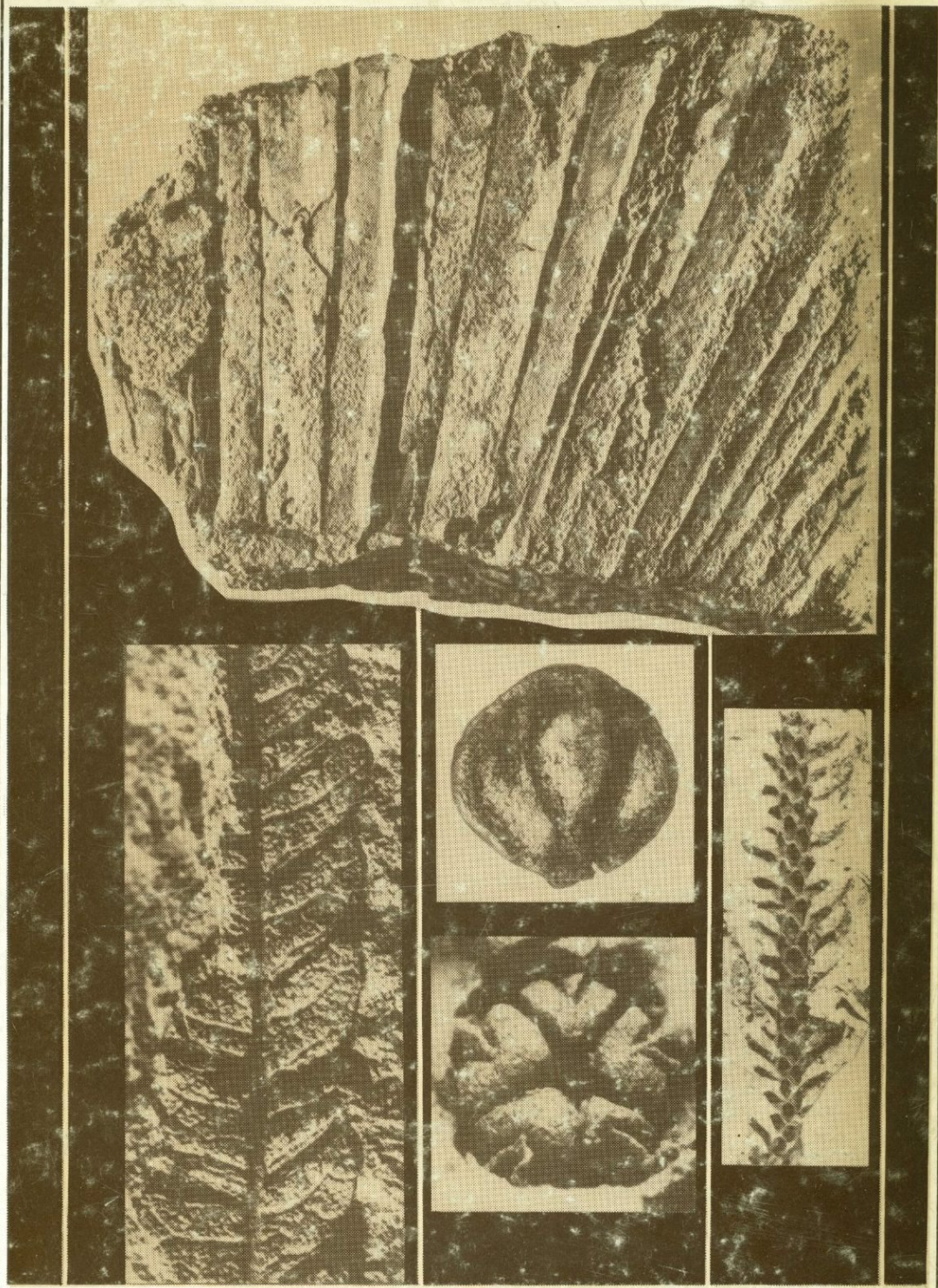
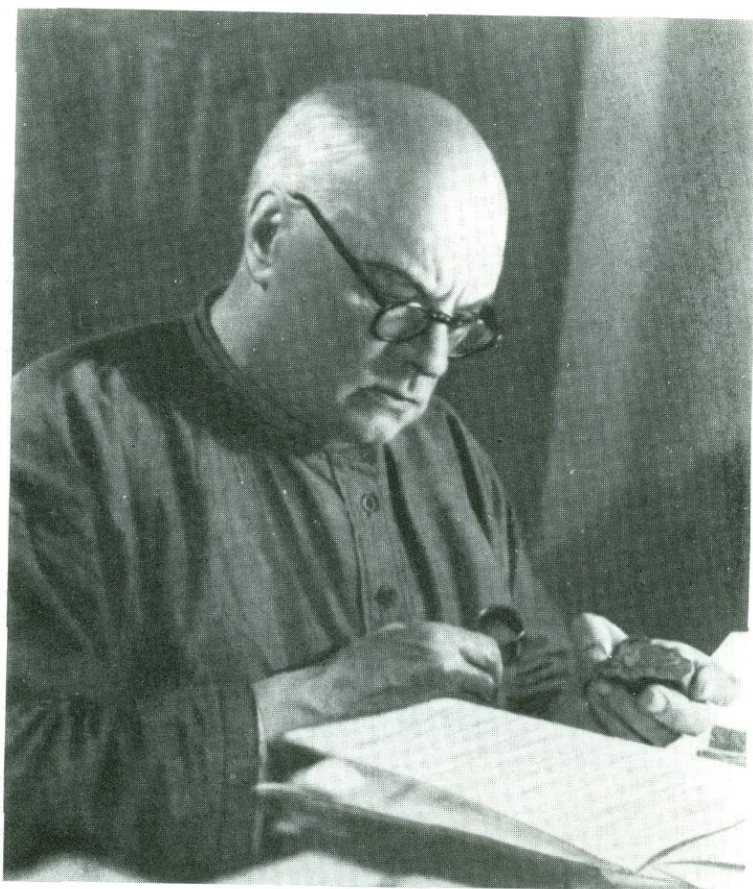


ПРОБЛЕМЫ ПАЛЕОБОТАНИКИ





АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

ПРОБЛЕМЫ ПАЛЕОБОТАНИКИ

СБОРНИК
НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Под редакцией
акад. А. Л. ТАХТАДЖЯНА



ЛЕНИНГРАД
ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1986



4796

Проблемы палеоботаники / Под ред. акад. А. Л. Тахтаджяна. — Л.: Наука, 1986. — 176 с.

В сборнике научных работ, посвященном памяти А. Н. Криштофовича (в связи со 100-летием со дня рождения), представлен почти полный спектр исследовательских работ палеоботаников БИН АН СССР. Наибольшее внимание уделено палеогеновым и неогеновым растениям. Палеозойские и мезозойские материалы представлены как в исследованиях конкретных растений, так и в теоретических статьях. Обсуждены различные проблемы, связанные с исследованием палеозойских, мезозойских и кайнозойских флор или отдельных растений различного возраста, включая методические вопросы их изучения.

Редакционная коллегия

Л. Ю. Буданцев, С. Г. Жилин, И. А. Ильинская, Г. П. Пнёва (секретарь), Н. С. Снигиревская

Рецензенты

А. И. КИРИЧКОВА, Б. А. ЮРЦЕВ

**ПРОБЛЕМЫ
ПАЛЕОБОТАНИКИ**

*Утверждено к печати
Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР*

Редактор издательства Л. В. Шоренкова

Художник Г. В. Смирнов

Технический редактор М. Э. Карлайтис

Корректоры А. Х. Салтанова, С. И. Семиглазова и К. С. Фридлянд

ИБ № 21397

Сдано в набор 20.03.86. Подписано к печати 29.08.86.

М-18849. Формат 70×108¹/₁₆. Бумага офсетная № 1.

Фото набор. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая.

Усл. печ. л. 15.40 + 5.07 на меловой бумаге. Усл. кр.-отт. 20.82. Уч.-изд. л. 24.41.

Тираж 1150. Тип. зак. 249. Цена 3 р. 80 к.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение.
199034, Ленинград, В-34, Меиделевская линия, 1.

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства «Наука».
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12,

*Посвящается
Африкану
Николаевичу
Криштофовичу
(1885—1953)*

ПРЕДИСЛОВИЕ

Широта научных устремлений Африкана Николаевича Криштофовича общеизвестна. На фоне все возрастающей узкой специализации в науке и технике она особенно удивительна и привлекательна. Но к разносторонности Криштофовича-натуралиста (палеоботаника и неботаника, геолога и географа) следует добавить его глубокие и постоянные гуманитарные интересы — к слову, к истории и археологии. Ничего удивительного не было в его мечте (осуществленной по окончании университета) посетить места древнейших цивилизаций Средиземноморья — Грецию и Египет, своими глазами увидеть саму историю. Быть может, поэтому и восприятие современной растительности у А. Н. Криштофовича с первых исследовательских шагов было историческим. Ведь не случайно он еще в студенческое время увлекался одновременно изучением растительности и палеоботаникой. Даже ранние работы А. Н. Криштофовича содержат стремление к целостному и объемному — во времени — видению мира.

Но, конечно, смыслом всей жизни Африкана Николаевича была палеоботаническая деятельность, хотя его неботанические исследования также весьма значительны и ценны. Как неботаник А. Н. Криштофович описывал растительность Полтавской губернии и Крыма, Сибири и Дальнего Востока, а также Филиппинских островов, т. е. был геоботаником. К его деятельности систематика и флориста следует отнести участие во «Флоре Азиатской России» и «Флоре Юго-Востока европейской части СССР». Для первых 18 томов «Флоры СССР» А. Н. Криштофовичем написаны «Указания на нахождение ископаемых остатков растений».

С самого начала палеоботанической работы А. Н. Криштофович одновременно занимался изучением мезозойских, кайнозойских, а позднее и палеозойских флор. С конца 1920-х годов в печати начали появляться теоретические статьи А. Н. Криштофовича, его учебник палеоботаники (четырежды переиздававшийся), периодические обзоры новой палеоботанической литературы. Активная исследовательская, педагогическая и организационная деятельность А. Н. Криштофовича способствовала созданию в смежных областях геологии и ботаники благоприятной интеллектуальной и бесспорно творческой атмосферы. С этим несомненно связано появление в СССР крупных палеоботаников, не являющихся прямыми учениками А. Н. Криштофовича. Назовем среди них М. Ф. Нейбург и П. А. Никитина. Старший коллега А. Н. Криштофовича М. Д. Залесский был, безусловно, очень крупным палеоботаником. Но именно рядом с таким авторитетным ученым А. Н. Криштофович благодаря феноменальной широте своих интересов и объему научной и организационной деятельности должен быть назван основоположником отечественной палеоботаники.

А. Н. Криштофович изучал преимущественно крупные остатки высших растений, практически не применяя при этом микроскопические методы. Но он весьма энергично содействовал развитию в СССР (и, в частности, в БИН АН СССР) палеодиаспорологии (палеокарпологии), палеоксилологии, палеостоматографии («кутикулярного анализа»), палеопалинологии и палеодиатомологии.

Среди печатных работ А. Н. Криштофовича (их около 500) много монографий, посвященных отдельным палеофлорам, палеофитогеографические и стратиграфические статьи, терминологические заметки, а также «Каталог растений ископаемой флоры СССР» (1941 г.), «История палеоботаники в СССР» (1956 г.). Для становления отечественной палеоботаники очень важную роль сыграла статья А. Н. Криштофовича «Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы» (1946 г.).

Энциклопедическая образованность А. Н. Криштофовича, личное обаяние и постоянная его доброжелательность к коллегам привлекали к нему учеников. И не столько чтение лекций (в Одессе, Владивостоке, Свердловске, Москве, Ташкенте и Ленинграде), сколько непосредственное общение, готовность дать консультацию, предоставить коллекции для исследования, поддержать интересное начинание, подсказать направление исследований способствовали формированию вокруг А. Н. Криштофовича целой плеяды последователей и единомышленников.

Особенно хорошо известны достижения А. Н. Криштофовича в палеофитогеографии. Хотя фитогеографические, а тем более палеофитогеографические концепции особенно быстро устаревают, идеи, положенные А. Н. Криштофовичем в основу его построений (например, в представление о полихронных флорах), остаются в основном верными. Можно удивляться научной смелости и прозорливости Африкана Николаевича, сделавшего ряд интересных, для своего времени пионерных палеофитогеографических обобщений, детализация и уточнение которых стали возможными лишь в наши дни, когда число хорошо изученных флор прошлого (в особенности третичных) резко возросло.

Некоторые наиболее примечательные палеофлоры (Крынка, Цагаян) А. Н. Криштофович изучал всю жизнь, и они вышли в свет лишь после его кончины.

Восстановление сектора палеоботаники (1949 г.) Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и преобразование его в отдел палеоботаники (в 1952 г.; ныне лаборатория палеоботаники) — целиком заслуга А. Н. Криштофовича. За короткое время А. Н. Криштофович сумел сплотить небольшой авторский коллектив (Т. Н. Байковская, В. И. Грубов, И. А. Ильинская), дружная и целенаправленная работа которого по завершению описания флоры Ашутаса (начатого в предвоенные годы И. В. Палибиным, К. К. Шапаренко, А. В. Ярмоленко) привела к созданию монографии «Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане» (1956 г.). Эта монография ныне единодушно считается классической. Благодаря точности определений и ботанической строгости описаний видов и превосходным фототипическим таблицам «Флора Ашутаса» стала по существу практическим пособием по систематике третичных растений для двух последующих поколений палеоботаников в СССР.

Живые связи с зарубежными палеоботаниками установились у Африкана Николаевича очень рано, после посещения им ряда крупных научных центров — Токио, Берлина, Лондона, Кембриджа, Парижа и Стокгольма. Они дали возможность молодому палеоботанику ознакомиться с классическими европейскими и азиатскими коллекциями и составить свое суждение о степени их сходства. Успех первых зарубежных публикаций А. Н. Криштофовича (1917—1918 гг.) о меловом возрасте «миоценовой» флоры Сахалина, приведших к развенчанию «арктического миоцена» Освальда Геера, был ошеломителен. Африкан Николаевич с триумфом вошел в мировую палеоботаническую литературу. Он и по сию пору является наиболее известным за рубежом палеоботаником нашей страны.

Авторы статей настоящего сборника, за небольшим исключением сотрудники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, с любовью и уважением посвящают свой труд Африкану Николаевичу Криштофовичу. Светлая и благодарная память об Африкане Николаевиче живет в сердцах и лично знавших его коллег и учеников, и тех палеоботаников, которые знакомы с ним лишь по его литературному наследию.

С. Жилин

НОВЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ ИЗ НИЖНЕТРЕТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ РАЙЧИХИНСКА АМУРСКОЙ ОБЛ.

В настоящее время накопились значительные сведения по третичным флорам Дальнего Востока; особенности смены лесных группировок в течение кайнозоя для этого региона во многом уже выяснены. Однако всякий дополнительный материал даже из местонахождений, откуда собрано значительное число образцов и растительные комплексы которых более или менее детально изучены, нередко таит в себе совершенно новые и необычные элементы. Они заставляют по-иному анализировать видовой состав ископаемой флоры и проливают свет на неизвестные ранее связи ее с современными растительными формациями. К таким своеобразным и богатым по своему видовому составу флорам на Дальнем Востоке относится в первую очередь флора надугленосной эоценовой толщи Райчихинского бурогоугольного месторождения в Амурской обл. Не останавливаясь на истории ее изучения, что не входит в задачи данной статьи, укажу лишь на то, что А. Н. Криштофович, впервые исследовавший растительные остатки из этой толщи, озаглавил свою работу — «Флора Райчихи — новое звено третичной флоры на Дальнем Востоке» (Криштофович, 1952). Хотя со времени ее выхода прошло более тридцати лет и за это время появился целый ряд публикаций, касающихся как видowego состава, так и обоснования геологического возраста отложений с растительными остатками, до сих пор данная флора остается недостаточно изученной. Поэтому характеристика ее, как «нового звена» среди третичных растительных комплексов Дальнего Востока, и в наши дни не утратила своего значения. Однако изучение эоценовых растений вообще, а райчихинских в особенности, требует весьма кропотливой и длительной обработки; это зависит, с одной стороны, от того, что в Евразии не только не изучены, но и не установлены термофильные ископаемые флоры аналогичного типа, а с другой — из-за слабой изученности морфологии листовых органов субтропических и тропических деревьев и кустарников Южной и Юго-Восточной Азии. Между тем именно у них наиболее часто проявляется родственная связь с райчихинскими растениями. Известное осложнение возникает также вследствие недостатка необходимого материала даже в гербарии БИН по современным растениям указанных регионов и невозможности проведения над ними наблюдений в условиях их естественного обитания.

Сейчас в моем распоряжении имеются небольшие коллекции райчихинских растений; они состоят из образцов преимущественно с отпечатками плодов и семян, наиболее трудно поддающихся определению. Эти образцы переданы мне А. М. Камаевой (Нарышкиной) в 1965—1966 гг. из обширных палеоботанических материалов, собранных ею в течение многолетних стратиграфических работ в данном районе и хранящихся в Дальневосточном геологическом управлении. Для настоящей статьи удалось до известной степени расшифровать только стручки бобовых. Обработку многих других интересных форм намечалось произвести в дальнейшем. Вторая часть материалов включает небольшое число штурфов, собранных геологом И. Б. Мамонтовой во время ее полевых работ в 1972 г. На них, как обычно, сохранились отпечатки листьев. Характерно, что по своей литологии некоторые образцы из сборов данного исследователя существенно отличаются от обычных для райчихинских слоев желтовато-серых,

очевидно несколько туфогенных, мягких глинистых алевролитов. Так, в юго-западном разрезе буроугольного месторождения в точке 35 И. Б. Мамонтовой на глубине 10 м обнаружены светло-серые, очень плотные, чрезвычайно мелкозернистые аргиллиты, возможно сильно уплотненные туфы с прекрасными отпечатками. Такие осадочные породы, по устному сообщению А. М. Камаевой и насколько известно мне, не были обнаружены на основной площади месторождения прежними исследователями. Судя по схеме И. Б. Мамонтовой, точка 35 находится в периферической части Райчихинского бассейна у самой юго-восточной границы обширной Амурско-Зейской депрессии. Вероятность образования подобных аргиллитов только в пограничной полосе Райчихинского бассейна была подтверждена и А. М. Камаевой. Это, казалось бы, на первый взгляд незначительное обстоятельство имеет в действительности важное значение, так как в рассматриваемой точке наблюдаются не только своеобразные осадочные породы, но обнаружены неизвестные ранее в Райчихинске растения. Заслуживает также внимания сообщение А. М. Камаевой об окончательной выработке буроугольных горизонтов, вызвавшее и полное уничтожение залегающей выше них песчано-глинистой эоценовой толщи. Поэтому в дальнейшем не будет поступления палеоботанического материала из рассматриваемого месторождения. Исключение может представлять как раз пограничная полоса депрессии, вероятно не затронутая горными работами.

