30. Якубовская Т. А., 1950. О новых находках Сарматской флоры в Молдавии. Бот. журн., т. XXXV, стр. 527.—1954. Мзотическая флора из обнажений в Колкотовой балке у г. Тирасполя. Сб. геол.-географ. фак. Одесск. ун-та, 2, стр. 141—147.—1955. Сарматская флора Молдавской ССР. Флора и систематика, вып. 11, стр. 7—108.—1957. Новые находки третичной флоры в Томском Приобье. Докл. АН СССР, 116, 2, стр. 308—311. Янишевский М. Э., 1915. О миоценовой флоре окрестностей г. Томска. Тр. Геолокома, нов. серия, вып. 131. Яромленко А. В., 1935. Верхнемеловая флора сев.-зап. Каратау. Тр. Среднеаз. гос. ун-та, серия VIII-в. Ботаника, вып. 28.—1941. Ископаемые древесины Майкопской свиты юго-восточного Закавказья. Тр. БИН, серия 1, Флора и систематика высших растений, вып. 5, стр. 7—34.

Abich H., 1858. Beitrage zur Palaontologie des Asiatischen Russlands, Mem Acad. Sci. St. Petersburg, Ser. VI math. et. phys. VII, pp. 570—573. Andrews E. C., 1913. The Development and Distribution of the Natural order Myrtaceae, Proc. Linnean. Soc. N. S. Wales. — 1915 The Development and Distribution of the Natural order Leguminosae. J. and Proc. Roy. Soc. N. S. Wales, pt. III, vol. 48, pp. 333—407.

Baumeister A., 1936. Pollenformen aus den obermiozänen Susswasserkalken der «Ohninger Fundstätten» an Bodensee. Ber. Geol. Inst. Rübüt. Bailey S. W. and Hiwara R. A., 1941. The comparative morphology of the Icacinaceae. J. Arnold Arbor., 22, pp. 125—132; 171—187; 432—442; 556—568. Baillon H., 1877. Histoires des Plantes, t. VI, Paris, pp. 305—378. Berry, 1915. The origin and distribution of the family Myrtaceae. Bot. Gaz., vol. 59, pp. 484—490. Brown R. W., 1939. Fossil leaves, fruits and seeds of *Cercidiphyllum*, J. Paleontol., vol. 13, N 5. Bruyne A. S. de, 1952. Wood structure and age. Proceedings, vol. LV, VIII, ser. C.

Capitaine L., 1912. Etude analytique et phytogéographique du groupe des Legumineuses. Paris. Chandler M. E. J., 1923. Geological history of the genus *Stratiotes*. Quart. J. geol. Soc., London, vol. 79. — 1925—1926. The Upper Eocene flora of Hordle, Hants. Monogr. Paleont. Soc. London. pt. I. 1925; pt. II. 1926. — 1954. Some upper cretaceous and eocene fruits from Egypt. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist). Geol., vol. 2, № 4. Chaney R. W. and Hu H. H., 1940. A miocene flora from Shantung province, China. Paleontol. Sinica, NI, pp. 112 Peiping, (То же: Carneg. Inst. Washington, publ. 507, 1940). Cookson I., 1950. Fossil Pollen Grains of Proteaceous Type from Tertiary Deposits in Australia. Austral. J. Sci. Res. Bd. 3. (2). pp. 166—177. Cookson I. C. and Pike K. M. 1954. Some dicotyledonous Pollen types from Cainozoic deposits in the Australian region. Austral. J. Bot., vol. 29, № 29, pp. 197—219. Melbourne. Couper R. A., 1953. Upper Mesozoic and Cainozoic spores and pollen grains from New Zealand. Paleontol. Bull. 22, N. Z. Geol. Surv. — 1953. Stratigraphic and Geographic Distribution of Southern Hemisphere Proteaceae, Fagaceae and Podocarpaceae in Cretaceous and Tertiary beds. N. Z. Geol. Rev. 1954. Plant Microfossils from New Zealand. NI. Trans. Roy. Soc. N. Z., vol. 81, pt. 4, pp. 479—483. Conwentz H., 1886. Die Flora des Bernsteins, 2. Die Angiospermen des Bernsteins. Danzig. Cranwell L., 1939. Southern Beech pollens. Rec. Auck. Inst. Mus. vol. 2, 4, pp. 175—196. Czeczotowa Hanna. 1951. Srodkowo-miocenska flora Zalesiec kolo Wisnchowca, I. Acta geol. polon. vol. II. Warszawa.

Depape G., 1929. Recherches sur la flore pliocene du la vallee du Rhone. Ann. Sci. Nat. Bot. et biol. végét.

10, Ser C., t. IV. Paris. Dode L. A., 1905. Extraits d'une monographie in'edite du genere *Populus*. Bull. Soc. histoire natur. d'Autum vol. 18, pp. 1—73.

Edwards W. N., 1930. Fossilium catalogus II: Plantae. Ed. W. Jongmans. Pars. 17. Ehrhart E. 1787—1790. Beitrage zur Naturkunde. Hannover—Usnabruck. Eichwald E. 1865. Lethaea Possica ou Paleontologie de la Russie Periode moyenne, t. II, pt. I, Stuttgart. Erdtman G. 1951. On the «Tricolporites protrudens problem». Svensk Bot. Tidskr. bd. 45. Hft. 2. pp. 355—357. Stockholm. Ettingshausen C., 1851. Die proteaceen der Vorwelt. Sitzungsberichte Mathem.—Naturw. Classe Kaiserl. Akad Wiss 1851, pp. 1—37. 1853. Die Tertiare Flora von Haering in Tirol. Wien.—1866—1869. Die fossile Flora des Tertiär — Beckens von Bilin. Wien.

Fontaine W. M., 1889. The Potomac or Jounger mesozoic flora. U. S. Geol. Survey. Monogr. XV. Fraas E., 1910. Der Petrefaktensammler. Stuttgart.

Gaertner J., 1788—1791. De fructibus et seminibus plantarum. Stuttgart. Goppert H. R., 1852. Beitrage zur Tertiärflorea (von) Schlesiens Palaontographica Bd. 2, SS. 257—282. Cassel. Gombocz E., 1908. A *Populus* — nem monographiaja. Matematikai es Termesztudomaji Közlemenyek vonatkozólag a kazai viszonyokra. Kiadja a Magyar tudományos Akadémia, Bd. XXX, pp. 224.

Hartz N., 1909. Bidrag til Danmarks tertiaere og diluviale flora. Danmark Geol. Undersg., № 20, Kopenhagen, 1—292. Heer O., 1859. Flora tertiaria Helvetiae. Bd. III. Winterthur.—1869. Die miocene Flora und Fauna Spitzbergens. Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. 8. pp. 1—98. Stockholm.—1874. Uebersicht der Miozänen Flora der Arctischen Zone. Flora Fossilis Arctica, vol. 3, N 4. pp. 1—24.—1875. Nachträge zur miozänen Flora Grönlands. Flora fossilis Arctica, vol. 3, № 3, pp. 3—29. (Kongl. Vet Akad. Handl., 1874, Bd. 13, n 2, pp. 3—39. Stockholm).—1876. Beitrage zur fossilen Flora Spitzbergens. Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. 14, N 5, pp. 1—93, Stockholm.—1878. Beitrage zur miozänen Flora von Sachalin. Fl. foss. Arctica vol. pt. 4. Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. vd. 15, № 4, pp. 3—10. Stockholm.—1878. Beitrage zur fossilen Flora Sibiriens und des Amurlandes. Mem. Acad. Sci. St.—Peterb., VII ser., t. XXV, № 6. Hisinger W., 1837. Lethaea suecica Holmia. Hollick A., 1930. The Upper Cretaceous flora of Alaska. U. S. Geol. Surv. Prof. Paper, 159, Washington. Hyde H., 1955. *Oncus*, on new term in pollen morphology. New Phytologist, vol. 54, pt. 2.

Irmischer, Edgar, 1922. Pflanzen verbreitung und Entwicklung der Kontinente, Mittel, Inst. Bot. Hamburg. vol. 5.

Jabe H. and S. Shimidzu, 1924. Stratigraphical sequence of the Lower Tertiary and Upper Gretaceous deposits of Russian Sakhalin. Jap. J. Geol. and Geogr., vol. III, N I. Jongmans W., 1916. Fossilium Catalogus II: Plantae. Pt. 8 (K. Nagel: Betulaceae), Berlin.

Kirchheimer F., 1930. Braunkohlenforschung und Pollenanalytik. Braunkohle. Hft. 21. pp. 447—463.—1934. Das Hauptbraunkohlenlager der Wetterau. Hanau. Wetterausche Gesellschaft, pp. 1—73.—1935. Bau und botanische Zugehörigkeit von Pflanzenresten aus deutschen Braunkohlen. Bot. Jahrbücher, Bd., 67. H. I, pp. 37—122.—1935. Reste von Wasserpflanzen aus der Braunkohlen des Niederlaiser Typus. Zentralblatt für Min., Abt. B., N I, pp. 25—31.—1936. Beitrage zur Kenntnis der Tertiärflorea. Früchte und Samen aus dem deutschen Tertiär. Palentographica, Bd. LXXXII, Abt. 13, Stuttgart.—1936. Über die botanischen Zugehörigkeit weiterer Früchte und Samen aus dem deutschen Tertiär. Planta, Bd. 25, H. 4, pp. 481—490.—1936. Zur Kenntnis der Früchte rezenter und fossiler Mastixioideen. Beihefte zum Bot. Zentralblatt. Bd. 55. Abt. B. 275—300.—1937. Bei-

- träge zur Kenntnis der Tertiärflora, Palaeontographica, Bd. 82, Abt. B. Stuttgart.—1937. Beiträge zur Kenntnis der Flora des baltischen Bernsteins I. Beihefte zum Bot. Zentralblatt, Bd. LVII, Abt. B. pp. 441—484.—1937. Grundzüge einer Pflanzenkunde der deutschen Braunkohlen. Halle. (Saale), pp. 1—153.—1938. Beiträge zur näheren Kenntnis der Mastixioideen—Flora des deutschen Mitteldis Oberoligozäns. Beihefte zum Bot. Zentralblatt, Bd. 58, Abt. B, pp. 304—375.—1938. Beiträge zur näheren Kenntniss von Vitaceen—samenformen tertiären Alters. Planta, Bd. 28, H. 4, pp. 582—599.—1938. Umbelliflorae: Cornaceae. Fossilium Catalogus II: Plantae.—1939. Tertiäre Dikotylendonenreste und ihr systematischer Wert. Flora, neue Folge, Bd. 33, Jena, pp. 239—296.—1939. Über die botanische Zugehörigkeit weiterer Frucht— und Samenreste, besonders aus den Braunkohlenschichten Sachsens. Planta, Bd. 29, H 2, Berlin, pp. 262—278.—1940. Die Mastixioideenflora der alltertiären Braunkohlenschichten von Wiesa bei Kamenz (Sachsen). Jahreshft der Naturwissenschaftliche Gesellschaft Isis in Kamenz, 10. Kamenz (Sachsen). pp. 1—32.—1940. Ein neuer Beitrag zur Kenntnis der Frucht- und Samenfossilien aus den Braunkohlenschichten Sachsens und Thüringens. Bot. Archiv. 41. Leipzig. pp. 276—294.—1940. Flora und Gliederung des Pliocäns in Mitteleuropa. Zentralblatt für Min., Abt., B, N 5, pp. 141—167. Klaus W., 1954. Bau und Form von *Sporotrapodites uliginensis* n. gen. et sp. Sporomorphorum. Grana Palynologica, vol. I. Knowlton F. H., 1917. Geology and paleontology of the Raton Mesa and Others region in Colorado and New Mexico. U. S. Geol. Surv. Prof. Paper, vol. 101, pp. 1—349, Washington.—1919. A catalogue of the Mesozoic and Cenozoic plants of North America. U. S. Geol. Surv., publ. 696. Kostyniuk M., 1938. Trzeciorzedowe drewna i pyłki z Mazowsza i Wołynia (Über die tertiären Pollen und Koniferenhölzer von einigen Gegenden Polens). Kosmos. Czasopismo polski towar. przyrodników Kopennika, LXIII, I. Krutzsch W., 1955. Über einige liassische «angiosperme» sporomorphen. Sonderdruck aus der Zeitschrift «Geologie», Bd. 4, N I, pp. 65—76, Berlin. Kryshchovovich, 1918. On the Cretaceous flora of Russian Sakhalin. J. College. Sci. Imp. Univ. Tokyo, v. XI, art. 8, pp. 1—73. Kuylo O., Muller J., and Waterbolck H., 1955. The application of Palynology to geology with special reference to Western Venezuela. Geol. en Mijnbouw, nieuwe ser., n 3, pp. 49—75.
- Lamotte R. S., 1952. Catalogue of the cenozoic plants of North America through 1950. Geol. Soc. Amer. Mem. 51. Baltimore. Laurent M. L., 1899. Flora des calcaires de Célas. Thèses présentées à la faculté des sci. de Marseille, N 4. Laurent L. 1904—1905. Flore pliocene des cinerites du Pasedela—Mougudo et de Saint—Vincent. La Sabie. (Cantal). Ann. Musee Hist. Natur. de Marseille, Geologie, t. IX.—1912. Flore fossile des schistes de Menat (Puy—de—Dome). Ann. Musee Hist. Natur. de Marseille, Geologie, t. XIV, pp. 1—246, Marseille. Leschik G., 1851. Mikrobotanischstratigraphische Untersuchung der Jungpliozänenbraunkohle von Buchenau (R. R. Hünfeld). Palaeontographica, Bd. 92, Abt. B, Lief. 1—2. Lesquereux L., 1874. The cretaceous Flora. Contr. to the foss. Flora of the Western territories, II U. S. geol. Surv. Terr. vol. VI.
- Mädler K., 1939. Die pliozäne Flora von Frankfurt am Main. Abhandl. Senckenberg. Nat. Ges., Abh. 446, Frankfurt am Main. Mercklin C., 1855. Paleodendrologikon Rossicum. St. Petersburg. Mc. Queen D. R., 1951. Flowering plants in New Zealand's fossil flora. N. Z. Sci. Rev., vol. 9, № 11—12, pp. 188—189, Wellington. Menzel P., 1906. Der die Flora der Senftenberger Braunkohlen—Ablagerungen. Abhandl. Preuss. geol. Land., № 7, heft. 46. Miki S., 1938. On the change of flora Japan since the Upper Pliocene and the floral composition at the present. Japahese J. Bot., vol. IX, № 2, pp. 213, Tokyo.—1941. On the change of flora in Eastern Asia since tertiary period. Japanese J. Bot., vol. XI, Tokyo, pp. 237—303.
- Nathorst A. G., 1883. Contributions a la flore fossile du Japan. Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. 20, N 2, pp. 1—92. Stockholm. Newberry J. S., 1895. The flora of the Amboy Clays U. S. Geol. Surv. Monogr. vol. XXVI, Washington. Nikitin P. A., 1929. The systemstik position of the fossil genus *Didlidocarya* E. M. Reid. J. Bot. pp. 33—38. Nilsson S., 1831 (1832). Fossilia växter in skane 1, 2. Kongl. Vet. Akad. Handl. pp. 340—350. Stockholm. Normand D., 1950. Atlas des bois de la Côte d'Ivoire, 56 pl. Obritzhauser-Toifl. H., 1954. Pollenanalytische (palynologische). Untersuchungen an der untermiozänen Braunkohle von Langau bei Geras, N—Ö. Sitzungsberichte, Abt. I. vol. 163, Hft. 4, 5. Osterreich Akad. Wiss. Wien. Oishi S. and Huzioka K., 1943. Studies on the Cenozoic Plants of Hokkaido and Karahuto. IV. On the Tertiary Tilia from Hokkaido and Karahuto. J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., Ser. IV, vol. VII, № 1. Oliver W. R. B., 1936. The Tertiary Flora of the Kaikora Valley. Otago, New Zealand, Trans. Roy. Soc. N. Z. 66, pp. 284—304.
- Palibin J., 1904. Pflanzenreste vom Sichota Alin Gebirge. Verhandl. Kais. Russ. Min. Gesellesch. Bd. XLI, L. I, S. 31—50.—1906. Ueber die Flora der Sarmatischen Ablagerungen der Krym und Kaukasus, Zap. Min. obn. ser. XLII, XLIII, v. I, стр. 243—269. Platen P., 1908. Untersuchungen fossiler Hölzer aus dem Westen der Vereinigten Staaten von Nordamerica, Leipzig. Pop E., 1936. Die pliozan Flora von Borsec. (Ostkarpathen). Univ. regele Ferdinand i Cluj Facalt. de Stünte, № 1, pp. 1—180. Potonie R., 1934. Zur Mikrobotanik des eocänen Humodils des Geiseltals. Arb. Inst. Paläobot. und Petrogr. Brennsteine. Bd. 4, pp. 25—118.—1948. Stand der micropaläobotanischen Tertianr—stratigraphie. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 100, pp. 366—378, Hannover.—1951. Revision stratigraphische wichtiger sporomorphen des mitteleuropäischen des tertiärs. Palaeontographica. Band 91, Abt. B, Lief. 5—6, Stuttgart. Potonie R. and Venitz H., 1934. Zur Mikrobotanik des miozänen Humodils der rheinischen Bucht. Arb. Inst. Paläobot. und Petrogr. Brennsteine. Bd. 5.
- Preslin Sternberg G., 1820. Versuch einer Geognostisch. Botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Leipzig und Prag, pp. 202—203. Principi P., 1940. Le flore del paleogene. Estratto Atti della Societa di Scienze e Lettere di Genova. Vol V, fasc. IV, Pavia.—1942. Le flore del neogene. Public. della r. universita studi Firenze facolta agraria e foreatalem. Ramannjam C. G. K., 1954. On some silicified woods from near Pondicherry South India. Palaeobotanist, vol. 3, pp. 40—50.—1960. Silicified woods from the Tertiary Rocks of South India. Palaeontographica, Abt. B, v. 106, Liefg. 4—6, pp. 99—140. Stuttgart. Reid C., Reid E. M., 1907. The fossil flora of Tegelen—sur—Meuse, near Venloo in the Prvince of Limburg. Verhandl. Ak. Wett., XIII. Amsterdam.—1910. A Further investigation of the pliocene flora of Tegelen. Proc. Acad. Sci., XIII. Amsterdam. 192—201.—1910. The lignite of Bovey Tracey. Phil. Trans. Roy. Soc. London, vol. 201, pp. 161—178.—1915. The pliocene floras of the Dutch—Prussian border. Med. Rijksopsp. Delfstoffen, N 6. Hague, pp. 1—178.—1920. A comparativ review of pliocene floras. Quart. J. Geol. Soc., vol. 76, pp. 145—161.—1920. Recherches sur quelques graines pliocenes du Pont—de—Gail (cantal) Bull. Soc. Geol. France, (4) 20, pp. 48—87.—1923. Nouvelles recherches sur les graines du pliocene inferieur du Pont— de Gail.

Bull. Soc. Geol. France. (4) 23, pp. 308—355.—1927. A new species of *Didicocarya* Reid from the Senftenberg Brown Coal. J. Bot., vol. 65, pp. 1—4.—1930. Tertiary fruits and Seeds from Saint Tudy (Finistere). Bull. Soc. Geol. Min. Bretagne, VIII, pp. 36—65. Reid E. M. and Chandler M. E. J., 1926. The Bembridge flora. Catalogue of Cainozoic plants in the department of Geology. I. Brit. Mus. Nat. Hist. London. 1—206.—1933. The London clay flora. Brit. Mus. Nat. Hist. London. Ross N. E., 1949. On a cretaceous pollen and spore bearing of *Scania*. Bull. Geol. Inst. vol. XXXIV, s. 26—43. Upsala.

Saporta G., Etudes sur la végétation du sudest de la France à l'époque tertiaire. Annales Sciences Naturelles, ser. IV, Botanique, t. XVII.—1868. Prodrome d'une flore fossile de Sezanne. Soc. Geol., 3-e ser., t. VIII, Mem. N 3, pp. 289—438. Paris. Schmalhausen I., 1887. Über tertiäre Pflazen aus dem Thale des Flusses Buchtorma. Palaeontographica, t. XXXII, pp. 181—216.—1890. Wissenschaftliche Resultate. d. von der K. Akad. of Wissenschaften zur Erforschung des Janalandes und der Neusibirischen Inseln in den Jahren 1885 und 1886 zugezandten Expedition, Abt. 2. Tertiäre Pflanzen der Insel Neusibirien. Mem. Acad. Sci. St. Petersburg, 7 ser, t. 37. № 3. Schenk A., 1890. Dicotyle Hölzer. Palaeophytologie, II, 9, pp. 890—904.—1890. Handbuch der Palaeontologie. Bd. II. Palaeophytologie. München und Leipzig, pp. 633—643.—1883. Fossile Hölzer. Palaeontographica, t. XXX, pt. 2, Abt. I, pp. 1—19. Schimper W. P., 1870—1874. Traite paleontologie végétale, II—III, Paris. Schmidt E., 1941. Microphotographischer Atlas der mitteleuropaischen Holzer. Neudam. Simpson J., 1936. Fossil Pollen in Scottish Tertiary Coals. Proc. Roy. Soc. Edinb., vol. LVI Part. I—II, pp. 90—108. Staub A., 1887. Die aquitanische Flora des Zsiltales im Komitate Hunyad. Mitteilungen a. d. Jahrbuch der Kgl. Ungar. geolog. Anstalt., Bd. VII, Heft 6. Stojanoff N. und B. Stefanoff, 1929. Beitrag zur Kenntniss der Pliozänflora der Ebene von Sofia. Zeitschr. Bulgar. Geol. Gesell. Jahrg II, Heft, 3. Stefanoff B. and D. Jordanoff, 1935. Studies upon the pilocene Flora of the Plain of Sofia (Bulgaria). Академия на науките и искусствата, кн. XXIX, София. Szafer W., 1946—1947. Flora pliocénska z Krosienka n Dunajcem. Pol. Akad. U. Rozpr. Wyzd., Krakow.—1954. Pliocénska flora okolic Czorsztyna i jej stosunek do plejstocenu. Inst. Geol., t. XI, Wydawn. Geol. Warszawa.

Thiergart F., 1937. Die Pollenflora der Niederlausitzer Braunkohle besonders in Profil der Grube Marga bei Senftenberg. Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst. vol 58, pp. 282—348.—1939. Die Tertiärstufen im Spiegel den Pollenanalyse. Braunkohle, Bd. 38, pp. 53—58.—1940. Die Mikropalaentologie als Pollenanalyse im Dienst der Braunkohlenforschung. Stuttgart.—1940. Pollenanalytische Untersuchungen von Ober- und Niederlausitzer Braunkohle. Braunkohle, Bd. 39, Hft, 43, pp. 475—477.—1941. Bemerkemgen zur Braunkohlenanalyse. Braunkohle, 40 Jahrg., Hft. 17.—1941. Vergleich des Finkenheerder Braunkohlenflozen mit der Niederlazitzer Braunkohle auf Grund der Pollenführung. Braunkohle, Bd. 40, Hft. 14, p. 157—1947. Leitpollen der untermiozänen und oberoligozänen Braunkohle und ihre systematische Stellung. Z. Deutsch. Geol. Gesell., Bd. 97, Hft. I, pp. 54—65, Berlin.—1949. Der stratigraphische Wert mesozoischer pollen und sporen. Palaeontographica, Bd. 89, Abt. B, Lief, 1—3. Thomson P. W. und Pflug H., 1953. Pollen und Sporen des Mitteleuropaischen Tertiars. Palaeontographica, Bd. 94, Abt. B. Stuttgart.

Unger F., 1845. Synopsis plantarum fossilium XVII, pp. 330. Leipzig.—1847. Cloris Protogaea. Leipzig. (1841—1847).—1850. Genera et species plantarum. Vondobone.—1852. Iconographia plantarum fossilium. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, IV, pp. 73—118.—1866. Sylloge plantarum fossilium. Denkschr. mathem. Natur. Classe. Kaiserl. Akad. Wiss. Bd. XXV, Wien.

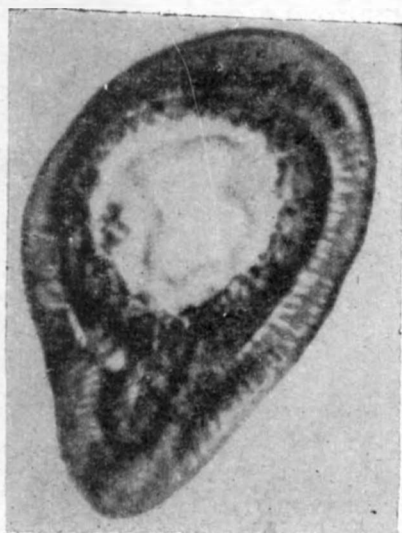
Vimal K. B., 1933. Tertiary spores and pollen from Warkalli lignites Travancore. Proc., Indian, Acad. Sci. 38, sect. B, 115.

Wehmer G., 1929. Die Pflanzenstoffe Botanisch—systematisch Bearbeitet. Bestandteile Zusammrnsetzung einzelnen Pflanzen derenprodukte, Bd. I. Weyland H. and Krieger W., 1953. Die Sporen und Pollen der zachner Kreide und ihre Bedeutung für die Charakterisierung des mittelen Senons. Palaeontographica 95, Abt. B, Leif. 1—3. Stuttgart. Wodehouse R. P., 1932. Tertiary Pollen I. Pollen of the living representatives of the Green River flora. Bull. Torrey. Bot. Club, vol. 59.—1933. Tertiary Pollen II. The Oil Shales the Eocene Green River Formation. Bull. Torrey. Bot. Club, vol. 60, pp. 479—524. Wolf H., 1934. Mikrofossilien des pliozänen Humodils der Grube Freigericht bei Dettingen a M. und Vergleich mit alteren schichten des Tertiars sowie posttertiären Ablagerungen. Arb. Inst. Palaobot. Petrogr. Brennsteine Bd. 55, pp. 55—86.

ТАБЛИЦЫ ИЗОБРАЖЕНИЙ
И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

ТАБЛИЦА I

- Фиг. 1. *Tilia cordata* L.
Микрофотоснимок среза эскины пыльцевого зерна, $\times 1500$; современный.
- Фиг. 2. *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.
Микрофотоснимок: *a* — поперечного среза поры пыльцевого зерна, $\times 1500$; современный; *b* — продольного среза поры пыльцевого зерна, $\times 1500$; современный.
- Фиг. 3. *Lilium martagon* L.
a—b — микрофотоснимки части эскины пыльцевого зерна, $\times 1500$; современный.
- Фиг. 4. *Liriodendron geminatum* Kirsh.
a—b — семена, $\times 5$; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева).
- Фиг. 5. *Magnolia grandiflora* L.
Лист; современный.
- Фиг. 6. *Magnolia denudatiformis* Dogof.
Семя, $\times 4$; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева).



2 а



1



4 а



2 б



4 б



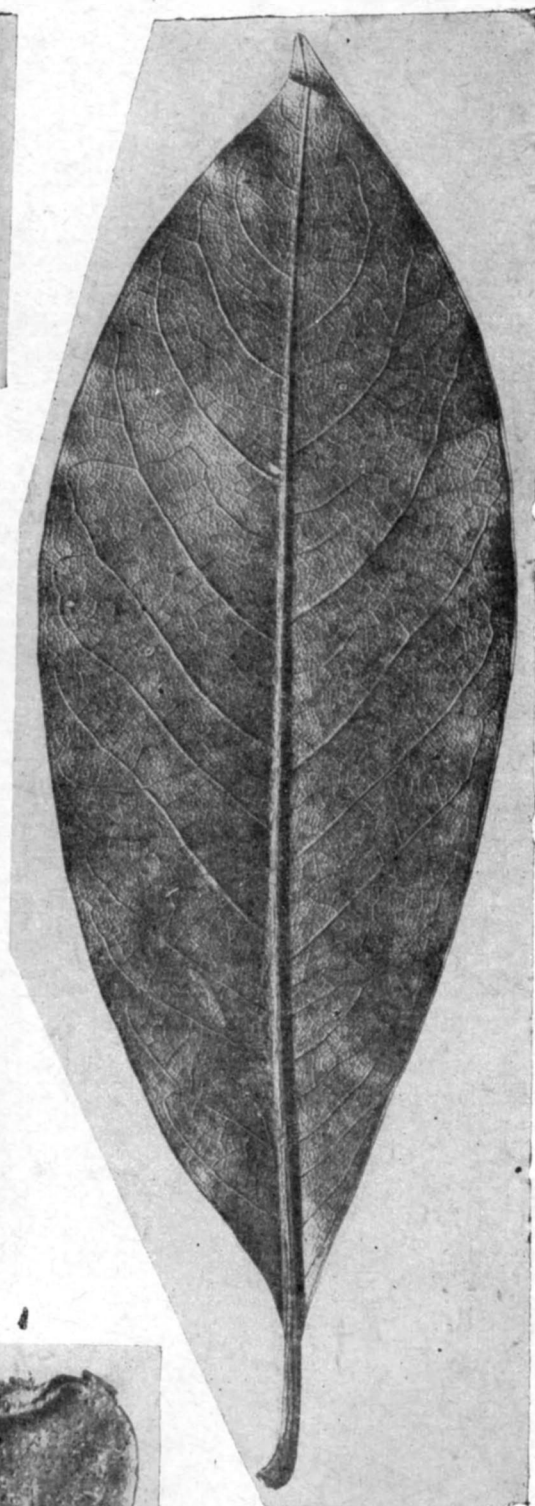
3 а



3 б



6

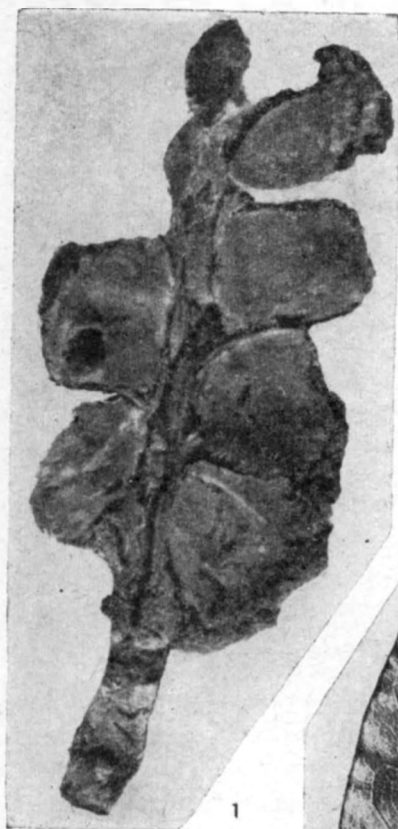


5

ТАБЛИЦА II

- Фиг. 1. *Magnolia volynica* Stanisl.
Отпечаток плода; эоцен, сел. Гулянка Житомирской области, Украина (колл. Ф. А. Станиславского).
- Фиг. 2. *Magnolia dsundzeana* (Palib.) Takht.
Отпечаток листа; неоген, Годердзский перевал, Зап. Грузия (колл. И. В. Палибина).
- Фиг. 3. *Liriodendron tulipifera* L.
Лист; современный.
- Фиг. 4. *Drimysophyllum succineum* Kirsh.
Отпечаток нижней части листа; неоген, Польша — Силезия (Kirchheimer, 1937).
- Фиг. 5. *Apollonias barbusana* (Cav.) A. Braun
Отпечаток листа; неоген, Годердзский перевал, Зап. Грузия (колл. И. В. Палибина).
- Фиг. 6. *Ocotea foetens* (Ait.) Webb et Berth.
Лист; современный.
- Фиг. 7. *Cinnamotum polymorphum* (A. Br.) Heer
Отпечаток листа; палеоцен-эоцен, Мугоджары (колл. Н. Д. Василевской).