В настоящей статье дается описание 5 растений, 4 из которых относятся к представителям семейства бобовых и только одно является представителем семейства молочайных. Растения эти следующие: *Cercis* sp., *Dalbergia* sp.? (обе формы из коллекции А. М. Камаевой) и *Erythrina* sp., *Spatholobus borealis*, *Mallotus macarangioides* (образцы из коллекции И. Б. Мамонтовой). Характерно, что последние 3 вида, представленные отпечатками листьев, отличаются небольшим размером. Современные аналоги этих видов — типичные элементы влажных тропиков — обладают преимущественно крупными листьями или листочками. Особенно наглядно это проявляется у *Erythrina* и *Spatholobus*. На табл. II, 2 дан увеличенный в 2 раза отпечаток листочка эритрины, и он более соответствует по своей величине живому листочку *E. indica*. Не исключено, правда, что данный отпечаток представляет собой молодой, не вполне развитый экземпляр, как и некоторые листья райчихинского *Mallotus* (табл. III, 7—9), вероятно, преждевременно сорванные с растений в период резких орогенических явлений. Однако взрослые листья *Mallotus* (табл. III, 4—6) соответствуют лишь небольшим листьям современного *M. cochinchinensis*. Объяснение этого, как и опадания недоразвитых листьев, может также заключаться в некоторой аридности климата Приамурья в эоцене по сравнению с климатическими особенностями областей произрастания современных родственных видов.

CERCIS sp.

Табл. II, 10; III, 1, 2.

Обр. 2—4; колл. А. М. Камаевой, точки наблюдения — 18, 18а, 19а.

Три достаточно хорошо сохранившихся отпечатка бобов почти несомненно могут быть отнесены к одному из представителей рода *Cercis*. Два образца — цельные экземпляры. Они узкоэллиптические, довольно резко суженные к обоим концам. Один из них (обр. 2, табл. II, 10) достигает в длину 2.7 см, наибольшая ширина его ближе к переднему концу — несколько превышает 1 см. По направлению к плодоножке боб суживается более постепенно. Швы боба хорошо заметны, причем спинной немного шире брюшиного. На поверхности створки боба при определенном наклоне образца к свету заметна сеть поперечно направленных тонких жилок. Следов семян на отпечатке не видно. Несколько крупнее плод на обр. 3 (табл. III, 2). Он близок по форме к предыдущему, но более резко суживается к плодоножке, и оба шва здесь выражены отчетливее в виде коричневых бороздок; последние более темные, чем весь отпечаток. Длина боба достигает 4.5 см, наибольшая ширина в средней части — 1.2 см. На поверхности створки ясно заметны небольшие вдавленности — следы двух семян. У этого экземпляра довольно хорошо заметны тонкие жилки, образующие узкие,

вытянутые в поперечном направлении петли. Наконец, третий отпечаток (обр. 4, табл. III, 1) представляет собой переднюю часть крупного боба, который достигал в длину приблизительно 7 см; ширина его около 1.5 см. Она неодинакова на всем своем протяжении; ближе к середине около обрыва отпечатка заметна неглубокая широкая седловинка, как это нередко наблюдается и у современных плодов бобовых. Спинной шов здесь слегка крылатый, шире брюшного. Достоверных следов семян створка боба не несет, хотя на ее поверхности местами видны небольшие выпуклости и углубления; они однако вызваны неровностями самой породы, о чем свидетельствует их беспорядочное расположение. Жилкование видно достаточно отчетливо и представляет собой характерную сеть поперечно вытянутых петель. Именно эта сеть жилок и явилась решающей при определении данных форм, так как она наиболее типична для плодов представителей рода *Cercis* и особенно *C. chinensis*.

В ископаемом состоянии плоды *Cercis* иногда указывались из миоценовых отложений Северной Америки. Однако они мало сходны с райчихинскими. Последние наиболее близки к *C. miochinensis* Hu et Chaney (1940, p. 51, t. XXVI, fig. 1, 5) из миоцена провинции Шаньдун в Северо-Восточном Китае. Вместе с тем на фотографиях не устанавливается характерное для рассмотренных бобов жилкование, почему наши экземпляры не могут быть объединены с шаньдунскими представителями *Cercis*.

DALBERGIA sp.?

Табл. II, 7

Обр. 1; колл. А. М. Камаевой, точка наблюдения 25.

Отпечаток небольшого односемянного боба, вероятнее всего, относится к какому-либо представителю дальбергии с мелкими плодами. Рассматриваемый боб эллиптический, довольно широко закругленный на обоих концах, с утолщенными швами; утолщение спинного шва более заметно, чем у брюшного. Длина боба — 1.6 см, ширина — 0.7 см. В средней его части отчетливо выражена округлая вдавленность, обрисовывающая контур семени. Передний конец снабжен коротким и острым насаженным кончиком, который несколько обломан с нижней стороны. Он почти упирается в отпечаток обломка довольно толстого побега и потому на фотографии почти незаметен. Плодоножка короткая, тонкая, как и у живых плодов (табл. II, 8, 9). Правда, фотографией плодоножка не передается, так как она по цвету не отличается от породы образца, в то время как весь отпечаток выделяется своей более темной окраской. На поверхности створки боба местами можно уловить подобие сетчатого жилкования. Однако не исключено, что это лишь мельчайшая трещиноватость, возникшая при разрушении кожистой ткани в процессе фоссилизации. При первом взгляде на отпечаток создается впечатление, что боб прикреплен к толстому побегу, т. е. здесь имеет место каулифлория. Между тем при детальном наблюдении совершенно ясно видно, что к побегу направлена передняя часть боба, а, кроме того, оба отпечатка расположены в разных плоскостях.

У рассматриваемого ископаемого наблюдается довольно значительная аналогия с *Dalbergia microcarpa* Taub. из восточной части Экваториальной Африки и с *D. millettii* Benth., произрастающей в Южном Китае; односемянные бобы этих видов также не обладают отчетливым жилкованием. Однако все же нельзя с полной уверенностью относить райчихинский экземпляр к дальбергии. Последнее зависит от того, что подобные плоды бывают весьма сходными у представителей различных родов бобовых. Тем не менее пока не удалось установить более близких форм к данному отпечатку.

В палеоботанической литературе довольно редки определения бобов дальбергии. Большей частью они не могут считаться вполне достоверными. Так, например, Сапорта (Saporta, 1889, p. 117—118, t. XVIII, fig. 18—20, t. XIX, fig. 19) устанавливает в олигоценых отложениях Экса в Провансе четыре вида, но и они, судя по рисункам, не обладают достаточно типичным жилкованием. Известная из нижнеолигоценых отложений Вилькоккс штата Теннесси в юго-восточной части Северной Америки *D. monospermoides* Berry (1916, p. 246,

t. LIV, fig. 3) сходна с формами из Экса и также не обладает достаточно характерными признаками, свойственными плодам представителей этого рода. Наиболее достоверными можно считать отпечатки бобов *D. primaeva* Unger (1850, p. 55, t. XXXIX, fig. 8—10) из олигоценовых (хаттских) отложений Соцки в Австрии.

ERYTHRINA sp.

Табл. II, 1

Обр. 7; колл. И. Б. Мамонтовой, точка наблюдения не указана.

К одному из представителей эритрины может быть отнесен отпечаток крупного конечного листочка. К сожалению, он сохранился не полностью, почему не может быть определен с точностью до вида. Весь листочек достигал, очевидно, 6—7 см длины и 6 см ширины, около своей середины. Он был почти округлый или слегка ромбический, вероятно с коротко заостренной верхушкой. Левый край листочка у верхнего обрыва отпечатка слегка закругляется внутрь, что свидетельствует о небольшом расстоянии до его верхушки. Основание листочка — ширококлиновидное, с прямыми сторонами; дугообразный изгиб края начинается несколько выше. Базальные жилки ответвляются от главной под углом около 40° и достигают приблизительно середины длины листочка. На отпечатке почти полностью сохранилась левая базальная жилка. Она вначале почти прямая и значительно более изгибается вблизи края. С ее наружной стороны заметно несколько ответвлений, фестонобразно соединяющихся между собой на некотором расстоянии от края. Характерно отсутствие тонких инфрабазальных жилок у самого основания листочка. Вторичные жилки расположены значительно выше базальных, они очередные, вначале слабоизогнутые; на отпечатке видны только их нижние части. Третичные жилки видны почти везде, они очень тонкие, прямые или слабоизогнутые, более или менее перпендикулярны вторичным. Сеть более мелких жилок не видна главным образом из-за шероховатости и пылеватости породы.

Несмотря на неполную сохранность, рассмотренный отпечаток почти не вызывает сомнения в том, что он является конечным листочком одного из представителей *Erythrina* L. Это подтверждается ширококлиновидным основанием, отсутствием инфрабазальных жилок, фестонобразным соединением ответвлений базальной жилки вблизи края, а также особенностями третичных жилок. Некоторыми сходными морфологическими признаками характеризуются также листочки представителей *Cercis* L., *Desmodium* Desv., *Pueraria* DC. Однако листочки первого обладают сердцевидным или широко закругленным основанием и обычно большим числом базальных жилок. Листочки пуэрарии и десмодиума, по своей форме аналогичные таковым эритрины и тоже не имеющие, как правило, инфрабазальных жилок, отличаются от нашего ископаемого и от листочков современной эритрины окончанием жилок и их ответвлений в краевом рубчике или у самого края без образования отчетливых фестонобразных соединений.

Наибольшее сходство у райчихинского экземпляра наблюдается с конечными листочками *Erythrina indica* Lam., произрастающей обычно вдоль морских побережий в Индии, на Малайском полуострове и в Полинезии.

В ископаемом состоянии остатки представителей данного рода чрезвычайно редки. Есть указания на нахождение их в олигоценовых отложениях Загорья в Югославии.

Spatholobus borealis Baik, sp. nov.

Табл. I, 1—4; II, 4—5

Обр. 8—10; колл. И. Б. Мамонтовой, точка наблюдения 35.

Д и а г н о з. Листочки почти сидячие или с короткими черешками, эллиптические или нередко яйцевидные, со слегка закругленным основанием и коротко заостренной верхушкой. Вторичные жилки в числе 5—7, подходят близко

к краю, где дугообразно изгибаются вверх и обычно фестонобразно соединяются между собой. Третичные жилки отчетливые, довольно густые, более или менее перпендикулярны вторичным.

Данный вид проявляет сходство с современными *S. pulcher* Dunn из Юннаня в Юго-Восточном Китае и *S. apoensis* Elmer с Филиппин.

Тип вида: обр. 8 (табл. I, 1).

К этому виду могут быть отнесены пять отпечатков листочков. На образцах 8 и 9 сохранилось по два экземпляра; для образцов 8 (тип вида) и 9₁ имеются противоотпечатки с отчетливо заметной на них сетью мелких жилок между третичными (табл. I, 4). Кроме того, на поверхности листочка внутри сети мелких жилок видны во многих местах точечные углубления; при большом увеличении заметны даже, что они окружены подобием выпуклого валика. Вполне вероятно эти элементы являются отпечатками оснований пучков мелких волосков, особенно развитых на нижней стороне листочков *Spatholobus*. Вряд ли подобные образования зависят от шероховатости весьма тонкозернистого аргиллита, так как на поверхности образцов без отпечатков мелкие неровности не имеют подобной правильной формы. К сожалению, полностью представлен только один, самый мелкий (возможно, не вполне развитый), очевидно, конечный листочек (обр. 9₁). Остальные, более крупные формы — лишь частично сохранившиеся экземпляры. Тем не менее по имеющемуся материалу можно вполне точно восстановить особенности взрослых листочков. Почти у всех отпечатков оборвана верхушка. Она уцелела на образцах 9₁ (табл. I, 3) и 10₂ (табл. II, 4), но и то без самого кончика, который был, по всей вероятности, совсем тонким. Длина листочков достигала приблизительно 6—7 см, наибольшая ширина немного ниже середины — 3.3—3.5 см. На всех экземплярах вполне отчетливо видно жилкование, а на некоторых — устанавливается и мельчайшая сеть анастомозов (табл. I, 4). Отпечатки 8 и 9₂ характеризуются слабой несимметричностью, выраженной главным образом в различном расположении вторичных жилок в продольных половинах листочка (табл. I, 1; II, 5). Вторичные жилки довольно круто направлены вверх, образуют с главной угол около 35—40°; они большей частью слегка очерченные, почти прямые или лишь слегка изогнутые; более заметный изгиб наблюдается у них только у самого края при образовании фестонобразных соединений. Сближенность жилок нижних двух пар наблюдается на всех экземплярах. Следует отметить наличие подобной сближенности иногда и у вышерасположенных жилок (табл. II, 5). Сеть мелких жилок между третичными жилками очень тонкая, петлевидная, неправильная (табл. I, 4). У некоторых экземпляров вторичные жилки нижних пар имеют короткие наружные ответвления, фестонобразно соединяющиеся вдоль края (табл. I, 1, 1a, 2).

Рассмотренные формы почти не оставляют сомнения в принадлежности к одному из представителей *Spatholobus* Hassk. Для тройчатых листьев этого растения характерны листочки со сближенными внизу вторичными жилками; в некоторых случаях сближенность наблюдается и у вышерасположенных жилок. Аналогично также фестонобразное соединение вторичных жилок, но фестоны обычно образуются на некотором расстоянии от края, и в это пространство направляются тонкие анастомозы. У листочков современных видов *Spatholobus* наравне с правильно расположенными третичными жилками иногда наблюдается и петлевидное их сплетение. Довольно часто третичное и более мелкое жилкование на верхней и нижней сторонах листочков выглядит неодинаково. Нередко заметна опушенность листочков. К сожалению, в гербарии БИН слишком мало материала, чтобы можно было найти формы, вполне идентичные ископаемым. Но и имеющиеся современные экземпляры достаточно близки к райчихинским образцам. Необходимо все же отметить более отчетливо выраженную несимметричность боковых листочков у тех немногих гербарных экземпляров, которые удалось просмотреть. Значительное сходство в жилковании у современных и ископаемых листочков показано на табл. I, 4, 5. Между тем опушенность живых экземпляров вызывает некоторую неясность в особенностях сплетений мелких анастомозов.

Некоторое сходство у данных ископаемых наблюдается с листочками представителей *Flemingia* Roxb. (табл. I, 7). Однако у них большей частью развиты

базальные жилки и нет характерной для *Spatholobus* сближенности нижних жилок.

В настоящее время насчитывается около 20 видов *Spatholobus*; это деревья или деревянистые лианы; произрастают они главным образом в пределах Малайского полуострова; 1—2 вида известны в Африке. Как видно из приведенных фотографий (табл. I, 6, 8), листочки близкого к *S. borealis* современного *S. pulcher* Dunn обладают закругленной верхушкой, иногда с насаженным острым кончиком. Заостренные верхушки листочков наблюдаются у юннаньского вида — *S. suberectis* Dunn (табл. II, 6). Почти не подлежит сомнению, что при наблюдении над живыми растениями в естественных условиях удалось бы найти виды *Spatholobus*, вполне близкие к райчихинскому. Следует отметить, что аналогичные признаки в жилковании листочков наблюдаются и у некоторых других бобовых. А именно — у тройчатых листьев представителей рода *Dioclea* Н. В. К. почти не выражена несимметричность боковых листочков, а сближенность вторичных жилок заметна не только у нижних пар, но встречается и выше, как у отпечатка 9₂ (табл. II, 5). Вместе с тем виды *Dioclea* характеризуются весьма крупными листочками с многочисленными, менее крутыми, чем у *Spatholobus*, вторичными жилками. Виды *Dioclea* — деревянистые лианы, распространенные главным образом в тропической Америке. Лишь три вида произрастают в Юго-Восточной и Южной Азии и тропической Африке (*D. reflexa* Hook. fil., *D. javanica* Benth., *D. umbrina* Elmer).

Среди ископаемых бобовых до настоящего времени не обнаружены формы, идентичные рассмотренным экземплярам. Неизвестны также указания на остатки, определявшиеся как *Spatholobus*. Некоторое сходство наши формы проявляют с отпечатками *Leguminosites andiraformis* Berry (1930, p. 87, t. XIII, fig. 4, 5, t. XXII, fig. 8) из эоценовых отложений Вилькокс в штате Теннесси в Северной Америке. Однако последние не обладают заостренными верхушками и у них не так четко выражена сближенность жилок нижних пар. Сопоставление американских образцов с листочками представителей рода *Andira* Lam. у Бэрри лишь приблизительное, почему он их и отнес к формальному роду *Leguminosites* Bowerbank. Среди материала гербария БИН также не удалось найти виды *Andira* с достаточно сходными листочками. Данный род включает множество древесных видов, распространенных большей частью в тропической Америке. Два вида известны в Африке. Что касается *Leguminosites andiraformis*, то вполне вероятно его принадлежность к *Spatholobus*, хотя и к другому виду, чем райчихинский.

Mallotus macarangioides Baik. sp. nov.

Табл. III, 4—9

Обр. 1—6; колл. И. Б. Мамонтовой, точка наблюдения 35.

Д и а г н о з. Листья яйцевидные или нерезко яйцевидные, клиновидные или ширококлиновидные в основании, с заостренной более или менее вытянутой верхушкой, цельнокрайные или со слегка волнистым краем, иногда с одним притупленным зубчиком в верхней части листа. Базальные жилки расположены близко к краю; они прямые или едва изогнутые, преимущественно короткие с несколькими ответвлениями с наружной стороны, образующими замкнутые петли. Вторичные жилки обычно в числе 5—8, прямые или незначительно изогнутые, соединяются между собой у самого края. Третичные жилки довольно густо расположенные, обычно почти перпендикулярны вторичным. У основания листа иногда заметны железки, выделяющиеся на отпечатке в виде углублений. Наиболее близок к современному *Mallotus cochinchinensis* из Юго-Восточной Азии.

Т и п в и д а: обр. 2 (табл. III, 6).

Данный вид представлен несколькими хорошо сохранившимися отпечатками; часть из них — почти цельные листья. Характерно, что кроме вполне развитых экземпляров имеются молодые формы с особенно четким жилкованием (табл. III, 7—9) и ясно видными железками в основании листа (табл. III, 9, 9a). Последние особенно убедительно подтверждают заключение о принадлежности

рассматриваемых остатков к представителям сем. *Euphorbiaceae*. Величина листьев значительно варьирует: наиболее крупный экземпляр (обр. 6, табл. III, 4) достигал приблизительно 8 см длины и около 4 см ширины. На отпечатке сохранилась лишь верхняя часть листа с постепенно вытянутой заостренной верхушкой. Край слегка волнистый. Вторичные жилки почти супротивные, слабоизогнутые, подходят очень близко к краю, где дугообразно соединяются между собой. Третичные жилки отчетливые, преимущественно неразветвленные, образуют с вторичными угол, близкий к прямому. Другой отпечаток (обр. 2, тип вида) представляет собой ромбический лист без верхушки. Длина его — 5—5.5 см, ширина — 2.7 см в средней части. По своей форме и жилкованию он наиболее близок к листьям современных видов. Третий отпечаток — почти цельный лист без верхушки с сохранившимся черешком (обр. 1, табл. III, 5) достаточно определенно может быть отнесен к данному виду, хотя он и не обладает вполне выраженными базальными жилками. Этим он несколько напоминает листья *Macaranga indica* Wight. У верхушки черешка заметны маленькие округлые образования, возможно, свидетельствующие о наличии железок. Однако наибольшее впечатление производят отпечатки молодых листьев (обр. 3—5, табл. III, 7—9). Это узкояйцевидные экземпляры с ширококлиновидным основанием и вытянутой острой верхушкой или коротко заостренные, возможно, оттянутые вверх. У обр. 3—5 сохранились хорошо видные железки в виде двух точечных углублений по обе стороны основания главной жилки. Последнее является подтверждением того, что данные образцы представляют собой отпечатки верхних поверхностей листьев, так как у *Mallotus*, *Macaranga*, *Homalanthus* и некоторых других представителей *Euphorbiaceae* железки образуются преимущественно на верхней стороне листьев. Длина почти целиком сохранившегося экземпляра (обр. 4а) — около 3 см, наибольшая ширина в нижней части листа — 2 см, жилкование выражено резко, что типично и для молодых листьев современного *Mallotus*. Базальные жилки короткие, с многочисленными наружными ответвлениями. Вторичные жилки в числе 7. Третичные жилки густо расположенные, почти прямые, большей частью перпендикулярны вторичным.