Таблица II



1



2



4



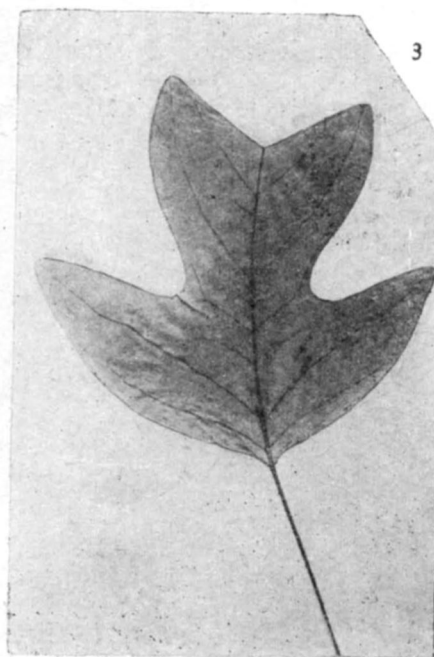
7



5



6



3

ТАБЛИЦА III

- Фиг. 1. *Persea indica* Spr.
Отпечаток листа; неоген, Годердзский перевал, Зап. Грузия (колл. А. Л. Тахтаджяна).
- Фиг. 2. *Cinnamomum polymorphum* (A. Br.) Heer
Отпечаток листа; палеоцен — эоцен, Мугоджары (колл. В. Д. Василевской).
- Фиг. 3. *Cinnamomum lanceolatum* (Unger) Heer
Отпечатки листьев; неоген, Годердзский перевал, Зап. Грузия (колл. А. Л. Тахтаджяна).
- Фиг. 4. *Actinodaphne dolichophylla* Takht.
Отпечаток листа; неоген, Годердзский перевал, Зап. Грузия (колл. А. Л. Тахтаджяна).
- Фиг. 5. *Sassafras ferretianum* Massal.
Отпечаток листа; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 6. *Litsea cubeba* (Lour.) Pers.
Лист; современный.
- Фиг. 7. *Neolitsea palaeosericea* Takht.
Отпечаток листа; неоген, Годердзский перевал, Зап. Грузия (колл. И. В. Палибина).

Таблица II



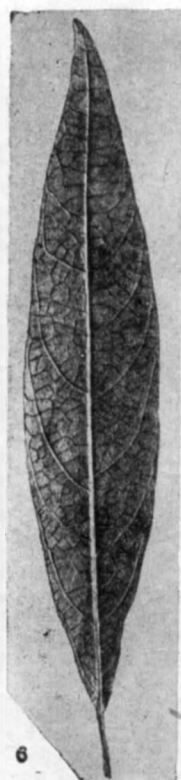
5



3



4



6



2



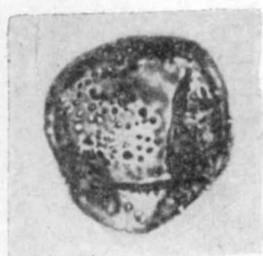
1



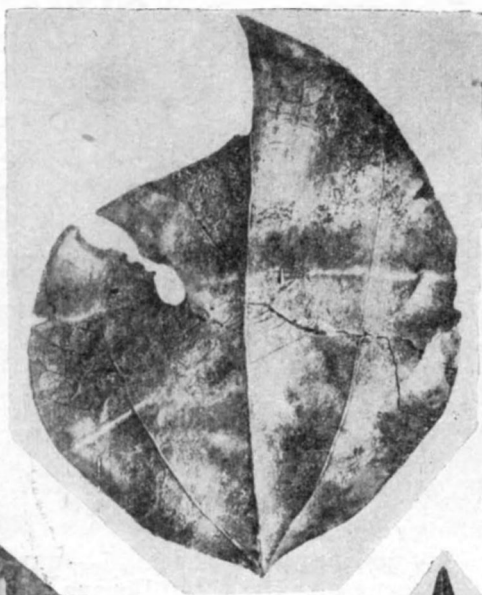
7

ТАБЛИЦА IV

- Фиг. 1. *Lindera ovata* K o l a k.
Отпечаток листа; плиоцен, р. Кодор, Абхазия (колл. А. А. Колаковского).
- Фиг. 2. *Laurus* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение $\times 300$; турон, р. Сым, восточная часть Зап.-Сибирской низменности.
- Фиг. 3. *Laurus canariensis* Webb et Berth.
Лист; современный.
- Фиг. 4. *Daphnogene kryshstofovichii* Vassilevskaja
Отпечаток нижней части листа; палеоцен — эоцен, Мугоджары (колл. Н. Д. Василевской).
- Фиг. 5. *Cocculus extinctus* Velen.
Отпечаток листа; сеноман, Ауш, Армения (колл. И. В. Палибина).
- Фиг. 6. *Stephania* sp.
Косточка, $\times 7$; миоцен, Заобский яр, Зап. Сибирь (колл. Т. Д. Колесниковой).
- Фиг. 7. *Kadsura palaeojaponica* K o l a k.
Отпечаток листа; плиоцен, Абхазия (колл. А. А. Колаковского).



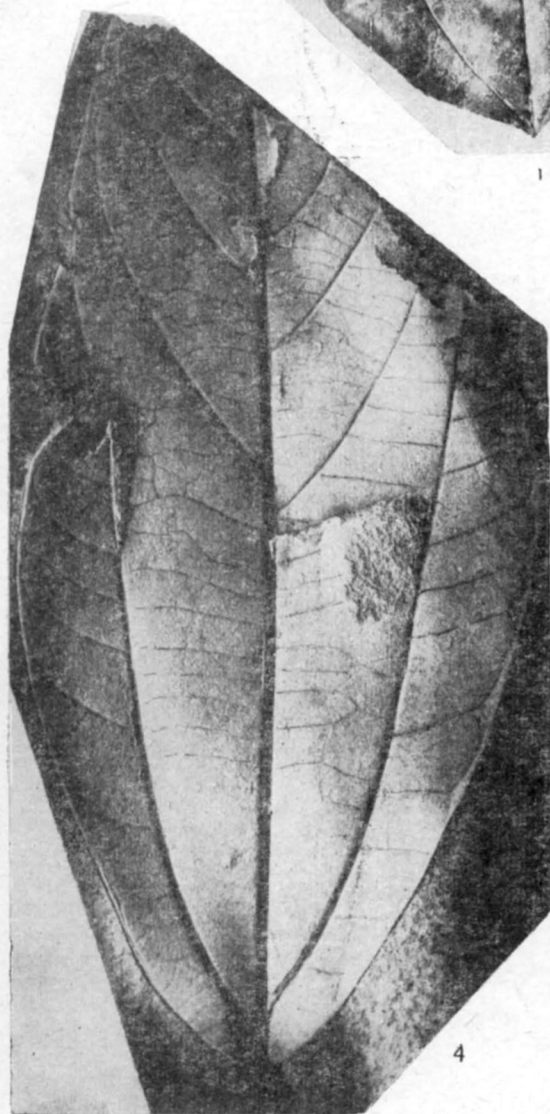
2



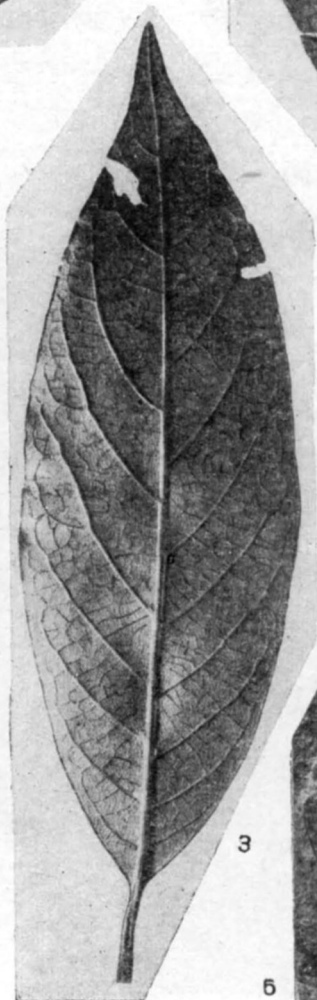
1



7



4



3



6



5

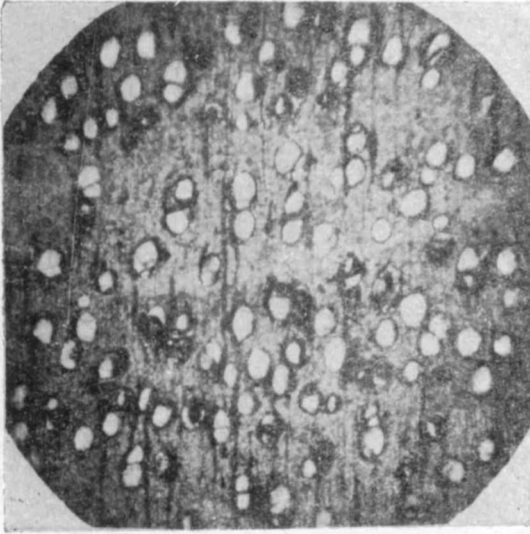
ТАБЛИЦА V

Фиг. 1. *Laurinium hufelandioides* Schilk.

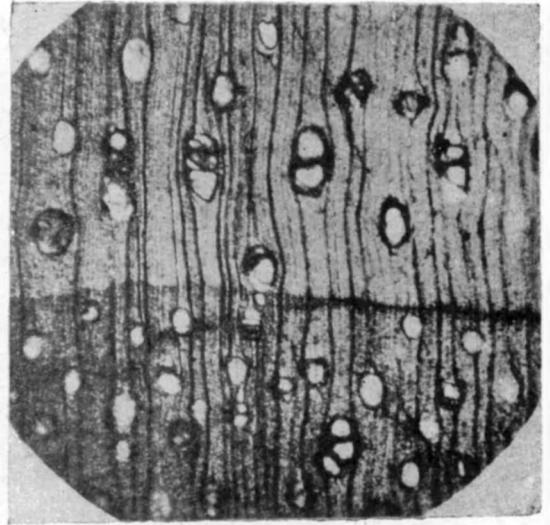
Древесина: *a* — поперечный разрез, $\times 56$; *b* — тангентальный, $\times 56$; *в* — радиальный разрез (лестничная перфорация), $\times 150$. Неоген, Годердзский перевал, Зап. Грузия (колл. И. В. Палибина).

Фиг. 2. *Laurinium cinnamomoides* Schilk.

Древесина: *a* — поперечный разрез; *b* — радиальный разрез. Неоген, Годердзский перевал, Зап. Грузия (колл. А. Л. Тахтаджяна и А. А. Яценко-Хмелевского).



1 a



2 a



1 б

1 в

2 б

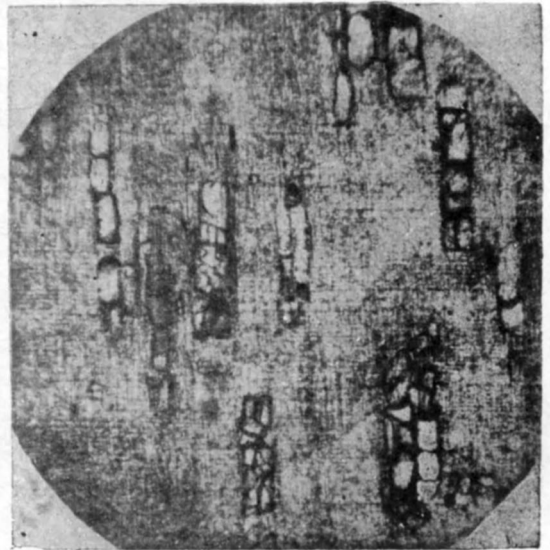
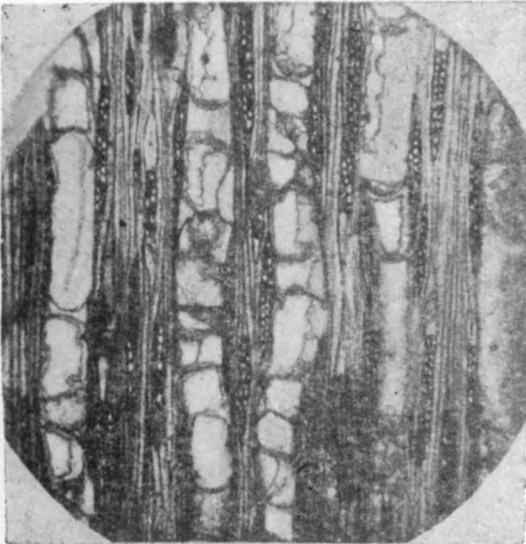
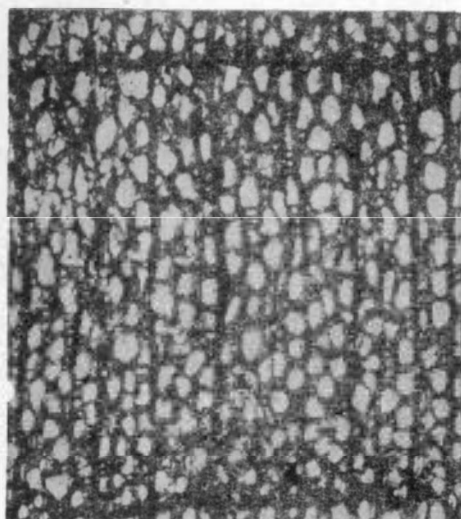
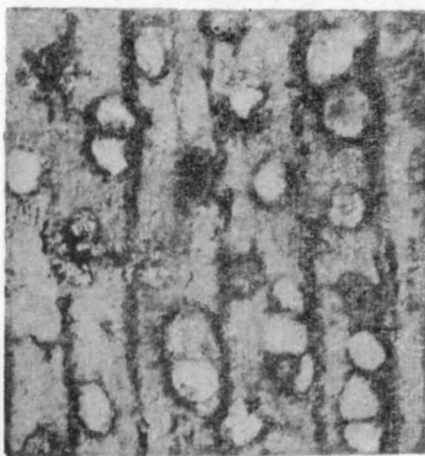


ТАБЛИЦА VI

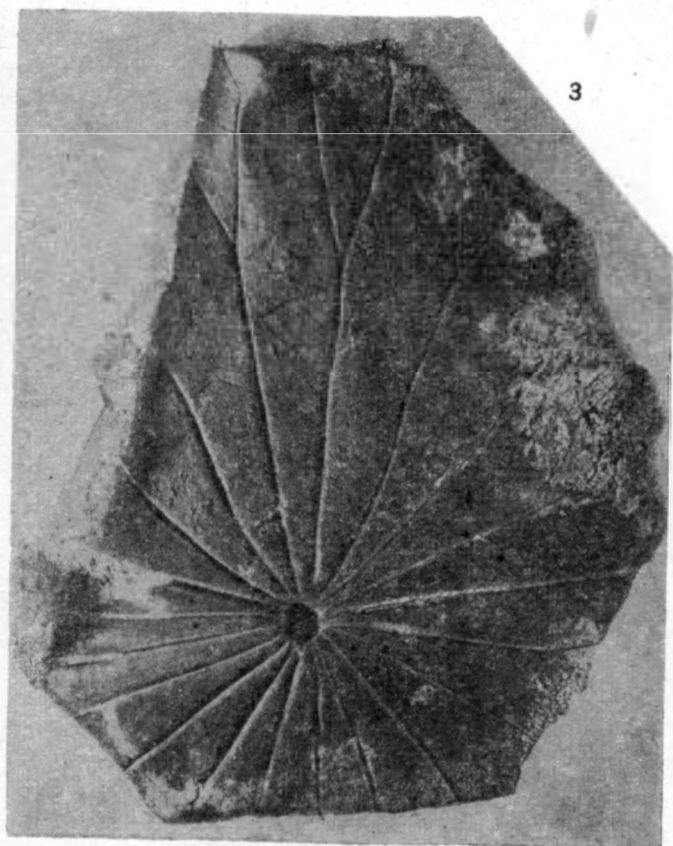
- Фиг. 1. *Laurinium majkopi* J a r m.
Древесина, поперечный разрез древесины, $\times 60$; неоген, Апшеронский полуостров, Азербайджан (колл. А. В. Ярмоленко).
- Фиг. 2. *Perseoxydon aromaticum* Felix
Древесина: *a* — поперечный разрез, $\times 60$; *б* — радиальный разрез, $\times 90$; *в* — тангентальный разрез, $\times 60$. Неоген, Апшеронский полуостров, Азербайджан (колл. А. В. Ярмоленко).
- Фиг. 3. *Nelumbo protolutea* Berg y
Отпечаток средней части листа; ср. олигоцен, ур. Кенкоус, Сев. Приаралье (Буданцев, 1959).



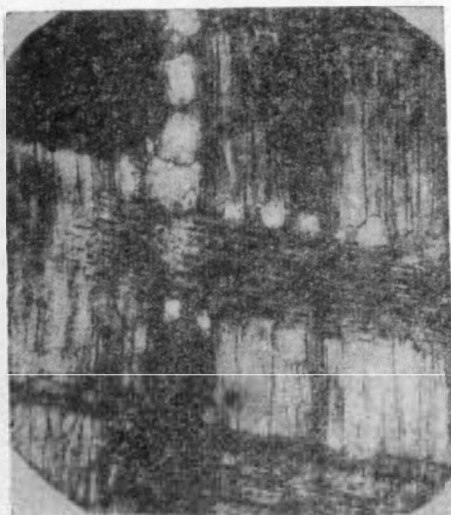
1



2 а



3



2 б



2 в

ТАБЛИЦА VII

Фиг. 1. *Menispermum* sp.

Пыльцевое зерно: *a—б* — полярное положение (при различном фокусном расстоянии), $\times 800$; *в* — экваториальное положение, $\times 800$. Турон, р. Кемь, восточная часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).

Фиг. 2. *Aristolochia africana* K o l a k.

Отпечаток листа; плиоцен, Абхазия (колл. А. А. Колаковского).

Фиг. 3. *Aristolochia colchica* K o l a k.

Отпечаток листа; плиоцен, Абхазия (колл. А. А. Колаковского).

Фиг. 4. *Schisandra grossheimii* K o l a k.

Отпечаток листа; плиоцен, Абхазия (колл. А. А. Колаковского).

Фиг. 5. *Ranunculicarpus quinquecarpellatus* S a m y l i n a

Поперечный разрез (*a—б*) через плод пятилистовку, *a—* $\times 7$; *б—* $1/1$; н. мел, р. Зырянка (Самылина, 1960).

Таблица VII



1а



1б



1в

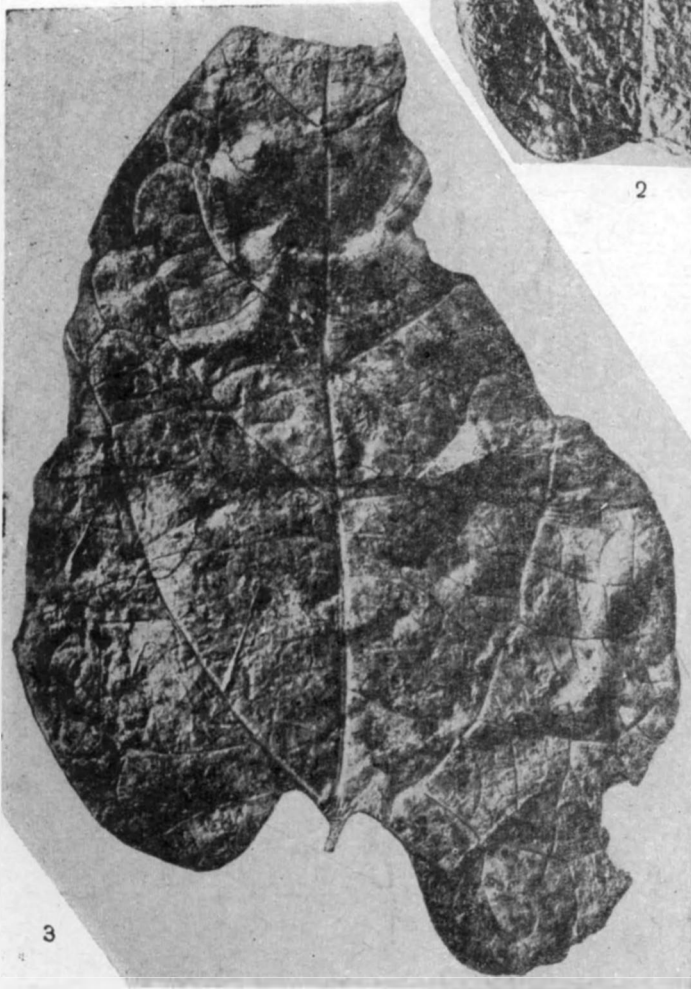


2

5а



5б



3



4

ТАБЛИЦА VIII

- Фиг. 1. *Berberis longipetiolata* Baik.
Отпечаток листа: а — нат. вел.; б — увел. Н. сармат, бассейн р. Крынка, Ростовская область (колл. Т. Н. Байковской).
- Фиг. 2. *Mahonia spinulosa* Kolak.
Отпечаток листа; плиоцен, Абхазия (колл. А. А. Колаковского).
- Фиг. 3. *Mahonia* cf. *aquifolium* (Pursh.) Nutt.
Отпечаток части листа; плиоцен, Абхазия (колл. А. А. Колаковского).
- Фиг. 4. *Hamamelis* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; турон, р. Кемь, восточная часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 5. *Corylopsis orientalis* Boggs.
Отпечаток листа; палеоген, падь Солдатская, Сахалин (Борсук, 1956).
- Фиг. 6. *Liquidambar europaea* A. Braun
Отпечаток листа; ср. олигоцен, Кейкоус, Сев. Приаралье (Буданцев, 1959).

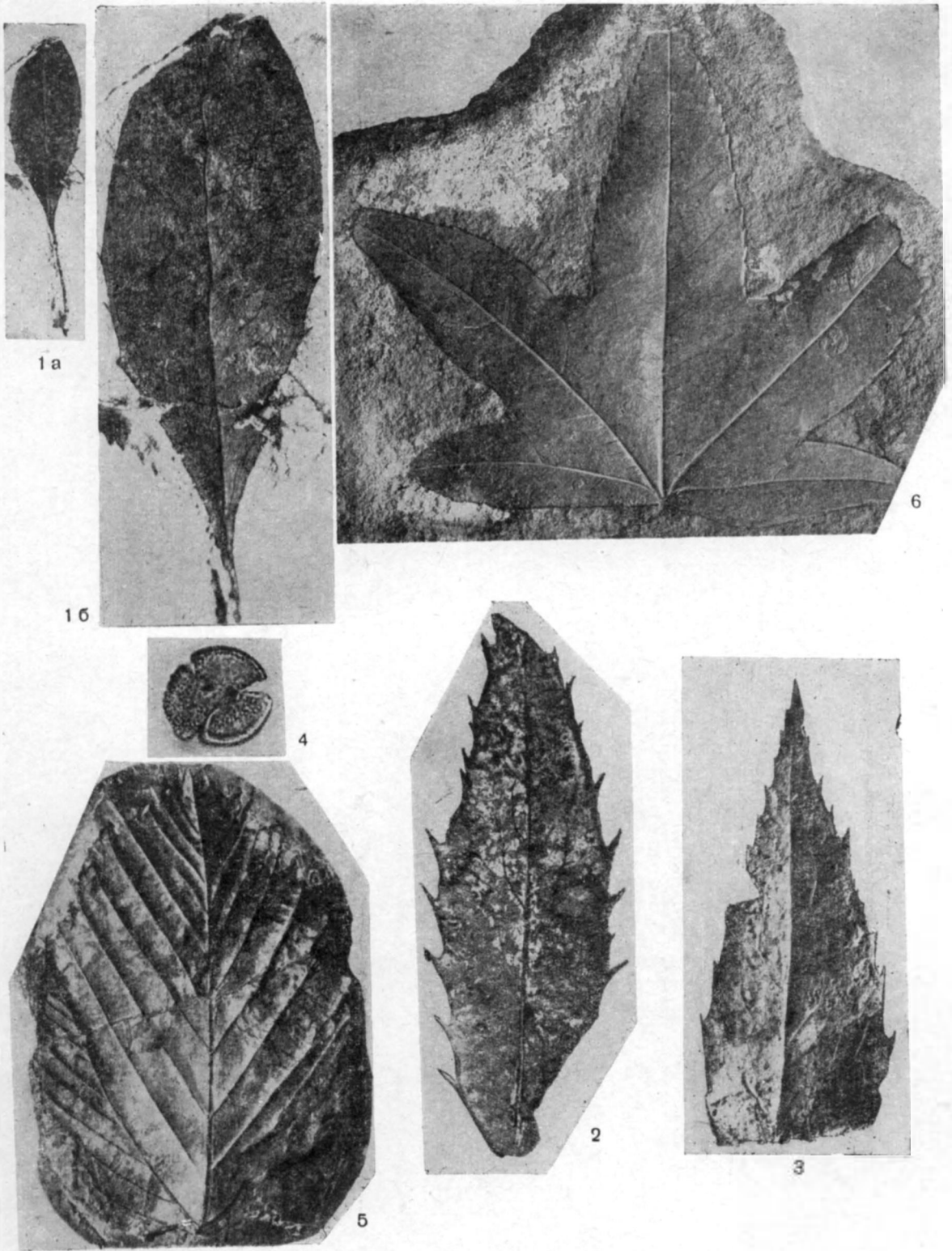


ТАБЛИЦА IX

- Фиг. 1. *Nelumbites minimus* V a c h r.
Отпечаток листа; ср. альб Кызыл-Шен, Зап. Казахстан
(Вахрамеев, 1952).
- Фиг. 2. *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry
Отпечатки листьев; датский ярус, Буреинский Цагаян,
Амурская область (Байковская, 1956).
- Фиг. 3. *Trochodendroides richardsonii* (Heer) Krysh t.
Отпечаток листа; датский ярус, Буреинский Цагаян, Амур-
ская область (Байковская, 1956).
- Фиг. 4. *Trochodendroides smilacifolia* (Heer) Krysh t.
Отпечаток листа; датский ярус, Буреинский Цагаян, Амур-
ская область (колл. А. Н. Криштофовича).
- Фиг. 5. *Trochodendrocarpus arcticus* Krysh t.
Отпечаток плода; датский ярус, Буреинский Цагаян, Амур-
ская область (колл. А. Н. Криштофовича).
- Фиг. 6. *Cercidiphyllum crenatum* (U n g.) R. W. B row n
Отпечаток листа; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан
(Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 7. *Hamamelis krysh tofoviczii* J a k u b.
Отпечаток почти целого листа; сармат, Наславцы, Молдав-
ская ССР (Якубовская, 1953).
- Фиг. 8. *Parrotia pristina* E t t.
Отпечаток листа; сармат, Наславцы, Молдавская ССР
(Якубовская, 1953).
- Фиг. 9. *Fothergilia alnifolia* L.
Лист; современный.

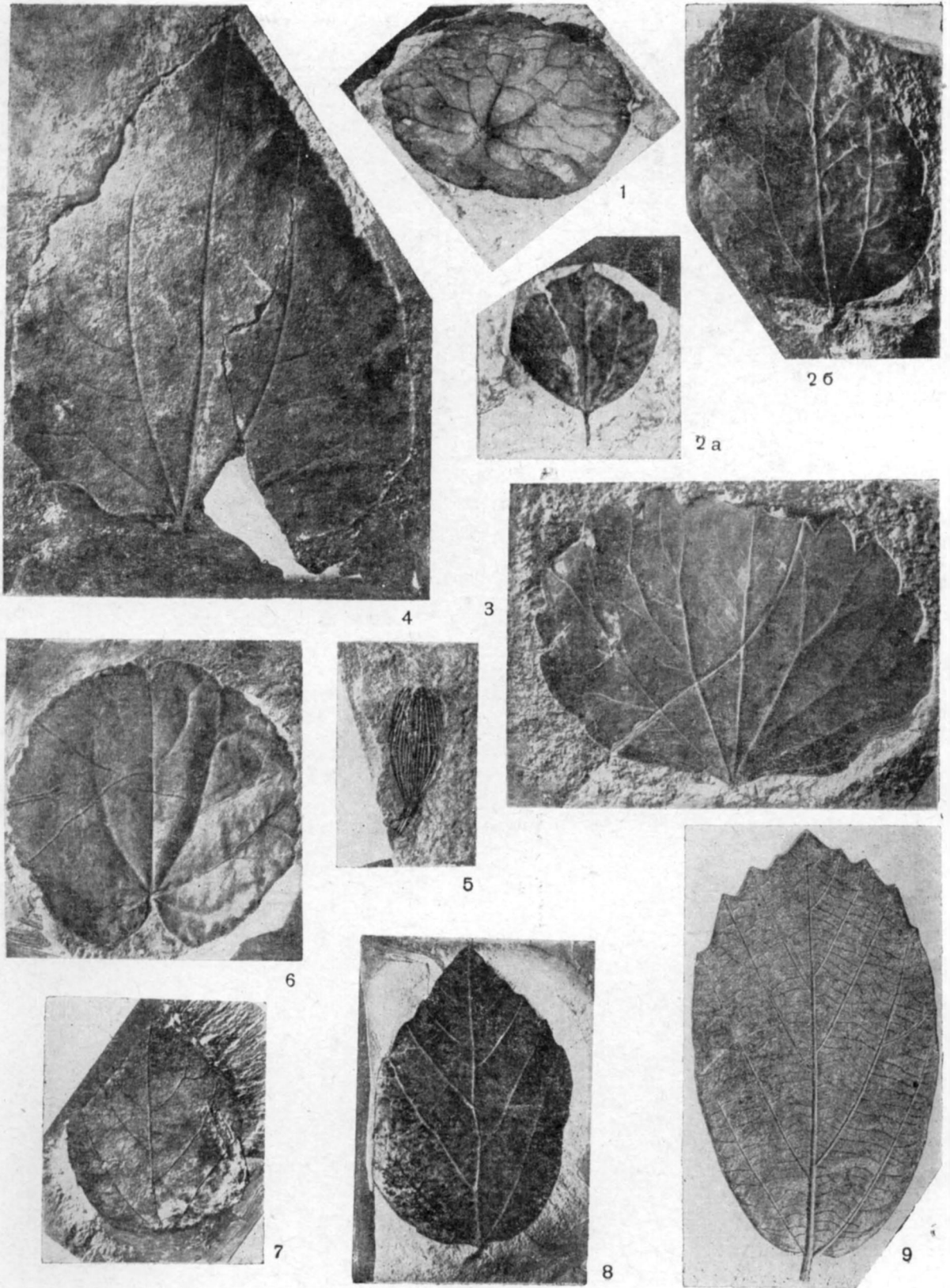
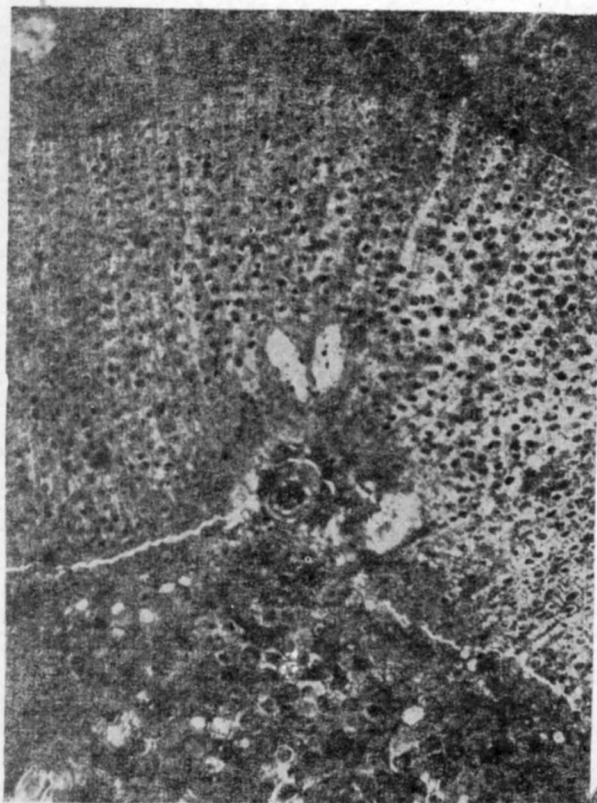
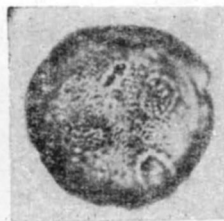


ТАБЛИЦА X

- Фиг. 1. *Liquidambar* sp.
Поперечный разрез древесины, $\times 56$; н. олигоцен, зал. Перовского, Аральское море (колл. С. Г. Жилина).
- Фиг. 2. *Liquidambar* sp.
Поперечный разрез цепочки травматических слизевых каналов, $\times 56$; н. олигоцен, зал. Перовского, Аральское море (колл. С. Г. Жилина).
- Фиг. 3, 4. *Liquidambar* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение (при различном фокусном расстоянии), $\times 800$; в. эоцен, р. Туйлы, Кемеровская область, юго-восточная часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 5. *Platanus* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; сенон (нижнесымская подсвита), р. Сым, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 6. *Ulmus* sp.
Плод; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 7. *Ulmus drepanodonta* Грубов
Отпечаток листа; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (Криштофович и др., 1956).