Рассмотренные отпечатки не оставляют сомнения в своей принадлежности к *Mallotus*, хотя частично у них и наблюдается сходство с некоторыми представителями *Macaranga* и *Homalanthus*, близкими к *Mallotus* по морфологии листьев. Таковы *Macaranga sinensis* (Baill.) Muell.-Arg., распространенная на о-ве Тайвань (Китай) и Филиппинах и *M. kurzii* Pax et Hoffm. из Юннани. Однако край листьев *M. sinensis* обычно неравномерно выемчато-зубчатый, а у *M. kurzii* ниже базальных жилок расположены очень тонкие, перпендикулярные главной недоразвитые жилки, не установленные на райчихинских образцах. Сходный с последними по форме листовой пластинки и числу вторичных жилок *Homalanthus populifolius* Grah., распространенный на островах Малайского архипелага и в Австралии, также имеет инфрабазальные жилки в основании листьев. Среди представителей *Mallotus* наиболее близкими к нашему ископаемому является *M. cochinchinensis* Lour. Данный вид произрастает в Бирме, на островах Малайского архипелага, в Кампучии и в Китае. Это небольшие деревья с тонкими ветвями, как и многие представители *Mallotus*. В роде более 100 видов и все, за исключением двух африканских, произрастают в тропической Азии.

В ископаемом состоянии *Mallotus* встречается очень редко, а на территории нашей страны остатки его неизвестны. Наиболее близкое к Райчихинскому местонахождение отпечатков листьев, определенных как *Mallotus*, находится в провинции Шаньдун (Северо-Восточный Китай); здесь из миоценовых отложений описан *M. populifolia* Hu et Chaney (1940, p. 53, t. XXIX, fig. 1). Однако этот лист обладает редкими острыми зубцами, в которых оканчиваются вторичные жилки и ответвления базальных. Между тем краспедодромные жилки не характерны для *Mallotus*. Приводимый для сравнения современный *M. apelta* Muell. не обладает такими зубцами, а вторичные жилки у него петлевидно соединяются вдоль края. В Северной Америке указываются два вида главным образом из палеоценовых и эоценовых отложений, однако они резко отличаются от райчихинских и потому нет необходимости на них останавливаться.

- Криштофович А. Н. Флора Райчихи — новое звено третичной флоры на Дальнем Востоке. — Ботан. журн., 1952, т. 37, № 3, с. 318—331.
- Berry E. W. Revision of the Lower Eocene Wilcox flora. — Proff. Pap. 156, 1930, 196 p.
- Hu H. H., Chaney R. W. A miocene flora from Shantung Province, China. — Palaeontol. sinica, 1940, New ser. A, vol. 1, p. 1—147.
- Saporta G. Flore fossile d'Aix-en-Provence. — Ann. sci. natur., 1889, 7 sér., t. 10, p. 1—192.
- Unger F. Die fossile Flora von Sotzka. — Denkschr. math.-nat. Cl. Acad. Wissensch. Wien, 1850, Bd 2, S. 133—197.

М. А. Баранова

СРАВНИТЕЛЬНО-СТОМАТОГРАФИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СЕМ. CHLORANTHACEAE

Сем. *Chloranthaceae* — одно из тех семейств, устьица которых не были отнесены Меткафом и Чоком (Metcalf, Chalk, 1950) ни к одному из известных в то время типов устьичного аппарата, а рассматривались ими как «особый» тип. В результате исследования некоторых из этих семейств и дополнительного изучения ранее исследованных групп были установлены новые типы устьичного аппарата. Возникла необходимость в новой классификации морфологических типов устьиц, которую успешно разработал Ван Коттем (Van Cotthem, 1970). Благодаря работам Ван Коттема и некоторых других авторов для многих семейств с «особым» типом устьиц, т. е. по существу лишенных точной stomatografической характеристики, стало возможным указать определенный тип устьичного аппарата — *Aprocynaceae*, *Begoniaceae*, *Bignoniaceae*, *Buxaceae*, *Celastraceae*, *Dipterocarpaceae*, *Gesneriaceae*, *Hippocrateaceae*, *Menispermaceae*, *Moraceae*, *Piperaceae* (Van Cotthem, 1971), *Schisandraceae* (Jalan, 1962; Баранова, 1981), *Piperaceae* (Pant, Banerji, 1965), *Celastraceae* (Den Hartog, Baas, 1978), *Buxaceae*, *Tetracentraceae* и *Trochodendraceae* (Баранова, 1980). Но *Chloranthaceae* оставалось в списке семейств, относимых к «особому» типу. Правда, Вилкинсон (Wilkinson, 1979) указывает для *Chloranthaceae* аномоцитный и парацистный stomatotypы, но эти типы были известны и предложены самими авторами «Анатомии двудольных» и все же они относили *Chloranthaceae* к «особому» типу. Очевидно, можно предположить, что аномоцитный и парацистный типы устьиц не являются основными в сем. *Chloranthaceae*, и, чтобы установить доминирующий тип устьичной организации в этом семействе, было предпринято настоящее исследование.*

Кроме того, stomatografическое исследование *Chloranthaceae* представляет значительный интерес потому, что это семейство характеризуется некоторыми примитивными признаками (хотя и не столь многими, как *Magnoliaceae*, *Degeneriaceae*, *Winteraceae*), и полученные stomatografические данные могут быть использованы при решении вопросов эволюционной морфологии покрытосеменных.

Сем. *Chloranthaceae*, состоящее из 5 родов и около 70 видов, распространено в Южной, Восточной и Юго-Восточной Азии, в Полинезии, Новой Зеландии, в Южной и Центральной Америке и на о. Мадагаскар.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Были изучены 22 вида сем. *Chloranthaceae*, представляющие все роды, — 8 видов *Chloranthus*, 6 видов *Hedyosmum*, 3 вида *Sarcandra*, 4 вида *Ascarina* и 1 вид *Ascarinopsis*. Были также исследованы 4 вида *Saururaceae*, 6 видов *Piperaceae* и 2 вида *Trimeniaceae*.

Для изучения использовался материал из гербария Ботанического института АН СССР. Stomatografические препараты были получены с помощью метода мацерации. Обычно использовались кусочки листа из средней части пластинки. В качестве мацерирующей жидкости применялась

* Некоторые предварительные данные, полученные в результате stomatografического исследования *Chloranthaceae*, опубликованы несколько ранее (Баранова, 1983).

смесь равных объемов 10 %-ной хромовой и концентрированной азотной кислот, предложенная Стейсом (Stace, 1965), а также 10 %-ный КОН. Полученные в результате мацерации кутикулярные мембраны после соответствующей обработки окрашивались сафранином, а затем заключались в глицерин с желатиной. Одновременно неокрашенные кутикулярные мембраны или кусочки листьев наклеивались на столики для изучения их с помощью сканирующего электронного микроскопа.

С целью выяснения постоянства строения устьичного аппарата и других эпидермальных структур были изучены несколько экземпляров *Sarcandra glabra* (Thunb.) Nakai из разных географических мест. Никаких заметных различий обнаружено не было.

Классифицируя устьица *Chloranthaceae* как «особый» тип, Меткаф и Чок (Metcalf, Chalk, 1950, p. 1129) отмечали разнообразие в организации устьичного аппарата представителей *Chloranthaceae*: «Устьица окружены различным образом расположенными эпидермальными клетками». Золередер (Solender, 1908) ранее представил более подробную характеристику окружающих устьица клеток: у некоторых видов *Chloranthus* «две или более побочные клетки, которые расположены параллельно поре» (с. 1039), а у одного из видов *Ascarina* «побочные клетки расположены в форме розетки вокруг устьиц» (с. 1039). Интересно, что клетки, окружающие устьица у *Chloranthus* и *Ascarina*, Золередер называет «побочными», указывая тем самым на то, что они отличаются от остальных эпидермальных клеток. В то же время, отмечая расположение клеток, окружающих устьица, в форме розетки у *Hedyosmum arborescens* Swartz (с. 695), Золередер не употребляет термин «побочные». Значительно позднее Свами (Swamy, 1953, p. 385) так описывает устьичный аппарат *Chloranthaceae*: «Побочные клетки устьиц у *Sarcandra* и *Chloranthus* ориентированы параллельно замыкающим клеткам (так называемый рубицеоидный тип); ... с другой стороны, *Ascarina* и *Hedyosmum* характеризуются устьицами, которые окружены разным числом (от четырех до шести) обычных клеток, образующих розетку».

CHLORANTHACEAE

КЛЕТКИ ЭПИДЕРМЫ

Клетки эпидермы полигональные, с прямыми или слегка изогнутыми, иногда четковидно утолщенными стенками (*Ascarina* (табл. I, 3), *Ascarinopsis* (табл. I, 4), *Hedyosmum*), или неправильной формы, с изогнутыми или волнистыми, иногда четковидно утолщенными стенками (*Chloranthus* (табл. I, 2), *Sarcandra* (табл. I, 1)). Кутикула, покрывающая клетки эпидермы, обычно гладкая, только у *Ascarinopsis coursii* H. Humb. et R. Cap. зернистая и у видов *Sarcandra* (табл. III, 2) и некоторых видов *Chloranthus* (табл. II, 1, 2) на побочных клетках, а иногда и на клетках эпидермы кутикулярные складки.

УСТЬИЧНЫЙ АППАРАТ

Устьица в семействе *Chloranthaceae* располагаются беспорядочно на нижней поверхности листьев.

Помимо аномоцитного и парацитного stomatотипов, отмечаемых у *Chloranthaceae* Вилкинсон (Wilkinson, 1979), часто наблюдаются латероцитные устьица — у *Chloranthus*, *Sarcandra* (у некоторых видов *Chloranthus* и у всех видов *Sarcandra* латероцитный устьичный аппарат является наиболее обычным) и иногда *Hedyosmum*; энциклоцитные устьица — у *Ascarina*, *Sarcandra* и редко — у *Chloranthus* (*C. inconspicuus* Swartz); неполностью энциклоцитные устьица, у которых кольцо побочных клеток, окружающих устьица, неполное — к одному полюсу примыкают обычно одна или две клетки эпидермы — у *Sarcandra* и редко — у *Chloranthus* (*C. inconspicuus*); и устьица, промежуточные между аномоцитными и энциклоцитными, у которых клетки, окружающие устьица, нельзя назвать побочными, так как они почти не отличаются от остальных клеток эпидермы, и не образуют узкое кольцо, как у энциклоцитного типа, а располагаются в форме более или менее выраженной розетки — у *Hedyosmum*. Латероцитные устьица у видов *Chloranthus* и *Sarcandra* встречаются вместе

с устьицами других типов: у *Chloranthus* главным образом с парацитными, у *Sarcandra* — с энциклоцитными и неполностью энциклоцитными устьицами. У одной группы видов *Chloranthus* отчетливо преобладают латероцитные устьица и значительно реже встречаются парацитные или, как предлагает называть в этом случае Баас (Den Hartog, Baas, 1978), — латероцитные устьица с 2—5(6) побочными клетками — *C. japonicus* Siebold (табл. I, 2), *C. serratus* Roemer (табл. II, 2), *C. angustifolius* Oliver (табл. II, I), *C. inconspicuus* Swartz (у *C. inconspicuus* наряду с латероцитными и немногими парацитными встречаются энциклоцитные, неполностью энциклоцитные и редко — ставроцитные устьица). У других видов *Chloranthus* устьица в основном парацитные (латероцитные устьица встречаются реже) или парацитные до латероцитных устьиц (Den Hartog, Baas, 1978) — *C. henryi* Hemsley, *C. officinalis* Blume, *C. oldhami* Solms, *C. spicatus* Makino. У латероцитных устьиц *Chloranthus* побочные клетки располагаются следующим образом: две — с одной стороны замыкающих клеток и одна — с другой (2+1); по две — с каждой стороны замыкающих клеток (2+2); три — с одной стороны и одна — с другой (3+1); две — с одной стороны и три — с другой (2+3); реже по 3 — с каждой стороны (3+3).

У всех видов *Sarcandra* — *S. glabra* (Thunb.) Nakai (табл. I, I; табл. III, I), *S. hainanensis* (P'ei) Swamy and J. Bailey (табл. III, 2) и *S. irvingbaileyi* Swamy латероцитные устьица преобладают. Наряду с ними встречаются энциклоцитные, неполностью энциклоцитные, реже парацитные и ставроцитные устьица. У латероцитных устьиц *Sarcandra* в основном такое же расположение побочных клеток, как у *Chloranthus*: две — с одной стороны замыкающих клеток и одна — с другой (2+1); по две — с каждой стороны замыкающих клеток (2+2); три — с одной стороны и одна — с другой (3+1); две — с одной стороны и три — с другой (2+3).

У *Hedyosmum* латероцитный тип устьичной организации выражен не так четко, как у *Chloranthus* и *Sarcandra*. Все же у некоторых видов *Hedyosmum* — *H. arborescens*, *H. brasiliense* Mart., *H. nutans* Swartz можно наблюдать некоторую дифференциацию латеральных клеток, окружающих устьице, которые располагаются: две — с одной стороны замыкающих клеток и одна — с другой (2+1); по две — с каждой стороны замыкающих клеток (2+2); две — с одной стороны и три — с другой (2+3). Латероцитные устьица у этих видов встречаются вместе с аномоцитными и устьицами, у которых окружающие их клетки образуют более или менее выраженную розетку и которые составляют значительное большинство.

Подобное разнообразие в организации устьичного комплекса на одном листе редко наблюдается среди современных цветковых. Представляет значительный интерес то, что такое разнообразие и тех же самых типов устьичного комплекса (!) — парацитного, аномоцитного, латероцитного и энциклоцитного — было отмечено у многих раннемеловых цветковых из Виргинии и Мериленда Северной Америки, которые сближаются с современными *Chloranthaceae* и *Illiciaceae* (Upchurch, 1984).

У всех исследованных видов *Ascarina* (табл. I, 3) наблюдается энциклоцитный тип устьичного аппарата, а у *Ascarinopsis* (табл. I, 4) — устьица, промежуточные между энциклоцитными и аномоцитными.

Устьица в сем. *Chloranthaceae* обычно моноциклические, только у всех видов *Sarcandra* и у *C. inconspicuus* часто встречаются амфициклические или, точнее, дициклические устьица (Wilkinson, 1979) — латероцитные и энциклоцитные, реже — латероцитные и ставроцитные.

Замыкающие клетки у *Chloranthus* и *Sarcandra*, как уже отмечалось ранее (Swamy, 1953), несколько приподняты над побочными и частично перекрывают их. Интересно заметить, что именно у этих представителей семейства наиболее часто встречается латероцитный устьичный аппарат, т. е. еще один пример того, что частично погруженное положение побочных клеток часто наблюдается у групп с латероцитным типом устьичной организации (*Balanopaceae*, *Buxaceae*, *Celastraceae*, *Platanaceae*, *Schisandraceae*, *Tetracentraceae*, *Trochodendraceae*), что отмечалось ранее (Баранова, 1980). У *Hedyosmum* в отличие от *Chloranthus* и *Sarcandra* замыкающие клетки не приподняты, а находятся на одном уровне с окружающими их эпидермальными клетками или несколько ниже их.

Устьичные полюсы закругленные, тупые или выемчатые в большей или меньшей степени, иногда с Т-образными утолщениями (*Chloranthus japonicus*, *Hedyosmum nutans*) или только с горизонтальной частью Т-образных утолщений (*Chloranthus serratus*, *C. spicatus*). Внешний устьичный выступ обычно более или менее хорошо развит и на препаратах эпидермы с поверхности заметен в виде очень толстого массивного овального (*Ascarina*, *Ascarinopsis*) (табл. 1, 3, 4) или менее утолщенного эллиптического (*Chloranthus* (табл. 1, 2), *Hedyosmum*) ободка вокруг устьичной щели. Толщина и форма ободка, образуемого внешним устьичным выступом, имеют некоторую диагностическую ценность у *Chloranthaceae* на уровне рода. У *Ascarina* и *Ascarinopsis* массивный двойной овальный внешний устьичный выступ (его толщина 7.5—9 мкм), который отличает их от всех остальных представителей *Chloranthaceae*. Другая особенность этих родов — наличие массивного перистоматического кольца (peristomatal rim) (табл. 1, 3, 4). У видов *Chloranthus* и *Hedyosmum* внешний устьичный выступ заметен в виде эллиптического неутолщенного ободка; у некоторых видов *Hedyosmum* (*H. brasiliense*, *H. nutans*) он почти достигает устьичных полюсов. Для всех видов *Sarcandra* (табл. 1, 1) характерен утолщенный (толщина 4.5—6 мкм) эллиптический или яйцевидный ободок, располагающийся в средней части замыкающих клеток.

У одного из видов *Hedyosmum* — *H. arborescens* наблюдаются поры на внешних стенках эпидермальных клеток — признак, отмеченный у многих тропических представителей *Magnoliaceae* и наряду с утолщенными стенками эпидермальных клеток считающийся примитивным. У *H. arborescens* наличие пор также сочетается с утолщением стенок эпидермальных клеток. У видов *Sarcandra* и некоторых видов *Chloranthus* (*C. angustifolius*, *C. inconspicuus*, *C. officinalis*, *C. spicatus*) на внешних стенках замыкающих клеток часто наблюдаются утолщенные пластины по обеим сторонам устьичной апертуры — «chordal bars» (Wilkinson, 1979), сходные с пластинами, встречающимися у многих, главным образом тропических представителей пор. *Magnoliales* (Баранова, 1972). В сем. *Chloranthaceae* пластины также наблюдаются у видов тропического распространения.*

Вилкинсон (Wilkinson, 1979) отмечает *Chloranthaceae* среди немногих семейств цветковых с особенно крупными устьицами, у которых длина замыкающих клеток достигает 40 мкм и более. Ссылаясь на Хауарда (Howard, 1969), она сообщает, что у *H. arborescens*, так же как и у *Peperomia emarginella* (Sm.) DC. (*Piperaceae*), обнаружены устьица до 46 мкм длины. Как показало настоящее исследование, даже более крупные устьица встречаются у всех родов *Chloranthaceae* и являются наиболее обычными, например у *Chloranthus* размеры устьиц варьируют от 39—54×30—33 (*C. oldhami*) до 48—66×33—45 мкм (*C. japonicus*), а у *Sarcandra* — от 51—57×39—42 (*S. hainanensis*) до 57—63×42—51 мкм (*S. glabra*). В сем. *Chloranthaceae* размеры устьиц варьируют от 39—54×30—33 (*Chloranthus oldhami*) до 66—75×48—51 мкм (*Hedyosmum brasiliense*). Только устьица *Phelline* (*Phellineaceae*), самые крупные из известных до сих пор — 45—88 мкм длины (Baas, 1975), превышают наиболее крупные устьица *Chloranthaceae* — 66—75 мкм длины (*H. brasiliense*).

Сем. *Chloranthaceae* представляет собой группу, не столь однородную по своим стоматографическим признакам, как *Magnoliaceae* и тем более *Winteraceae*, где в основном невозможно различить роды по эпидермальным признакам (Баранова, 1972). Стоматографические данные позволяют разделить сем. *Chloranthaceae* на 3 группы: 1) *Chloranthus* и *Sarcandra*, 2) *Ascarina* и *Ascarinopsis*, 3) *Hedyosmum*. У *Chloranthus* и *Sarcandra* устьица латероцитные, парацичные, энциклоцитные или неполностью энциклоцитные с эллиптическим внешним устьичным выступом, клетки эпидермы неправильной формы, с изогнутыми или волнистыми стенками. В пределах этой группы все виды *Sarcandra* отличаются от *Chloranthus* более утолщенным внешним устьичным выступом (его толщина 4.5—6 мкм). Среди рассмотренных видов *Chloranthus* только у *C. spicatus* наблю-

* Сходные пластины были недавно обнаружены у многих раннемеловых цветковых из потомковской группы Виргинии и Мериленда Северной Америки, сближаемых с современными *Chloranthaceae* и *Illiciales* (Upchurch, 1984).

дается утолщенный внешний устьичный выступ — до 3 мкм. У всех видов *Sarcandra* также четковидно утолщенные стенки эпидермальных клеток с шишковидным придатком на гребне волн (толщина стенок 3—9 мкм). Среди рассмотренных видов *Chloranthus* только у *C. inconspicuus* и *C. officinalis* стенки клеток эпидермы несколько утолщены. В группе 2 (*Ascarina* и *Ascarinopsis*) устьица энциклоцитные и промежуточные между аномоцитными и энциклоцитными, с массивным двойным внешним устьичным выступом (толщина внешнего устьичного выступа 7.5—9 мкм) и хорошо выраженным перистоматическим кольцом. Клетки эпидермы мелкие, полигональные, с однообразно прямыми стенками, по выражению Свами (Swamy, 1953). В группе 3 (*Hedyosmum*) устьица аномоцитные, латероцитные и наиболее часто — такие, у которых побочные клетки почти не отличаются от остальных клеток эпидермы и располагаются в форме более или менее выраженной розетки. Внешние устьичные выступы эллиптические, часто ободок, ими образуемый, почти достигает устьичных полюсов, клетки эпидермы полигональные или неправильной формы, с прямыми или несколько изогнутыми стенками.

У большинства представителей *Chloranthaceae* на одном листе встречается несколько типов устьичного аппарата. Как правило, наряду с четко выраженным основным stomatотипом наблюдаются немногие устьица другого (других) типа. У всех родов основной тип устьичного аппарата — постоянный, за исключением *Chloranthus*, где у одной группы видов, как отмечалось, основным является латероцитный stomatотип, тогда как у другой — парацитный тип устьичного аппарата. Таким образом, в целом тип устьичной организации в сем. *Chloranthaceae* представляет значительную таксономическую ценность на уровне рода. Из других stomатографических признаков толщина и форма ободка, образуемого внешним устьичным выступом, как уже отмечалось, имеют некоторую диагностическую ценность на уровне рода. Следует также отметить некоторую ограниченную таксономическую ценность на уровне рода формы и толщины стенок эпидермальных клеток.

Многие авторы отмечают значительное морфологическое сходство между *Chloranthaceae* и семействами, составляющими порядок *Piperales* (Metcalfе, Chalk, 1950; Raven et al., 1971; Walker, 1976), и часто *Chloranthaceae* относят к этому порядку (Melchior, 1964; Cronquist, 1968, 1981; Walker, 1976). Однако некоторыми исследованиями установлены существенные различия между *Chloranthaceae* и *Piperales* (Swamy, 1953; Vijayaraghavan, 1964), и многие систематики рассматривают *Chloranthaceae* в порядке *Laurales* (Тахтаджян, 1966, 1969, 1980; Smith, 1972; Stebbins, 1974; Thorne, 1974; Dahlgren, 1975). По мнению А. Л. Тахтаджяна (1966, 1980), *Chloranthaceae* наиболее близко стоит к *Austrobaileyaceae* и *Trimeniaceae*. Представляет интерес сравнение сем. *Chloranthaceae* и сближаемых с ним семейств *Trimeniaceae*, с одной стороны, и *Piperaceae* и *Saururaceae* — с другой, по stomатографическим признакам. С этой целью было проведено stomатографическое исследование этих семейств.

PIPERACEAE

В результате изучения устьиц у нескольких видов *Piper* (2) и *Peperomia* (2) индийские авторы (Pant, Banerji, 1965) отмечают у них анизоцитный, тетрацитный, иногда аномоцитный и очень редко парацитный типы устьичного аппарата. Они отмечают также, что у некоторых устьиц окружающие их клетки располагаются в форме розетки в количестве 5 или более. Несколько позднее Ван Коттем (Van Cotthem, 1971) на основании исследования также нескольких видов *Piper* (3) и *Peperomia* (3) указывает для *Piperaceae* анизоцитный, энциклоцитный и геликоцитный типы устьиц. Некоторые авторы (Den Hartog, Baas, 1978) рассматривают геликоцитные устьица как подтип анизоцитного stomатотипа, и я вполне разделяю эту точку зрения. Вилкинсон (Wilkinson, 1979) относит *Piperaceae* к группе семейств с энциклоцитным stomатотипом, а также к тем, у которых устьица окружены побочными клетками, образующими более или менее выраженную розетку. На таблице, представляющей схематическое изображение различных типов устьичного аппарата, ею приводятся дициклические

устыца — энциклоцитные и ставроцитные и также энциклоцитные и тетрацитные у *Piper betle* L. (Wilkinson, 1979). Пант (Pant, Banerji, 1965) отмечал, что замыкающие клетки устьиц *Piper* часто окружены двумя или более (ди- или полициклические) кольцами клеток, расположенных в форме розетки.

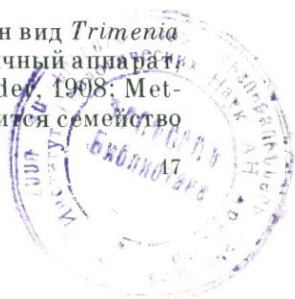
Многу были изучены 6 видов *Piperaceae* — 3 вида *Piper* и 3 вида *Peperomia*. У всех исследованных видов *Peperomia* (табл. I, 6) был обнаружен анизоцитный тип устьиц, у видов *Piper* — энциклоцитный, тетрацитный устьичный аппарат или замыкающие клетки окружены эпидермальными клетками, образующими более или менее выраженную розетку. Часто у видов *Piper* наблюдаются амфи-, или дициклические устьица.

SAURURACEAE

Об устьицах *Saururaceae* известно только, что они окружены розеткой, составленной эпидермальными клетками (Metcalf, Chalk, 1950), и авторы «Анатомии двудольных» относили их также к «особому» типу. То же самое сообщает об устьичной организации *Saururaceae* Вилкинсон: устьица окружены розеткой из более или менее выраженных побочных клеток (Wilkinson, 1979), с той лишь разницей, что она называет окружающие устьица клетки побочными, тогда как Меткаф и Чок обозначали их как эпидермальные. Проведенное мною исследование двух видов *Saururus*, одного вида *Anemopsis* и одного вида *Houttuynia* показало, что действительно иногда трудно отличить клетки, окружающие устьица, от остальных эпидермальных клеток, например у *Saururus chinensis* (Lour.) Batt. и у *Anemopsis californica* Hook. Золередер (Solereder, 1908, p. 1037) использует термин «соседние» клетки, когда описывает устьица *Anemopsis californica* (табл. IV, 2), окруженные 4—6 соседними клетками, а, как известно, соседние клетки — это клетки, прилегающие к замыкающим клеткам и не отличающиеся по форме и структуре от остальных клеток эпидермы. И все-таки аномоцитными эти устьица назвать нельзя из-за особой ориентации относительно устьиц окружающих их клеток. Некоторые устьица *Saururus chinensis* можно до некоторой степени отнести к латероцитному типу (хотя он выражен нечетко), когда латеральные побочные клетки перпендикулярно вытянуты к замыкающим клеткам, и можно отметить некоторое сходство устьичного аппарата *Saururus* с устьицами некоторых видов *Hedyosmum* (*H. arborescens*, *H. brasiliense*). Сходство устьичной организации *Saururus* с *Hedyosmum* проявляется также в одинаковом расположении замыкающих клеток несколько ниже или на одном уровне с окружающими их эпидермальными клетками. Положение замыкающих клеток относительно побочных или окружающих их эпидермальных клеток считается важным таксономическим признаком. Например, многие семейства, составляющие порядок *Magnoliales* (*Magnoliaceae*, *Himantandraceae*, *Winteraceae*), а также *Illicium*, *Schisandra*, *Kadsura*, *Trochodendron* и *Tetracentron*, характеризуются тем, что замыкающие клетки несколько приподняты над побочными и частично перекрывают их (Bailey, Nast, 1945; 1948; Bondeson, 1952; Pant, Gupta, 1966; Баранова, 1972). Как выяснилось, в сем. *Chloranthaceae* этот признак представляет таксономическую ценность на уровне рода. Но *Saururus*, как и другие представители сем. *Saururaceae*, отличается характерным веретеновидным ободком, образуемым внешними устьичными выступами вокруг устьичной щели и достигающим устьичных полюсов. Устьица *Houttuynia cordata* Thunb. и большая часть устьиц *Saururus cernuus* L. соответствуют энциклоцитному типу. У *S. cernuus* L. (табл. I, 5; табл. IV, 1) наряду с энциклоцитными устьицами встречаются устьица, окруженные розеткой из более или менее выраженных побочных клеток.

TRIMENIACEAE

Из 5 видов, составляющих семейство, были изучены два — один вид *Trimenia* и один вид *Piptocalyx*. У обоих видов обнаружен парацитный устьичный аппарат, часто встречающийся у представителей порядка *Laurales* (Solereder, 1908; Metcalfe, Chalk, 1950; Dilcher, 1963; Шакрыл, 1965), к которому относится семейство



Trimeniaceae. У *T. weinmannifolia* Seem. на побочных клетках наблюдаются кутикулярные складки, параллельные эпидермальным стенкам замыкающих клеток, и перистоматическое кольцо.

По стоматографическим признакам *Chloranthaceae* проявляет сходство как с *Piperaceae* и *Saururaceae*, с одной стороны, так и с *Trimeniaceae*, с другой. Как известно, наиболее важным в таксономическом отношении признаком является тип устьичного аппарата. В сем. *Saururaceae* устьичная организация такая же, как у многих представителей *Chloranthaceae*, а у *Piperaceae* помимо энциклоцитного стоматотипа и расположения побочных клеток в форме более или менее выраженной розетки, встречающихся в сем. *Chloranthaceae*, наблюдаются анизоцитный и тетрацитный типы устьиц, которых нет у *Chloranthaceae*.

Однако общими для *Piperaceae* и *Chloranthaceae*, кроме энциклоцитной организации побочных клеток и расположения побочных клеток в форме розетки, являются также дициклические устьица (*Piper* у *Piperaceae*, *Sarcandra* и некоторые виды *Chloranthus* у *Chloranthaceae*).

Парацитный устьичный тип, характерный для сем. *Trimeniaceae*, встречается в сем. *Chloranthaceae* не так часто: он является основным у некоторых видов *Chloranthus* и редко наблюдается у видов *Sarcandra*. Среди других стоматографических признаков заслуживает внимания перистоматическое кольцо у *Trimenia weinmannifolia*, которое напоминает перистоматическое кольцо у некоторых представителей *Chloranthaceae* (*Ascarina* и *Ascarinopsis*), но не исключено, что это сходство может быть результатом конвергентной эволюции.

Наряду с типами устьиц, общими у *Chloranthaceae* с *Piperaceae*, *Saururaceae* и *Trimeniaceae*, в сем. *Chloranthaceae* встречается и является одним из основных устьичных типов латероцитный тип организации устьиц, которого нет у всех перечисленных семейств. Наличие латероцитного устьичного типа составляет отличительную черту *Chloranthaceae* (наряду с супротивными, зубчатыми листьями с влагалищеобразно расширенными основаниями и цветками, лишенными околоцветника), что вполне соответствует тому изолированному положению, которое занимает *Chloranthaceae*, по мнению ряда исследователей, среди *Magnoliidae* (Sastri, 1969; Walker, 1976; Burger, 1977). На изолированное положение *Chloranthaceae* указывал также Кронквист (Cronquist, 1981).

Хотя таксономическая ценность стоматографических признаков для таксонов рангом выше семейства до сих пор не проверена и какие-либо суждения должны быть поэтому только предварительными, наличие в сем. *Chloranthaceae* латероцитного типа устьиц, по-видимому, можно рассматривать как дополнительный аргумент в пользу выделения *Chloranthaceae* в особый порядок *Chloranthales*. Этот порядок был предложен Смитом в 1976 г. (Smith, 1976),* но он не дал латинского диагноза, который был представлен позднее Лепуа (Leroeu, 1983). А. Л. Тахтаджян (1980) также отмечал обособленность *Chloranthaceae*, рассматривая это семейство как единственное, составляющее подпорядок *Chloranthineae* порядка *Laurales*.** В последнее время А. Л. Тахтаджян (личное сообщение) выделяет *Chloranthaceae* в порядок *Chloranthales*.

Л и т е р а т у р а

- (Баранова М.) Baranova M. Systematic anatomy of the leaf epidermis in the Magnoliaceae and some related families. — *Taxon*, 1972, vol. 21, N 4, p. 447—469.
- Баранова М. А. Сравнительно-стоматографическое исследование сем. Вухасеae и Simmondsiaceae. — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л., 1980, с. 68—75.
- Баранова М. А. О латероцитном типе устьичного аппарата у цветковых. — *Ботан. журн.*, 1981, т. 66, № 2, с. 179—185.
- (Баранова М.) Baranova M. On the laterocytic stomatotype in angiosperms. — *Brittonia*, 1983, vol. 35, N 1, p. 93—102.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М., 1966. 612 с.
- (Тахтаджян А. Л.) Takhtajan A. L. Flowering Plants, origin and dispersal. Edinburgh, 1969. 310 p.
- (Тахтаджян А. Л.) Takhtajan A. L. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). — *Bot. Rev.*, 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359.
- Шакрыл А. К. Эпидермис лавровых для диагностики некоторых современных и ископаемых видов. Тбилиси, 1965. 78 с.

* Ранее Смит (Smith, 1972) рассматривал *Chloranthaceae* в порядке *Laurales*.

** Тогда же, но еще не вполне определенно (в скобках), он выделяет порядок *Chloranthales*.

- Baas P. Vegetative anatomy and the affinities of Aquifoliaceae Sphenostemon, Phelline and Oncotheca. — *Blumea*, 1975, vol. 22, N 3, p. 312—407.
- Bailey I. W., Nast C. G. Morphology and relationships of Trochodendron and Tetracentron. I. Stem, root and leaf. — *J. Arnold Arboretum*, 1945, vol. 26, N 2, p. 143—154.
- Bailey I. W., Nast C. G. Morphology and relationships of Illicium, Schisandra and Kadsura. I. Stem and leaf. — *J. Arnold Arboretum*, 1948, vol. 29, N 1, p. 77—89.
- Bondeson W. Entwicklungsgeschichte und Bau der Spaltöffnungen bei den Gattungen Trochodendron Sieb. et Zucc., Tetracentron Oliv. and Drimys J. R. et G. Forst. — *Acta horti berg.*, 1952, bd 16, N 5, s. 169—218.
- Burger W. C. The Piperales and the monocots alternate hypotheses for the origin of monocotyledonous flowers. — *Bot. Rev.*, 1977, vol. 43, N 3, p. 345—393.
- Cronquist A. The evolution and classification of flowering Plants. Boston, 1968. 396 p.
- Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New York, 1981. 1262 p.
- Dahlgren R. A system of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. — *Bot. notis.*, 1975, vol. 128, p. 119—147.
- Den Hartog R. M., Baas P. Epidermal characters of the Celastraceae sensu lato. — *Acta bot. neer.*, 1978, vol. 27, N 5/6, p. 355—388.
- Dilcher D. L. Cuticular analysis of eocene leaves of *Ocotea obtusifolia*. — *Amer. J. Bot.*, 1963, vol. 50, N 1, p. 1—8.
- Howard R. A. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico. 8. Studies of stem growth and form and of leaf structure. — *J. Arnold Arboretum*, 1969, vol. 50, p. 225—267.
- Jalan S. The ontogeny of stomata in Schisandra grandiflora Hook. f. and Thoms. — *Phytomorphology*, 1962, vol. 12, N 3, p. 239—242.
- Leroy J.-F. The origin of angiosperms: an unrecognized ancestral dicotyledon, Hedyosmum (Chloranthales), with a strobiloid flower is living today. — *Taxon*, 1983, vol. 32, N 2, p. 169—175.
- Melchior H. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. 12th ed. Berlin, 1964, vol. 2. 666 S.
- Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. 2 vols. London, 1950. 1500 p.
- Pant D. D., Banerji R. Structure and ontogeny of stomata in some Piperaceae. — *J. Linn. Soc. (Bot.)*, 1965, vol. 59, N 378, p. 223—228.
- Pant D. D., Gupta K. L. Development of stomata and foliar structure of some Magnoliaceae. — *J. Linn. Soc. (Bot.)*, 1966, vol. 59, N 379, p. 265—277.
- Raven P. H., Kyhos D. W., Cave M. S. Chromosome numbers and relationships in Annoniflorae. — *Taxon*, 1971, vol. 20, N 4, p. 479—483.
- Sastri R. L. Comparative morphology and phylogeny of the Ranales. — *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.*, 1969, vol. 44, N 3, p. 291—319.
- Smith A. C. An appraisal of the orders and families of primitive extant families of Angiosperms. — *J. Indian Bot. Soc. Golden Jubilee volume*, 1972, vol. 50a, p. 215—226.
- Smith A. C. Studies of Pacific island plants. XXXIII. The genus Ascarina (Chloranthaceae) in the Southern Pacific. — *J. Arnold Arboretum*, 1976, vol. 57, N 4, p. 405—425.
- Solereder H. Systematic anatomy of the dicotyledons. London, 1908, vol. 2. 1182 p.
- Stace C. A. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. — *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Bot.*, 1965, vol. 4, N 1, p. 1—78.
- Stebbins G. L. Flowering Plants. Evolution above the species level. Cambridge, 1974. 399 p.
- Swamy B. G. L. The morphology and relationships of the Chloranthaceae. — *J. Arnold Arboretum*, 1953, vol. 34, p. 375—408.
- Thorne R. F. A phylogenetic classification of the Annoniflorae. — *Aliso*, 1974, vol. 8, N 2, p. 147—209.
- Upchurch G. R. Cuticular anatomy of angiosperm leaves from the Lower Cretaceous Potomac group. — *Amer. J. Bot.*, 1984, vol. 71, N 2, p. 192—202.
- Van Cotthem W. R. J. A classification of stomatal types. — *Bot. J. Linn. Soc.*, 1970, vol. 63, N 3, p. 235—246.
- Van Cotthem W. R. J. Vergleichende morphologische Studien über Stomata und eine neue Klassifikation ihrer typen. — *Ber. Dtsch. bot. Ges.*, 1971, Bd 84, N 3/4, S. 141—168.
- Vijayaraghavan M. R. Morphology and embryology of a vesselless dicotyledon, Sarcandra irvingbaileyi Swamy, and systematic position of the Chloranthaceae. — *Phytomorphology*, 1964, vol. 14, p. 429—441.
- Walker J. W. Comparative pollen morphology and phylogeny of the Ranalean complex. — In: *Origin and Early evolution of angiosperms* / Ed. by C. B. Beck. New York, 1976, p. 241—299.
- Wilkinson H. P. The plant surface (mainly leaf). — In: *Anatomy of the dicotyledons* / Ed. by Metcalfe C. R., Chalk L. Oxford, 1979, vol. 1, p. 97—165.