1



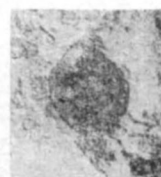
3



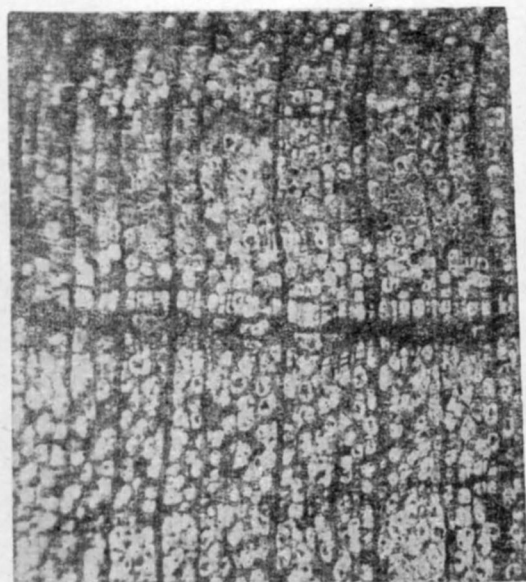
4



5



6



2



ТАБЛИЦА XI

Фиг. 1. *Platanus nobilis* Newb.

Отпечаток листа; в. мел, верховье р. Тахобэ, Приморье,
Дальний Восток (Борсук, 1952).



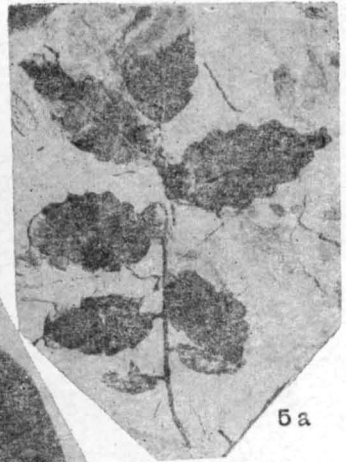
1

ТАБЛИЦА XII

- Фиг. 1. *Aspidiophyllum kazachstanicum* (Vachr.) Baik.
Отпечаток листа; в. альб. р. Кульденен-Темир, Казахстан (Вахрамеев, 1952).
- Фиг. 2. *Eucommia ulmoides* Oliv.
Отпечаток листа; сармат, р. Крынка, Ростовская область (колл. А. Н. Криштофовича).
- Фиг. 3. *Ulmus longifolia* Ung. et.
Отпечаток листа; н. сармат, Армавир, Краснодарская область (колл. Е. Ф. Кутузкиной).
- Фиг. 4. *Ulmus* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; в. эоцен, р. Туйлы, Кемеровская область, юго-восточная часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 5. *Zelkova ungeri* Kovats
а — отпечаток веточки с плодами; б — отпечаток отдельного листа. Сармат, р. Крынка, Ростовская область (колл. А. Н. Криштофовича).
- Фиг. 6. *Zelkova* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение (при различном фокусном расстоянии), $\times 800$; в. эоцен, р. Туйлы, Кемеровская область, юго-восточная часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).



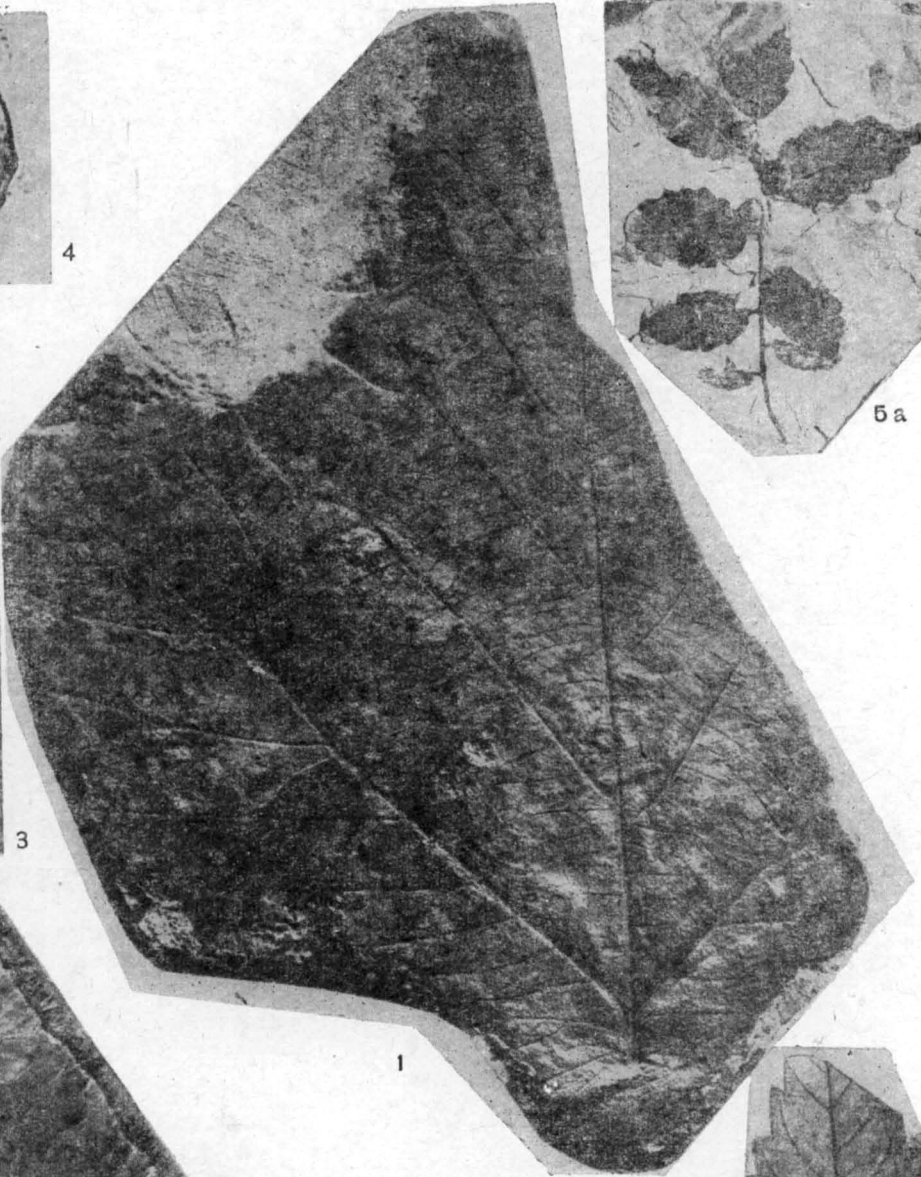
4



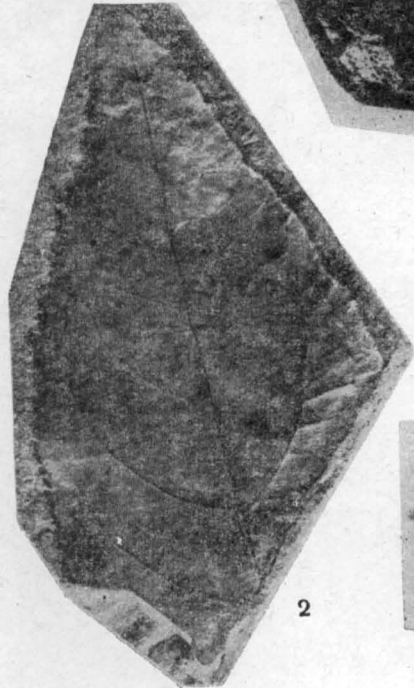
5а



3



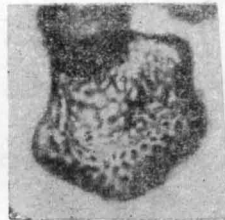
1



2



6а



6б



5б

ТАБЛИЦА XIII

- Фиг. 1. *Celtis trachytica* Kovats
Отпечаток листа; сармат, бассейн р. Крынки, Ростовская область (Криштофович, 1914).
- Фиг. 2. *Celtis* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; н. олигоцен (верхнечеганская подсвита), Малый Атлым, Зап.-Сибирская низменность.
- Фиг. 3. *Ulmium palibinii* Jagm.
Древесина: *a* — поперечный разрез, $\times 30$; *b* — тангентальный разрез, $\times 60$; *в* — радиальный разрез, $\times 150$. Оligocen, Закавказье (колл. И. В. Палибина).
- Фиг. 4а, б. *Eucottia europaea* Maedler
Остатки плодов, $\times 4$; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева).
- Фиг. 5. *Fagus* sp.
Пыльцевое зерно: *a* — наклонное положение, $\times 800$; в. эоцен, р. Обь, Малый Атлым, Зап.-Сибирская низменность; *b* — полярное положение, $\times 800$; в. олигоцен, р. Обь, Малый Атлым, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ).



2



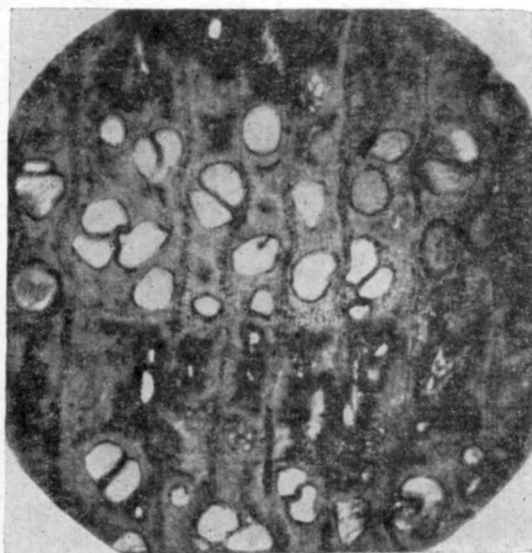
5 а



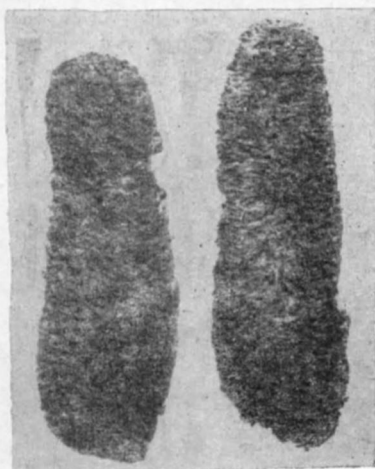
5 б



3 в

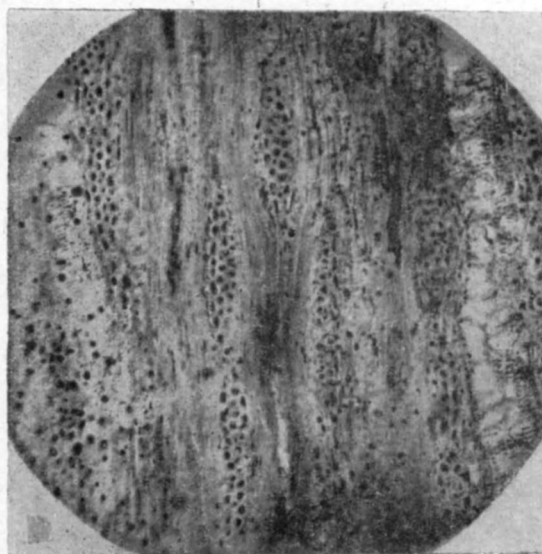


3 а



4 а

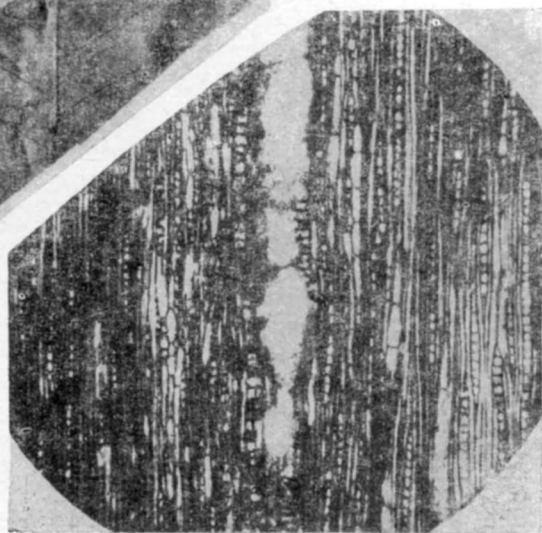
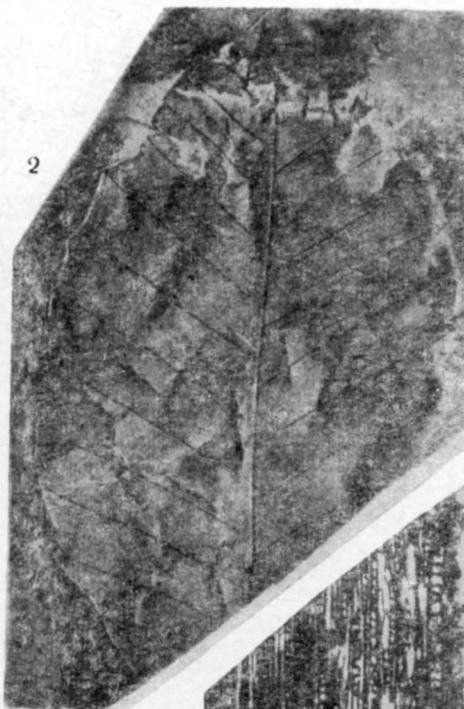
4 б



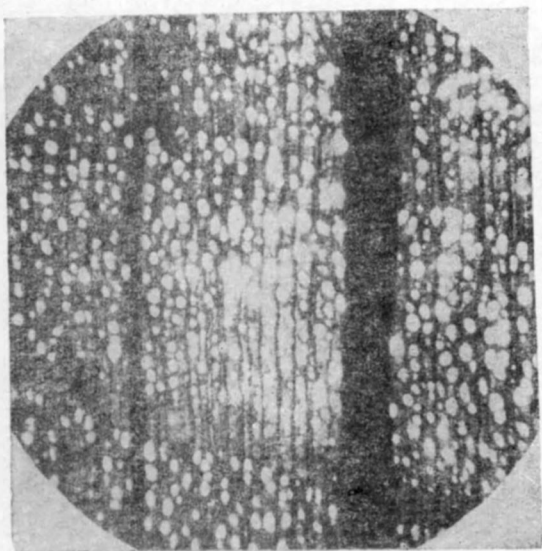
3 б

ТАБЛИЦА XIV

- Фиг. 1, 2: *Fagus antipovii* Неег
Отпечатки листьев; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 3. *Fagus* sp.
Древесина: а — поперечный разрез, $\times 56$; б — тангентальный разрез, $\times 90$. Неоген, Годердзский перевал, Зап. Грузия (колл. И. В. Палибина).
- Фиг. 4. *Castanopsis* sp.
Тангентальный разрез древесины, $\times 90$; неоген, Годердзский перевал, Зап. Грузия (колл. И. В. Палибина).
- Фиг. 5. *Castanopsis* sp.
Пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; в. эоцен, р. Туйлы, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ).



3 a



3 b

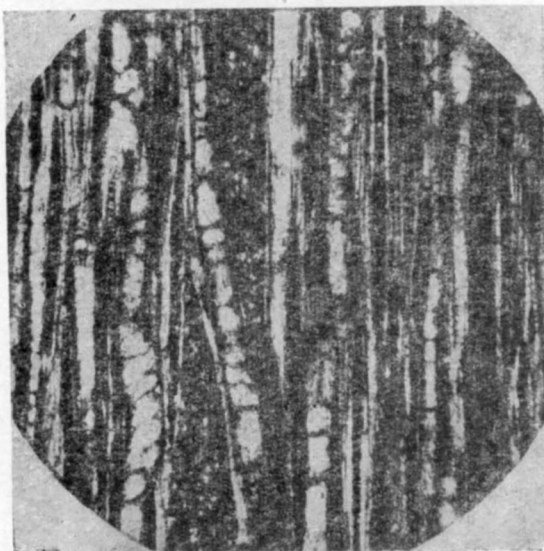
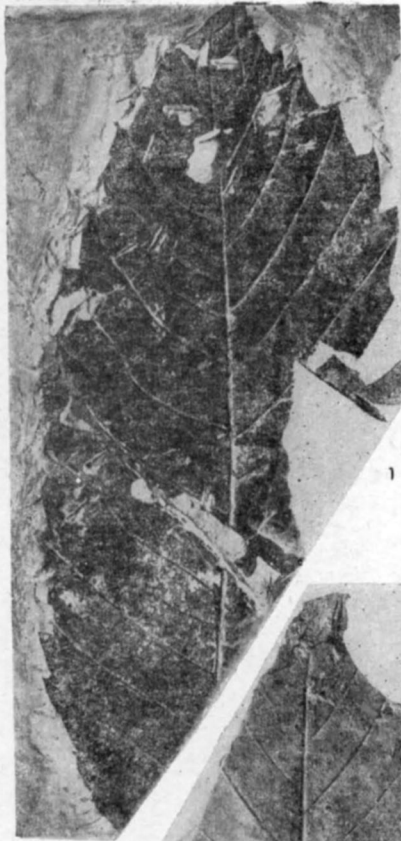


ТАБЛИЦА XV

- Фиг. 1а, б. *Castanea atavia* Ung.
Отпечатки листьев; олигоцен, Башкирия (колл. Т. Д. Колесниковой).
- Фиг. 2. *Castanea* sp.
Пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; в. эоцен, р. Туйлы, Кемеровская область, юго-восточная часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 3. *Quercus antipovii* Heer
Отпечаток листа без основания; олигоцен, Ашутас. Сев.-Вост. Казахстан (Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 4а, б. *Quercus* sp.
Пыльцевое зерно, экваториальное положение (при различном фокусном расстоянии), $\times 800$; в. олигоцен, р. Помут, северо-западная часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).



1а



4а



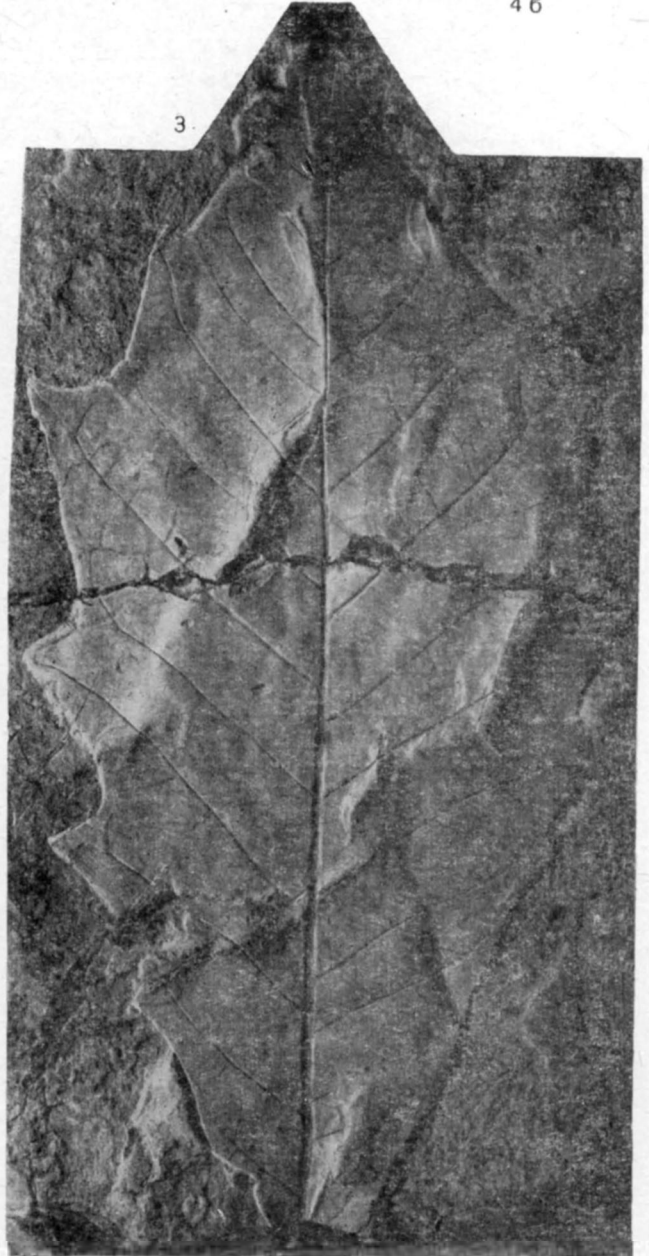
2



4б



1б



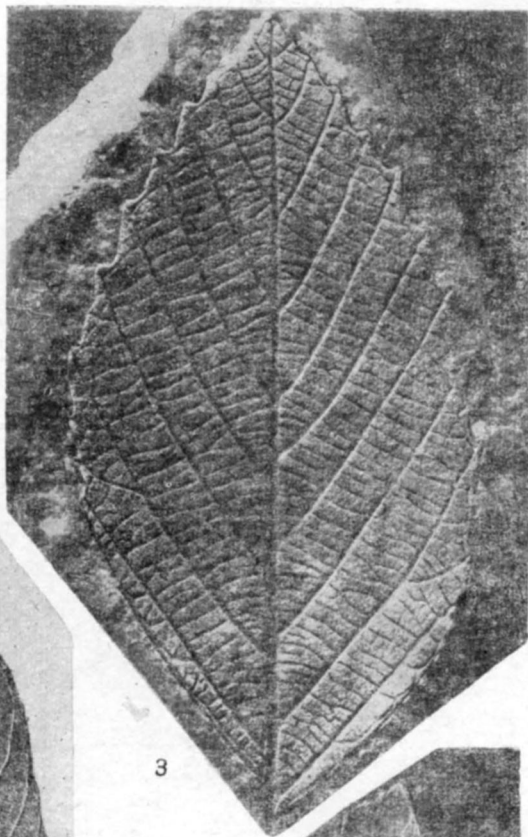
3

ТАБЛИЦА XVI

- Фиг. 1. *Quercus neriifolia* А. В г а и п.
Отпечаток листа; палеоген, Тим, Курская область (Краснов, 1910).
- Фиг. 2. *Lithocarpus edulis* R e h d.
Лист, современный.
- Фиг. 3. *Castanopsis kamischinensis* (Го е р р.) Т а к h t. c o m b. п о в.
(=*Phyllites kamischinensis* Го е р р.)
Отпечаток листа; палеоцен, гора Уши, Поволжье.
- Фиг. 4. *Dryophyllum curticellense* (W a t.) S a p. e t M a r.
Отпечаток листа; в. эоцен, г. Киин-Керши, Зайсанская
впадина, Сев.-Вост. Казахстан (Ильинская, 1957).
- Фиг. 5. *Nothofagidites* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение, ×800; маастрихт—
даний (верхнесымская подсвита), р. Сым, Брусов Яр, Зап.-
Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ).



5



3



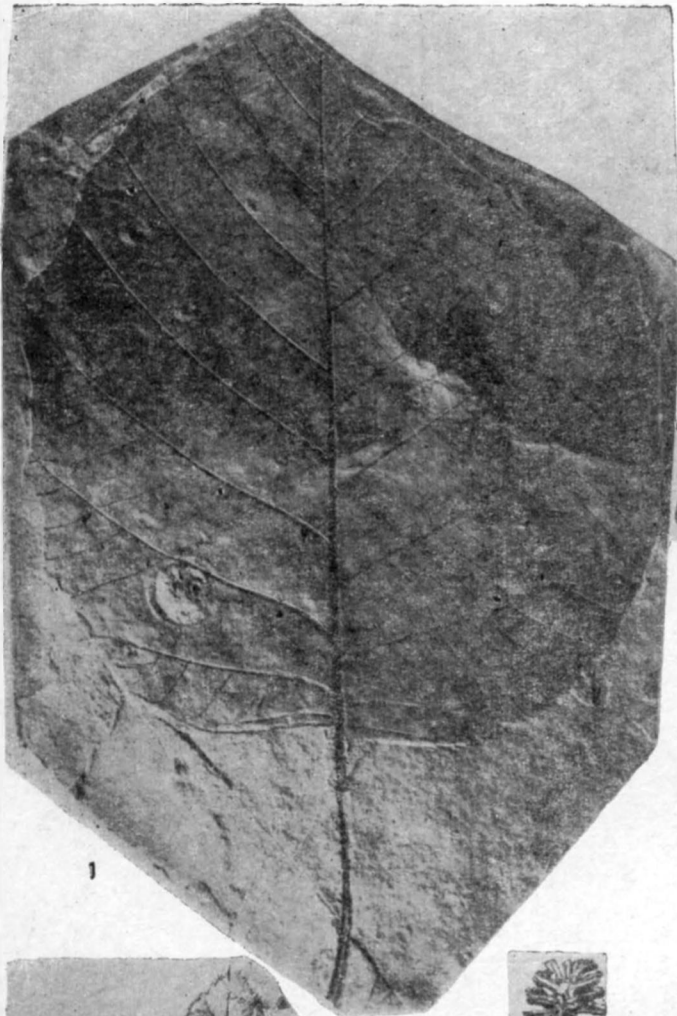
4



2

ТАБЛИЦА XVII

- Фиг. 1. *Alnus hoernesii* Stur
Отпечаток листа; сармат, Амвросиевка, Украина (Пименова, 1954).
- Фиг. 2. *Betula prisca* Ett.
Отпечаток листа; сармат, Амвросиевка, Украина (Пименова, 1954).
- Фиг. 3. *Betula prisca* Ett.
Отпечаток мужской сережки; сармат, Амвросиевка, Украина (Пименова, 1954).
- Фиг. 4. *Betulites westii* Lesq.
Отпечаток листа; в. мел, Каратау, Казахстан (Ярмоленко, 1935).
- Фиг. 5. *Betula macrophylla* (Гоерр.) Неег
Отпечаток листа; сармат, Амвросиевка, Украина (Пименова, 1954).
- Фиг. 6. *Alnus schmalhauseni* Грубов
Отпечаток листа; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 7, 8. *Alnus* sp.
Сережки, олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 9. *Alnus incana* L.
Сережка; современный.
- Фиг. 10. *Alnus* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; в. эоцен, р. Туйлы, Кемеровская область, юго-восточная часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 11. *Betula* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; олигоцен, бассейн р. Надым, северо-западная часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).



1



2



3



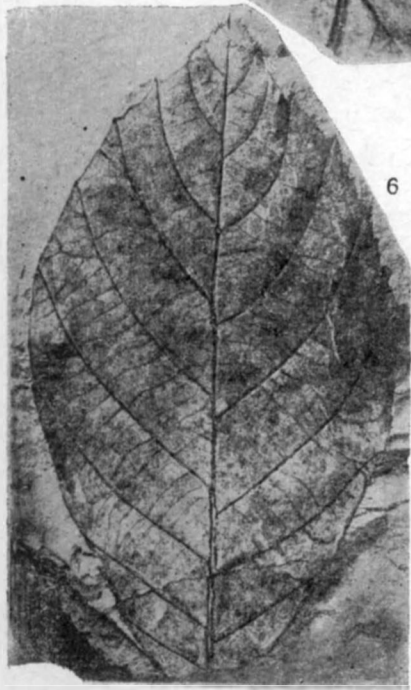
11



4



10



6



9



7



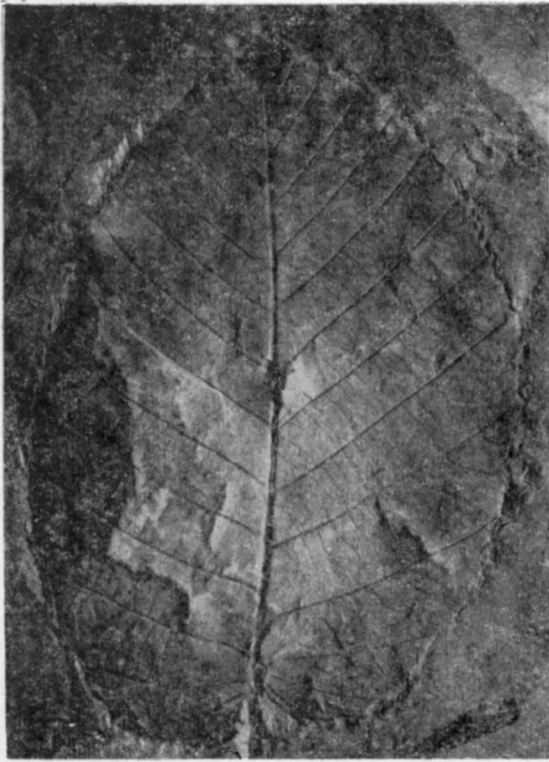
8



5

ТАБЛИЦА XVIII

- Фиг. 1. *Corylus jarmolenkoi* Г р и б о в
Отпечаток листа; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казах-
стан (А. Н. Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 2. *Corylus cornuta* M a r s c h.
Орех с оберткой; современный.
- Фиг. 3. *Corylus avellana* L.
Орех с оберткой; современный.
- Фиг. 4. *Carpinus cordata* В l u m e
Орех с оберткой; современный.
- Фиг. 5. *Carpinus grandis* U n g.
Отпечаток обертки; сармат, р. Крынка, Ростовская
область (колл. А. Н. Криштофовича).
- Фиг. 6. *Carpinus betulus* L.
Мужская сережка; современный.
- Фиг. 7. *Carpinus betulus* L.
Женская сережка; современный.
- Фиг. 8, 9. *Carpinus betulus* L.
Орехи с оберткой; современный.
- Фиг. 10. *Carpinus betulus* L.
Лист; современный.
- Фиг. 11. *Carpinus grandis* U n g.
Отпечаток листа; сармат, р. Крынка, Ростовская область
(колл. А. Н. Криштофовича).
- Фиг. 12. *Ostrya antiqua* Г р и б о в
Отпечаток листа без верхушки; олигоцен, Ашутас, Сев.-
Вост. Казахстан (Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 13. *Ostrya carpiniifolia* S c o p.
Мешочек; современный.



1



2



4



6



3



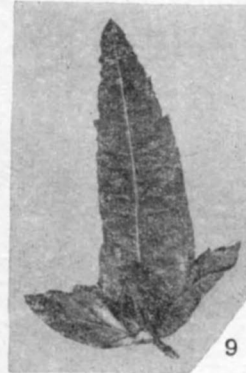
5



7



8



9



13



10



11



12

ТАБЛИЦА XIX

- Фиг. 1. *Myrica californica* Cham.
Лист; современный.
- Фиг. 2. *Comptonia longirostris* Jagm.
Отпечаток верхней части листа; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (А. Н. Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 3. *Comptonia acutiloba* (Brongn.) Schimp.
Отпечаток нижней части листа; ср. олигоцен. Сев. Приаралье — Чаграй (Буданцев, 1959).
- Фиг. 4. *Comptonia acutiloba* (Brongn.) Schimp.
Отпечаток верхней части листа; ср. олигоцен, Кенкоус, Сев. Приаралье (Буданцев, 1959).
- Фиг. 5. *Myrica banksiifolia* Ung.
Отпечаток листа; ср. олигоцен, Кенкоус, Сев. Приаралье (Буданцев, 1959).
- Фиг. 6. *Comptonia oeningensis* (A. Br.) Heer
Отпечаток фрагмента листа; ср. олигоцен, Чаграй, Сев. Приаралье (Буданцев, 1959).
- Фиг. 7, 8. *Cyclocarya cycloptera* (Schlecht.) Iljinskaja
Отпечатки плода: 7 — с выпавшим плодом, 8 — с сохранившимся плодом. Олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (А. Н. Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 9—11. *Pterocarya castaneifolia* (Goerpp.) Schlechtendal
9 — плод; олигоцен, Реженка, Зап. Сибирь (колл. Т. А. Якубовской); 10 — плод; миоцен, Тым, Зап.-Сибирь (колл. М. Г. Горбунова); 11 — мужская сережка, в. олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (А. Н. Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 12. *Juglans cinerea* L.
a — эндокарпий, внутренняя поверхность эндокарпия, плиоцен, Вороново, Зап. Сибирь (колл. М. Г. Горбунова).
- Фиг. 13. *Juglans cinerea* L.
Окатанный эндокарпий; плиоцен (?), Мамонтова гора, Вост. Сибирь (колл. В. А. Вахрамеева).
- Фиг. 14. *Juglans acuminata* A. Br.
Семя; сармат, Армавир, Краснодарский край (колл. И. В. Палибина).
- Фиг. 15. *Carya aralica* Budants.
Листочек; ср. олигоцен, Сары-Булак, Сев. Приаралье (колл. В. А. Вахрамеева).
- Фиг. 16. *Juglans tomiensis* Горбунов
Эндокарпий; олигоцен (?), Козюлинский Яр на р. Томи, Зап. Сибирь (М. Г. Горбунов, 1956).