Л. Ю. Буданцев, Е. Р. Мохов

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТЬЕВ И ТАКСОНОМИЯ РОДА TROCHODENDROIDES В РАННЕЭОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ

Ареал вымершего рода *Trochodendroides* Berry в геологическом прошлом занимал огромную территорию в Северной Азии от Центрального Казахстана до тихоокеанского побережья, от арктических островов до южного Гоби, а в Северной Америке — от Аляски до Среднего Запада США. На атлантическом

Крайнем Севере виды этого рода входили в число доминантов палеоценово-эоценовой флоры Гренландии и Шпицбергена. Возрастной интервал существования рода охватывал большую часть позднего мела и палеогена. Виды рода *Trochodendroides* приурочены в основном к умеренным и умеренно теплым флорам древнеарктического и бореального типов.

Длительная геологическая история рода *Trochodendroides* и экологическое разнообразие условий существования в разных секторах обширного ареала обусловили значительную морфологическую изменчивость листьев у его видов, сохранив, однако, комплекс основных диагностических родовых признаков. Следует отметить также определенный параллелизм в характере и направлениях морфологической изменчивости листьев у видов *Trochodendroides* в близких по возрасту и экотипу, но удаленных географически флорах с их участием, например, в Гренландии, на Шпицбергене, Камчатке, Аляске, северо-западе США. Это сильно затрудняет таксономическую дифференциацию рода, основанную исключительно на морфологии листьев. При разной трактовке значения морфологических признаков и их диагностического «веса» по-разному трактуется объем рода и самостоятельность отдельных его видов. Поэтому род *Trochodendroides* до сих пор является критическим, и постоянно предпринимаются новые попытки его ревизии в целом либо частично.

В номенклатурных разработках рода *Trochodendroides* разных авторов наблюдается несколько отличающихся друг от друга тенденций. Одна из них, заложенная автором рода Берри (Berry, 1922, 1926) и развиваемая преимущественно советскими палеоботаниками, основана на признании самостоятельности, политипичности и широкого распространения рода *Trochodendroides* в геологическом прошлом с сеномана до эоцена включительно. Центральным видом и морфологическим типом рода в этом случае считается *Trochodendroides* («*Populus*») *arctica* (Heer) Berry из палеоценовых отложений западной Гренландии. Вслед за Берри в состав рода постепенно вводятся новые виды и идентифицируются более ранние находки, отнесенные к другим родам из меловых и палеогеновых флор Северной Азии, Северной Америки, арктических областей.

Особенно много для утверждения самостоятельности рода *Trochodendroides* сделал А. Н. Криштофович, не раз указывавший на его большое историко-флористическое и биостратиграфическое значение. Он обозначил цикл близких к *T. arctica* видов, в который вошли широко распространенные *T. richardsonii* (Heer) Krysh., *T. smilacifolia* (Newb.) Krysh., *T. speciosa* (Ward) Berry, *T. elliptica* (Newb.) Krysh., *T. cuneata* (Newb.) Berry, *T. sachalinensis* Krysh. (Криштофович, 1958; Криштофович, Байковская, 1966). По мере дальнейшего изучения меловых и палеогеновых флор Сибири, Дальнего Востока и арктических островов устанавливалось постоянное присутствие видов *Trochodendroides* в умеренных и умеренно теплых флористических комплексах. Помимо уже известных было описано несколько новых видов. В туронско-сенонской флоре Вилуйской впадины автор (Буданцев, 1968) описал своеобразные листья *T. intermedia* Budants., *T. ziziphoides* Budants., *T. vachrameevii* Budants., *T. populifolia* Budants. Им же в палеогене Шпицбергена и западной Камчатки установлены *T. spitsbergiana* Budants. и *T. basicordata* Budants. (Буданцев, 1983). Несколько новых видов выделила И. А. Ильинская (1974) в результате критического просмотра этого рода в ископаемой флоре СССР. Это *T. amurensis* Iljinsk., *T. evelinae* Iljinsk., *T. minuta* Iljinsk., *T. kryshstofovichii* Iljinsk. (Буреинский Цагаан), *T. vassilenkoi* Iljinsk. et Romanova (Зайсанская впадина), *T. emarginata* Borsuk (западная Камчатка). В то же время И. А. Ильинская пересмотрела объем или исключила из состава рода ряд описанных ранее видов *Trochodendroides*.

Согласно другой точке зрения, впервые обоснованной Брауном (Brown, 1939) и разделяемой в основном американскими и западноевропейскими палеоботаниками, большинство видов *Trochodendroides* относится к роду *Cercidiphyllum*. Такое заключение базируется главным образом на присоединении к листьям типа *Trochodendroides* плодов и крылатых семян, имеющих внешнее сходство с таковыми у *Cercidiphyllum*, отмеченных во многих совместных захоронениях на западе и северо-западе США. К ископаемым *Cercidiphyllum* Браун отнес помимо американских *T. elliptica*, *T. cuneata*, *T. genetrix*, *T. speciosa* централь-

ные виды рода *Trochodendroides* — *T. arctica* и *T. richardsonii*. Была практически полностью отвергнута самостоятельность рода *Trochodendroides*. С аргументированной критикой взглядов Брауна выступили А. Н. Криштофович (Криштофович, Байковская, 1966) и И. А. Ильинская (1972, 1974). Тем не менее концепция Брауна оказала заметное влияние на современные представления о самостоятельности рода *Trochodendroides* и его видового состава. С одной стороны, продолжается расширение состава ископаемых *Cercidiphyllum* в основном за счет пересмотра ранее установленных видов *Trochodendroides* (Ильинская, 1971, 1972, 1974; Chandrasekharan, 1974), с другой — ликвидация части видов *Trochodendroides*—*Cercidiphyllum* путем перевода их в другие роды (Wolfe, 1966; Tanai, 1970, 1981; Ильинская, 1974). Так, И. А. Ильинская, следуя за Сьюордом (Seward, Edwards, 1941), перевела в род *Cercidiphyllum* широко распространенный *T. richardsonii*, а Шандрасекхарам (Chandrasekharan, 1974) — *T. cuneata*. Вулф (Wolfe, 1966), признавая самостоятельность рода *Trochodendroides*, выводит из его состава центральный вид — *T. arctica*, помещая его в род *Cocculus* (*C. flabella* (Newb.) Wolfe), а *T. richardsonii* переводит в формальный род *Dicotilophyllum*, не сопровождая этот вывод сколько-нибудь серьезными обоснованиями. И. А. Ильинская (1974), также поместившая *T. arctica* в род *Cocculus* (*C. arcticus* (Heer) Iljinsk.), привела в качестве обоснования в основном номенклатурные соображения и неопределенность объема базиса этого вида. В числе морфологических особенностей она указывает на отсутствие желёзок по краю пластинок, более мелкие ареолы, оттянутость основания листьев и несколько габитуальных признаков. В то же время Ильинская указывает на наличие отчасти заходящих форм и конвергентность некоторых признаков у *Cocculus arcticus* и *Trochodendroides*. Наблюдая очевидное сходство по форме пластинок, их краевой изрезанности и по жилкованию у видов, отнесенных к разным родам, Ильинская вынуждена признать трудность дифференцирования видов по отдельным морфологическим признакам. В совокупности же эти признаки могут плавно изменяться от формы к форме, создавая морфологические ряды, крайние звенья которых можно принять за самостоятельные виды. Это зависит в значительной степени от представительности выборок изучаемых листьев. Так, описанный Ильинской (1972) *Cocculus kryštofovichii* Iljinsk. на базе цагайских *T. richardsonii* и *T. arctica*, имеющих листья с крупными лопастевидными зубцами, оказался все-таки принадлежащим роду *Trochodendroides* после дополнительного изучения его остатков (Ильинская, 1974). С другой стороны, *T. kryštofovichii* (Iljinsk.) Iljinsk. близок к *Cocculus schishkinii* Iljinsk. из среднего олигоцена Зайсанской впадины, имея ряд общих конвергируемых признаков в строении листьев.

Еще дальше пошел японский палеоботаник Танаи (Tanai, 1981), полностью отвергнув самостоятельность рода *Trochodendroides*. Он дифференцировал находки листьев из палеогена о. Хоккайдо, большинство из которых несомненно близко к морфотипу «*T. arctica*», как разные виды родов *Cocculus*, *Menispermities*, *Cercidiphyllum*, *Tetracentron*, *Disanthus*, *Populus*, *Cercis*. И хотя выводы Танаи не затрагивают отождествления с его видами находок за пределами Японии, они отражают тенденцию полной дискредитации рода *Trochodendroides* как самостоятельного таксона и отвержения его филогенетических связей с родом *Cercidiphyllum* в рамках одного семейства. В подтверждение своей точки зрения Танаи сравнивает японские находки с современными видами *Cercidiphyllum* и отличительные признаки ископаемых листьев возводит в ранг родовых. В качестве таковых рассматриваются, в частности, наличие или отсутствие, величина, форма и положение желёзок по краю пластинок, детали краевого жилкования, характер изрезанности края пластинок и др. Забегая вперед, следует отметить, что эти признаки сильно варьируют, но могут по-разному сочетаться у листьев, сохранившихся в одном местонахождении и даже соседствующих на одних и тех же штучках.

Таким образом, в результате разных таксономических подходов к интерпретации положения и состава рода *Trochodendroides* в случаях неполного признания его самостоятельности произошла утрата центральных звеньев полиморфного ряда видов или форм, объединяемых вокруг *T. arctica* и *T. richardsonii*.

Нарушилась взаимосвязанная цельность цикла этих таксонов, а сам род *Trochodendroides* сохраняется лишь благодаря номенклатурному типу — *T. rhomboidea* (Lesq.) Berry, не имеющему, однако, ни флорогенетических, ни историко-географических связей с остальными видами этого рода. Благодаря этому создается ситуация, когда отличительные признаки в морфологии листьев можно возводить в ранг видовых или даже родовых, а сходные считать результатом независимой конвергенции. При изучении крупных, представительных популяций листьев «троходендроидного» типа в единых по геологическому строению захоронениях и входящих в близкие по составу палеофлористические комплексы открываются возможности либо подразделять их на несколько морфологически близких видов или родов, либо объединять в один полиморфный вид. Одну из таких возможностей, как мы видели, реализовал Танаи, отнеся сходные по морфологии листья к разным родам, а И. А. Ильинская на аналогичном по структуре материале из Буреинского Цагаяна дифференцировала несколько видов *Trochodendroides* — *T. kryshstofovichii*, *T. amurensis*, *T. speciosa*, *T. evelinae*, *T. cuneata*, *T. minuta*, выделив здесь также *Cocculus arcticus*.

Напомним, что во флоре Буреинского Цагаяна А. Н. Криштофович (Криштофович, Байковская, 1966) также различал цикл видов *Trochodendroides* в составе *T. arctica*, *T. genatrix*, *T. richardsonii*, *T. smilacifolia*, *T. speciosa*, *T. elliptica*, а также выделял *Cercidiphyllum crenatum* и *Tetracentron amurense*.

В. А. Красилов (1976) при повторном изучении флоры Буреинского Цагаяна подверг «троходендроидные» листья, относимые ранее к разным видам *Trochodendroides*, *Cercidiphyllum*, *Tetracentron*, *Ziziphus*, *Paliurus*, *Ficus*, сравнительно-морфологическому и вариационному анализу. «Нетрудно убедиться, — отмечает он, — что признаки, по которым различаются эти формы, комбинируются более или менее произвольно, не проявляя устойчивых корреляций. Провести между ними четкие границы невозможно» (с. 59). В. А. Красилов приходит к выводу, что все листья «троходендроидного» типа в Буреинском Цагаяне принадлежат одному полиморфному виду — *Trochodendroides arctica*. Разнообразие форм листовых пластинок есть проявление диморфизма, связанного с положением листьев на удлиненных или укороченных побегах; это явление наблюдается, в частности, у современных *Cercidiphyllum* и у некоторых видов *Populus*.

Цагайяньские листья «троходендроидного» облика можно подразделить на несколько морфотипов по форме, характеру основания, верхушки и краевой изрезанности пластинок при более или менее постоянном строении жилкования. По форме пластинок различаются широкояйцевидные, почти округлые, узкояйцевидные или эллиптические, обратнойяйцевидные листья с верхушкой острой, заостренной, закругленной, усеченной, выемчатой, основанием выемчатым, закругленным, клиновидным, клиновидно низбегающим. По краю листья могут быть цельные, волнистые, городчатые, крупногородчатые, лопастевидно-городчатые, зубчатые. Зубцы, как правило, с желёзками на вершинах; желёзки различимы нередко и на цельнокрайных листьях.

Листья цагайяньских *T. arctica* s. l. в той или иной степени повторяют основные диагностические признаки, по которым листья «троходендроидного» типа дифференцированы на самостоятельные виды позднемиоценовых и раннепалеогеновых *Trochodendroides*, *Cercidiphyllum*, *Tetracentron*, *Cocculus*, а также некоторые виды родов *Disanthus*, *Cercis*, *Populus*, *Ziziphus* из Японии, Дальнего Востока, северо-востока Азии, северо-запада Северной Америки, описанные в цитированных работах Брауна, Вулфа, Шандрасекхарамы, Танаи, А. Н. Криштофовича, И. А. Ильинской.

В нашем распоряжении имеется обширная коллекция отпечатков листьев «троходендроидного» типа, включающая несколько сот экземпляров из многих десятков местонахождений позднемиоценовых и палеогеновых растений от Шпицбергена до Камчатки. При этом, как мы уже отмечали, повсюду наблюдается поразительное постоянство основных морфологических признаков и амплитуды их изменчивости в популяциях «троходендроидных» листьев в разных по геологическому возрасту, географическому положению и флорогенезу комплексах ископаемых растений.

Наиболее крупные сборы происходят из палеоценово-эоценовых отложений на западном побережье Камчатки, где они сопровождают богатые комплексы

ископаемых растений разного возраста, систематического состава и экологического облика.

В истории палеоценово-эоценовой флоры западной Камчатки ясно различаются три основных этапа: напанский (поздний палеоцен—ранний эоцен), чемурнаутский (средний—начало позднего эоцена) и иргиринский (поздний эоцен). На напанском этапе флора сохраняет древнеарктический облик: господствуют крупнолистные листопадные древесно-кустарниковые породы. Во флоре чемурнаутского этапа доминируют термофильные элементы — пальмы, многочисленные бобовые, лавровые, миртовые и другие группы растений с цельнокрайними кожистыми листьями. В следующей, иргиринской флоре господство снова переходит к широколиственным и мезофильным растениям. Но в отличие от напанской в иргиринской флоре древнеарктический элемент почти полностью исчезает, а его место занимают более «молодые» виды *Quercus*, *Castanea*, *Alnus*, *Ulmus*, *Alangium*, *Acer* и др. (Буданцев, 1983, 1984). Что касается *Trochodendroides*, то в трех названных флорах он неизменно сохраняет свое широкое распространение, постоянно и в массе встречается почти во всех захоронениях. В большинстве случаев *Trochodendroides* представлен разнообразными по морфологии листьями, часто сопровождающимися фруктификациями *Trochodendrocarpus* и реже крылатыми семенами *Trochodendrospermum*. Листья укладываются, за редким исключением, в более или менее сходные по амплитуде изменчивости морфологические ряды, крайние формы которых связаны взаимными переходами.

Рассмотрим в качестве примера морфологический ряд листьев «троходендроидного» типа из нескольких местонахождений на морском побережье к северу от устья р. Анадырки в Паланском районе западной Камчатки. Эти местонахождения приурочены к единой по геологическому строению толще нижней части напанской свиты раннеэоценового возраста. Анадырское захоронение — одно из наиболее крупных скоплений остатков растений напанской флоры на западном побережье Камчатки. В 1971 и 1980 гг. нами собрано здесь более 500 образцов с отпечатками растений, принадлежащих примерно 50 видам хвощовых, папоротников, гинкговых, хвойных и цветковых растений. Среди них листья «троходендроидного» типа явно доминируют над остальными группами по количеству экземпляров и частоте встречаемости. Трудности проведения полевых работ в этом районе не позволили выполнить на месте количественную обработку просмотренного материала (было обнаружено не менее 1000 экз. «троходендроидных» листьев), поэтому собранные в коллекции образцы представляют вполне случайную выборку, отражающую большинство встреченных модификаций листьев и их примерное количественное соотношение.

Признавая в качестве морфологического типа рода *Trochodendroides* вид *T. arctica* (Heer) Berry с лектотипом из палеоцена Гренландии и *T. richardsonii* (Heer) Krysh. pro syn. *T. arctica*, мы включаем в морфологический ряд этого вида листья округлые, яйцевидные, эллиптические, обратнояйцевидные с цельным, волнистым, редкозубчатым, городчатым, крупногородчатым, фестончатым краем, выемчатой, закругленной, заостренной и острой верхушкой, оттянуто-клиновидным, клиновидным, округлым, выемчатым и слабосердцевидным основанием. Жилкование пальчатое, 7—5-нервное, камптодромное; арена между внутренней парой базальных жилок эллиптическая или клиновидная. Этими признаками в разных сочетаниях обладают около 100 экз. листьев в коллекции ископаемых растений из анадырского захоронения (колл. БИН, № 960-1).

В качестве классификационной основы мы предлагаем подразделить выборку листьев на морфотипы, внешне сходные с некоторыми современными таксонами, к которым разными авторами относились «троходендроидные» листья: *Cocculus* — морфотип «*cocculifolia*», *Cercidiphyllum* — «*cercidifolia*», *Populus* — «*populifolia*», *Ziziphus* — «*ziziphifolia*», *Tetracentron* — «*tetracentrifolia*» и т. д., не придавая им пока какого-либо таксономического ранга.

Морфотип «*cocculifolia*» может быть принят в качестве типового, так как ему принадлежат лектотип и синтипы *T. arctica* (Ильинская, 1974, pro *Cocculus arcticus*). Среди анадырских экземпляров сюда относятся округлые, широкояйцевидные, обратнояйцевидные, продольно или поперек вытянутые листья с клиновидно низбегающим, округленным, слабовыемчатым основанием, закруг-

ленной, слабовеямчатой, волнисто-срезанной, коротко заостренной верхушкой. По краю листья цельные, цельные с редкими зубцами, волнистые, нерегулярно крупногородчатые, почти фестончатые с краевыми желёзками. Жилкование 7—5-нервное, арена (пространство, ограниченное базальными жилками внутренней пары) эллиптическая (табл. I, 1—6; II, 1—3). Уклоняющейся формой этого типа являются листья, соседствующие на обр. 127, 128, 129 (табл. VII, 2—7) с 3-нервным базальным жилкованием, клиновидной ареной, цельным, волнистым или нерегулярно зубчатым краем, связанной через обр. 129a (табл. VII, 1) с основной массой популяции листьев «*сocculifolia*».