2



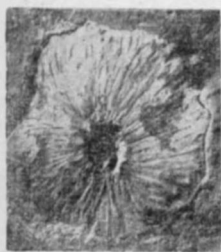
3



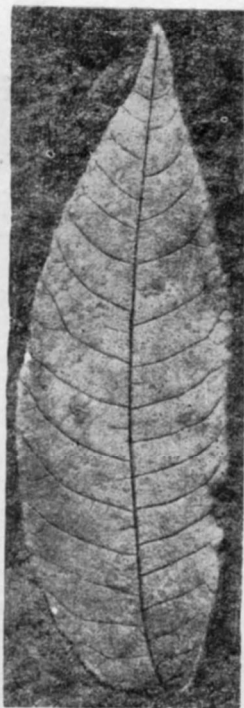
4



5



7



15



16



12 a



11



12 b



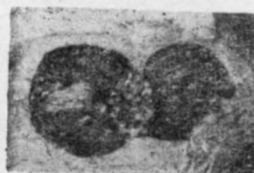
9



14



8



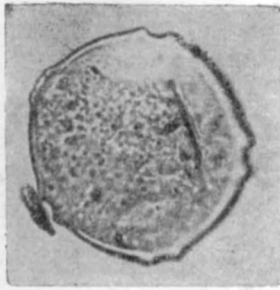
10



13

ТАБЛИЦА XX

- Фиг. 1. *Carpinus* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение; олигоцен, бассейн р. Надым, северо-западная часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 2. *Corylus* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; в. олигоцен, северо-западная часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 3. *Myrica* sp.
Пыльцевое зерно: *a* — полярное положение, $\times 800$; олигоцен, северная часть Зап.-Сибирской низменности; *b* — полярное положение, $\times 800$; ср. олигоцен, северная часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 4. *Pterocarya* sp.
Пыльцевое зерно: *a* — полярное положение, $\times 800$; в. эоцен, р. Туйлы, Кемеровская область, юго-западная часть Зап.-Сибирской низменности; *b* — полярное положение, $\times 800$; миоцен, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 5. *Juglans* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение (*a, b* — при различном фокусном расстоянии), $\times 800$; ср. олигоцен, север Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 6. *Juglans* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; в. олигоцен, север Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 7. *Juglans* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; н. олигоцен, Тазовский полуостров, север Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 8. *Carya* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; олигоцен, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 9. *Andromeda nigra* Dоgоf.
Семена, $\times 10$; олигоцен, с. Красный Яр, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева).
- Фиг. 10. *Tilia* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; эоцен, юго-восточная часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 11. *Chamaenerion* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; плиоцен, Татарская ССР (колл. ВНИГРИ).



1



2



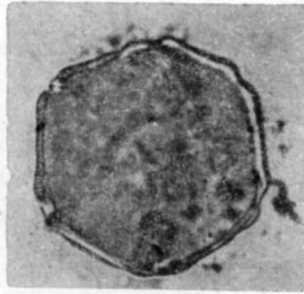
3a



3б



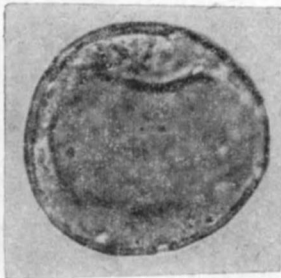
4a



4б



6



5a



5б



7



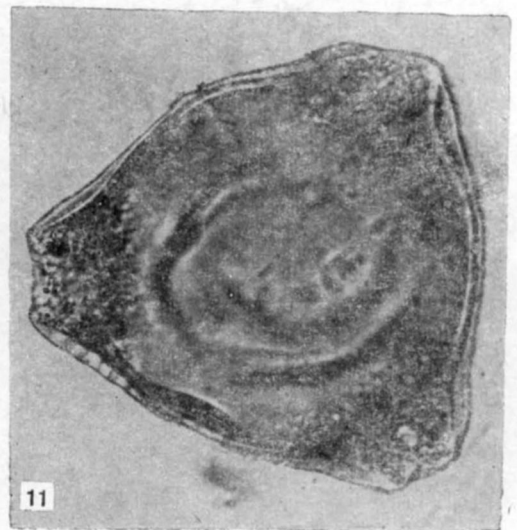
8



10



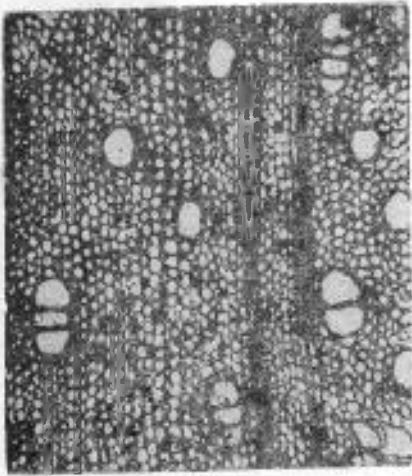
9



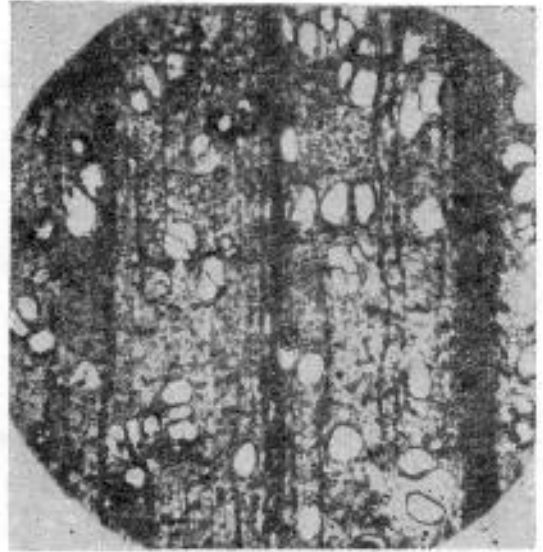
11

ТАБЛИЦА XXI

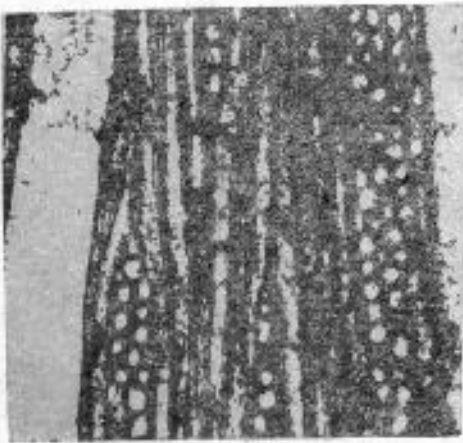
- Фиг. 1, а, б. *Juglandinium tasseevii* Naschts.
Древесина: а — поперечный разрез, ×70; б — радиальный разрез, ×370. Оligоцен-миоцен (?), р. Тасеева, Зап. Сибирь (колл. Нащокина).
- Фиг. 2, а, б. *Ternstroemiacinium euryoides* Felix
Древесина: а — поперечный разрез; б — радиальный разрез. Неоген, Апшеронский п-ов, Азербайджан (колл. А. В. Ярмоленко).
- Фиг. 3, а, б. *Albizzioxylon hyrcanicum* A. Nikitin
Древесина: а — поперечный разрез, ×70; б — радиальный разрез, ×70. В. плиоцен, Вост. Грузия (колл. А. Никитина).



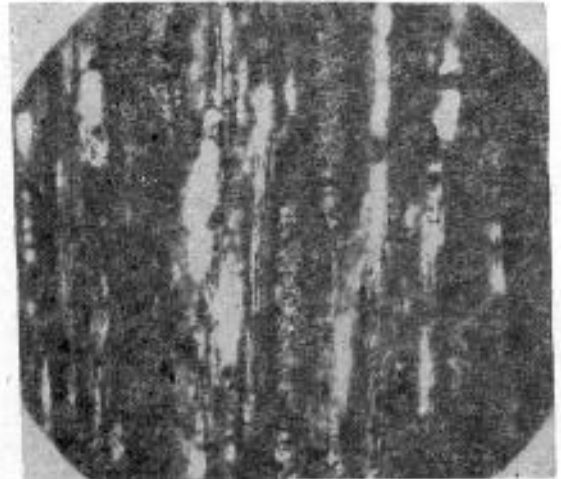
1а



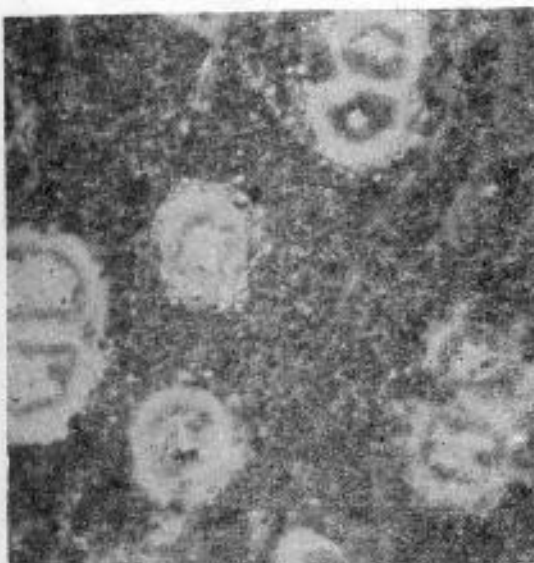
2а



1б



2б



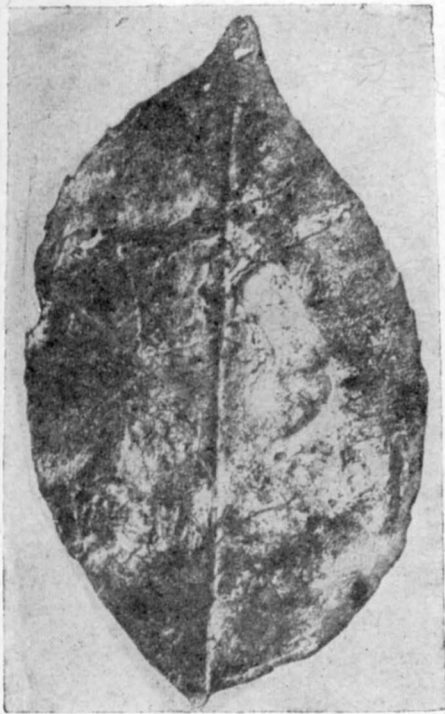
3а



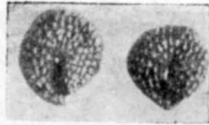
3б

ТАБЛИЦА XXII

- Фиг. 1. *Camellia abchasica* K o l a k.
Отпечаток листа; средний плиоцен, Абхазия (колл. А. А. Колаковского).
- Фиг. 2, а — д. *Polanisia sibirica* Nikitin
Семена; олигоцен, Дунаевский яр на р. Тым, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева).
- Фиг. 3. *Populus balsamoides* G o e r r.
Отпечаток листа; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 4. *Populus daralagensis* P a l i b.
Отпечаток листа; сеноман, Ауш, Армения (Палибин, 1937).
- Фиг. 5. *Actinidia burejensis* K r y s h t.
Отпечаток листа; датский ярус, Буренский Цага-ян, Амурская область (колл. А. Н. Криштофовича).
- Фиг. 6, а, б. *Actinidia faveolata* C. et E. M. Reid
Семена, ×16; олигоцен, Дунаевский яр на р. Тым, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева).
- Фиг. 7. *Leitneria floridana* C h a r m.
Лист; современный.



1



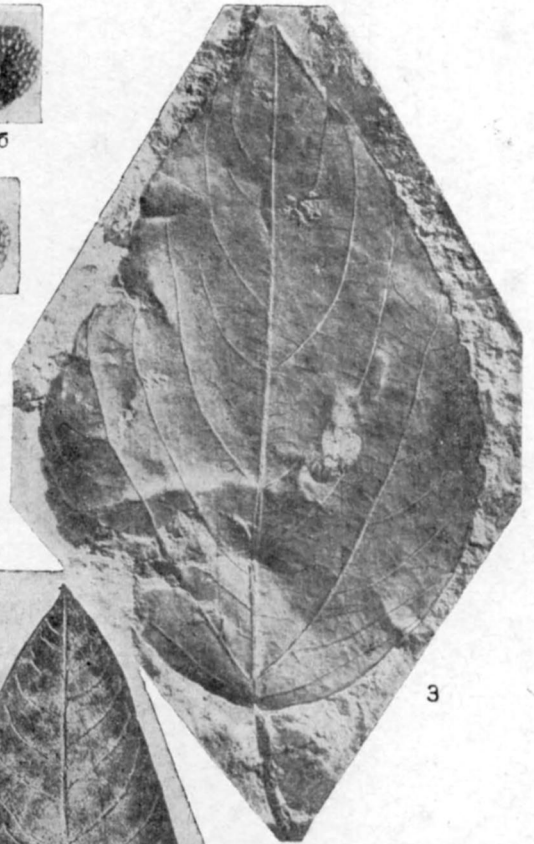
2 а 2 б



2 в 2 г



2 д



3



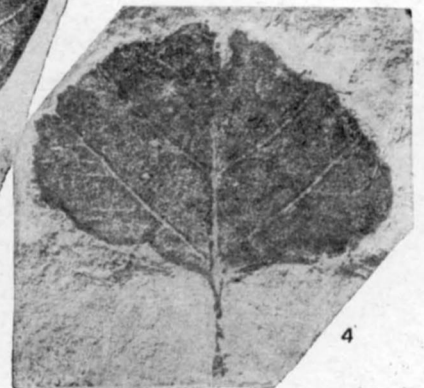
5



6 а



6 б



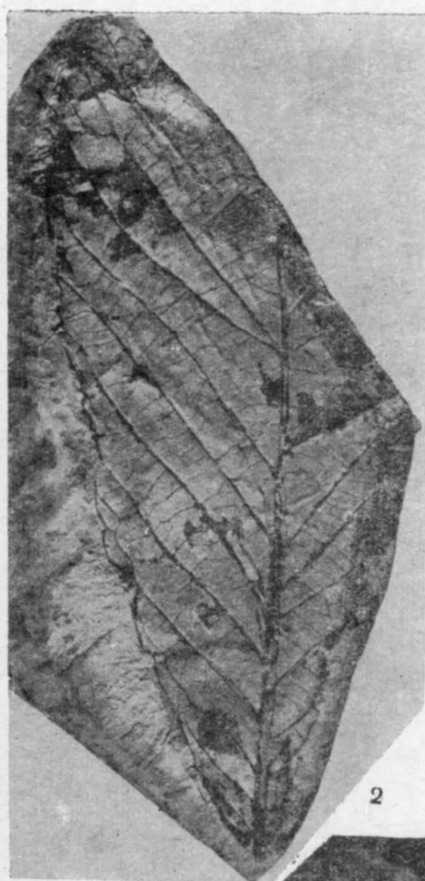
4

ТАБЛИЦА XXIII

- Фиг. 1. *Arbutus guriensis* U s n a d z e
Отпечаток листа; сармат, Зап. Грузия (колл. М. Д. Уз-
надзе).
- Фиг. 2. *Clethra* sp.
Отпечаток листа; миоцен, Белый Яр, Зап. Сибирь (колл.
М. Г. Горбунова).
- Фиг. 3. *Leucothoe protogaea* (U n g.) S c h i m p.
Отпечаток листа; эоцен, Баки, Южн. Урал (Узнадзе, 1947).
- Фиг. 4. *Styrax neuburgiae* B a i k.
Отпечаток листа; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан
(А. Н. Криштофович и др., 1956).



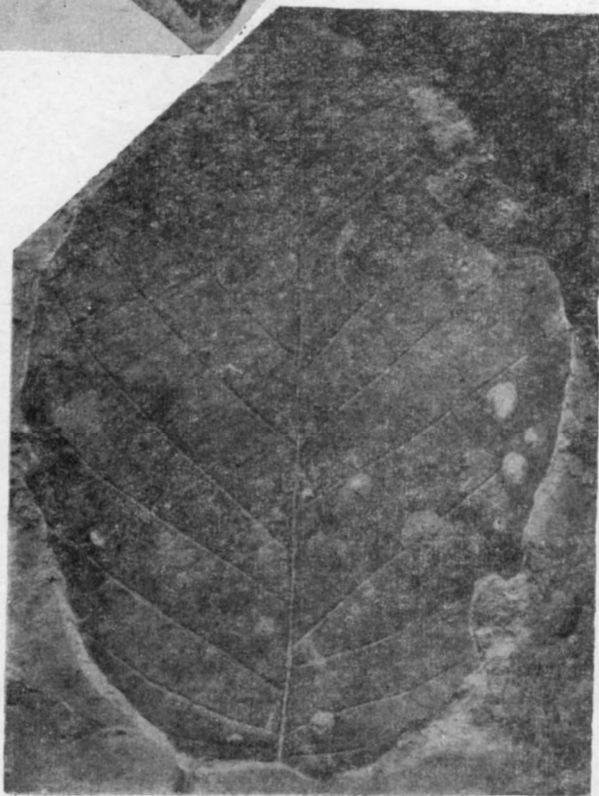
1



2



3



4

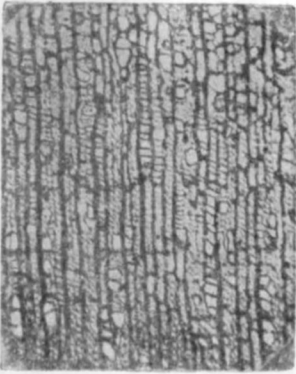
ТАБЛИЦА XXIV

Фиг. 1, *a—г. Styrax* sp.

Древесина, *a* — поперечный разрез, $\times 16$; *б* — радиальный разрез; видны камерные паренхимные клетки; *в* — радиальный разрез, $\times 56$; *г* — лестничная перфорация сосуда на радиальном срезе, $\times 280$. Неоген, Годердзский перевал, Зап. Грузия (колл. А. Л. Тахтаджяна и А. А. Яценко-Хмелевского).

Фиг. 2, *a—в. Rosaceoxylon spiraeoides* Shilk.

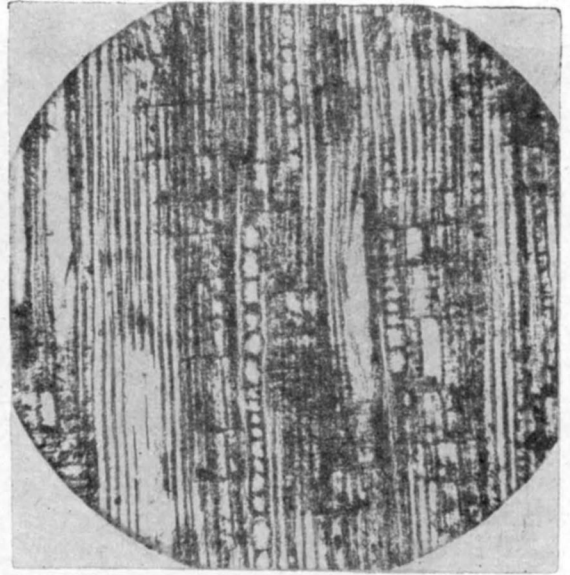
Древесина: *a* — поперечный разрез, $\times 320$; *б* — радиальный разрез, $\times 320$; *в* — тангентальный разрез, $\times 80$. Неоген, Годердзский перевал, Зап. Грузия (колл. А. Л. Тахтаджяна и А. А. Яценко-Хмелевского).



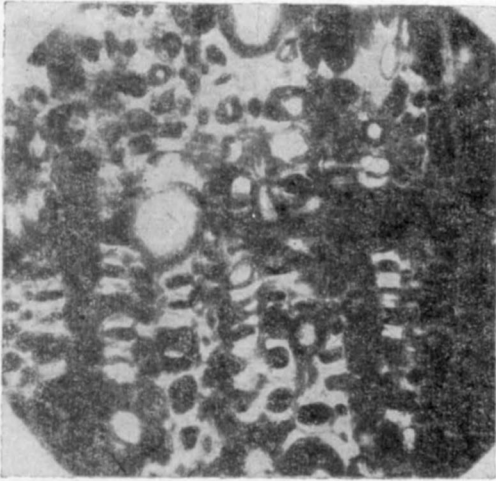
1 а



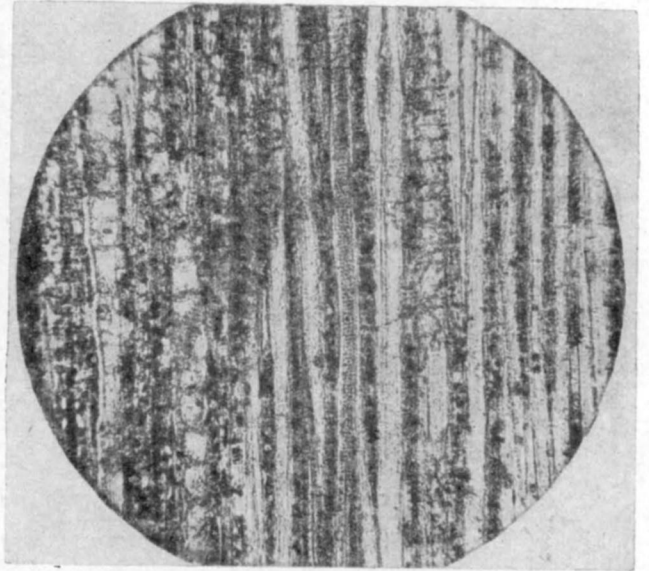
1 г



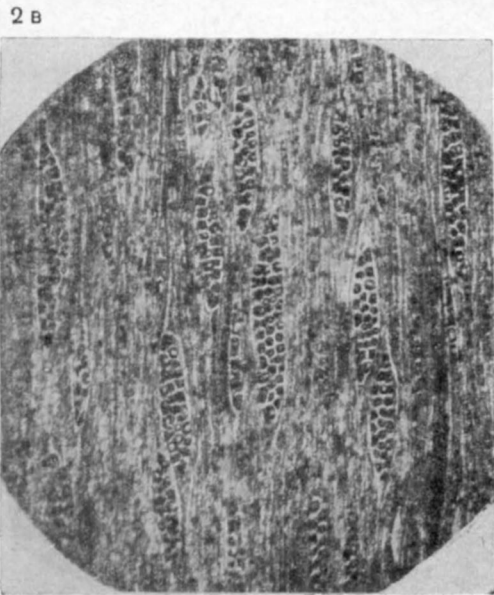
1 б



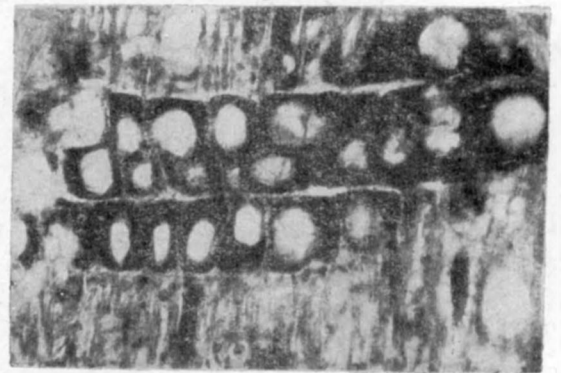
2 а



1 в



2 в



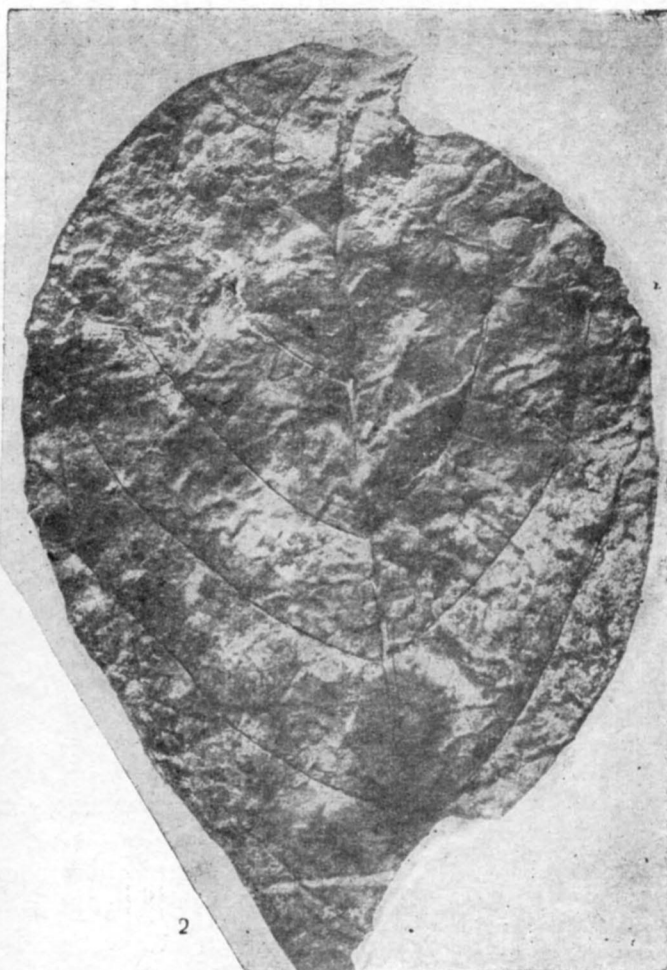
2 б

ТАБЛИЦА XXV

- Фиг. 1. *Bumelia nigra* Swartz
Лист; современный.
- Фиг. 2. *Elaeocarpus palaeolittoralis* Kolak.
Отпечаток листа; Грузия, плиоцен, Абхазия (колл. Колаковского).
- Фиг. 3. *Tilia irtyschensis* Грубов
Прицветный лист; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (А. Н. Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 4. *Apeibopsis deloesii* Heer
Отпечаток нижней половины листа; миоцен, Грузия (колл. БИН АН СССР).
- Фиг. 5. *Physocarpus microlobatus* Baik.
Отпечаток листа; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (А. Н. Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 6. *Spiraea andersonii* Heer
Отпечаток листа; ср. олигоцен, Сев. Приаралье (Буданцев, 1959).
- Фиг. 7, 7a. *Sorbaria korolkovii* Maxim.
Листочки; современный.



4



2



1



3



6



7a



7b



5

ТАБЛИЦА XXVI

- Фиг. 1. *Firmiana tridens* К р у с h t.
Отпечаток листа; н. сармат, Амвросиевка, Украина (Криштофович и Байковская, 1951).
- Фиг. 2. *Pterospermites amurensis* К р у с h t.
Отпечаток листа; датский ярус, Бурейнский Цагаян, Амурская область (колл. А. Н. Криштофовича).
- Фиг. 3. *Buxus sempervirens* L.
Отпечаток листа; сармат, Нахичевань, Закавказье (колл. А. Л. Тахтаджяна). За — часть того же листа (3,5:1).
- Фиг. 4. *Pyrus* aff. *communis* L.
Отпечаток листа; сармат, Нахичевань, Закавказье (колл. А. Л. Тахтаджяна).
- Фиг. 5. *Ceratonia siliqua* E.
Листочек; (современный).
- Фиг. 6. *Carpenterianthus turgaicus* В о р с и к
Отпечаток цветка; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (А. Н. Криштофович и др., 1956).

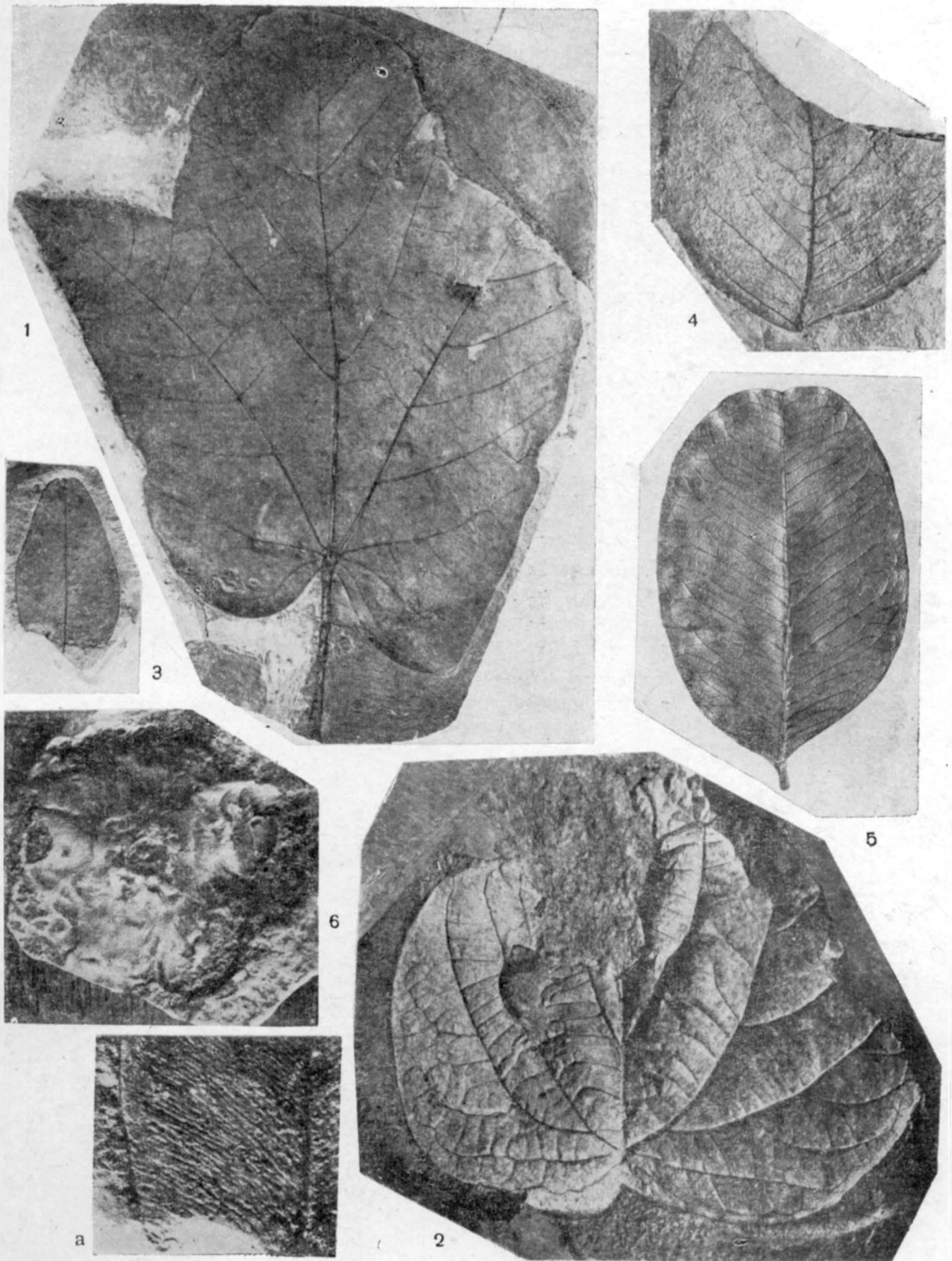


ТАБЛИЦА XXVII

- Фиг. 1. *Pyrus communis* L. var. *fossilis* Пименова
Отпечаток листа; н. сармат, Донецкий бассейн, Амвросиевка, (Н. В. Пименова, 1954).
- Фиг. 2. *Malus obensis* Горбунов
Сплюснутый целый плод: а—вид снизу; б—вид сверху.
Н. плиоцен, левый берег р. Оби, Заобский Яр, Зап. Сибирь (Горбунов, 1959).
- Фиг. 3. *Malus obensis* Горбунов
Половина плода: в центре слева—полукруглая, гладкая стенка семенного гнезда, видимая изнутри; внизу—часть толстой плодоножки; Н. плиоцен, левый берег р. Оби, Заобский Яр, Зап. Сибирь (Горбунов, 1959).
- Фиг. 4. *Sorbus praetorminalis* Крышт. et Ваик.
Отпечаток листа; сармат, Амвросиевка, Украина (Пименова, 1954).
- Фиг. 5. *Crataegus praemonogyna* Крышт.
Отпечаток листа; сармат, р. Крынка, Ростовская область (колл. А. Н. Криштофовича).
- Фиг. 6. *Rubus caucasicus* Фоске
Листочек; современный.
- Фиг. 7. *Ardisia snigirevskiae* Такхт.
Отпечаток листа; неоген, Годердзский перевал, Зап. Грузия (колл. А. Л. Тахтаджяна).
- Фиг. 8. *Laurocerasus officinalis* Роет.
Отпечаток нижней части листа; неоген, Агарак, Мегринский район, Армения (колл. А. Л. Тахтаджяна).



8



2а



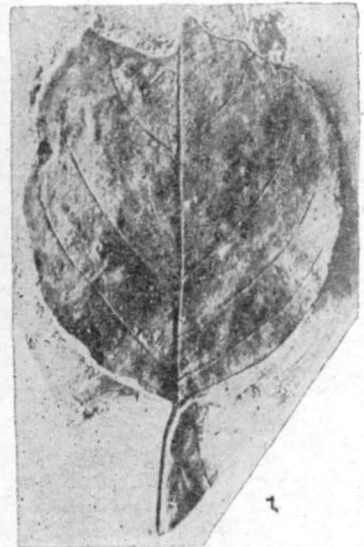
2б



3



4



1



7



6



5

ТАБЛИЦА XXVIII

- Фиг. 1. *Ribes* aff. *alpinum* L.
Отпечаток листа; сармат; Нахичевань, Южн. Закавказье (колл. А. Л. Тахтаджяна).
- Фиг. 2. *Cercis turgaica* Usnadse
Отпечаток листа; ср. олигоцен, Сары-Булак, Сев. Приаралье (Узнадзе, 1957).
- Фиг. 3. *Gleditsia celtica* Ung.
Боковой листочек; н. сармат, Наславцы, Молдавия (Якубовская, 1955).
- Фиг. 4. *Gymnocladus chinensis* Baill.
Листочек; современный.
- Фиг. 5. *Gymnocladus canadensis* Lam., листочек с нижней поверхности; современный.
- Фиг. 5а. То же с верхней поверхности.
- Фиг. 6. *Podogonium knorrii* Heer
Отпечаток плода; н. сармат, Наславцы, Молдавия (Якубовская, 1955).
- Фиг. 7. *Podogonium knorrii* Heer
Отпечаток листочка; сармат, Армавир, Краснодарский край (колл. Е. Ф. Кутузкиной).
- Фиг. 7а. То же, $\times 3,5$.
- Фиг. 8. *Robinia amurensis* Baik.
Отпечаток чашечки, палеоцен, Райчиха, Зее-Буреинская равнина (Байковская, 1952).
- Фиг. 9. *Robinia pseudoacacia* L.
Листочек; современный.
- Фиг. 10а. *Robinia pseudoacacia* L.
Плод; современный.
- Фиг. 10б. То же, створка боба с внутренней стороны с семенами.
- Фиг. 11. *Desmodium* sp.
Отпечаток листочка; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (А. Н. Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 12. *Dalbergites simplex* (Newb.) Sewald
Отпечаток листочка; турон, дер. Симоново, Чулымо-Енисейский бассейн (Байковская, 1956).

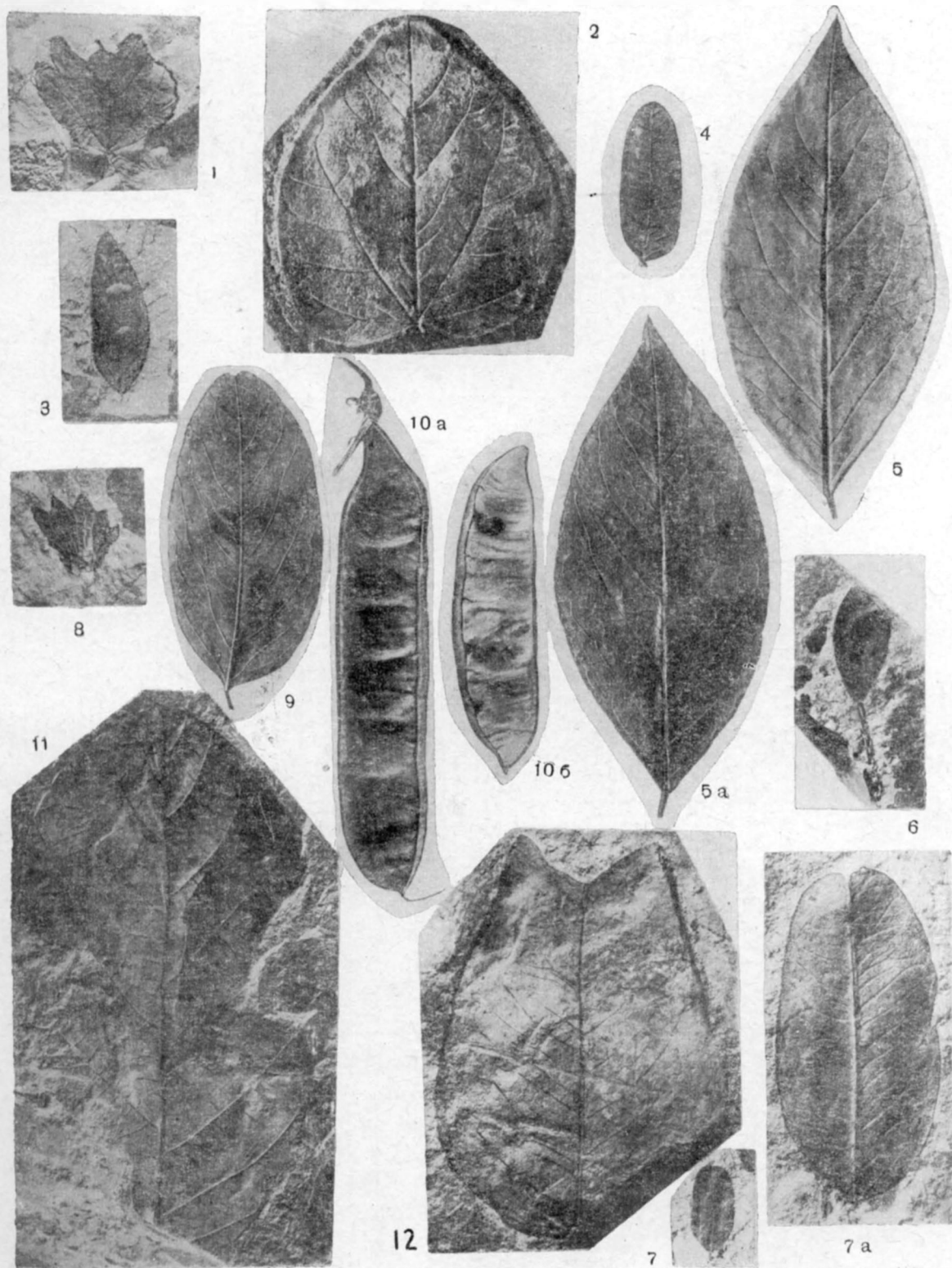


ТАБЛИЦА XXIX

- Фиг. 1. *Eugenia haeringiana* Ung.
Отпечаток листа; эоцен, Прииртышье, Казахстан (Буданцев, 1957).
- Фиг. 2. *Myrtophyllum aralense* (Vachr.) Kognilova
Отпечаток нижней части листа; ср. олигоцен, Чаграй, Приаралье (колл. В. А. Вахрамеева).
- Фиг. 3. *Myrtophyllum* sp.
Отпечаток средней части листа; ср. олигоцен, Сев. Приаралье (колл. Л. Ю. Буданцева).
- Фиг. 4, а, б. *Punica granatum* L.
Листья; современный.
- Фиг. 5. *Terminalia* sp.
Отпечаток листа; в. олигоцен, Закарпатье (колл. Т. Н. Байковской).
- Фиг. 6. *Trapa jacutensis* V. Vassil.
Плод; голоцен, р. Амча, Якутия (колл. В. Н. Васильева).
- Фиг. 7. *Trapa praescopocarpa* V. Vassil.
Плод, $\times 3$; миоцен, р. Шиш, Зап. Сибирь (колл. С. В. Сухова).
- Фиг. 8. *Trapa praescopocarpa* V. Vassil.
Плод; миоцен, р. Шиш, Зап. Сибирь (колл. С. В. Сухова).
- Фиг. 9, а, б. *Trapa hircana* Wogonow
Плоды; современный.
- Фиг. 10, а, б. *Trapa irtyshensis* Dorof.
Плоды, $\times 2$; миоцен Зап. Сибири, р. Иртыш (колл. П. И. Дорофеева).
- Фиг. 11. *Trapa excelsa* Dorof.
Плод, $\times 2$; миоцен Зап. Сибири, р. Иртыш (колл. П. И. Дорофеева).

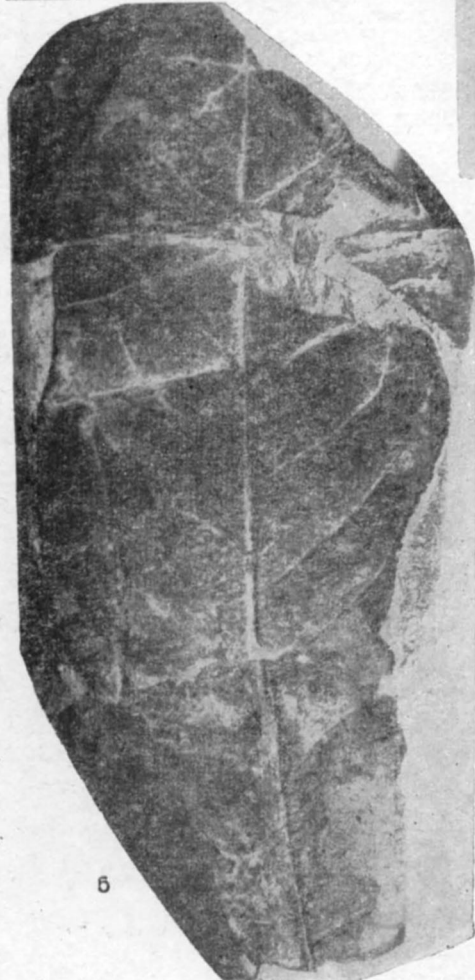
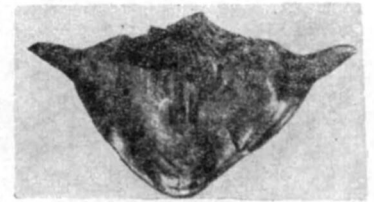
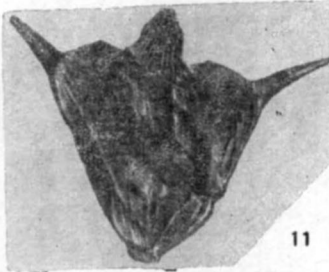
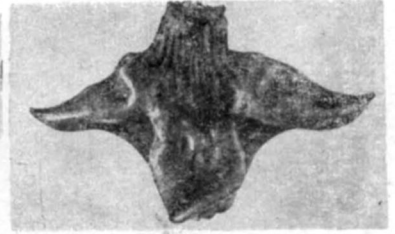
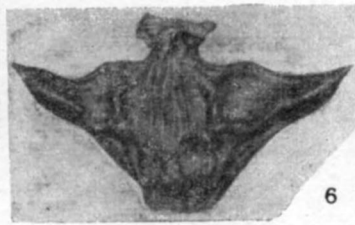
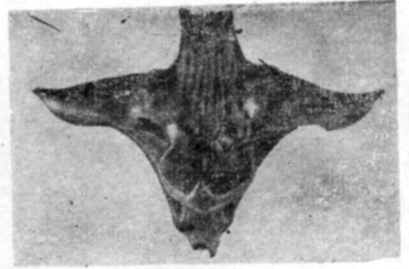
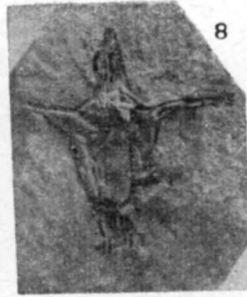
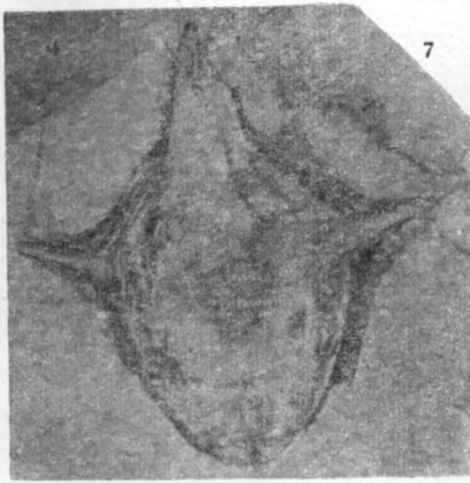
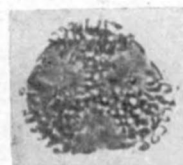
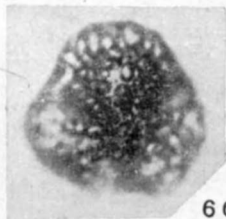
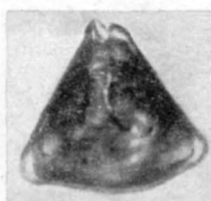
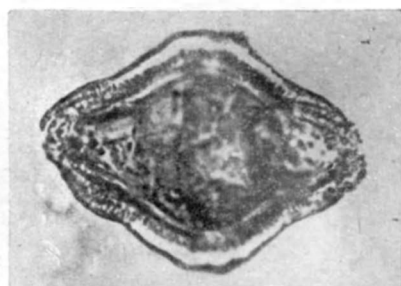
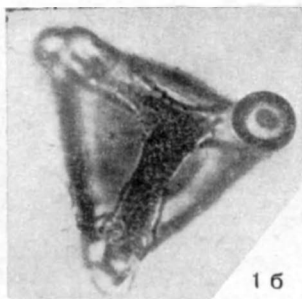
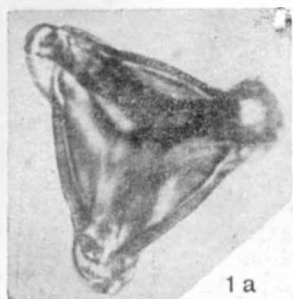


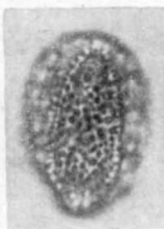
ТАБЛИЦА XXX

- Фиг. 1. *Trapa* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение (*a, б* — при различном фокусном расстоянии), $\times 800$; миоцен, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 2. *Trapa* sp.
Пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; миоцен, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 3. *Elaeagnus* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение (*a, б* — при различном фокусном расстоянии), $\times 800$; олигоцен, северная часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 4. *Elaeagnus* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; в. эоцен, юго-восточная часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 5. *Pex* sp.
Пыльцевое зерно, экваториальное положение, $\times 800$; олигоцен, северная часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 6. *Pex* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение (*a, б* — при различном фокусном расстоянии), $\times 800$; *в* — экваториальное положение, $\times 800$; олигоцен, сев. часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 7, *a, б*. *Pex* sp.
Пыльцевое зерно, экваториальное положение (при различном фокусном расстоянии), $\times 800$; олигоцен, северная часть Зап.-Сибирской низменности (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 8. *Ваиреа* sp.
Пыльцевое зерно, полярное положение, $\times 800$; сенон (нижнесымская подсвита), р. Сым, Колокольников Яр, Зап.-Сибирская низменность (колл. ВНИГРИ).
- Фиг. 9. *Нура* sp.
Пыльцевое зерно; *a* — полярное положение, $\times 800$; *б* — экваториальное поперечное положение, $\times 800$; *в* — пыльцевое зерно не полностью разорванное, $\times 800$; *г* — половина пыльцевого зерна, экваториальное продольное положение, $\times 800$; *д* — половина пыльцевого зерна, продольное наклонное положение, $\times 800$; в. эоцен, Ер-Ойлан-Дуз, Туркмения (колл. ВНИГРИ).

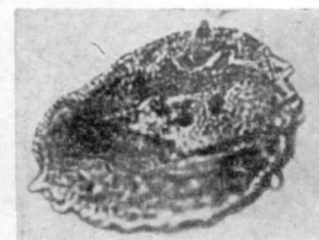
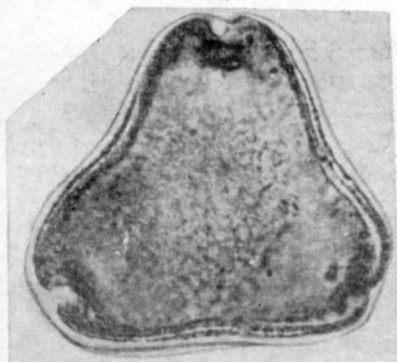
Таблица XXX



5



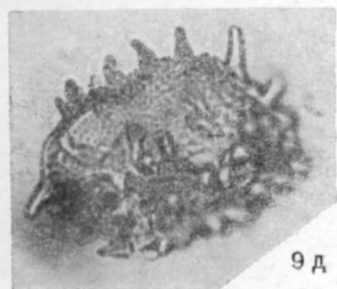
7б



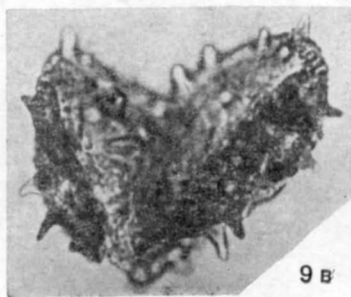
9а



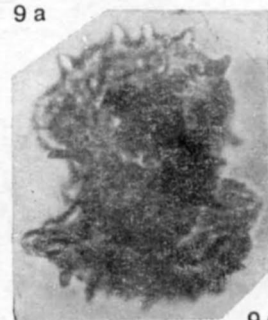
9г



9д



9в



9б

ТАБЛИЦА XXXI

- Фиг. 1. *Pistacia mutica* Fisch. et C. A. Mey.
Лист; современный.
- Фиг. 2. *Rhus noeggerattii* Weber
a, б — отпечатки листочков, *в* — последний отпечаток, $\times 3$;
сармат, р. Крынка, Ростовская область (колл. А. Н. Криштофовича).
- Фиг. 3. *Phellodendron grandifolium* Iljinskaja
Отпечаток листочка; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (А. Н. Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 4. *Rutaceites zaisanicus* Iljinskaja
a — плод; *б* — он же, $\times 3$. В. эоцен — н. олигоцен, Киин-Кериш, Зайсанская впадина, аксырская свита (колл. В. К. Василенко).
- Фиг. 5, *a, б*. *Staphylea rugosa* Doroф.
Семена; олигоцен, Дунаевский Яр на р. Тым, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева).
- Фиг. 6. *Acer monoides* Shapag.
Отпечаток плода; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (А. Н. Криштофович и др., 1956).

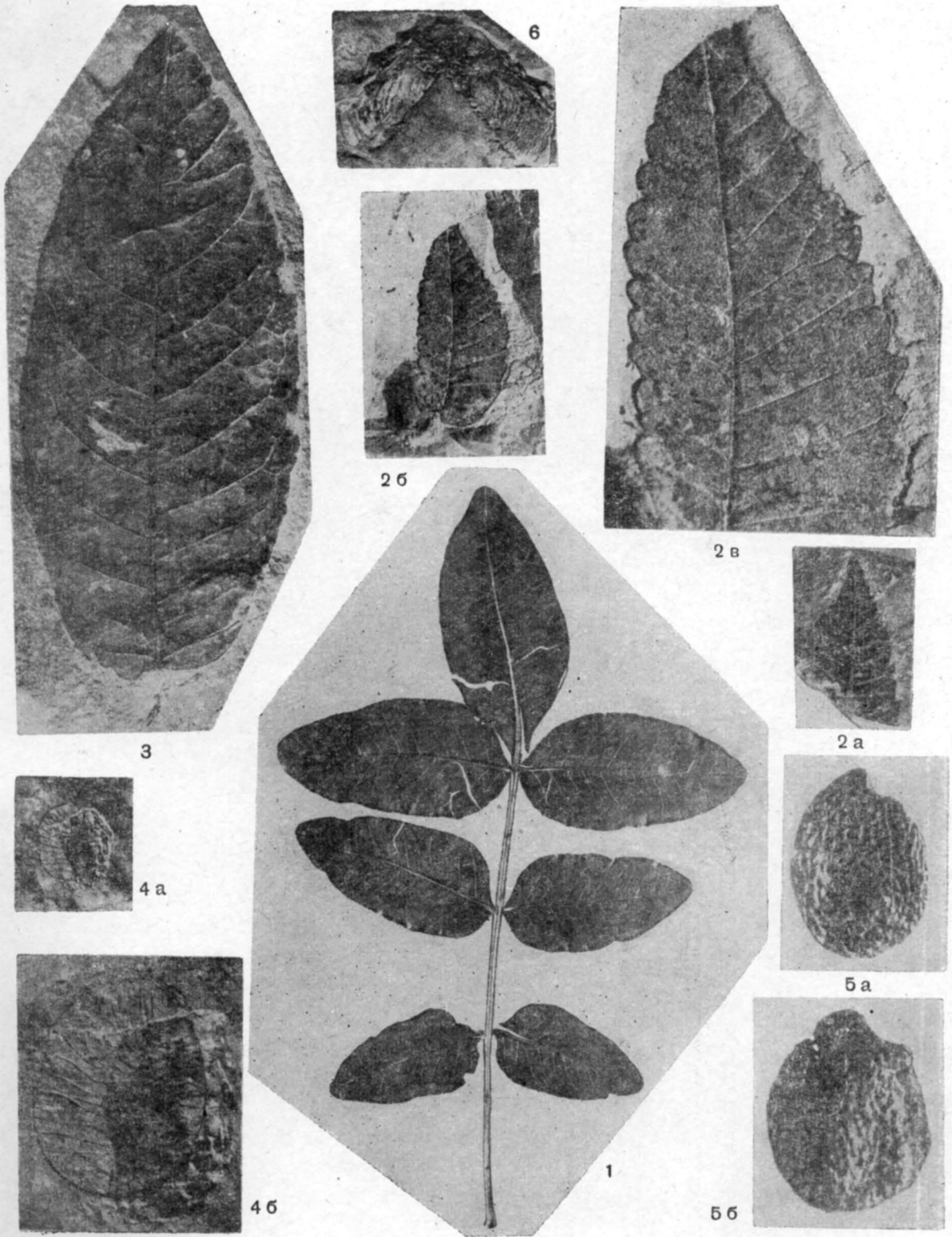
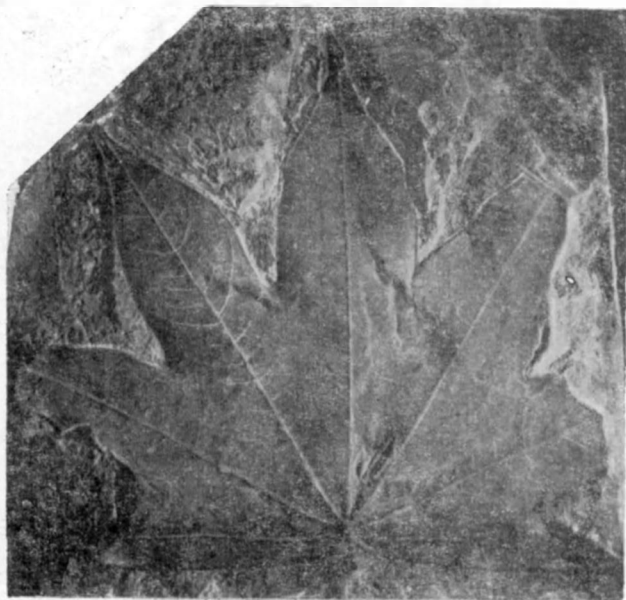


ТАБЛИЦА XXXII

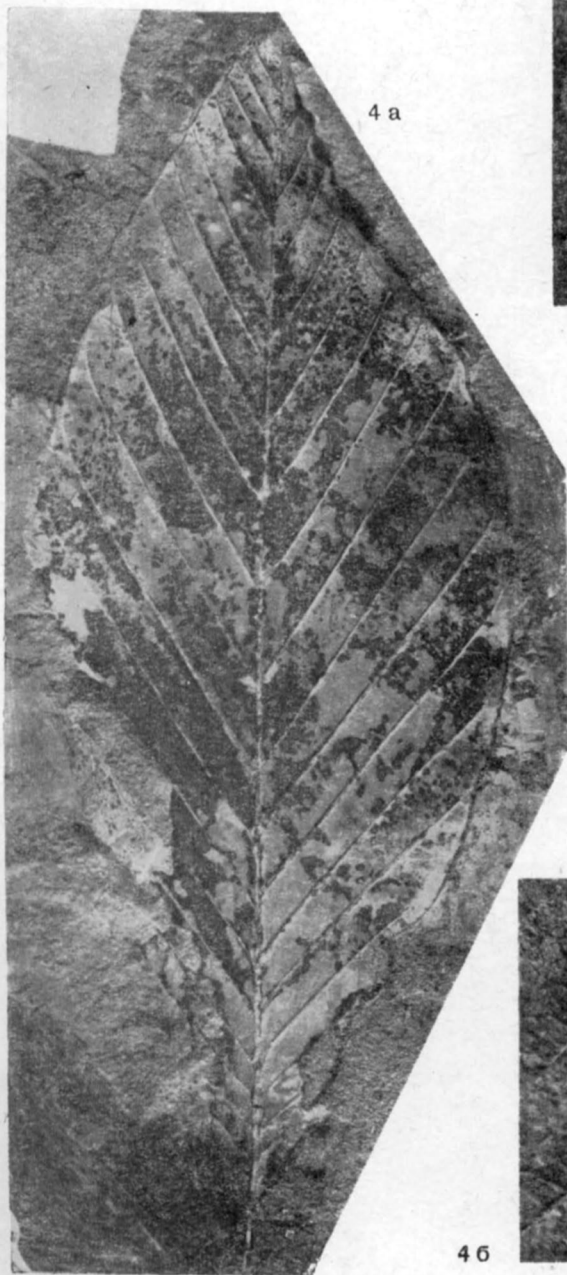
- Фиг. 1. *Acer* sp.
Отпечаток плода; олигоцен, Ашугас, Сев.-Вост. Казахстан
(А. Н. Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 2. *Acer monoides* Шарга.
Отпечаток листа; олигоцен, Ашугас, Сев.-Вост. Казахстан
(А. Н. Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 3. *Sapindus cupanioides* Ett.
Отпечаток листочка; сармат, р. Крынка, Ростовская область
(колл. А. Н. Криштофовича).
- Фиг. 4. *Aesculus hippocastanoides* Пјинскаја
а — отпечаток листочка; б — фрагмент листочка, $\times 3$; плио-
цен, Великий Раковец, Закарпатская область (колл. И. А. Ильин-
ской).
- Фиг. 5. *Nyssa disseminata* (Ludw.) Kirchn.
а, б — косточки, $\times 2$; миоцен, Зап. Сибирь (колл. М. Г. Гор-
бунова).



1



2



4 а

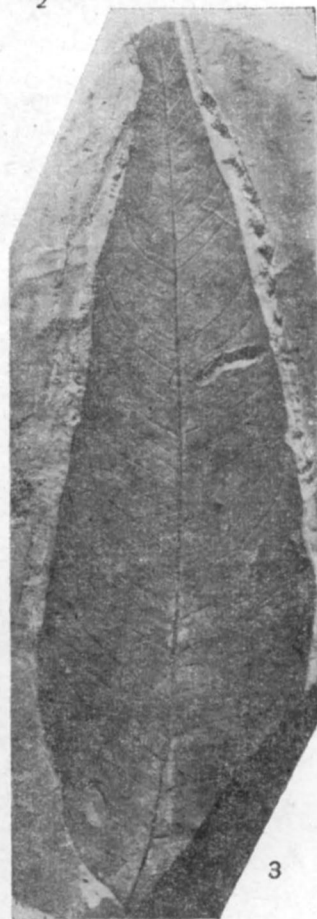
4 б



5 а



5 б



3

ТАБЛИЦА XXXIII

- Фиг. 1. *Nyssa europaea* Ung.
Отпечаток листа, миоцен, Зап. Сибирь (колл. М. Г. Горбунова).
- Фиг. 2. *Nyssa disseminata* (Ludw.) Kirchn.
а — г косточки, $\times 4$; олигоцен, с. Козюлино на р. Томи, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева).
- Фиг. 3. а—д. *Palaeonyssa dorofeevii* Gorbunov.
Косточки, $\times 1,5$; миоцен, Зап. Сибирь (колл. М. Г. Горбунова).
- Фиг. 4. *Acanthopanax scytica* Пименова
Отпечаток сложного листа; сармат, Амвросиевка, Украина (Пименова, 1954).
- Фиг. 5. *Hedera helix* L.
Лист; современный.



1



2 а

2 б

2 в

2 г



3 а



3 б



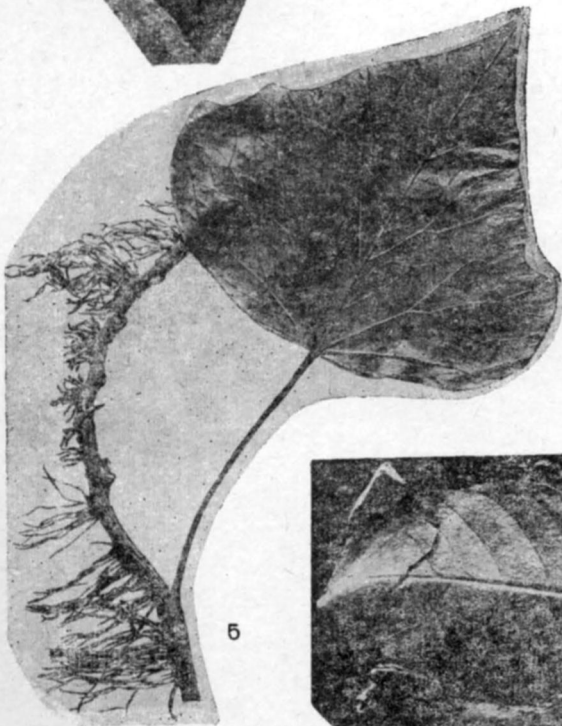
3 в



3 г



3 д



5



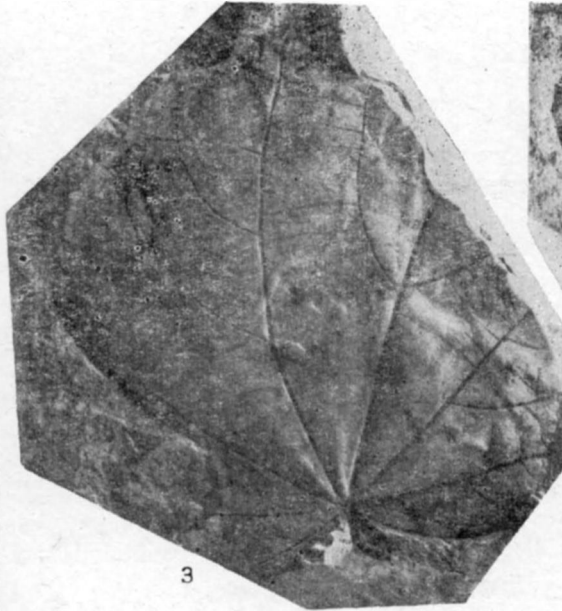
4

ТАБЛИЦА XXXIV

- Фиг. 1. *Ilex integrifolia* Baik.
Отпечаток листа; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан.
(Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 2. *Ceanothus aureus* Desf.
Лист; современный.
- Фиг. 3. *Cissus adnatifolia* Baik.
Отпечаток части листа; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост.
Казахстан (Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 4, а, б. *Vitis tomskiana* Dorof.
Семена, $\times 15$; миоцен, р. Большая Юкса, Зап. Сибирь
(колл. П. И. Дорофеева).
- Фиг. 5. *Cissites ktyshtofovichianus* Jagm.
Отпечаток листа; сеноман — турон, Эспе-Сай, Зап. Казах-
стан (колл. Н. А. Смирнова).
- Фиг. 6. *Paliurinella raffenholtzii* Palib.
Отпечаток листа; сеноман, Ауш, Армения (Палибин, 1937).