Морфотип «*ziziphifolia*» (табл. II, 4, 5; V, 1) связан с «*сocculifolia*» через обр. 170 (табл. II, 6). Листья мелкие, узкояйцевидные, с ширококлиновидным или округлым основанием, островытянутой верхушкой, нерегулярно мелкозубчатым краем. Жилкование 5-нервное, арена от эллиптической до клиновидной.

Морфотип «*porulifolia*» (табл. III, 1—6). Листья широкояйцевидные, часто по ширине превышающие длину, в основании косо срезанные, широкоокруглые или слабовеямчатые, на верхушке коротко заостренные, по краю более или менее регулярно городчатозубчатые, зубцы крупные, широкие в основании, закругленные, иногда с более мелкими зубцами на спинной стороне, с желёзками на вершинах или смещенных несколько ближе к синусам между зубцами (табл. III, 4). Жилкование 5-нервное, арена от эллиптической (табл. III, 6) до ширококлиновидной (табл. III, 2). Несмотря на заметные отличия в конфигурации арены, вызванные расхождением окончания внутренних базальных жилок, листья «*porulifolia*» весьма близки к «*сocculifolia*», будучи связанными переходными формами через обр. 31, 2079 (табл. III, 6; I, 6, 3). Крайняя форма этого ряда представлена на обр. 1992 крупным листом с глубоковеямчатым основанием, заостренной верхушкой, городчатозубчатым краем; зубцы крупные, закругленные, с дополнительными зубчиками на спинной стороне. Жилкование 5-нервное, арена ширококлиновидная. Боковые ответвления центральной жилки возникают в средней ее части. В типовом материале из палеоцена Гренландии морфотипу «*porulifolia*» вполне соответствует *T. richardsonii* (лектотип и син-типы; Ильинская, 1974, pro *Cercidiphyllum richardsonii*).

Морфотип «*cercidifolia*» (табл. IV, 1—5; V, 2—5). Листья широкоэллиптические, эллиптические, яйцевидные, по длине превышающие ширину, в основании округленные, более или менее глубоковеямчатые, округло-сердцевидные, на верхушке острые, оттянуто заостренные или притупленные, по краю почти цельные или нерегулярно зубчатые, городчатые; зубцы низкие, закругленные, с желёзками на вершинах. Жилкование 5-нервное, арена эллиптическая. Этот морфотип связан через обр. 1982, 158 (табл. IV, 1, 5) с «*сocculifolia*», а через обр. 2019 (табл. IV, 4) с «*ziziphifolia*» (обр. 2057, табл. II, 4; обр. 2053, табл. V, 1). Крайние формы этого ряда (табл. V, 4, 5) по характеру основания пластинок и прохождению внешней пары базальных жилок сходны с листьями современных и ископаемых *Cercidiphyllum*, но эллиптическая арена при сходящихся у верхушки окончаниях внутренних базальных жилок указывает на их принадлежность роду *Trochodendroides*.

Морфотип «*tetracentrifolia*» (табл. VI, 1—4). Листья широкоэллиптические, в основании округленные, на верхушке коротко заостренные, по краю равномерно городчатозубчатые; зубцы мелкие, сжатые с боков, закругленные или островатые, с мелкими точечными желёзками на вершинах. Жилкование 5—7-нервное, арена клиновидно-эллиптическая. Внутренние базальные жилки поднимаются высоко и сходятся почти у самой верхушки пластинки. Ответвления внутренних и внешних базальных жилок образуют двойной ряд петель, от которых короткие веточки проходят в краевые зубцы. От современного *Tetracentron sinense* Oliv. ископаемые листья отличаются жилкованием третьего порядка: у современного вида третичные жилки образуют четкую сеть с замкнутыми, почти равновеликими 4—5-угольными ячейками, а у ископаемых листьев — рыхлую сеть разных по толщине жилок со слепыми окончаниями в ареолах. Этот морфотип через мелкогородчатые листья связан с морфотипом «*cercidifolia*» (обр. 81, табл. IV, 2).

В выборке «троходендроидных» листьев из анадырского захоронения среди 154 представленных в коллекции экземпляров морфотипу «*сocculifolia*» принад-

лежит 57 %, «*cercidifolia*» — 18 %, «*populifolia*» — 14 %, «*ziziphifolia*» — 6 % и «*tetracentrifolia*» — 5 %.

В конкретных местонахождениях практически ни один из морфотипов не встречается отдельно, но всегда в сопровождении одного-двух других. Листья типа «*соссулифolia*» встречены почти во всех местонахождениях.

Таким образом, центральным морфотипом троходендронидных листьев несомненно является «*соссулифolia*», с которым так или иначе связаны переходными формами остальные морфотипы. В морфотип «*соссулифolia*» входят и типовые экземпляры *Trochodendroides arctica* из палеоцена Гренландии (Koch, 1963). Это дает основание отнести всю выборку троходендронидных листьев из анадырского захоронения к этому полиморфному виду. Следует, однако, допустить, что на площади огромного ареала этого вида за длительную историю его существования могли отчлениваться и формироваться самостоятельные расы или виды, которые, возможно, отличались признаками строения генеративных органов, но сохраняли единство плана строения листьев и амплитуду их индивидуальной изменчивости, как это наблюдается у современных видов рода *Cercidiphyllum* (Swamy, Baily, 1949). С другой стороны, в отдельных случаях и остатки листьев указывают на возможность расщепления *T. arctica* и обособления самостоятельных таксонов, особенно в краевых секторах ареала и на заключительных стадиях существования этого вида.

Так, на Шпицбергене, в позднеэоценовых отложениях мыса Ренардодден нами обнаружены отпечатки округлояйцевидных листьев с цельным или волнистым краем, выемчатым и сердцевидным основанием, заостренной верхушкой, широкоэллиптической ареной и низко возникающими ответвлениями центральной жилки, которые не сопровождались листьями, типичными для *T. arctica*. Эти листья были отнесены к новому виду *T. spitsbergiana* Budants. (Буданцев, 1983). Другой новый вид — *T. basicordata* Budants. из раннего эоцена западной Камчатки (р. Квачина) ближе стоит к типу *T. arctica*, отличаясь преимущественно сердцевидными в основании листьями (Буданцев, 1983).

Очень интересный материал приводит Шандрасекхарам (Chandrasekharam, 1974) из палеоцена Канады, провинция Альберта. Здесь в местонахождении Дженеси (Genesee) встречено более 400 листьев «троходендронидного» типа, отнесенных автором к трем видам *Cercidiphyllum*, имеющих примерно одинаковые количественные соотношения в выборке в целом. По нашей классификации они относятся в основном к морфотипам «*соссулифolia*», «*populifolia*» и «*cercidifolia*». Морфотипу «*соссулифolia*» принадлежит большинство листьев *Cercidiphyllum cuneatum* (Newb.) Schandr. Среди них наиболее типичны экземпляры, изображенные в цитируемой работе на табл. 14, фиг. 100, табл. 15, фиг. 103, 108, табл. 16, фиг. 109, 111, табл. 19, фиг. 129. *C. flexuosum* (Hollick) Schandr. вполне соответствует морфотипу «*populifolia*» — табл. 12, фиг. 88, табл. 13, фиг. 89, 93—95. К морфотипу «*cercidifolia*» можно отнести значительную часть листьев *C. genesevianum* Schandr., которые, однако, через экземпляры, изображенные на табл. 9, фиг. 70 и табл. 11, фиг. 80, связываются с «*соссулифolia*». Этот вид, как и два других вида «*Cercidiphyllum*», несомненно принадлежит роду *Trochodendroides*. Тем не менее *C. genesevianum* явно уклоняется от типа *T. arctica* за счет преобладания яйцевидных по форме пластинок с сильно оттянутой заостренной верхушкой, точечно-зубчатым краем и высоко, до самой верхушки пластинки, поднимающимися внутренними базальными жилками. *C. (Trochodendroides) genesevianum* свидетельствует о появлении в цикле *T. arctica* уклонившейся формы, но еще тесно связанной по морфологии листьев с основным видом. Отметим попутно, что в местонахождении Дженеси листьям «*Cercidiphyllum*» сопутствуют фруктификации *Trochodendrocarpus* и *Nordenskioldia borealis* Heer.

Северная Япония (о. Хоккайдо, север о. Хонсю) была, очевидно, крайне южным районом распространения *Trochodendroides* в геологическом прошлом. Здесь троходендронидные листья встречены в отложениях от раннего эоцена до олигоцена (Tanai, 1981). Они описаны как *Populus yubariensis* Tanai, *Tetracentron piperoides* Tanai, non (Lesq.) Wolfe, *Disanthus kujanus* Tanai, *Cocculus ezoensis* Tanai и, вероятно, *Cercis nipponica* Tanai. Характерной особенностью большинства японских листьев «троходендронидного» типа является клиновид-

ная и ширококлиновидная арена, даже у листьев коккулоидного облика. Это приближает их к настоящим *Cercidiphyllum*, один вид которого — *C. paleojaponicum* Endo — встречается в совместных местонахождениях с названными выше видами.

Постепенный переход звеньев морфологического ряда ископаемых листьев «троходендроидного» типа к типу листьев современного *Cercidiphyllum* наблюдается и в некоторых других секторах ареала *Trochodendroides*. Некоторое время оба рода сосуществуют в одних флористических комплексах, но к середине олигоцена *Trochodendroides* полностью исчезают, а *Cercidiphyllum* продолжает расширять свой ареал, проникая в Евразии в Восточную и Западную Европу, где *Trochodendroides* никогда не встречался.

Совместное существование *Trochodendroides* и *Cercidiphyllum* зафиксировано, в частности, на Шпицбергене и западной Камчатке (Буданцев, 1983). На Шпицбергене в палеоценовой баренцбургской тафофлоре в массе встречаются типичные *T. arctica* и *T. richardsonii*, а в эоценовой стурвольской к становящимся более редкими *T. arctica* присоединяется *T. spitsbergiana* и несколько видов *Cercidiphyllum* — *C. nathorstii* Budants., *C. heeri* Budants., *C. lyellii* Budants., *C. elegans* Budants. На западном побережье Камчатки в раннем эоцене (напанская и чемурнаутская тафофлоры) сосуществовали *T. arctica* s. l., *Cercidiphyllum kamtschaticum* Budants., *C. grandifolium* Budants. В позднем эоцене (иргиринская тафофлора) *T. arctica* становится крайне редким, а его место занимает *Cercidiphyllum*, близкий к *C. crenatum* (Ung.) Heer. Это обстоятельство, по нашему мнению, заставляет более осторожно подходить к вопросу таксономической дифференциации ископаемых листьев «троходендроидного» типа, основывая их исключительно на тщательной сравнительно-морфологической проработке представительных популяций листьев, а также изучения фруктификаций и семян, обычно сопровождающих листья «троходендроидного» типа. На этом пути следует, видимо, обратить особое внимание на меловые находки троходендровидных листьев, так как типичные для рода *Trochodendroides* палеогеновые виды являются по существу его наиболее поздними звеньями, а исторические корни уходят к низам позднего мела Ангаро-Берингии, где этот род изучен еще крайне недостаточно.

Л и т е р а т у р а

- Буданцев Л. Ю. Позднемеловая флора Вилуйской впадины. — Ботан. журн., 1968, т. 53, № 1, с. 3—16.
- Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.
- Буданцев Л. Ю. Фитостратиграфия континентального палеогена Западной Камчатки. — В кн.: Матер. по стратигр. и палеогеогр. Вост. Азии. Владивосток, 1984, с. 53—58.
- Ильинская И. А. О *Trochodendroides arctica* и *T. richardsonii*. — Ботан. журн., 1971, т. 56, № 11, с. 1632—1633.
- Ильинская И. А. Уточнение объема рода *Trochodendroides* и новые ископаемые виды *Cocculus*. — Ботан. журн., 1972, т. 57, № 1, с. 17—30.
- Ильинская И. А. Роды *Trochodendroides*, *Cercidiphyllum*. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1974, т. 1, с. 115—128.
- Красилов В. А. Цагаянская флора Амурской области. М., 1976. 91 с.
- Криштофович А. Н. Ископаемые флоры Пенжинской губы, оз. Тастах и хр. Парыткин. — Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 8, Палеоботаника, 1958, вып. 3, с. 5—6, 73—121.
- Криштофович А. Н., Байжовская Т. Н. Верхнемеловая флора Цагаяна в Амурской области. — В кн.: А. Н. Криштофович. Избранные труды. Л., 1966, т. 3, с. 184—320.
- Berry E. W. The flora of Woodbine Sand at Arthur Bluff, Texas. — U. S. Geol. Surv., 1922, Prof. Pap., 129-G, p. 153—180.
- Berry E. W. Tertiary floras from British Columbia. — Canada Dep. Mines Geol. Surv. Bull., 1926, N 42, p. 91—116.
- Brown R. W. Fossil leaves, fruits and seeds of *Cercidiphyllum*. — J. Paleontol., 1939, 13, N 5, p. 485—499.
- Chandrasekharam A. Megafossil flora from the Genesee locality, Alberta, Canada. — Palaeontographica, 1974, Bd 147, N 1—3, p. 1—41.
- Koch B. E. Fossil plants from the Lower Paleocene of the Agatdalen area, Central Nugsuaq peninsula, Northwest Greenland. — Medd. Grønland, 1963, Bd 172, N 5, S. 1—120.
- Seward A. C., Edwards W. N. Fossil plants from East Greenland. — Ann. Mag. Natur. Hist., 1941, ser. 11, vol. 8, p. 148—159.
- Swamy B. G. L., Bailey J. W. The morphology and relationships of *Cercidiphyllum*. — J. Arnold Arboretum, 1949, vol. 30, p. 187—210.

- Tanai T. The Oligocene floras from Kushiro coal field, Hokkaido, Japan. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. 4, 1970, vol. 14, N 4, p. 383—514.
- Tanai T. The revision of the so-called «Cercidiphyllum» leaves from the Paleogene of North Japan. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. 4, 1981, vol. 19, N 4, p. 451—484.
- Wolfe J. A. Tertiary plants from the Cook Inlet Region, Alaska. — U. S. Geol. Surv., 1966, Prof. Pap., 398-B, p. 1—34.

С. В. Викулин

НАХОДКА БУРОЙ ВОДОРΟΣЛИ *PADINA* В НИЖНЕМИОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

Описывается новый вид бурой водоросли *Padina evelinae* Vikul. sp. nov. (*Dictyotales*) из раннего миоцена Северного Кавказа. Это первая находка *Padina* в ископаемом состоянии. Диагноз нового вида основан на форме, размерах и прежде всего типичной поверхностной структуре слоевища, а также его основания. Особенности ископаемого материала и сравнение последнего с современными бурыми водорослями позволяют отнести его именно к этой группе растений. Крупные размеры водоросли могут свидетельствовать о соленосном режиме существовавшего морского бассейна, который вероятно был ближе к океаническому, чем существующий соленосный режим Черного моря.

Представители отдела *Phaeophyta* в ископаемом состоянии встречаются редко (Криштофович, 1957; Маслов, 1963).

Обычно бурые водоросли сохраняются в виде отпечатков слоевища, иногда с остатками обугленной органической пленки. Практически все представители этой группы водорослей не отлагают минерального осадка и при гибели легко разлагаются. Из бурых водорослей лишь представители современного рода *Padina* выделяют известь. Поэтому при изучении ископаемых бурых водорослей часто приходится довольствоваться исследованием внешней формы, ветвления и т. д., что может быть недостаточным для достоверного определения фоссиллии (Маслов, 1963).

Однако в тех случаях, когда форма слоевища своеобразна, даже отпечаток водоросли может быть определен достоверно. Не вызывают сомнений, например, определения ископаемых представителей современных родов бурых водорослей — *Cystoseira*, *Fucus*, *Ascophyllum* и др. Их достоверные находки известны в том числе и из миоценовых отложений Северного Кавказа (Кара-Мурза, 1957; Криштофович, 1957).

В конце 1981 г. автору была любезно передана на определение А. К. Богдановичем сидеритовая конкреция с крупным отпечатком веерообразной фоссиллии,* обнаруженная им в морских нижнемиоценовых отложениях в районе с. Вако-Жилъе (Краснодарский край) в 1962 г. Морфологическим строением отпечаток напоминает современные бурые водоросли *Padina* и *Stypopodium* (*Dictyotales*) и особенно *Padina pavonica* (L.) Lamour.

Однако крупные размеры отпечатка, как было отмечено Ю. Е. Петровым и К. Л. Виноградовой, удостоверявшими принадлежность фоссиллии к роду *Padina*, заметно отличают ее не только от упомянутого вида, но и от большинства других видов этого рода.

Сравнение фоссиллии с различными видами рода *Padina* (по материалам альгологического гербария БИН) подтвердило то, что отпечаток слоевища принадлежит к новому виду, родственному современным представителям *Padina*.

Ископаемый представитель рода *Padina* описывается впервые.

Padina evelinae Vikulin sp. nov.**

Д и а г н о з. Слоевище целое, без вертикальных разрывов, плоское, веерообразное. На поверхности отпечатка хорошо выражены концентрические полосы,

* Автор признателен ныне покойному В. А. Гроссгейму за содействие при получении конкреции с отпечатком.

** Вид назван в честь ученицы А. Н. Криштофовича — палеоботаника Э. Н. Кара-Мурза, изучавшей миоценовые флоры Кавказа.

соответствующие, по-видимому, рядам волосков современных видов *Padina*. Основание слоевища утолщено по сравнению с маргинальными частями. На маргинальных частях слоевища хорошо заметна продольная исчерченность, соответствующая, вероятно, продольным рядам клеток, столь характерным для всего семейства диктиотовых. Подошва слоевища не сохранилась.

Г о л о т и п. Сидеритовая конкреция с отпечатком слоевища, покрытым частичками бесструктурной аморфной фитолеймы (без признаков анатомического строения): обнажение глин с включением сидеритовых конкреций, левый берег р. Большой Зеленчук (приток р. Кубани), в 1.5—2.0 км выше с. Вако-Жилье, Краснодарский край. Зеленчукская свита майкопской серии (кавказский регион-ярус), нижний миоцен. Найдено А. К. Богдановичем * 19.07.1962, коллекция 1397, обр. 1 (лаб. палеоботаники, БИН — табл. I, 1—4).

О п и с а н и е. Коллекция представлена всего одним отпечатком слоевища большого размера — 20.5 см длины и 17 см высоты.

Несмотря на то что подошва слоевища не сохранилась, можно все же с достаточной точностью судить о форме, крае и «жилковании» слоевища. Концентрические полосы, отчетливо выступающие на отпечатке, соответствуют, по-видимому, рядам волосков, характерных для рецентных видов *Padina*, а радиальная исчерченность у края слоевища — вертикальным рядам клеток, характерным для всего семейства диктиотовых.

Основание слоевища утолщено по сравнению с его маргинальными частями (об этом можно судить на основании измерения толщины углистой корочки, покрывающей отпечаток).