1



3



6



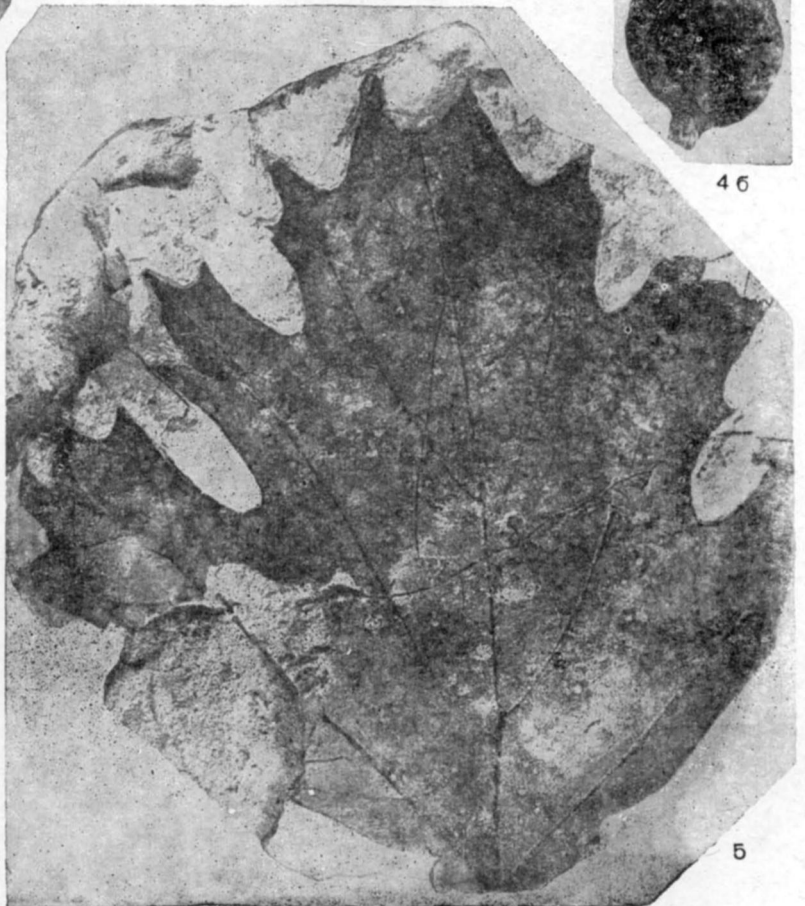
4 а



4 б



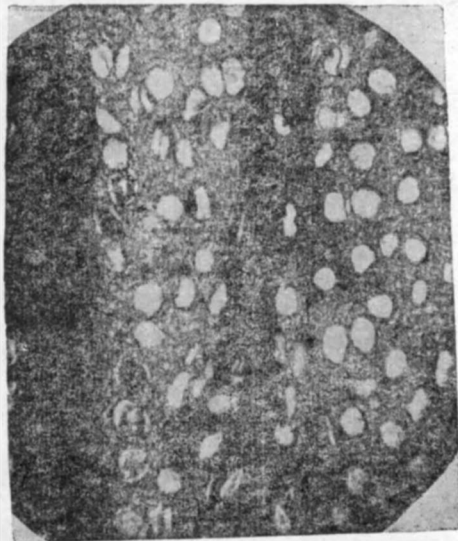
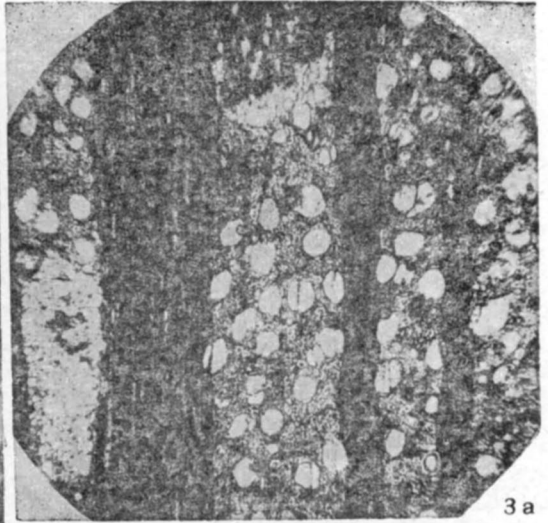
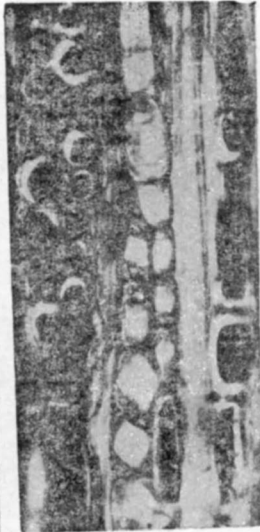
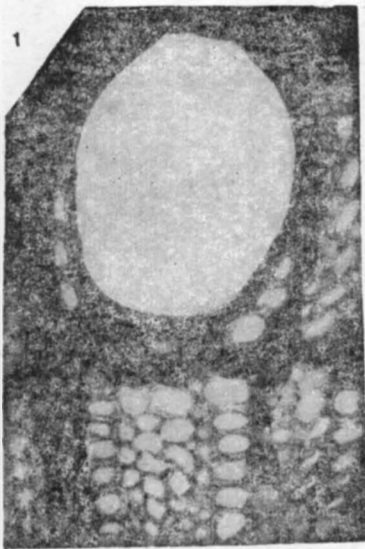
2



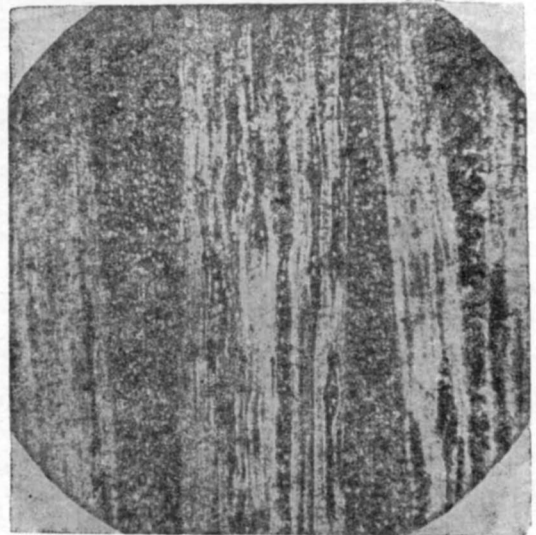
5

ТАБЛИЦА XXXV

- Фиг. 1. *Sjogrenia crystallophora* Felix
а — поперечный разрез, $\times 320$; б — тангентальный разрез —
камерные паренхимные клетки, содержащие кристаллы, $\times 320$.
Неоген Закавказья, Апшеронский п-ов (колл. А. В. Ярмоленко).
- Фиг. 2. *Villaresia* aff. *micronata* D. Don
а — поперечный разрез, $\times 56$; б — лестничная перфорация,
 $\times 600$. Неоген Закавказья, Апшеронский п-ов.
- Фиг. 3. *Isacinoxylon citronelloides* Shilk.
а — поперечный разрез, $\times 78$; б — тангентальный разрез
 $\times 56$; в — радиальный разрез — лестничная перфорация, $\times 150$.
Неоген Закавказья, Апшеронский п-ов.



10



3b

2a



2b



3c

ТАБЛИЦА XXXVI

- Фиг. 1, *a*. *Loranthus palaeouropaeus* Kutuzkina
Отпечаток листа, сармат Армавира, Сев. Кавказ (колл. Е. Ф. Кутузкиной).
- Фиг. 2. *Fraxinus juglandina* Saporta
Плод; в. олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 3. *Viburnum nordenskioldii* Heer
Отпечаток листа; в. мел, Цагаян, бассейн р. Буреи, Дальний Восток (Константинов, 1914).
- Фиг. 4. *Periploca graeca* L.
Отпечатки листьев, в. неоген Агарак, Мегринский район, Армения (колл. А. Л. Тахтаджяна).
- Фиг. 5. *Periploca graeca* L.
Деталь жилкования листа; $\times 2,5$; в. неоген, Агарак, Мегринский район, Армения (колл. А. Л. Тахтаджяна).
- Фиг. 6. *Forsythia viridissima* Lindl.
Лист: современный.
- Фиг. 7. *Phillyrea latifolia* L.
Лист: современный.
- Фиг. 8. *Osmanthus kolakovskiyi* Takht.
Отпечаток листа; неоген, Годердзский перевал, Зап. Грузия (колл. А. Л. Тахтаджяна).
- Фиг. 9, *a—e*. *Taraxacum tanaiticum* Dogof.
Плоды, $\times 10$; плиоцен, Н. Дон, Ростовская область (колл. П. И. Дорофеева).
- Фиг. 10. *Scirpus palibinii* Nikit.
Плоды (*a—e*), $\times 10$; миоцен, с. Киреевское на р. Оби, Зап. Сибирь (колл. П. И. Дорофеева).
- Фиг. 11, *a, б*. *Fraxinus excelsior* L.
a — верхушечный листочек, *б* — боковой листочек; современный.

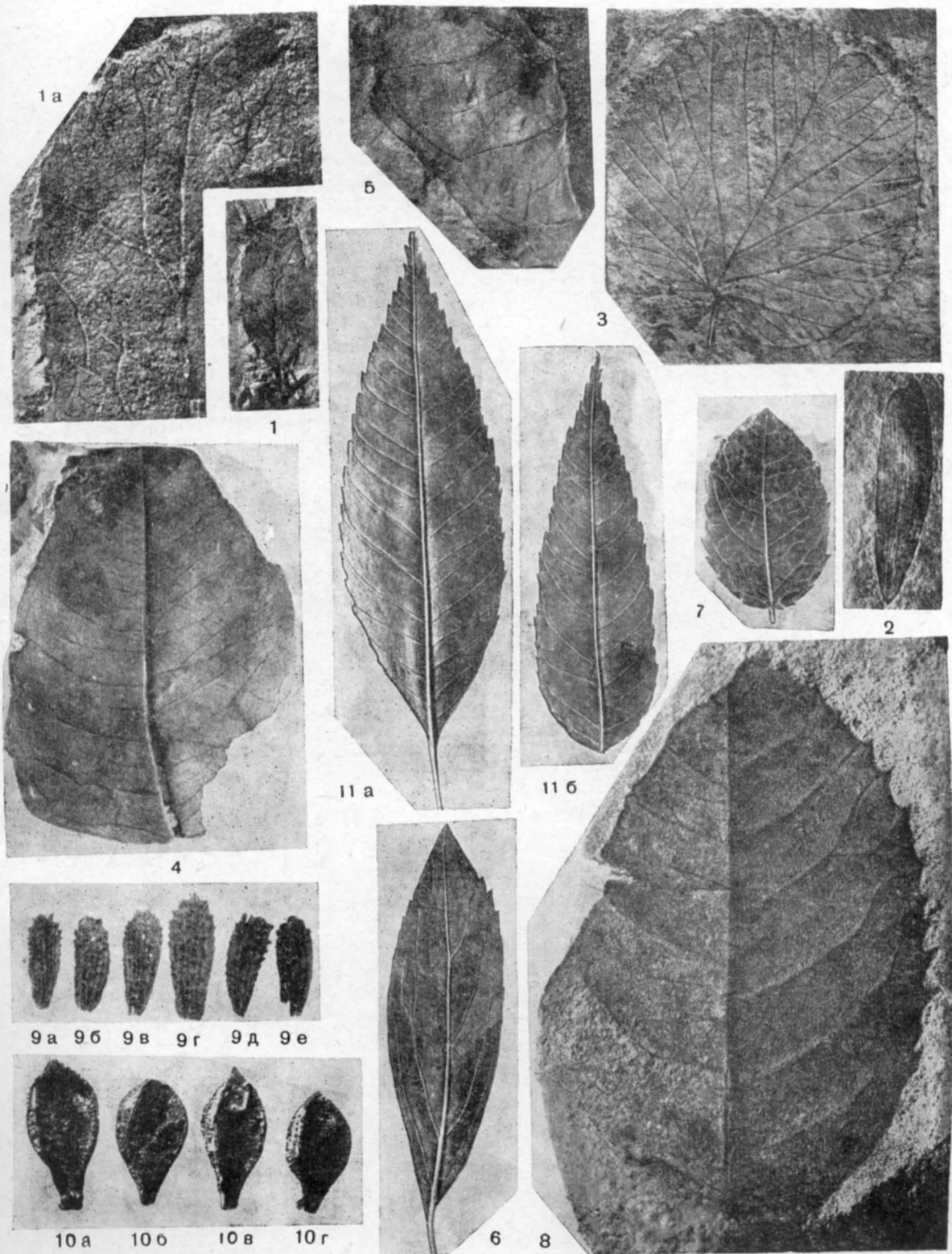


ТАБЛИЦА XXXVII

- Фиг. 1. *Myrsine spatulata* Palib.
Отпечаток листа без верхушки; неоген, Годердзский перевал, Зап. Грузия (колл. М. Д. Уznaдзе).
- Фиг. 2—3. *Oxycarpia bifaria* Trautsch.
Отпечаток листика; палеоцен, Камышин, Н. Поволжье (колл. О. М. Мокшиной).
- Фиг. 4. *Arundo pseudogoeppertii* Bergу
Отпечаток листа; олигоцен, Ашутас, Сев.-Вост. Казахстан (Криштофович и др., 1956).
- Фиг. 5. *Phragmites oeningensis* A. В г.
Отпечаток части листа; н. сармат, Армавир, Краснодарский край, Сев. Кавказ (колл. Е. Ф. Кутузкиной).
- Фиг. 6. *Smilax grandifolia* Ung.
Отпечаток листа; плиоцен, Ильница, Закарпатская обл. УССР (колл. И. А. Ильинской).
- Фиг. 7. *Smilax excelsa* L., лист; современный.



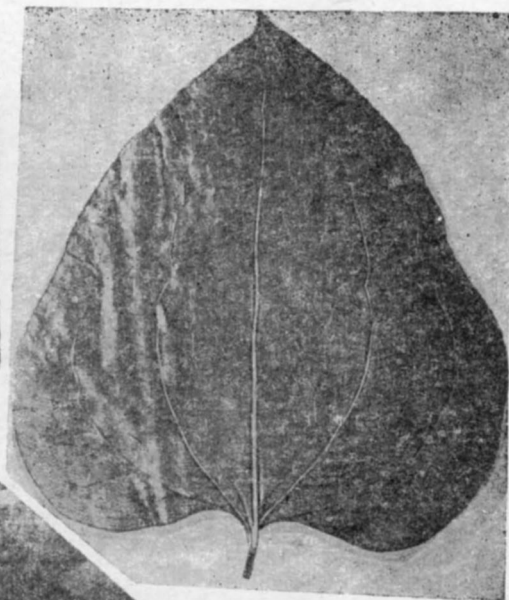
4



2



3



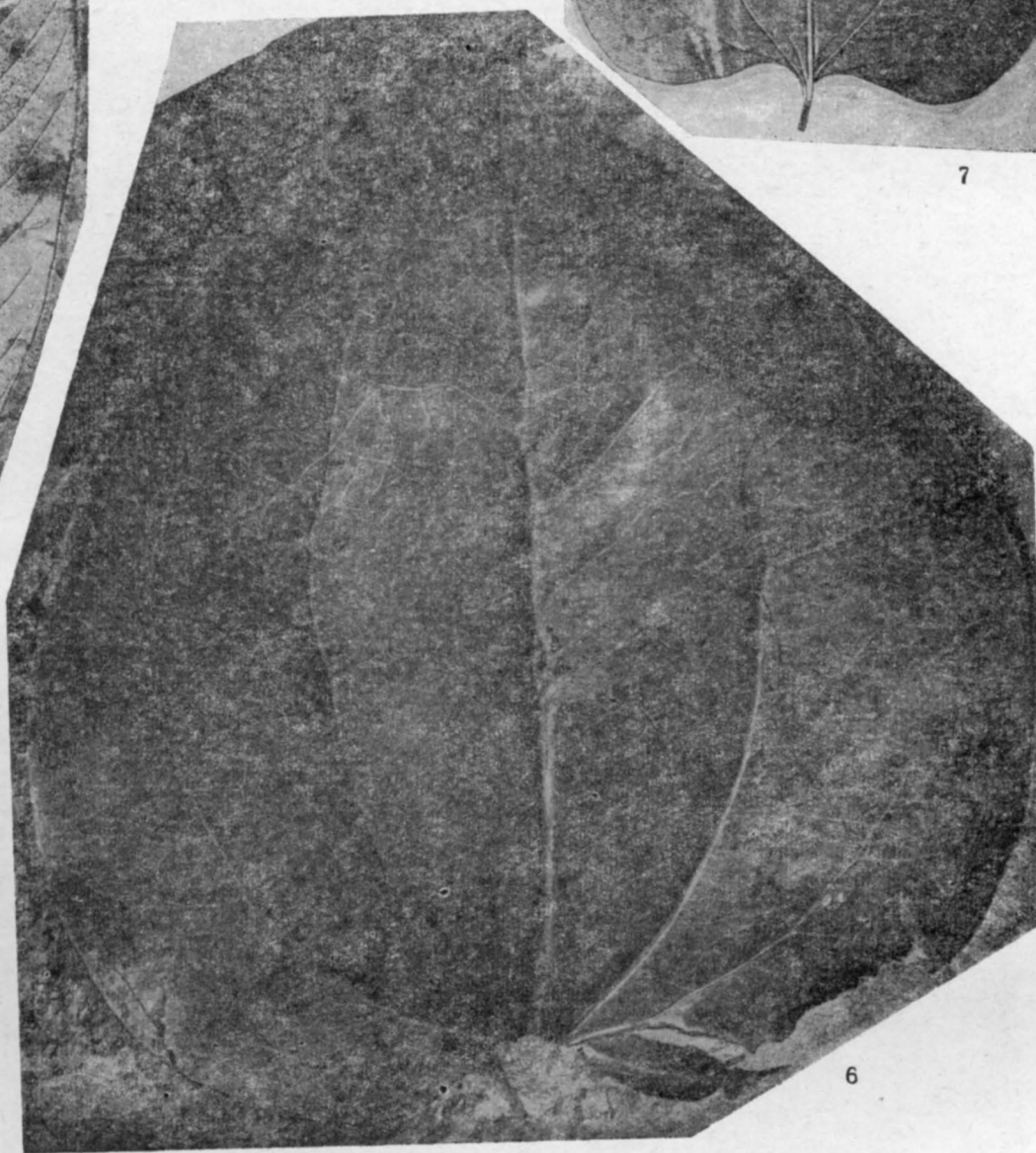
7



1



5



6

ТАБЛИЦА XXXVIII

Фиг. 1—2. *Sabal major* (Ung.) Heer

Отпечатки фрагментов листьев; 1—верхняя поверхность; 2—нижняя поверхность. Средний миоцен, Дагестан (Байковская, 1950).

Фиг. 3. *Livistona palibinii* Takht.

Отпечаток листа; уменьшено. а, б—характер жилкования, $\times 2$. Неоген Годердзского перевала. Зап. Грузия (А. Л. Тахтаджян, 1958).

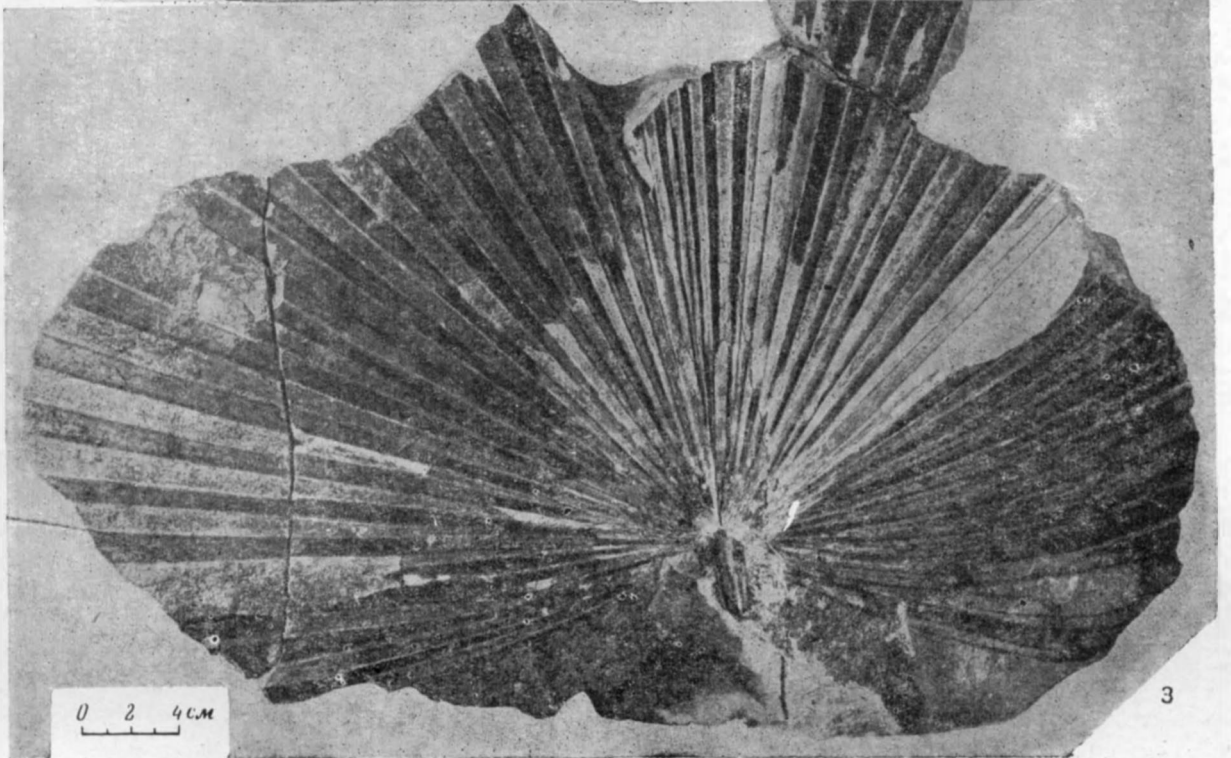
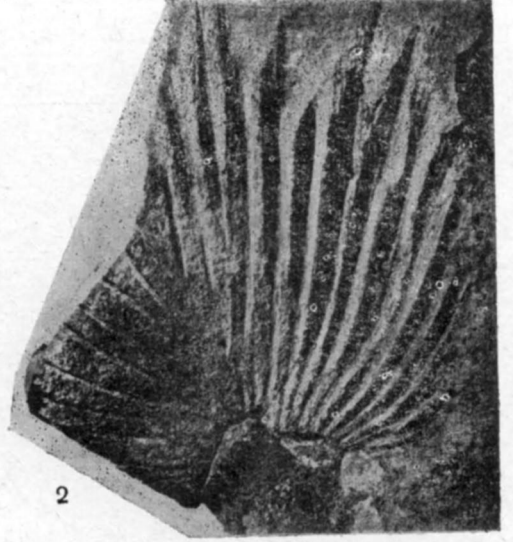
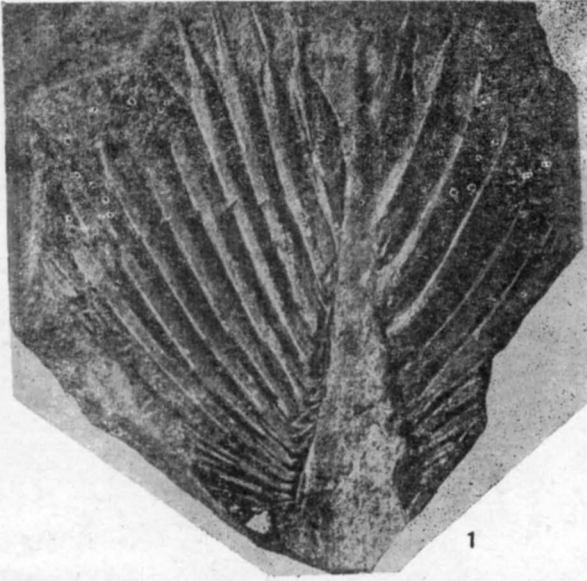


ТАБЛИЦА XXXIX

Фиг. 1. *Livistona palibinii* Takht.

Отпечаток листа, $\times 2$; неоген, Годердзский перевал. Зап.
Грузия (колл. А. Л. Тахтаджяна).

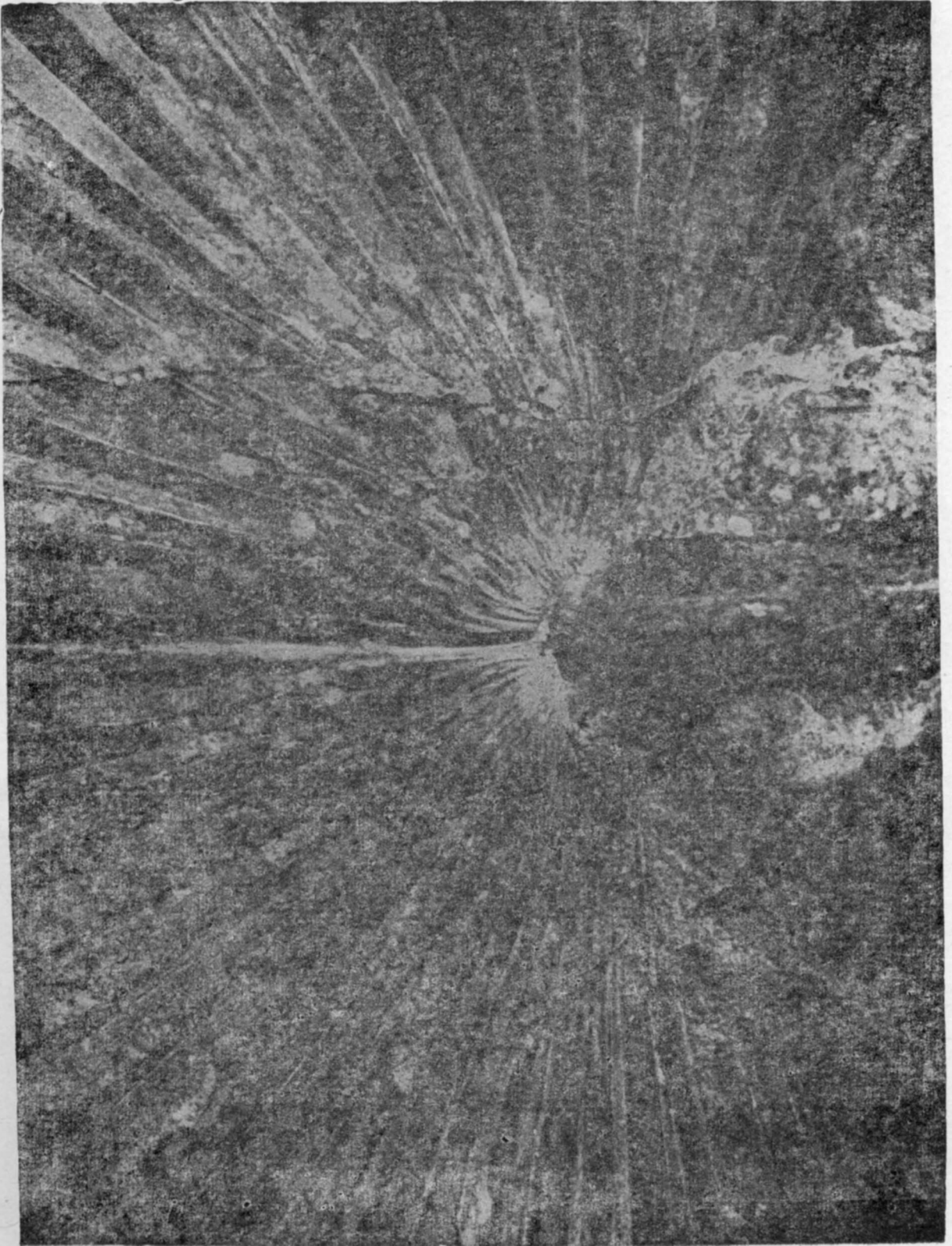
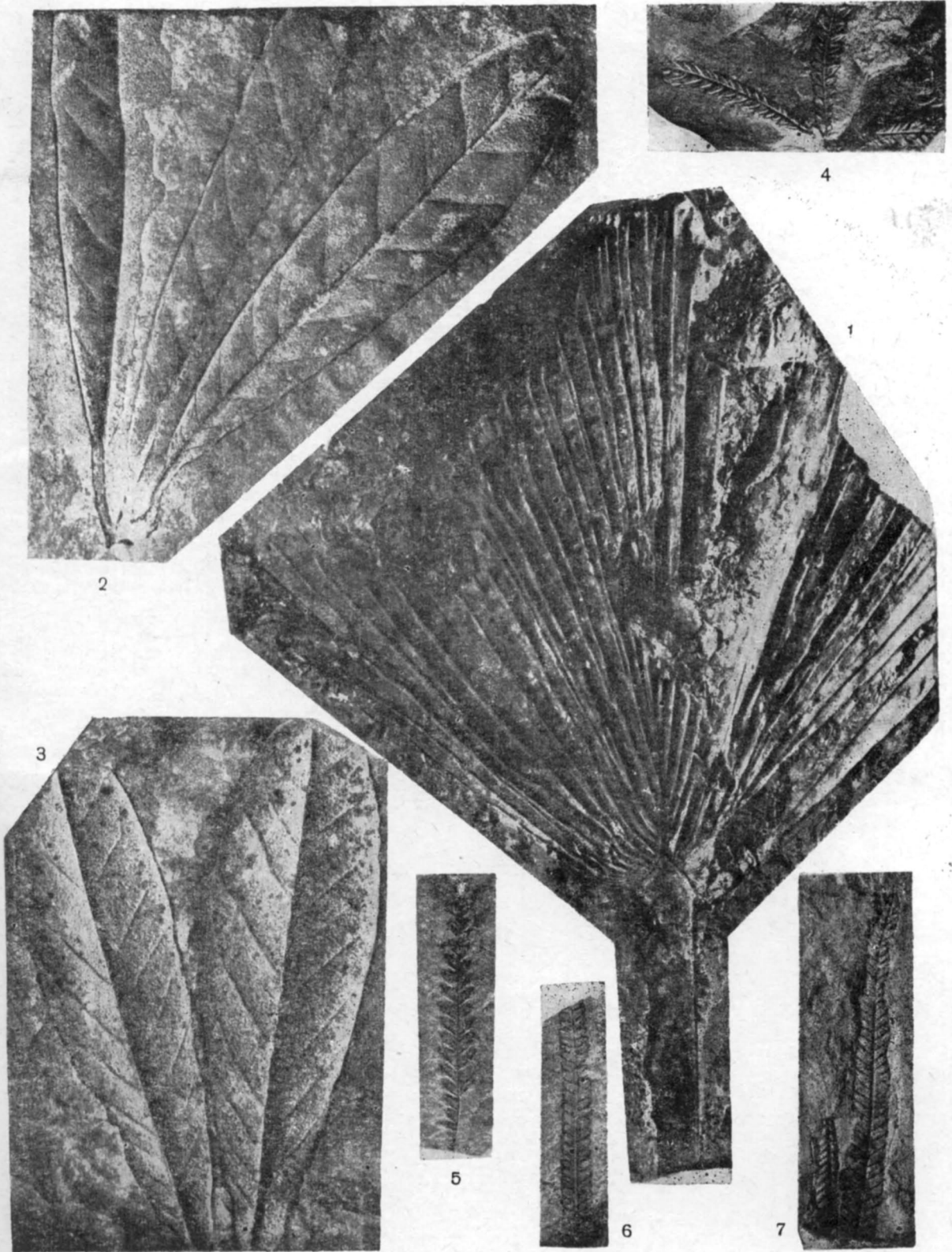


ТАБЛИЦА XL

- Фиг. 1. *Trachycarpus rhapifolius* (Sternb.) Takht.
Отпечаток листа, уменьшено в 2 р.; эоцен ст. Могильно,
Украина (колл. Н. В. Пименовой).
- Фиг. 2—3. *Dewalquea grandifolia* Krasn.
Отпечатки листьев; палеоцен, Камышин, Н. Поволжье
(колл. О. М. Мокшиной).
- Фиг. 4—5. *Palibinia densifolia* Kogovin
Отпечатки листа; эоцен, Ер-Ойлан, Туркмения (колл.
Е. П. Коровина).
- Фиг. 6—7. *Palibinia laxifolia* Kogovin
Отпечатки (а, б) листа; эоцен, Ер-Ойлан, Туркмения
(колл. Е. П. Коровина).



**АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ
СИСТЕМАТИЧЕСКИХ НАЗВАНИЙ ГОЛОСЕМЕННЫХ (GYMNOSPERMAE)
И ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ (ANGIOSPERMAE)**

А

- Abacanthidium* 43, 70
Abacardium 560
Abelia 600
Abies 171, 204, 206, 209, 219, 220, 225, 265, 266, 267, 272, 276, 350
 Abietae 206
Acacia 541
Acaciaephyllum 541
Acaciaphyllytes 541
Acalypha 528
 Acanthaceae 399
Acanthopanax 574, 716
Acer 391, 392, 398, 407, 415, 417, 563, 575, 712, 714
 Aceraceae 399, 563
Achras 515, 516
Acropyle 257
Aconitum 414, 415
Acorus 632
Actaea 416
Actinidia 508, 694
 Actinidiaceae 508
Actinodaphne 435, 656
 Actinostrobeae 295
Actinostrobus 203, 295
Acuta 45
Adenanthemum 537
Adiantites 34, 43, 50, 119, 168
Adiantum 50, 173
Aeluropus 409
Aesculus 566, 714
Aesculophyllum 566
Afzelia 541
Agathis 149, 209, 211, 214, 215, 218, 240, 241, 244
Agathopsis 245, 340
Agave 620
Ailanthus 561
Ailanthipites 561
Ailanthophyllum 561
Aipteris 74
Ajuga 609
 Alangiaceae 572
Alangiophyllum 573
Alangium 524, 572, 573
Albertia 223, 245, 342
Albizzia 541
Albizzioxylon 541, 692
Albuca 620
Alchornea 528
Alcimandra 430
Aldania 114, 116, 117
Aldrovanda 540
Alectryon 566
Alethopteris 29, 37, 40, 42, 43, 49, 50, 51, 52, 53, 57, 58, 80, 102
Aleurites 528
Alhagi 544
Alisma 408, 614
 Alismataceae 410, 613
 Alismatales 613
Allamanda 596
Allophylus 565
Alnites 479
Alnophyllum 477
Alnus 388, 391, 406, 409, 427, 477, 478, 479, 684
Alseodaphne 433
Alsodeiopsis 578
 Altingiaceae 453
 Amaryllidaceae 417, 613, 620
Ambrosia 408
Amelanchier 532
Amentotaxus 211, 212, 261
Amethystea 609
Ammatopsis 233, 235
Amorpha 546
Ampelocissites 590
Ampelophyllites 590
Ampelophyllum 590
Ampelopsis 589
Amuriella 104, 124, 127
Amyelon 158
 Amygdalaceae 414, 416
Amugdalus 416, 535, 536
Anabasis 495
 Anacardiaceae 557
Anacardioxylon 559, 560
Anacardites 557, 560
Anacardium 557, 560
Anagallis 415, 418
Anastraea 520
Androcymbium 620
Andromeda 511, 688
Andromedites 513
Androsace 517
Androstrobus 114, 116, 119, 121
Aneimites 37, 43, 64, 68, 69, 217
Anemone 411, 416
Anemonella 411
Angaridium 65
Angaropteridium 70, 71, 79
 Angiospermae 17, 26, 383
Aniba 438
Annona 432
 Annonaceae 402, 403, 416, 432
Annonospermum 432
Anoectomeria 440, 442
Anomozamites 97, 99, 104, 107, 109, 110, 136
Antevsia 43, 59
Antholithes 49, 59, 61, 175
Anthrophyopsis 114, 116, 117, 144
Antidesma 528
Antirrhinum 417
Antweilera 493
Apeiba 523
Apeibopsis 520, 523, 700
Aphananthe 461
 Apiaceae 417, 575
 Apocynaceae 549, 595
Apocynophyllum 596
Apocynospermum 596
Apollonias 433, 434, 654
 Aponogetonaceae 408, 618
Aporosa 528
Aptiana 422
 Aquifoliaceae 399, 417, 576, 578
Aquilegia 414, 416
 Araceae 409, 410, 632
Aracispermum 633, 634
Aracistrobus 633
 Arales 632
Aralia 409, 422, 435, 573, 574
 Araliaceae 439, 417, 573, 636
 Araliales 573

Araliophyllum 575
Aranetzia 75, 76
Araucaria 18, 197, 206, 210, 211, 214, 218, 236, 240, 241, 242, 243, 244
Araucariaceae 149, 150, 207, 209, 211, 213, 220, 222, 223, 226, 227, 228, 240, 245
Araucarioxylon 161, 223, 242, 249, 344
Araucarites 18, 162, 197, 222, 223, 224, 243, 244, 340
Arbutites 513
Arbutoideae 510
Arbutus 512, 513, 696
Arceuthobium 593
Archaeopteridales 21
Archaeopteridaceae 42
Artrophytum 495
Archeopteris 30
Archigymnospermae 26
Arctobaiera 169, 170, 177, 180, 181, 188
Arctostaphyloides 519
Arctostaphylos 513
Arcyopteris 77
Ardisia 517, 704
Arecaceae 620, 628, 629
Arecales 628
Argania 515
Aristolochia 439, 664
Aristolochiaceae 439
Aristolochiales 439
Arjona 591
Armeniaca 535
Armeria 498
Artemisia 404, 611
Artisia 147, 150, 159, 161, 322
Artocarpidium 465
Artocarpoides 465
Artocarpus 465
Arundinarites 628
Arundo 627, 628, 724
Asarum 407, 439
Asclepiadaceae 398, 404
Asimina 432
Asphodeloideae 620
Aspidion 301
Aspidiophyllum 455, 456, 674
Aspidosperma 596
Aster 610, 611
Asteraceae 400, 609
Asterales 609
Asterodiscus 301
Astragalus 546
Athrotaxis 214, 215, 218, 226, 280, 287, 290
Atprotaxopsis 290
Atriplex 495
Attalea 632
Aulacotheca 36, 50, 57
Aurantioideae 417
Austrobaileya 389
Austrotaxus 211, 226
Averrhoa 568

B

Bactris 632
Bactrites 632

Baiera 168, 169, 170, 171, 175, 176, 178, 180, 181, 183, 184, 330
Balbisia 569
Bambusa 628
Bardella 233, 235
Banksia 593, 594
Banksites 593, 594
Bardia 73
Bardocarpus 301, 302
Bauhinia 543
Beania 114, 116, 119, 121
Beauprea 595, 708
Begonia 424
Beilschmiedia 438
Bembergia 632
Bennetticarpus 102, 113
Bennettitacearum 113
Bennettiales 22, 23, 26, 97, 101, 102, 109, 113, 114, 122, 409
Bennettitanthus 106
Bennettites 97, 107
Bennettitostemon 113
Benthamia 571
Berberidaceae 399, 411, 448
Berberis 448, 666
Berchemia 584, 585
Berriochloa 628
Berrya 571
Betula 18, 396, 404, 406, 407, 411, 477, 479, 480, 481, 684
Betulaceae 477, 481, 487
Betulales 475, 477
Betulinium 479, 480
Betulites 18, 479, 684
Betuloxylon 479
Biarmobaiera 177
Bidens 612
Bignoniaceae 399
Billardiaceae 538
Billardierites 539
Biota 293, 298
Bjuvia 115, 116, 121
Boehmeria 466
Boraginaceae 417
Boulaya 50, 51
Bowenia 107, 115, 117
Brachyoxylon 247
Brachyphyllum 197, 222, 224, 245, 246, 247, 249, 342
Brachyruscus 565
Brasenia 439, 440
Brassicaceae 399, 506
Brightonia 127
Bromelites 636
Bromeliaceae 409, 410, 620
Brosimum 465
Broussonettia 463, 465
Bucklandia 97
Buettneria 524, 525
Bulbocodium 620
Bumelia 515, 516, 700
Bunias 418, 506
Bureja 98, 104, 124, 127, 144
Bursaria 539
Bursaraceae 399
Butomaceae 402, 613, 620
Butomus 407, 613
Buxaceae 399, 526
Buxus 394, 411, 526, 702

C

Cabomba 408, 439
Cabombaceae 439
Cadoxylon 127
Caenoxylon 148, 151, 161, 162
Caesalpinia 543
Caesalpiniaceae 541
Caesalpinites 543
Calamintha 609
Calamopityaceae 43
Calamopsis 632
Calathospermum 38, 81
Calatoloides 579
Caldesia 614
Calliandra 541
Callipteridium 43, 57
Callipteris 29, 34, 40, 41, 43, 46, 51, 52, 53, 58
Callistemon 550, 551
Callistemophyllum 549, 550
Callistophyton 50
Callitrineae 298
Callitris 295, 296
Callitrites 298
Callitropsis 295
Callixylon 148, 150, 151, 157, 158, 322
Callospermation 81
Callymmatotheca 46
Caltha 414
Calycanthaceae 393, 399, 411, 416
Calypranthes 551
Camellia 501, 694
Cameraria 596
Campanulaceae 399, 402
Camphora 581
Camphorosma 495
Canavalia 543, 546
Canna 623
Cannabaceae 399, 465
Cannabis 466
Cannaceae 417, 623
Cannophyllites 623
Cantisolanum 606
Capparidaceae 399, 418, 505
Capparidales 505
Cappariodocarpus 506
Capparis 418, 506
Caprifoliaceae 411, 417, 599
Caprolites 301
Cardiocarpus 147
Cardioneura 77, 78, 79
Cardiopterides 64, 68
Cardiopteridium 43, 69
Cardiopteris 43, 70, 77, 160
Carduus 612
Carex 626
Carica 418
Caricopsis 422, 623, 626
Carnoconites 123
Carpenteriales 26
Carpenterianthus 702
Carpiniophyllum 483
Carpinites 482
Carpinus 482, 483, 485, 686, 690
Carya 404, 488, 491, 688, 690
Caryojuglans 493

- Caryophyllaceae 399, 411,
 418, 494
 Caryophyllales 494
 Cassia 543
 Cassiope 511
 Cassytha 386
 Castanea 391, 420, 468, 470,
 678
 Castanopsis 420, 426, 467,
 468, 470, 678, 682
 Casuarina 407, 411, 487
 Casuarinaceae 487
 Cathaya 220, 265, 268, 352
 Caulinites 616, 617
 Caveophyllum 240, 340
 Caytonanthus 59, 60, 61
 Caytonia 59, 60, 61
 Caytoniaceae 30, 39, 59
 Caytoniales 21, 26, 30, 40,
 42, 43
 Ceanothus 584, 586, 718
 Cedrus 198, 202, 206, 207,
 219, 220, 222, 228, 265,
 270, 352, 406
 Celastraceae 579
 Celastrales 576, 578
 Celastrinanthium 581
 Celastrinoxylon 582
 Celastrrophyllum 422, 581
 Celastrus 580, 581
 Celtis 462, 674
 Centaurea 407, 408, 611, 612
 Cephalanthus 599
 Cephalotaxaceae 212, 220,
 226, 227, 260
 Cephalotaxus 206, 211, 212,
 220, 258, 260, 350
 Cephalotaxopsis 197, 224, 261
 Cerastium 494
 Cerasus 397, 529
 Ceratonia 416, 543, 702
 Ceratophyllum 442
 Ceratophyllum 442
 Ceratozamia 24, 103, 117, 120
 Cerbera 596
 Cercidiphyllaceae 422, 449
 Cercidiphyllum 398, 422, 426,
 449, 450, 522, 622, 668
 Cercidoxylon 543
 Cercis 398, 399, 541, 706
 Cerocarpus 537
 Cerris 474, 475
 Chamaecistus 513
 Chamaecyparioxylon 291, 368
 Chamaecyparis 204, 290, 291,
 299, 368
 Chamaedaphne 513
 Chamaedorea 632
 Chamaenerion 406, 407, 408,
 409, 522, 652, 690
 Chamaerops 632
 Cheirolepidiaceae 226, 227,
 249, 250, 253
 Cheirolepidium 217, 244, 236,
 249, 253, 344, 346
 Cheirolepis 217, 249, 344
 Chenopodiaceae 411, 494
 Chenopodium 494, 495
 Chionanthus 598
 Chlamidospermidae 26, 27
 Chlamidospermophyta 26
 Chlamidospermophytina 26
 Chosenia 506
 Chrysanthemum 610, 611
 Chrysophyllum 515, 516
 Chrysosplenium 539
 Cicuta 576
 Cinnamomoides 438
 Cinnamomophyllum 435
 Cinnamomum 397, 420, 426,
 434, 435, 436, 437, 654, 656
 Circaea 552
 Cirsium 612
 Cissampelos 446
 Cissites 422, 529, 589, 590,
 718
 Cissus 586, 587, 718
 Cistaceae 399, 504
 Cistales 503
 Cistinocarpum 504
 Citronella 578
 Citrophyllum 562
 Citrus 563
 Cladium 625, 626
 Cladrastis 546
 Clarkia 407
 Clatopeura 440
 Clematis 411, 416, 446
 Cleome 505
 Cleomella 506
 Clethra 509, 696
 Clethraceae 509
 Clinopodium 609
 Clivia 406
 Cneoraceae 417
 Cocculus 398, 444, 658
 Cocos 418
 Codonotheca 36, 50
 Coenoxylon 161
 Colchicum 417, 620
 Colona 524
 Colpoxylon 57
 Columbia 524
 Colutea 546
 Combretaceae 548
 Combrethanites 548
 Combretum 548
 Comia 74, 75
 Comipteridium 73
 Compsopterides 40, 64, 66
 Compsopteris 67
 Comptonia 426, 486, 488, 594,
 688
 Coniferales 22, 165, 196, 218
 Coniferidae 26
 Coniferophyta 26, 147
 Conites 196, 298, 372
 Connaracanthium 568
 Connaraceae 568
 Conocarpus 548
 Conospermum 593
 Conostoma 81
 Consolida 414
 Convallaria 417
 Convolvulaceae 399, 605
 Convolvulus 605
 Copaifera 543, 881
 Cordaitanthus 37, 154, 155,
 157, 158, 159, 163, 164, 322
 Cordaicapron 158, 163
 Cordaicarpus 148, 158, 163
 Cordaicladus 148
 Cordaitaceae 148, 158, 160,
 164,
 Cordaitales 22, 26, 147, 148,
 150, 151, 158, 161, 165,
 227
 Cordaites 147, 148, 153, 155,
 156, 158, 159, 163, 227,
 322
 Cordaitopsida 26
 Cordaitozonales 155, 156,
 158, 164
 Cornaceae 399, 570
 Cornales 570
 Cornocoonites 122
 Cornophyllum 571
 Cornus 394, 396, 570, 571
 Corsia 408
 Corydalis 411
 Corylaceae 481
 Corylites 484
 Corylopsis 396, 452, 666
 Corylopsites 453
 Corylus 415, 417, 481, 484,
 485, 688, 690
 Corystospermaceae 30, 39, 42,
 59
 Cotinus 558
 Cotoneaster 417, 537
 Cranmeria 547
 Craspedosperma 301, 302
 Crassinervia 147, 149, 153,
 160, 324
 Crassulaceae 416
 Crataegites 529, 590
 Crataegus 533, 704
 Credneria 455, 456, 467
 Crematosaccus 301, 302, 303
 Criselina 571
 Crossotheca 34, 35, 36, 43, 46,
 49, 59
 Crowella 438
 Cruciferae 506, 529
 Cryptocarya 437
 Cryptomeria 213, 214, 280,
 281, 286, 364, 406
 Ctenidiopsis 114, 116, 118,
 142
 Ctenidium 127
 Ctenis 114, 116, 117, 118
 Ctenophyllum 127
 Ctenopsis 120
 Ctenopteris 127
 Ctenozamites 127
 Ctenozamites 128
 Cucurbitaceae 411, 418, 439,
 504
 Cucurbitales 504
 Culgoweria 169, 170, 177,
 179, 181, 187, 188
 Cunninghamia 214, 218, 280,
 287, 289, 366
 Cunninghamieae 287
 Cunninghamiostrobus 290
 Cunninghamites 224, 250
 Cunoniales 537
 Cupania 565
 Cupanienidites 566
 Cupanoides 565
 Cupressaceae 202, 204, 206,
 207, 209, 210, 211, 212, 213,
 215, 218, 220, 223, 224, 226,
 227, 228, 290, 406

Cupressacites 299
Cupressaites 298
 Cuppreseae 290
Cupressinites 298
Cupressinocladus 224, 290, 294, 295, 370, 372
Cupressinoxylon 287, 296, 298, 299, 374
Cupressites 298
Cupressocarpus 295, 372
Cupressus 284, 287, 290, 291, 299
Curtisia 571
Cussonia 575
 Cycadaceae 24, 25, 114, 116, 148, 410
 Cycadales 22, 23, 29, 98, 101, 102, 103, 105, 114, 116, 117, 121, 409
Cycadangium 127
Cycadeacites 127
Cycadella 127
Cycadeocarpus 127
Cycadeocaulum 127
 Cycadeoidea 23, 24, 97, 98, 103, 104, 107, 108, 109, 138
 Cycadeoideaceae 98, 100, 102, 107
 Cycadeoideales 97
Cycadeorachis 127
Cycadeostrobos 127
 Cycadidae 26
Cycadites 114, 116, 118, 142
Cycadocarpidium 217, 222, 223, 239
Cycadocephalus 101, 102, 113
 Cycadofilicales 22, 30, 40, 41, 42, 43
Cycadolepis 114, 116, 118, 119
 Cycadophyta 26, 97, 99, 114
Cycadophyton 114
 Cycadopsida 26
Cycadopsis 127
Cycadospadix 127
Cycadospermum 106, 127
Cycas 101, 102, 103, 114, 115, 116, 117
Cyclobalanopsis 467, 468, 471, 472
Cyclocarya 489, 688
 Cyclolobeae 494
Cyclopteris 44, 54, 55, 63, 125, 168
Cyclospermum 43, 45, 81, 94
Cydonia 397, 537
 Cynanchoideae 404
Cynometra 543
Cyparissidium 224, 290, 297, 298, 370
 Cyperaceae 407, 418, 422, 623, 624
Cyperacites 623, 626
 Cyperales 623
Cyperites 626
Cyperoacaolon 626
Cyperus 624
Cytisus 546
Czekanowskia 168, 169, 170, 171, 174, 177, 178, 179, 180, 181, 184, 186, 303, 332

D

Dacrydium 202, 206, 250, 252, 255
Dadoxylon 46, 148, 150, 151, 152, 158, 160, 161, 208, 324
Dalbergia 545
Dalbergites 545, 706
Dammara 241
Dammarites 224, 241
Daphne 528
 Daphniphyllaceae 399
Daphnogene 437, 438, 658
Daphnophyllum 438
Davidia 396
Dawilla 499
Decaplatyspermum 567
Decodon 546, 547
Degeneria 400
 Degeneriaceae 419
Delphinium 414, 415, 446, 447
Dendrium 513
Desmanthus 540
Desmiophyllum 187
Desmodium 545, 706
Desmopteris 56
Deutzia 538
Dewalquea 636, 730
Dichophyllum 170, 177, 179, 180, 181, 192
Dichotozamites 127
Diclidocarya 546, 547
 Dicotyledones 429
Dicranophyllum 168, 169, 170, 301, 302, 303
Dicranopteridium 75
Dicranopteris 75
Dicroidium 34
Dictamnus 563
Dictyopteris 55, 109
Dictyoxylon 46, 48
Dictyozamites 97, 99, 104, 109, 136
Dieune 506
Diervilla 601
Dillenia 408, 499
 Dilleniaceae 390, 399, 499
 Dilleniales 499
Dillenites 499
Dilodendron 565
Dioclea 546
Dionaea 540
Dioon 103, 114, 115, 116, 117, 120, 240
Dioonites 113, 114, 127
Dioonitocarpidium 114, 116, 121
 Dioscoreaceae 409
 Dioscoreales 621
Diospyros 514, 515
Dipholis 516
Diphysa 546
Diplasia 624
Diplothemema 43, 44, 45
Diploxylon 204, 219, 220, 265, 271, 274
 Dipsacaceae 408, 603
Dipterella 259
 Dipterocarpaceae
Dipteronia 563, 565
Distylium 451, 455
Dodonaea 565

Dolerothea 50, 57
Dolichos 546
Dombeyopsis 525
Doratophyllum 98, 102, 114, 116, 119, 140, 142
Dorstenia 465
Dorycordaites 147, 148, 149, 153, 158, 159, 163
Draba 506
Dracaena 407
Drepanolepis 217, 236, 338
Drepanozamites 116, 119, 142
Drimys 401, 408, 432
Drimysophyllum 432, 654
Drosera 403
 Droseraceae 404, 540
Drosophyllum 540
Dryandra 593, 594
Dryandroides 593, 594
Dryophyllum 420, 467, 474, 475, 682
Ducampopinus 265
Duchesnea 416
Dulichium 624, 625

E

Ebenaceae 412, 514
 Ebenales 396, 513
Ecballium 505
Echinocarpus 519
Echinops 407, 611
Echitonium 596
 Elaeagnaceae 399, 554
Elaeagnus 554, 555, 710
 Elaeocarpaceae 518
Elaeosarpus 9, 700
Elaeodendron 582
Elatides 223, 247, 248, 342, 344
 Elatinaceae 503
Elatine 224, 503
Elatocladus 223, 224, 247, 252, 253, 254, 255, 256
Elisma 615
Elodea 410, 615
Elsothecaryum 579
Embothrites 594
 Empetraceae 404
Emplectopteris 37
Encephalartos 24, 101, 102, 107, 117
Endiandra 438
Engelhardtia 488, 489, 492, 493
Ensete 407
Entada 541
Enterolobium 541
Eorhamnidium 586
Eosperma 81
Ephedra 22, 25, 26
 Ephedrophyta 26
Epigaea 513
Epilobium 552
Epimedium 448
Epipremnum 632, 633
 Equisetites 18
Equisetum 18
Eremophyllum 465
Eremurus 620
Eretmophyllum 169, 170, 174, 177, 179, 181, 189, 332

Erica 513
 Ericaceae 402, 404, 408, 509,
 510
 Ericales 412, 508
Ericiphyllum 510
Ericipites 513
 Ericoideae 510
Eriobotrya 537
 Eriocaulaceae 407
Ernestiodendron 216, 222,
 230, 232
Erodium 569
Eryngium 575, 576
Erythea 632
 Erythropalaceae 590
Erythrobalanus 474
Erythrochiton 563
Erythropalum 590
Eucalyptophyllum 552
Eucalyptus 549, 550
Eucommia 417, 459, 672, 674,
 676
 Eucommiaceae 459
Eugena 549, 550, 708
 Eugeniates 552
Eugenitzia 552
Euonimium 581, 582
Euonymus 580, 582
Eupatorium 610
Euphorbia 527
 Euphorbiaceae 417, 527
 Euphorbiales 526
Eupodocarpus 258
 Eupomatiaceae 399
Euptelea 396, 451
 Euptoleaceae 451
Eurya 502
Euryale 441
Euryspatha 177, 193
Eusideroxylon 437
Eustigma 451
Evodioxylon 563
Exflabellaria 632
Exocarpus 592

F

Fabaceae 529, 543
 Fabales 540
 Faboidea 579
 Fagaceae 411, 420, 467
 Fagales 467
Fagara 563
Fagva 467, 468, 469, 676, 678
Farndalea 290
Fatsia 398, 575
Fegonium 469
Feildenia 168, 177, 190
Ferganiella 223, 224, 238,
 239, 240, 340
Ficaria 415
Ficophyllum 465
Ficoxylon 465
Ficus 398, 464, 562
 Filices 26
Filicites 45, 51, 52, 53, 54, 57,
 60
Firmiana 524, 702
Firmianites 525
Flabellaria 147, 158, 632
 Flabellariaceae 147
 Flacourtiaceae 418, 503

Flagellariaceae 409, 410
Foeniculum 576
Fokienia 290
Fontainea 543
Fontanesia 598
Forestiera 598
Forskohleanthium 467
Forsythia 597, 598, 722
Fortunearia 453
Fothergilla 451, 452, 668
Fragaria 414, 416, 537
Franklinia 500, 501
Fraxinus 388, 394, 597, 722
Fremontia 525
Frenela 295
Frenelites 298
Frenelopsis 224, 225, 290, 296
Fuchsia 552
Fucoides 168
Fumaria 418
Furcifolium 170, 181, 192
Furcula 78, 79, 94

G

Galeopsis 609
Gangamopteris 34, 63, 64
Ganitrocera 519
Gardenia 622
Gaultheria 512
Gaussia 301
Gaylussacia 513
Geinitzia 282, 360
Geissanthus 517
Gentiana 407
 Gentianaceae 418
 Gentianales 595
Geonomites 632
Geraniaceae 399, 569
 Geraniales 567
Geranium 415, 417, 569
 Gesneriaceae 418
Geum 416
Gigantopteris 79
Ginkgo 23, 25, 101, 102, 168,
 169, 170, 171, 172, 173, 174,
 175, 176, 177, 178, 179, 180,
 181, 182, 183, 198, 208, 305,
 328
 Ginkgoaceae 169, 176, 177,
 182, 184
 Ginkgoales 22, 26, 101, 102,
 168, 169, 170, 174, 176, 177,
 179, 181, 182, 189, 192, 409
Ginkgoaletes 183
Ginkgocycadophytus 101, 183
Ginkgodium 169, 170, 176,
 178, 180, 181, 184, 330
Ginkgoites 169, 170, 175, 176,
 178, 182
Ginkgophyllum 168, 170, 177,
 193, 334
 Ginkgophyta 26
 Ginkgopsida 26
Girardinia 467
Gleditschia 541, 542, 706
Gleditschiophyllum 543
Gleichenia 42
Glossophyllum 170, 174, 178,
 181, 192
 Glossopteridaceae 30, 35, 42,
 62

Glossopteridales 21, 30, 39,
 40, 42, 43, 61
Glossopteris 30, 34, 40, 61,
 63
Glossozamites 127
Glyptostroboxylon 286, 366
Glyptostrobus 198, 206, 214,
 224, 225, 280, 285, 286,
 362
 Gnetidae 26
 Gnetophyta 26
Gnetopsis 37, 81
Gnetum 22, 25, 26
Goldenbergia 36, 50
Gondwanides 40, 64, 65
Gondwanidium 40, 65
Gondwanothea 64, 65
 Graminales 627
 Gramineae 627
Graminophyllum 627, 628
Grevillea 593, 594
 Grevilleoideae 593
Grewia 450, 520, 522, 523,
 572
Grewiopsis 520, 522, 523
Gristhorpia 59, 60
 Grossulariaceae 537
Gwilimia 430
Gymnocladus 542, 706
 Gymnospermae 21
 Gymnospermophytina 26

H

Haidingera 245
Hakea 593, 594, 595
Halesia 514
Halogeton 495
 Haloragaceae 555
 Haloragales 555
Haloxylon 494
 Hamamelidaceae 399, 410,
 411, 451, 455
 Hamamelidales 449
Hamamelidanthium 451
Hamamelis 451, 452, 453,
 666, 668
Hamamelites 453
Hancornia 596
Haploxylon 219, 220, 274
Hartzia 170, 177, 179, 180,
 181, 189
Hauera 563
Hedera 575, 588, 714
Hederiphyllum 575
Hedysarum 416, 545
Heilungia 98, 104, 124, 125,
 127
Helianthus 415
Heliconia 404
Helictoxylon 565
Helleborus 446
Helwingia 571
Hemiphoenicites 632
Hemiptelea 417, 460
Heracleum 415
Heterangium 22, 42, 43, 44
Heterocalyx 559
Heterothea 43
Hexagonocarpus 56, 81, 94
Hexapterospermum 39, 51
Hibbertia 499

Hibiscus 525
Hicoria 491
Hicoroides 493
Hieronymia 528
Himantandraceae 419
Hippocastanaceae 566
Hippuridaceae 556
Hirmeriella 217, 249, 250, 253
Hippuris 556
Holopleura 440
Homalanthus 528
Homoxylon 99, 109
Hovenia 583, 584
Humulus 464, 466
Hyacinthus 417
Hydrangea 537
Hydrangeaceae 537, 866, 867
Hydrocharis 407, 410, 615, 616
Hydrocharitaceae 615
Hydrocharitales 615
Hymenaea 543
Hymenophyllaceae 43
Hyoscyamus 417, 606
Hypocoum 411
Hypericaceae 502
Hypericum 415, 502, 503
Hypolytrum 624
Hyrcaopteris 78, 79

I

Icacinaceae 578
Icacinicaria 579
Icacinoxylon 579, 718
Idesia 503
Ilex 474, 475, 577, 710, 718
Illiciaceae 443
Illiciales 443
Illicium 404, 416, 443
Indostrobos 250
Inga 541
Iniopterides 40
Iniopteris 35, 40, 72, 90
Inula 612
Iridaceae 417, 620
Iris 415
Isatis 418
Isiolopteris 76, 77
Isonandra 516
Itea 537
Iteaceae 537
Ixiolirion 620, 621
Ixostrobus 175, 301, 302, 376

J

Jacutiella 97, 98, 104, 111, 136
Jasminum 598
Jatropha 528
Jodes 579
Juglandaceae 399, 487, 488
Juglandales 488
Juglandicarya 493
Juglandinium 493, 692
Juglandiphyllum 493
Juglandites 493
Juglans 150, 404, 489, 490, 491, 493, 688, 690

Juncaceae 404, 623
Juncaginaceae 618
Juncales 623
Junipereae 292
Juniperites 298
Juniperoxylon 292, 299
Juniperus 203, 210, 225, 290, 292, 299
Jussieua 552

K

Kadsura 656
Kalmia 513
Kalopanax 575
Kaloxylon 46
Kerria 416
Keteleeria 204, 207, 219, 220, 265, 271, 272, 275
Keteleerioxylon 272, 354
Kirkoria 301, 303
Klippsteinia 563
Knautia 603, 604
Knightites 594
Kochia 495
Koelreuteria 565
Kosteletzkyia 525
Krystofovichiana 111
Krystofovichella 301, 304

L

Lactuca 612
Lagenostoma 38, 39, 44, 46, 49
Lagenostomales 38
Lamiaceae 400, 411, 607
Lamiales 607
Lanceolatus 61, 62, 63
Laportea 467
Lardizabalaceae 399
Lariceae 265
Larix 198, 202, 204, 206, 208, 210, 211, 213, 220, 265, 266, 268, 270, 272, 273, 275
Laskovskia 75, 76
Latifolia 45
Lauraceae 404, 410, 420, 433, 438, 472
Laurales 396, 433
Laurinium 438, 660, 662
Laurinoxylon 438
Laurophyllum 433, 439
Laurocalyx 439
Laurocarpum 439
Laurocerasus 536, 702
Laurus 390, 396, 397, 433, 436, 437, 438, 472, 658
Lebachia 216, 222, 223, 226, 230, 231, 232
Lebachiaceae 21, 37, 151, 209, 218, 222, 226, 227, 232
Lebachiales
Leea 590
Leguminales 540
Leguminocarpon 546
Leguminocarpum 546
Leguminosites 545, 546
Leiophyllum 513
Leitneria 493, 506, 692
Leitneriaceae 493
Leitneriales 493
Lepeophyllum 147, 149, 160, 324
Lepidobalanus 474
Lepidopteris 34, 35, 42, 43, 58
Leptaulus 578
Leptomeria 592
Leptospermites 540, 551
Leptospermocarpum 552
Leptospermum 550
Leptostrobus 170, 301, 303, 304
Leucadendrites 593
Leucaena 541
Leucothoe 511, 696
Libocedroxylon 293, 370
Libocedrus 225, 290, 293, 370
Ligustrum 598
Liliaceae 416, 613, 618, 619, 620
Liliales 619
Lilium 406, 408, 417, 652
Limnocarpus 619
Limnocharis 613
Limnocharitaceae 410, 613
Limonium 498
Linaceae 567
Linaria 404, 417
Lindera 433, 436, 437, 520, 658
Linopteris 43, 44, 49, 50, 55
Linum 567
Liquidambar 397, 398, 408, 411, 426, 453, 545, 666, 670
Liriodendron 426, 430, 431, 652, 654
Lithocarpus 467, 468, 471, 682
Lithospermum 415
Litsea 426, 436, 437, 438, 656
Livistona 628, 629, 726, 728
Loiseleuria 513
Lomandra 407
Lomatia 593, 594
Lomatites 594
Lonchocarpus 546
Lonchopteris 43, 50, 51, 56, 57
Lonicera 397, 601, 602
Loranthaceae 592
Loranthacites 593
Loranthus 592, 722
Loropetalum 453
Luehea 524
Lueheopsis 524
Lucuma 516
Lychnis 494
Lycopodium 406
Lycopus 608
Lyginodendron 46
Lyginopteridaceae 29, 30, 34, 35, 38, 41, 42, 43
Lyginopteris 32, 34, 38, 43, 46, 48, 217
Lyonia 513
Lysimachia 518
Lythraceae 546, 547
Lythrum 546

M

Macclintockia 420, 467, 636
Machairostrobos 301, 304
Maclura 464, 466
Macrolobium 543
Macrotaeniopteris 104, 114, 124, 125, 127, 142
Macrozamia 24, 103, 107, 115, 117
Madygenia 79, 80
Madygenopteris 80, 92
Maesa 517
Magnolia 397, 410, 422, 426, 429, (430, 431, 432, 652, 654
Magnoliaceae 395, 399, 400, 401, 402, 403, 410, 414, 419
Magnoliophyllum 431
Magnoliales 402, 403, 410, 413, 419, 421, 429
Magnoliastrum 430
Mahonia 448, 666
Malaceae 417
Malachium 494
Malapoenna 436
Mallotus 528
Malpighiaceae 439, 569, 632
Malus 397, 417, 531, 537, 704
Malva 407
Malvaceae 399, 411
Malvales 518
Manglietia 430
Manihot 528
Mapania 624
Marattiaceae 43, 124
Mariopteris 40, 43, 45, 47
Masculostrobos 265, 278, 300, 344, 358
Matricaria 610, 611
Mauerites 301, 305
Mechiastrobos 301
Medicago 416
Medullopteris 34, 37, 43, 51
Medullosa 32, 33, 43, 51, 122
Medullosaceae 29, 30, 33, 34, 35, 36, 38, 41, 42, 43
Meibomites 546
Melaleuca 550
Melanthoideae 416
Melastomataceae 549
Meliaceae 392
Melicocca 565
Meliosma 566
Melissa 609
Mengea 529
Menispermaceae 416, 444, 446
Menispermites 445, 446
Menispermum 398, 444, 445, 446, 664
Menisterocarpum 547
Mentha 609
Menyanthaceae 598
Menyanthes 598
Menziesia 513
Merendera 620
Meristophyllum 168, 177, 193
Mesopitys 151, 158, 160, 162, 326
Mesoxylon 151, 158, 161
Mespilus 537
Metacaenoxylon 148, 160, 162

Metagymnospermae 26
Metasequoia 198, 210, 224, 225, 280, 281, 282, 283, 284, 287, 360
Metopium 560
Metrosideros 551
Mezoneurum 543
Microbiota 210, 293
Microcachrys 218
Microcycas 117
Microdiptera 547
Micromeles 529
Microzamia 120
Mimosa 541
Mimosaceae 403, 404, 540
Mimosites 541
Mimusops 515, 516
Miriciphyllum 486
Mitella 539
Mixoneura 43, 56
Monimiaceae 416
Monocotyledones 613
Monsteroideae 634
Moraceae 403, 463
Moriconia 298
Morinda 639
Moroidea 465
Morris 97
Morus 463, 464
Muricata 45
Musa 424
Musaceae 404
Myeloxylon 50, 51
Myodocarpus 417
Myoporaceae 417
Myosurus 414
Myrcia 550
Myrciophyllum 552
Myrica 409, 426, 475, 486, 487, 594, 688, 690
Myricaceae 411, 477, 486, 593
Myricales 486
Myriophyllum 555
Myrsinaceae 418, 516
Myrsine 517, 724
Myrsinites 517
Myrsinophyllum 517
Myrsinopsis 517
Myrtaceae 397, 548, 549
Myrtales 396, 546
Myrtophyllum 549, 550, 551, 708
Myrtus 549, 550

N

Nageia 253
Nageiopsis 252, 253, 256, 258
Najadaceae 619
Najadites 619
Najas 410, 619
Naumburgia 513
Nelumbites 446, 668
Nelumbo 398, 416, 442, 443, 446, 662
Nelumbonaceae 442
Nelumbonales 442
Neolitsea 436, 437, 656
Nepheium 565
Nephropsis 301, 305, 306
Neritinium 596
Nerium 595

Neuropteridium 64, 65
Neuropteris 29, 34, 37, 40, 42, 43, 50, 51, 53, 54, 55, 71, 79, 81, 637
Neuroterocarpus 43, 51, 55, 81, 94
Neurospermum 55
Niazonaria 301
Nigella 416
Nikania 104, 124, 125, 126, 127
Nilssonia 104, 114, 116, 117, 119, 120, 121, 142
Nilssoniales 26, 116
Nilssoniopteris 98, 102, 104, 106, 111, 136
Nipadites 631
Nipaniophyllum 122
Nipanioxylon 122
Nitraria 404
Noeggerathia 148, 159
Noeggerathiaceae 147
Noeggerathiopsidae 148
Noeggerathiopsidozonales 158, 164
Noeggerathiopsis 147, 148, 149, 152, 153, 158, 159, 165, 322, 324
Nordenskioldia 450, 520
Notelaea 598
Nothofagidites 476, 682
Nothofagus 468
Nothotaxus 211
Nuphar 441
Nymphaea 440
Nymphaeaceae 399, 400, 401, 440, 615
Nymphaeales 439
Nymphaeites 440, 442
Nypa 628, 631, 710
Nyssa 571, 572, 714, 716
Nyssaceae 571
Nyssidium 571

O

Ochnaceae 403
Ocotea 434, 438, 654
Odontopteris 29, 34, 40, 43, 51, 53, 54, 56, 72
Oenanthe 576
Oenothera 407
Olacaceae 590
Olax 590
Olea 598
Oleaceae 393, 597
Oleiphyllum 598
Omphalea 528
Onagraceae 406, 552
Onobrychis 416
Orbicularia 233
Orchidaceae 400, 404, 418
Orchis 415
Oreamunoa 488
Oreodaphne 434
Oreopanax 575
Oresitrophe 540
Origanum 609
Orobanchaceae 418
Orphanidesites 510
Osmanthus 597, 598, 722
Ostrya 481, 482, 483, 485,

686
Osyris 591
Otopteris 111
Otozamites 97, 104, 105, 111, 138
Ottelia 615
Oxalidaceae 568
Oxalidites 568
Oxycarpia 420, 637, 724

P

Pacania 492
Pachyphyllum 247
Pachyspermum 547
Pachytosta 53, 57, 81
Pagiophyllum 223, 224, 246, 247, 248, 344
Palaeocarya 493
Palaeocassia 543
Palaeocycas 114, 115, 116, 121
Palaeonyssa 571, 572, 716
Palaeotaxus 227
Palaeophytocrene 579
Paleodendron 594
Palibinia 594, 639, 730
Palissya 217, 223, 224, 250, 251, 257, 344
Palissyaceae 223, 226, 227, 250
Paliurina 586, 718
Paliurus 398, 584, 585, 586
Palmae 620, 629
Palmanthium 632
Palmatopteris 43, 49
Palmocarpon 632
Palmophyllum 628, 632
Palmoxylon 632
Paloreodoxites 632
Panax 575
Pandanales 634
Pandanophyllum 422, 637
Panicum 628
Papaver 418
Papaveraceae 399, 410, 529
Papilionaceae 543
Paracalathiops 36
Paracredneria 455
Paradoxoxylon 109
Paraengelhardtia 493
Paragueibo 578
Parana 605
Parataxodium 284, 362
Paris 417
Parkinsonia 543
Parrotia 394, 396, 451, 452, 666
Parthenocissus 588
Pasania 467, 468, 471, 472
Passiflora 418
Passiflorales 504
Patrinia 603
Patzee 592, 593
Paullinia 565
Paulownia 606
Pecopteris 29, 37, 40, 44
Pedaliaceae 606
Pelourdea 164
Peltaspermaceae 30, 36, 42, 43, 58

Peltaspermum 59
Peltophorum 543
Pemphygaletes 300
Pentace 524
Pentaphylacaceae 502
Pentaphyllax 502
Pentoxylaceae 122, 123, 124
Pentoxylales 21, 22, 26, 121, 122
Pentoxylon 122, 123, 124
Peremopteris 76
Perilla 607, 608
Periploca 596, 720
Periplocaceae 596
Permopteridium 73, 74
Permosperma 301, 305
Permotheca 301, 305, 306
Persea 433, 436, 438, 656
Perseoxylon 438, 662
Personiales 605
Persoonia 593, 594
Persoonoideae 593
Petrophylla 594
Petrophyloides 493, 594
Petroselinum 576
Phaseolites 546
Phellodendron 562, 712
Phellos 474
Philadelphus 538
Phillyrea 397, 598, 722
Phlomis 609
Phoebe 438
Phoenicites 632
Phoenicopsis 168, 169, 170, 174, 177, 178, 179, 180, 181, 184, 187, 334
Phoenix 630
Pholidophyllum 301, 306
Phoradendron 593
Phoroxylon 109
Photinia 537
Phragmites 627, 722
Phylladoderma 170, 174, 177, 180, 181, 190, 191, 336
Phyllanthus 527, 528
Phyllites 437, 479
Phyllocladoxylon 254
Phyllocladus 206, 209, 211
Phyllospermidae 23, 26, 27, 97, 124, 127
Physalis 606
Physocarpus 529, 700
Physostoma 44, 50, 81
Phytelephas 632
Phytocrene 579
Picea 197, 202, 204, 206, 208, 209, 210, 213, 219, 220, 222, 225, 265, 266, 267, 271, 275, 276, 352
Piceoxylon 199, 275, 358
Pilea 467
Pileostegia 537
Pilocarpus 563
Pinaceae 201, 202, 206, 207, 208, 213, 214, 218, 219, 220, 222, 223, 227, 228, 265, 275
Pinales 26
Pinites 160, 249, 274, 275, 300
Pinus 171, 202, 204, 207, 208, 209, 210, 213, 214, 219, 220, 222, 224, 225, 229, 242, 265, 266, 268, 269, 270, 271, 272,

273, 274, 275, 289, 354
Pinuxylon 274, 275, 358
Piper 424
Piperaceae 413
Pistacia 462, 557, 560, 712
Pistia 633
Pithecolobium 541
Pittosporaceae 538
Pittosporum 538, 539
Pityaceae 158
Pityocladus 197, 221, 265, 275, 276, 356
Pityolepis 265, 266, 276, 354
Pityophyllum 197, 222, 223, 224, 265, 266, 277, 356
Pityospermum 222, 265, 266, 277, 356
Pityostrobus 265, 266, 278, 356
Pitus 158
Planera 460, 461
Plantago 411, 417
Platanaceae 454
Plataninum 458
Platanites 458
Platanocarpus 455
Platanophyllum 458
Platanus 398, 455, 458, 563, 670, 672
Platycodon 411
Platylepidium 301, 306, 376
Platylepis 306
Plesiomerites 517
Plesiocapparis 506
Plumbaginaceae 418, 498
Plumbaginales 412, 498
Plumeria 596
Poaceae 407, 409, 627
Poacites 628
Poacordaites 148, 149, 153
Poales 627
Podocarpaceae 206, 207, 209, 211, 218, 219, 222, 223, 226, 227, 250, 252, 253, 254, 257, 258
Podocarpoxyton 254, 260, 348
Podocarpus 206, 209, 210, 211, 212, 215, 218, 220, 252, 253, 254, 259, 260
Podogonium 541, 543, 706
Podozamitaceae 222, 223, 224, 226, 227, 228, 238, 240
Podozamites 181, 223, 224, 238, 239, 240, 338
Polantisia 505, 694
Polemoniales 605
Poliiothisis 503
Pollenites 298
Polycnenum 495
Polygalales 569
Polygonaceae 395, 399, 497
Polygonales 497
Plygonum 497
Pomaderis 586
Pongamia 546
Populites 508
Populites 508
Populus 391, 404, 411, 450, 506, 694
Poroxyton 161
Posidonia 616, 617
Posidoniaceae 616

Potamogeton 618, 635
Potamogetonaceae 617
Potamogetonales 616
Potentilla 416, 534
Pothos 632
Potonia 35, 42, 51, 55
Pouroma 465
Primula 518
Primulaceae 418, 517
Primulales 402, 412, 516
Prinus 474
Problematospermum 301, 307, 376
Proserpinaca 555, 556
Prosopis 540, 541
Protamyris 563
Protea 593
Proteaceae 593, 594
Proteacidites 594
Proteales 593
Proteophyllum 422, 637
Proteoides 593
Protoacerophyllum 455, 563
Protobalanus 474
Protobarclaya 442
Protoficus 465
Protonyssa 571
Protophyllocladus 253, 256, 346
Protophyllum 455, 456, 457, 458, 467
Protopinus 233
Protopodocarpus 258, 259
Protovansara 439
Prunella 609
Pruninium 537
Prunoides 537
Prunus 416, 535
Pseudoaspidiophyllum 455
Pseudoctenis 99, 116, 120, 124
Pseudocycas 97, 102, 104, 105, 112, 140
Pseudolaricioxylon 271, 352
Pseudolarix 198, 203, 204, 219, 220, 265, 270, 271, 352
Pseudolmedia 465
Pseudonyssa 571
Pseudophragmites 628
Pseudopodocarpus 259
Pseudoprotophyllum 455, 457
Pseudotorellia 169, 170, 177, 178, 181, 190, 332, 336
Pseudotsuga 206, 208, 220, 265, 266, 268, 269, 275
Pseudovoltzia 216, 227
Pseudowalchia 233
Psidium 551
Psittacanthus 593
Psoralea 546
Psymphyllum 168
Ptelea 563
Pteleaearcypum 563
Pteridospermae 26, 29
Pteridospermidae 21, 23, 26, 27, 29, 30, 40
Pteridospermophyta 26
Pterocarpus 416
Pterocarya 150, 411, 487, 488, 489, 490, 688, 690
Pterocelastrus 582
Pteroceltis 417, 461, 462
Pterophyllum 97, 100, 103, 104, 105, 109, 111, 112, 140

Pteropsida 26
Pteroselinium 576
Pterospermites 524, 525, 702
Pterospermum 525
Pterostyrax 514
Pteruchus 36
Ptiloetenia 301, 307, 376
Ptilophyllum 104, 105, 112, 138
Ptilozamites 104
Pulicaria 612
Punica 394, 417, 547, 548, 706
Punicaceae 547
Punicites 548
Pursongia 43, 63, 64
Pychnophyllum 147
Pyracantha 532, 533
Pyrolaceae 510
Pyrus 390, 397, 417, 531, 704

Q

Quercinium 475, 476
Quercoxylon 475
Quercus 393, 415, 417, 418, 427, 467, 468, 470, 471, 472, 473, 474, 476, 680, 682
Querexia 637
Quillaja 529

R

Ranales 402, 410, 444
Ranunculaceae 400, 401, 402, 403, 411, 416, 422, 446, 636
Ranunculicarpus 422, 448, 662
Ranunculus 411, 416, 446, 447, 474
Raphanus 418
Raumeria 107
Resedaceae 395
Restionaceae 409, 624
Retinosporites 223, 252, 257
Reynosia 586
Rhabdocarpus 51, 81, 94
Rhachiopteris 46
Rhacopteris 65
Rhamnaceae 582
Rhamnacinium 586
Rhamnales 582
Rhamnites 586
Rhamnophyllum 585
Rhamnus 394, 397, 417, 583, 584
Rhipidiocladus 298, 300, 374
Rhipidopsis 168, 169, 170, 177, 192, 193, 334
Rhizozamites 148
Rhodia 43, 44, 50
Rhododendroideae 510
Rhododendron 391, 396, 397, 510, 513
Rhodium 638
Rhopalospermites 594
Rhus 557, 558, 712
Ribes 706
Ricinus 398, 415
Robinia 544, 706
Robur 474, 475
Rosa 416, 534
Rosaceae 399, 406, 411, 529
Rosaceoxylon 536, 698
Rosales 402, 529

Rotodontiospermum 39, 51
Roupala 594
Rourea 568
Rubiaceae 395, 399, 417, 516, 599
Rubiales 396, 599
Rubrae 474
Rubus 416, 533, 534, 704
Rulac 564
Rumex 497
Rupia 619
Rutaceae 417, 561
Rutaceites 562, 712
Rutales 557
Rutiphyllum 563

S

Sabal 630, 632, 726
Sabalites 630
Sabia 566
Sabiaceae 566
Sagenopteris 59, 60
Sageretia 583
Sagisma 615
Sagittaria 614, 615
Sahnia 122, 123
Sahnioxylon 97, 99, 104, 109, 110, 134
Salicaceae 418, 506
Salicales 506
Saliciphyllum 508
Salisburya 168, 256
Salix 397, 506
Salpingostoma 81
Salsola 495
Samaropsis 148, 158, 159, 163, 301, 307, 308
Sambucaceae 602
Sambucus 602, 603
Sameraria 418
Santalaceae 590, 591
Santalales 590
Santalum 592
Santalumidites 592
Saponaria 494
Sapindaceae 565
Sapindales 393, 563
Sapindoides 565
Sapindopsis 565
Sapindus 565, 714
Sapium 528
Sapotaceae 515, 516, 640
Sapotacites 515, 516
Sapoticarpum 516
Sapotispermum 516
Sarcocoea 526, 527
Saryossum 252
Sassafras 422, 426, 433, 435, 437, 574, 656
Saxegothaea 215, 218
Saxifragaceae 416, 529, 539
Saxifragales 539
Scabiosa 603, 604
Schefflera 575
Scheuchzeria 404
Schidolepidium 301
Schidolepium 308
Schima 500
Schinus 559
Schisandra 404, 416, 444, 664
Schisandraceae 444

Sshizolepis 216, 217, 222, 223, 224, 237
Schmidelia 566
Schmideliopsis 566
Schoenus 625
Schopfiastrum 50
Schutzia 36, 69
Sciadisca 301, 308
Sciadopityaceae 220, 224, 226, 227, 279
Sciadopityoxylon 280
Sciadopitys 200, 206, 211, 213, 214, 225, 279, 356
Sciadopitytes 280
Scirpus 625, 722
Scirpus 625, 720
Scleranthus 494
Scrophulariaceae 399, 400, 606
Scrophulariales 605
Scutum 62, 63
Sedites 282
Selaginella 147
Sendelia 517
Sequoia 197, 204, 210, 214, 224, 225, 280, 281, 282, 283, 287, 290, 360
Sequoiaceae 281
Sequoiadendron 204, 281, 282, 290
Sequoiites 290
Serratula 611, 612
Sewardiodendron 290
Sibiraea 394
Sideroxylon 515, 516
Silenoideae 418
Simaroubaceae 560
Simaroubinium 561
Sinomenium 445
Sjoegrenia 720
Smilacaceae 621
Smilax 404, 615, 621, 724
Solanaceae 605
Solanum 606
Sophora 544
Sorbaria 531, 700
Sorbus 532, 704
Sorosaccus 175, 301, 308, 376
Soubeirania 45
Sparganiaceae 407, 634
Sparganium 634, 635
Spathelioideae 562
Spathiphyllum 407
Sphaeriodes 579
Sphaerococcites 183
Sphaerostoma 43, 44, 81
Sphenobaiera 168, 169, 170, 174, 175, 177, 178, 179, 180, 181, 184, 185, 330, 332
Sphenocallipteris 43, 46, 48
Sphenocyclopteridium 69
Sphenolepidium 224, 280, 289, 290, 368
Sphenophyllales 211
Sphenophyllum 188
Sphenopteridium 43
Sphenopteris 29, 37, 40, 43, 45, 46, 48, 49, 50
Sphenozamites 104, 124, 125, 126, 127
Spiraea 416, 529, 530, 531, 700
Spiraeoideae 537
Spirematospermum 622

Spirolobeae 494
Spondiocarpum 560
Spondias 560
Stachyospermae 26
Stachyospermidae 26, 27, 147
Stachyospermophytina 26
Stachyotaxus 217, 223, 227, 251, 252, 346
Stachys 607, 608
Stangeria 115, 117
Staphylea 563, 712
Staphyleaceae 563
Statice 498
Steinhauera 639
Stellaria 494
Stellera 529
Steloxylon 50
Stenomischus 212, 308
Stenorachis 301, 309
Stephanandra 530
Stephania 445, 446, 658
Stephanophyllum 169, 170, 177, 179, 181, 187
Stephanospermum 39, 51
Stephanostemon 539
Sterculia 398, 524
Sterculiaceae 399, 439, 524
Sterculiocarpus 525
Sternbergia 159
Stewartia 509
Stipidium 628
Stizocarya 579
Storgaardia 252, 257, 258, 350
Stratiotes 615, 616
Striatoabietites 278, 300
Striatopiceites 278, 300
Striatopinites 278, 300
Striatopodocarpites 259, 260
Strobilus 219, 220, 265, 274
Strongylodon 546
Strychnos 596
Sturiella 113
Stylogyne 517
Styracaceae 513
Styrax 513, 696, 698
Suaeda 495
Supaia 41, 67
Suriana 561
Swedenborgia 217, 222, 223, 233, 237, 338
Sycopsis 451
Sylvia 67, 68
Sylvopteris 68
Symphorocarpophyllum 602
Symphoricarpus 602
Symplocaceae 514
Symplocos 514
Syncarpites 639
Synia 76, 77
Syniopterides 64, 71
Syniopteris 72
Syringa 598
Syzygium 550

T

Tabernaemontana 596
Taeniopteris 51, 99, 102, 104, 106, 111, 114, 122, 123, 124, 125, 127, 144
Taenioxylon 516, 639

Taeniozamites 111
Taibia 301
Taiwania 206, 280, 287, 288, 362, 364
Taiwanioxylon 288, 364
Takliostrobus 250
Talauma 430
Talisuipites 566
Tamaricaceae 399
Tamesicarpum 547
Tanacetum 610, 611
Tanaidia 124, 127
Tanaidocarpidium 124, 127
Tanymasia 80
Taraxacum 612, 722
Taxaceae 168, 202, 207, 212, 215, 220, 222, 223, 226, 227, 261, 263
Taxales 26
Taxites 224, 253, 263, 302, 350
Taxocladus 265, 350
Taxodiaceae 202, 207, 211, 213, 218, 220, 224, 225, 226, 227, 280, 282, 309
Taxodieae 284
Taxodiella 233, 237, 238
Taxodioxylon 287, 289, 366, 368
Taxodium 198, 206, 210, 213, 214, 225, 280, 281, 284, 362
Taxopitys 165, 324, 326
Taxus 202, 206, 211, 220, 254, 261, 262, 279, 350
Telangium 35, 43, 46
Tellima 540
Terminalia 548, 708
Ternstroemia 501
Ternstroemioxylon 501
Ternstroemiacinium 501, 692
Tetracentraceae 410, 449
Tetracentron 386, 398, 410, 416, 449
Tetracera 499
Tetraclinis 228, 295, 298
Tetragonocarpus 43, 55, 81, 94
Tetranthera 436
Tetrastichia 22, 31
Tetrastigma 590
Teucrium 608
Thalictrum 447
Thaumatopteris 257
Thea 397
Theaceae 421, 499
Theales 396
Theligonum 411
Thesanthium 591
Thesium 590, 591
Thinnfeldia 64, 66, 94
Thlaspi 415
Thomasiocladus 261
Thouinia 566
Thouinopsis 566
Thrinax 632
Thuites 196, 289, 294, 296
Thuja 206, 285, 293, 294, 299, 370
Thujopsidae 293
Thujopsis 293, 298, 299
Thymelaeaceae 528
Thymelaeales 528
Thymus 609
Thysanosperra 309, 310

Tilia 406, 407, 408, 409, 415,
 519, 520, 521, 560, 690, 700
 Tiliaceae 519
Tiliophyllum 520
Tomia 124, 126, 127, 144
Torellia 169, 170, 177, 178,
 179, 181, 189, 190
Torreya 200, 211, 227, 261,
 263, 264, 299, 350
Torreites 224
Toxicodendron 560
Trachycarpus 628, 629, 630,
 730
Trapa 479, 553, 554, 637, 708,
 710
 Trapaceae 553
Trapella 607
Trianthera 437
Trichomanes 173
Trichophilyra 520
Trichopitys 168, 169, 175, 177,
 179, 180, 181, 191, 192
Trichosanthes 504
Trifolium 544
Trigonocarpales 38, 51
Trigonocarpus 39, 43, 51, 53,
 80, 94, 160
Tristania 551
Tristanites 552
Triticum 415
 Trochodendraceae 390, 399,
 449
 Trochodendrales 449
Trochodendrocarpus 450, 668
Trochodendroides 450, 507,
 668
Trochodendron 386, 416, 449,
 450
Trochodendrospermum 450
Trollius 414, 415
Tschirkoviella 76, 77
Tsuga 202, 206, 212, 220, 225,
 265, 269
Tulipa 417
Tumion 263
Turanga 507
Tyliosperma 50
Typha 635
 Typhaceae 407, 635
Tyrmia 97, 98, 104, 112, 113,
 144

U

Ullmannia 216, 222, 227, 235
 Ulmaceae 459
Ulmacites 462
Ulmium 462, 463, 674
Ulmoxylon 462, 463
Ulmus 388, 417, 459, 460,
 463, 670, 674
 Umbellales 573

Umbelliferae 575
Umbellularia 427, 433
Ungnadia 566
Uralidium 301, 309
Uralobatera 177
Uralophyllum 147, 157, 164,
 326
Uralosperma 301, 309, 310
Urnatopteris 43
Urtica 466
 Urticaceae 403, 424, 466
 Urticales 459
Urticacarpum 467
Ussuriocladus 222, 224, 258,
 348
Uvaria 444

V

Vaccinaceae 417
 Vaccinioideae 510
Vacciniophyllum 513
Vaccinium 513
Valeriana 603
 Valerianaceae 603
Validopteris 43, 56, 57
Vallea 519
Vardekloeftia 102, 113
Veratrum 417
 Verbenales 607
 Verbenaceae 393
Vertebraria 63
Vesquea 168
Viborquia 543
Viburnum 600, 722
Viburnites 602
Vicia 546
Villaresia 578, 579, 720
Vinca 596
Viola 415, 417, 474, 504
 Violaceae 418, 504
Viscum 593
Visnea 502
 Vitaceae 586
Vitipitea 588
Vitiphyllum 590
Vitis 398, 587, 588
Vojnovskya 301, 309, 378
 Vojnovskyaceae 301
Voltzia 215, 216, 217, 222,
 223, 227, 233, 234, 249
 Voltziaceae 218, 222, 224,
 226, 227, 233
 Voltziales 26
Voltziopsis 216, 227, 236

W

Walchia 196, 222, 223, 230,
 233
 Walchiaceae 21
Walchianthus 233
Walchiites 233

Walchiostrobus 232
Weigela 599, 601
Weltrichia 105, 113
Welwitschia 22, 25, 26
Westerheimia 113
Wetherelia 567
Whitlessya 36, 42, 50
Whitlessyinae 35, 36
Widdringtonia 295, 297, 298
Widdringtonites 224, 225, 290,
 296, 297, 370
Wielandiella 97, 98, 100, 101,
 104, 105, 113, 132
Williamsonia 97, 101, 102,
 104, 105, 113, 125, 132
 Williamsoniaceae 98, 100, 102,
 105
Williamsoniella 97, 98, 100,
 102, 104, 106, 132
Windwardia 169, 170, 174,,
 177, 179, 181, 186, 188
 Winteraceae 395, 400, 402,
 403, 404, 416, 418, 432
Woburnia 422
Wonnacottia 113

X

Xanthium 408
Xenoxylon 200, 300, 358
Ximenia 590

Y

Yavorskia 104, 126, 127
Yuccites 147, 153, 157, 164,
 165, 326

Z

Zamia 97, 101, 102, 103, 105,
 113, 114, 115, 116, 117, 120,
 278
Zamiopsis 127
Zamiophyllum 127
Zamiostrobus 127, 302, 309
Zamites 97, 102, 104, 105,
 113, 114, 238
Zannichellia 404, 618, 619
 Zannichelliaceae 618
Zanthoxylum 563
Zeilleria 49
Zelkova 460, 461, 674
 Zingiberaceae 407, 622
 Zingiberales 413, 622
Zizyphus 584, 585
Zonaletes 164
Zonotriletes 164
Zostera 617
 Zosteraceae 617
Zosterites 617
 Zygophyllaceae 567
Zygophyllum 567

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Редактор издательства *Т. А. Горохова*

Техн. редактор *О. А. Гурова*

Корректоры *Л. М. Безменова* и *Г. А. Меркулова*

Сдано в набор 8/VIII 1962 г.

Подписано в печать 23/VII 1963 г.

Формат бумаги $84 \times 108 \frac{1}{16}$ Печ. л. 46,5

Уч.-изд. л. 77,42 Усл. печ. л. 76,3 Бум. л. 23,25

Тираж 3000 Т 09147 Зак. 717 Цена 4 р. 17 к.

Картфабрика Госгеолтехиздата

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Страница, столбец	Строка	Напечатано	Следует читать
12	7 снизу	Zigophyllaceae	Zygophyllaceae
362	1, 4 сверху	Buddants	Buddants.
515	подпись к рис. 168	<i>Diospyros neuburgiae</i>	<i>Diospyros neuburgae</i>
535	подпись к рис. 206	<i>Prinus</i>	<i>Prunus</i>
573, лев.	21 снизу	стилоподиями	стилодиями
581	подпись к рис. 281	<i>Celastrophyllum yokoyamii</i>	<i>Celastrophyllum yokoyamai</i>
587	подпись к рис. 297	<i>Vitas</i>	<i>Vitis</i>
682	4 сверху	<i>Lithocarpus edulis</i> Rehd.	<i>Dryophyllum curtzellense</i> (Wat.) Sap. et Mar.
682	9 сверху	<i>Dryophyllum curtzellense</i> (Wat.) Sap. et Mar.	<i>Lithocarpus edulis</i> Rehd.

Зак. 992/717