С р а в н е н и е. Судя по вышеописанным признакам — веерообразная форма, концентрические полосы, вертикальная исчерченность, небольшая толщина слоевища (косвенно об этом свидетельствует средняя толщина сохранившейся фитолеймы, составляющая около 0.5 мм), отпечаток может быть отнесен к роду *Padina*. Поверхность современных *Padina* покрыта известью. Это исключение среди бурых водорослей, обычно не имеющих карбонатной пропитки. На нашем отпечатке также заметны следы известкового налета. Можно предположить, что эти следы связаны с жизнедеятельностью водоросли. По типу внешнего морфологического строения — характеру концентрических полос, расстоянию между ними — *P. evelinae* наиболее близка современному виду *P. pavonica*. Однако по величине слоевища ископаемый вид заметно отличается от своего современного аналога и особенно от угнетенных черноморских форм, имеющих размеры слоевища около 5 см и обитающих ныне у северных границ видового ареала. В морских бассейнах с соленостью, приближающейся к океанической, отдельные виды этого рода могут достигать гораздо больших размеров, например *P. arborescens*, обитающая у берегов Японии, достигает высоты 7 см, а иногда и 25—30 см (Okamura, 1929), что даже превосходит размеры *P. evelinae*.

Современный вид *P. pavonica* наряду с остальными видами этого рода является тепловодным видом в целом тропического семейства диктиотовых. Характерные местообитания для *Padina* — литораль и сублитораль. Прикрепляясь при помощи подошвы к камням и грунту, эти водоросли произрастают на глубинах от 0 до 20 м, а у берегов о. Сицилия в Средиземном море даже до 40 м (Price et al., 1979).

Присутствие *P. evelinae* в раннем миоцене может, по-видимому, свидетельствовать об экологической обстановке тепловодного морского палеобассейна, имевшего большую связь с океаном и, вероятно, большую соленость, что могло способствовать существованию более крупных форм бурых водорослей, нежели в современном Черном море, являющемся внутренним морским бассейном с пониженной по сравнению с океанической соленостью.

Л и т е р а т у р а

Кара-Мурза Э. Н. Некоторые данные о миоценовой флоре Краснодарского края. — Ежегод. Всесоюз. палеонтол. о-ва, 1957, т. 16, с. 194—206.

* Автор выражает признательность А. К. Богдановичу, представившему сведения по литологии и стратиграфии, приводимые в статье.

- Криштофович А. Н. Палеоботаника. Л., 1957. 650 с.
- Маслов В. П. Тип Phaeophyta. Бурые водоросли. — В кн.: Основы палеонтологии (водоросли). М., 1963, с. 188.
- Okamura K. *Padina arborescens* Holmes. — In: *Icones of Japanese algae*. Tokyo, 1929, vol. 6, N 1, p. 3—4.
- Price J. H., Tittley J., Richardson W. D. The distribution of *Padina pavonica* (L.) Lamour. (Phaeophyta: Dictyotales) on British and adjacent European shores. — *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Bot.*, 1979, vol. 7, N 1, p. 1—67.

Н. В. Гурьев

ОСТАТКИ ЦИННАМОИДНЫХ ЛИСТЬЕВ ИЗ СРЕДНЕСАРМАТСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ОКРЕСТНОСТЕЙ г. КРЫМСКА (СЕВЕРНЫЙ КАВКАЗ)

Как отмечалось ранее (Гурьев, 1985), во флоре Крымска наиболее многочисленными являются остатки лавровых. При этом 20—30 % их количества приходится на более или менее фрагментарные остатки *Persea pliocenica* (Laurent) Kolak. и 70—80 % — на столь же фрагментарные циннамоидные остатки листьев. Несколько десятков отпечатков этих последних представлены полными или почти полными образцами прекрасной сохранности нередко с хорошо сохранившимися и поддающимися мацерации фитолеймами.

Изучение фимолейм флоры Крымска началось в 1976 г. автором этого сообщения под руководством Г. Д. Пашкова и А. К. Шакрыл. Определение ископаемого материала потребовало, однако, больших затрат времени в связи с экстенсивным изучением эпидерм современных лавровых, произрастающих в Закавказье, гербарного материала, любезно предоставленного нам А. А. Колаковским и Г. Д. Пашковым, и гербария БИН АН СССР. Таким образом были изучены кутикулы более трети современных лавровых (представители всех родов), в том числе 80 препаратов, принадлежащих 50 видам рода *Cinnamomum*.

Фитолеймы с нескольких десятков ископаемых образцов были отделены Г. Д. Пашковым в 60-х годах и хранились в пакетиках из папиросной бумаги и одновременно в глицерине; последние после более чем 10 лет пребывания в глицерине в мацерации не нуждались. Ряд препаратов был сделан в последнее время из фитолейм, снятых с породы незадолго до мацерации. Мацерация и ископаемого, и гербарного материала проводилась в смеси Шульце ($\text{HNO}_3 + \text{KClO}_3$) по широко известной методике (Kräusel, 1950). Для изучения на сканирующем электронном микроскопе использовались как вновь отматерированные кутикулы, так и извлеченные из глицерин-желатиновых препаратов (типовой материал).

К *C. takhtajanii* отнесены циннамоидные остатки из флоры Крымска с единым типом строения эпидермы, довольно сильно отличающиеся друг от друга по морфологии листа и размерам. В типе строения эпидермы, впрочем, нечетко выделяются три разновидности, которым трудно придать какой-либо таксономический смысл. Листья современных видов подвержены меньшей изменчивости в отношении анатомии и морфологии, что скорее всего говорит о некоторой неоднородности ископаемого материала, скопившегося в одном месте после некоторой транспортировки естественными агентами.

Роль *C. takhtajanii*, насколько можно судить по многочисленности остатков в ископаемом комплексе, была очень важной. Следы значительного переноса (большинство отпечатков повреждено и располагаются не в одной плоскости) отклоняют предположение о большей близости произрастания этих растений к месту захоронения. Массовая сохранность также не может быть отнесена только на счет сильной кутинизации эпидермы, так как совместно с остатками грубых и толстых листьев *C. takhtajanii* во флоре Крымска мы находим отпечатки относительно нежных листьев папоротников, *Sapindus*, *Berchemia* и другие, лишенные, правда, кутикулы.

Современные виды рода *Cinnamomum* представляют собой древесные растения (как и все остальные роды сем. *Lauraceae*, за исключением единственного паразитного рода *Cassytha*). Был ли *C. takhtajanii* деревом с кратковременным листопадом (у некоторых современных видов в весеннее время года), обусло-

вившим обилие листы в момент, благоприятный для захоронения, или кустарником, неизвестно.

CINNAMOMUM Schaeff.

Большой род, свыше 100 видов, распространенных в Азии, на островах Тихого океана, в Австралии и Северной Америке. По строению генеративных и вегетативных органов очень близок к *Alouea* Aublet и *Ocotea* Aublet. По Костермансу (Kostermans, 1957), некоторые виды *Phoebe* (род, близкий к широко распространенному в ископаемом состоянии роду *Persea*) должны быть включены в *Cinnamomum*.

Способ отхождения базальных жилок — признак, который может (Lecomte, 1914) быть использован для различения разных видов рода *Cinnamomum*.

Обилие остатков циннамомоидных листьев (с базальными жилками, достигающими до верхней трети листа) в миоценовых флорах Европы и Кавказа и нередко хорошая сохранность деталей анатомического строения обусловили интерес исследователей к этой группе ископаемых растений.

В отечественной литературе, как отмечает А. К. Шакрыл (1980), преобладает практика отнесения ископаемых лавровых, в том числе и циннамомоидных, к современным родам (например: Шварева, 1961; Тахтаджян, 1963; Шакрыл, 1972, 1975; Имханицкая, Свешникова, 1974).

Cinnamomum takhtajanii Guryev sp. nov.

Рис. 1, 1—18; 2, 1—6; 3, 1, 2; табл. I, 3—6; II, 1—12

C. buchii auct. non Heer, Пашков, 1963, Науч. сообщ. за 1962 г. РГУ, с. 242—243; *C. cinnamomeum* auct. non Pollick, Пашков, 1963, цит. соч.; *C. lanceolatum* auct. non Heer, Пашков, 1963, цит. соч.; *C. marginatum* auct. non Колаковский, Шакрыл, Пашков, 1963, цит. соч.; *C. rossmaessleri* auct. non Heer, Пашков, 1963, цит. соч.; *C. subrotundum* auct. non Heer, Пашков, 1963, цит. соч.

Листья от яйцевидных до обратнояйцевидных и от почти круглых (обр. 783) до ланцетных (обр. 807, 651a). Обычно асимметричные; длина листовой пластинки от 20 до 100 мм. Ширина от 10 до 60 мм. Основание клиновидное, иногда слегка вытянуто (обр. 7, 831). Верхушка в большинстве случаев более или менее вытянута. Край листа цельный, утолщенный, иногда слегка подвернутый. Черешок около 1 см длиной, 2—3 мм в диаметре, прямой или несколько изогнут. Жилкование камптодромно-брохидродромного типа. Главная жилка постепенно утончается к верхушке листа. Кроме базальных хорошо различимы 3—4 пары вторичных жилок, отходящих от главной поочередно, иногда почти супротивно, под углом 45—60° (базальные — 30°). Вторичные жилки отходят от главной на расстоянии от 3 до 15 мм от основания листовой пластинки и достигают почти всегда до верхней трети листа. Жилки, соединяющие главную жилку и базальные, выражены лишь на некоторых образцах (53, 1003 и др.). Жилки третьего порядка, отходящие в направлении к главной, имеют, как правило, угол отхождения около 90°. Ячейки, образованные жилками последних порядков, имеют неправильную многоугольную форму, мелкие — около 30—40 на 1 см.

Клетки верхней эпидермы многоугольные, непостоянной формы и размеров. Для трех разновидностей эпидермы размеры колеблются от 10 мкм до 20 мкм. Надсудистые участки отличаются лишь незначительно более мелкими и более прямоугольными клетками. Большинство образцов имеет клетки с прямыми и довольно толстыми стенками, однако имеются примеры слегка волнистых стенок, менее толстых, с небольшими утолщениями (обр. 805, 806, 817, 822). Степень кутинизации, различная на разных образцах, очень сильно меняет облик верхней эпидермы.

Клетки нижней эпидермы имеют неправильную 4—6-угольную форму. Углы округлые, размеры в пределах всех трех разновидностей колеблются от 7×10 до 12×20 мкм. Толщина стенок и степень их извилистости подвержены сильной

изменчивости. У обр. 807, 814, 829, 830 стенки почти прямые, у обр. 805, 817, 822, 832 — крупнозубчато-извилистые, у обр. 773 и 806 — мелкозубчато-извилистые. Надсосудистые участки с теряющимися контурами (обр. 815, 820), выражены только более крупные жилки, или прослеживающиеся до последних порядков (обр. 773, 806, 817, 830, 832). Клетки надсосудистых участков более вытянуты, более правильной прямоугольной формы, размеры от 7×16 до 8×22 мкм. Надсосудистые клетки, располагающиеся над жилками последних порядков, по 2—4 в ряду. Форма ячеек прямоугольно-эллиптическая, размеры от 120×160 до 185×200 мкм. Устьица круглые или почти круглые (очень редко почти ромбические с апертурой по диагонали — обр. 832), размеры 15×17 мкм в диаметре. Устьичный аппарат на некоторых образцах (773, 822, 832) парацидного типа.

Г о л о т и п: отпечаток листа и фитолейма с обр. 817 (БИН, колл. № 1643-47).

Имеющийся материал позволяет провести исследование изменчивости листьев и эпидермы у *C. takhtajanii*. Результаты этого исследования приведены в таблице. Каждый варьирующий показатель оценивался по трехбалльной шкале. Минимальная степень выраженности признака соответствует в таблице 1 (единице). Оценка степеней выраженности признаков осуществлялась на глаз, что при трехбалльном подразделении осуществляется эффективно. Лишь размеры листьев и отношение их ширины к длине подразделялись на 3 класса строго математически. Все признаки рассматриваются в порядке возрастания «мезофильности» (например, более крупный лист — более высокая степень выраженности признака). В случае с числом оснований волосков большему количеству оснований соответствует меньшая цифра. Наличие удлинённых по продольной оси устьиц соответствуют меньшему баллу, а округлых — более высокому (биологическое значение этого признака неизвестно). Общий вид таблицы показывает отсутствие какой-либо жесткой связи между признаками анатомического строения и формой или размерами листа. Подсчет случаев совместного отклонения степеней выраженности признаков от среднего балла показал наибольшую прямую зависимость между длиной листа (Д) и степенью извилистости стенок основных клеток верхней эпидермы (С). Вероятность совместного изменения этих признаков равна 46 %. Для формы устьиц (ФУ) и степени извилистости стенок клеток нижней эпидермы (С) не отмечено ни одного случая совместного отклонения. Вероятность определялась отношением числа совместных изменений признака к числу независимых отклонений от 2-го (среднего) балла степени выраженности.

Изменчивость листьев и эпидермиса у *C. takhtajanii*

№ обр.	Лист			Нижняя эпидерма				Верхняя эпидерма	
	Д	Ш	Ш/Д	РУ	ФУ	С	К	С	РК
773	2	1	2	1	2	2	2	2	1
783	1	1	3	2	1	2	1	2	1
785	2	1	1	2	1	2	1	2	1
802	1	1	2	2	2	2	2	1	1
805	3	3	3	2	2	3	3	3	3
806	2	2	3	3	2	2	1	2	2
807	2	1	1	3	2	1	2	2	1
814	1	1	2	3	2	1	3	2	1
815	1	2	3	1	1	3	1	1	1
817	2	2	2	2	2	3	2	2	3
820	2	3	3	3	3	2	3	2	2
821	3	3	3	2	2	2	1	2	1
822	2	2	3	2	1	3	2	3	2
826	2	1	2	2	2	2	2	2	2
829	1	1	2	3	3	1	2	2	1
830	1	1	2	2	2	1	3	2	2
831	2	1	1	2	2	1	2	2	3
832	2	2	2	2	1	3	2	2	1
1003	3	3	3	3	3	2	3	2	3
1004	2	1	1	2	2	2	2	2	2

П р и м е ч а н и е. Д — длина листа, Ш — ширина листа, Ш/Д — отношение ширины листа к его длине, РУ — размер устьиц, ФУ — форма устьиц, С — степень извилистости стенок основных клеток, К — количество оснований волосков, РК — размер основных клеток.



Рис. 1. *Cinnamotum takhtajanii* Guryev sp. nov.: 1 — обр. 53, 2 — обр. 684, 3 — обр. 644, 4 — обр. 322, 5 — обр. 1003, 6 — обр. 1004, 7 — обр. 783, 8 — обр. 826.

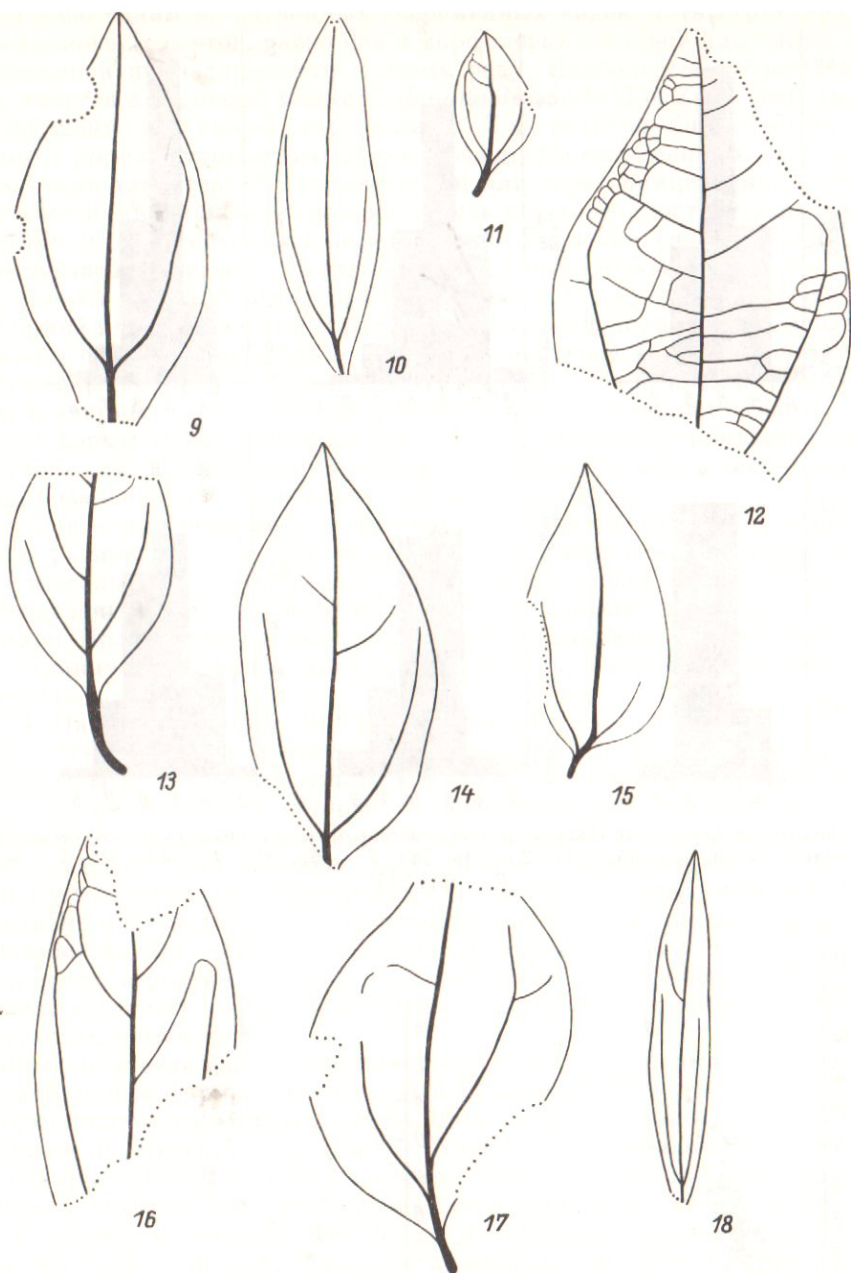


Рис. 1 (продолжение).

9 — обр. 7, 10 — обр. 807, 11 — обр. 794, 12 — обр. 820, 13 — обр. 18, 14 — обр. 117, 15 — обр. 802, 16 — обр. 817, 17 — обр. 806, 18 — обр. 784.

Изменчивость ископаемого материала в отношении количества околоустьичных клеток показана на рис. 2, 1—6. Этот признак у *C. takhtajanii* оказывается менее устойчивым, чем у *Ocotea pashkovii* и *Lindera zajtseviae* (Гурьев, 1984, 1985), что указывает, вероятно, на несколько большую неоднородность материала.

С р а в н е н и е. По морфологии листовой пластинки наибольшее сходство у ископаемого вида наблюдается с *Cinnamotum japonicum* Siebold и *C. brevifolium* Miq. *C. japonicum* отличается более мелкими, чем у ископаемого, листьями — более узкими и симметричными (рис. 3, 1, 2).

По признакам эпидермы ископаемый вид не может считаться тождественным

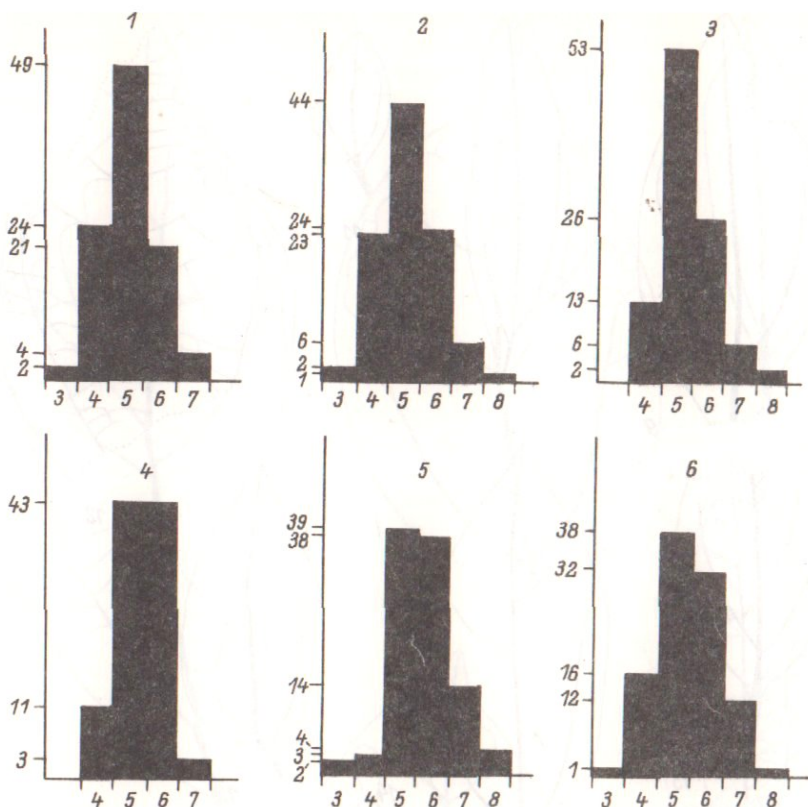


Рис. 2. *Cinnatomum takhtajanii* Gurjev sp. nov., гистограммы зависимости числа устьиц от числа околоустьичных клеток: 1 — обр. 817, 2 — обр. 815, 3 — обр. 815, 4 — обр. 806, 5 — обр. 785, 6 — обр. 814.

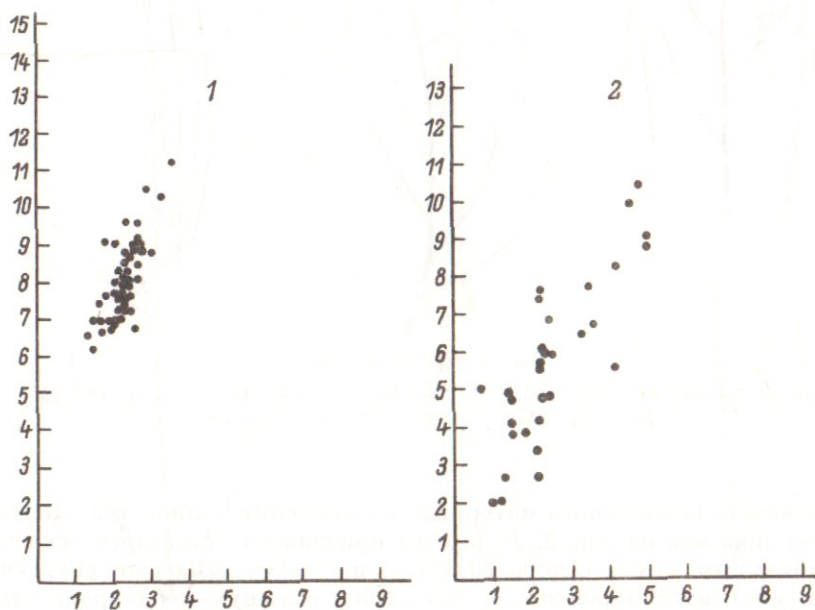


Рис. 3. Изменчивость размеров листьев у *Cinnatomum japonicum* Siebold (1) и *C. takhtajanii* Gurjev sp. nov. (2): по оси абсцисс — ширина, по оси ординат — длина листовой пластинки.

с каким-либо одним из изученных современных видов, хотя структура устьиц и форма основных клеток, равно как и морфология листовой пластинки, говорят о несомненной принадлежности к этому роду. Наибольшее сходство в форме клеток имеется с японским видом *C. daphnoides* Siebold et Zucc. Этот вид также имеет опушение на нижней стороне листа. У *C. sericeum* Siebold очень сходное строение и форма замыкающих клеток устьиц. Оба современных вида обладают, однако, очень характерной эллиптической или обратнойцевидной формой листовой пластинки, лишенной сколько-нибудь заметного заострения на верхушке. *C. takhtajani* очень похож также на *C. brevifolium* Miq. (из Нагасаки) формой клеток, зубчатостью стенок, но отличается формой замыкающих клеток. *C. curvifolium* (Lour.) Nees и *C. cecidodaphne* Meissn. (из Гималаев) сходны с *C. takhtajani* формой ячеек (особенно обр. 829). Три перечисленных современных вида отличаются от ископаемого более округлой апертурой. *C. inners* Reinw. et Blume и *C. neesianus* Kosterm. (Южный Китай) сходны с ископаемым мелкоклеточностью эпидермы. *C. mercadei* Vid. (Филиппины) имеют очень сходные устьица. Сходство формы замыкающих клеток у всех этих видов усиливается наличием вытянутого угла у замыкающих клеток. *C. daphnoides* имеет листья около 4 см длиной, базальные жилки доходят почти до верхушки.

Почти все просмотренные ископаемые и современные виды имеют более крупные размеры клеток всех категорий. Циннамомоидные отпечатки листьев были отнесены Г. Д. Пашковым (1963) к нескольким ископаемым видам. Это разделение было проведено только по данным морфологии листовой пластинки. Полученные данные эпидермального анализа не позволяют выделить четко ограниченные виды, хотя можно видеть значительную изменчивость материала.

И. В. Палибин (Palibin, 1906) приводит (Taf. I, 5, 6; Taf. II, 15; Taf. III, 17, 18, 20—24) изображения циннамомоидных отпечатков (*Cinnamotum scheuchzeri* Heer, *C. polymorphum* Heer, *Cinnamotum* sp.; по Палибину) из Адагума (ранний сармат), которые тождественны образцам из Крымска (сходство усиливается аналогичной формой сохранности), но автор не приводит данных об анатомическом строении листа. Формы, описываемые Палибиным как разные виды, принадлежат безусловно к одному виду, по-видимому к *C. takhtajani*. Палибин отмечает большую трудность в различении этих двух форм. Форма, приводимая на Taf. III, 19, не является, строго говоря, циннамомоидной и принадлежит, вероятно, другому виду, возможно, другого рода, очень сходному с *Lindera zajtseviae*; однако отсутствие кутикул не позволяет уточнить связь между этими двумя видами.

Раннесарматская флора Абхазии (Колаковский, Шакрыл, 1976) имеет три циннамомоидные формы. Описываемый Шакрыл *Daphnogene abchastica* по схематичному рисунку неотличим от обр. 1003, однако, согласно автору, этот новый вид близок по строению эпидермы к *Cinnamotum camphora*. В другой работе А. К. Шакрыл (1977) приводит описание безусловно близких видов *Daphnogene* из неогена Абхазии. Все три формы близки друг другу и виду из Крымска по типу и основным деталям вторичного и третичного жилкования. По форме клеток верхней и нижней эпидермы и особенно по размерам эпидермальных структур материал из Абхазии и Крымска сильно различен. Согласно Шакрыл, у всех видов *Daphnogene* Абхазии клетки имеют размеры порядка 25—50 мкм длиной и 12—50 мкм шириной. Они намного крупнее, чем у вида из Крымска. Размер устьиц у абхазских видов, как правило, от 30×50 до 50×50 мкм. Апертура устьиц у абхазских видов имеет сложную конфигурацию, и, насколько позволяют судить схематичные рисунки, замыкающие клетки кутинизированы в большей степени, чем основные клетки эпидермы, в большинстве случаев за счет скульптурных образований в области апертуры. Как видно на табл. II, 5, 6, вид из Крымска обладает устьицами, замыкающие клетки которых кутинизированы в меньшей степени, апертура имеет более простой вид и не имеет каких-либо скульптурных образований, как это хорошо видно и на электронно-микроскопических фотографиях (табл. II, 10, 12). Насколько можно судить по описаниям и изображениям, приводимым в статье, все абхазские виды характеризуются отсутствием оснований волосков на нижней эпидерме (один вид — *D. cinnamomifolia* (Brongn.) Ung. — имеет основания

волосков на верхней эпидерме, чего не отмечено на образцах из Крымска). Все образцы из Крымска были опушены в большей или меньшей степени, большинство же имеет опушение, подобное *C. daphnoides* (табл. II, 14). В отличие от абхазского материала у большинства образцов *C. takhtajanii* из Крымска (подобно тому как у *C. daphnoides*) клетки устьичного аппарата и прилежащие к ним основания волосков образуют особую разновидность ячеистости (табл. II, 2), более мелкую, чем образованная последними порядками жилкования.

Описанные А. Л. Тахтаджяном (1963) образцы *Cinnatomum lanceolatum* сильно отличаются от *C. takhtajanii* более узкими листьями и формой, в меньшей степени — жилкованием. Эта ископаемая форма, найденная в нескольких точках флоры готердзской свиты, не имеет полной аналогии во флоре Крымска, так как отличается большим отношением длины к ширине.

Большинство ископаемых видов из Центральной Европы, относимых авторами к роду *Daphnogene* Unger, по морфологии листовой пластинки почти тождественны в некоторых случаях отдельным образцам флоры Крымска. Так, *D. pannonica* Kvaček et Knobloch (Kvaček, Knobloch, 1967, Taf. II, 4) по форме и основным чертам жилкования почти идентичен обр. 1003. Наибольшее сходство у *D. pannonica* по эпидерме с обр. 805, но она представлена лишь небольшими фрагментами, сохранившимися вблизи большой жилки, где обычно имеются отличия в ее строении. *D. cinnatomea* (Rossmässler) Knobloch из Старо Седло (Kvaček, Walther, 1974, Taf. 1, 5) также очень сходна с обр. 1003, но отличается базальными жилками, идущими почти к верхушке, и более резким сужением листа в верхней части. *D. cinnatomea* имеет прямые стенки клеток нижней эпидермы (Taf. 5, 1, 2); этим и более нежной консистенцией он отличается от крымского вида. Интересно отличие в признаках надсосудистых участков: у *D. cinnatomea* они имеют длинные узкие клетки с довольно тонкими стенками и форму почти правильных 6-угольников, тогда как у крымского вида они 4-угольные и более короткие, а часто почти квадратные (табл. II, 4). *D. polymorpha* (A. Braun) Ettings. (Kvaček, Walther, 1974, Taf. 5, 4) формой листа и особенностями жилкования почти не отличается от обр. 820. Обе формы имеют сильно вытянутую верхушку; базальные жилки у чешского образца отходят на некотором расстоянии друг от друга, как на обр. 53, 806, 814, 822, разница лишь в большей выраженности жилок-анастомозов, соединяющих базальные и главную жилки у чешского образца. Чешские формы отличаются, однако, строением эпидермы (как правило, более мезоморфным). Размеры клеток и устьиц больше, чем у крымских, извилистость стенок сильнее и форма клеток более округлая. Устьица у чешского образца характеризуются большей плотностью в проходящем свете. Апертура более широкая и имеет сходство лишь с таковой на обр. 817, форма устьиц которого не столь правильно округла, как у чешского образца.

Приводимые Квачеком (Kvaček, 1971, Pl. IX, fig. 5) изображения нижней эпидермы *D. bilinica* напоминают формой устьичного аппарата и узкой прямой апертурой аналогичные структуры на обр. 817; степень извилистости стенок клеток у образца из Сегнику меньшая и форма клеток несколько более округлая. К сожалению, автор не приводит фотографий внешнего вида этого образца. Листья этой ископаемой формы на других образцах отличаются от образцов из Крымска в среднем более мелкими размерами. Но по всей видимости это наиболее близкая ископаемая форма к крымской. Квачек отмечает наличие гиподермы (?) у *D. bilinica* и сильную изменчивость структуры. Он приводит четыре фото образцов (Pl. II, fig. 1—4), но ни для одного не приводит изображения кутикулы. Образцы на fig. 1, 2 («аномальные») имеют очень мало общего с образцами на fig. 4, и непонятно к тому же, имеют ли они общую анатомию.

Живулеску (Givulescu, 1961, Taf. 26, fig. 7) приводит изображения *Cinnatomorphyllum polymorphum* (A. Br.) Kräusel et Weyland из сармата—паннона, очень похожие на обр. 1003 и 1004 флоры Крымска, однако наиболее широкая часть у него находится в верхней половине.

Cinnatomum polymorphum Heer (Петкова, Китанов, 1966, табл. VII, фиг. 1) из сармата северо-западной Болгарии, не имеющий данных по кутикуле, неотличим от наших образцов, например 826, и вполне попадает в пределы изменчивости. Остатки, описываемые как *C. rosmässleri* (Петкова, 1967, табл. V,

фиг. 3, 4), отличается тупой вытянутой верхушкой листа, боковыми жилками, отходящими из самого основания его, и жилками-анастомозами — густыми, тонкими и почти перпендикулярными главной жилке листа. Эта форма в составе раннесарматской флоры северо-западной Болгарии не имеет соответствия во флоре Крымска.

В работе Енихена (Jähnichen, 1958) имеются очень схематичные изображения *Cinnatomum polymorphum* (Taf. II, 5, 7), которые вполне попадают в размах варьирования, но сильно отличаются формой клеток верхней и нижней эпидермы. Структура ее здесь более мезоморфна, и клетки имеют более выраженную амебонидную форму. В основных чертах близкое строение нижней эпидермы имеет *C. rossmüssleri* (Jähnichen, 1958, Taf. XII, 2), но клетки у него почти вдвое крупнее. Форма клеток, устьиц и апертуры очень сходна с обр. 817, отличают его лишь несколько более ровные стенки, особенно это заметно на надсосудистых участках, где они совсем ровные у немецкого и мелкоизвилистые у крымского.

Живулеску (Givulescu, 1975) приводит схематичные данные по эпидерме *Daphnogene bilinea* из раннепаннонских отложений близ дер. Valea-de-Cris (Румыния). Насколько можно судить, форма эта по строению нижней эпидермы довольно близка виду из Крымска (Taf. III, 4) — наибольшее сходство состоит в особенностях аномоцитного устьица — в большом числе околоустьичных клеток.

Проведенное краткое сравнение показало большое сходство известных циннамомонидных форм друг с другом в чертах жилкования при значительных в большинстве случаев различиях в структуре эпидермы. Географически и хронологически близкие виды родов *Daphnogene* и *Cinnatomum* из Центральной Европы рассматриваются авторами слишком узко и, по-видимому, объединение ряда из них — дело недалекого будущего.

И с с л е д о в а н н ы е о б р а з ц ы: К7, 12, 18, 19, 23, 25, 27, 28, 47, 52, 53, 59, 73, 74, 77, 83, 94, 114, 121, 125, 128, 129, 131, 135, 139, 146, 149, 154, 162, 159, 301, 308, 309, 313, 317, 322, 340, 348, 370—375, 378, 379, 382, 384, 386, 388, 389, 390, 396, 398, 399, 422—424, 426, 429, 435, 450, 462, 465, 468, 469, 509, 513, 535, 542, 548, 567, 576, 586, 589, 590, 618, 619, 631, 633, 637, 644, 651а, 659, 662, 663, 684, 697, 715, 717, 728а, 729, 734, 750, 773, 775, 783—786, 793, 794, 799, 802—805, 807—810, 812—815, 817, 818, 820—829, 831, 832, 838, 839, 841, 846, 850, 1003, 1004, 1006, 1007.

КК12, 25, 26, 35, 36, 39, 43, 44, 54, 56, 59, 60, 64, 65, 68, 77, 82, 83, 92, 94, 95, 99, 100, 104, 106, 109, 111, 114, 116, 117, 118, 119, 121—124, 130, 144, 147, 148, 149, 153, 1547.

Л и т е р а т у р а

- Гурьев Н. В. Интересные представители семейства Lauraceae среднесарматской флоры окрестностей города Крымска (Северный Кавказ). — Ботан. журн., 1984, т. 69, № 10, с. 1297—1303.
- Гурьев Н. В. Остатки двух видов рода *Lindera* (Lauraceae) из среднесарматских отложений близ г. Крымска (Северный Кавказ). — Ботан. журн., 1985, т. 70, № 3, с. 350—356.
- Имханицкая Н. Н., Свешникова И. Н. *Cinnatomum* Schaeff. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1974, т. 1, с. 28—36.
- Колаковский А. А., Шакрыл А. К. Сарматские флоры Абхазии. — Тр. Сухум. ботан. сада, 1976, т. 22, с. 98—148.
- Пашков Г. Д. Лавровые в сарматской флоре Западного Предкавказья. РГУ. Науч. сообщ. за 1962 г., 1963, с. 242—243.
- Петкова А. С. Палеоботаническое проучване на сармата по долното течение на река Искър. — Изв. на ботан. ин-т. София, 1967, кн. XVII, с. 135—168.
- Петкова А., Китанов Б. Сарматская флора Видинского округа, Северозападная Болгария. — Годишн. на Софийск. ун-т, 1966, т. 59, кн. 2, с. 1—25.
- Талтаджян А. Л. Неогеновая флора Годердзского перевала. — Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. Палеоботаника, 1963, т. 4, ч. 1, с. 189—204.
- Шакрыл А. К. Представители рода *Osolea* в сармате Абхазии. — Сообщ. АН ГрССР, 1972, т. 65, № 2, с. 501—504.
- Шакрыл А. К. Новые лавровые из сармата Абхазии. — Тр. Сухум. ботан. сада, 1975, т. 21, с. 100—104.
- Шакрыл А. К. Представители рода *Daphnogene* Unger в третичных флорах Абхазии. — Тр. Сухум. ботан. сада, 1977, т. 23, с. 92—104.
- Шакрыл А. К. К систематике ископаемых лавровых. I. Камфоролистные лавровые (*Cinnamomophyllum*). — Тр. Сухум. ботан. сада, 1980, т. 26, с. 94—116.

- Шварева Н. Я. О находках *Cinnamomum* в миоцене Предкарпатья. — Докл. АН СССР, 1961, т. 138, № 5, с. 1172—1174.
- Givulescu R. Beiträge zur Kenntnis der pannonischen Flora Rümäniens. — Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 1961, Lfg. 2, S. 98—104.
- Givulescu R. Fossile Pflanzen aus dem unteren Pannon von Valea-de-Cris (Kreis Bihor Rümänien). — Acta Palaeobot. 1975, Bd 16, N 1, S. 71—82.
- Jähnichen H. Beiträge zur Flora der tertiären plastischen Tone von Preschen bei Bilin (ČSR) Lauraceae. II. — Jahrb. Staatl. Mus. Mineral. und Geol. Dresden, 1958, S. 60—95.
- Kostermans A. J. G. H. Lauraceae. — Reinwardtia, 1957, vol. 4, pt 2, p. 193—256.
- Kräusel R. Die paläobotanischen Untersuchungsmethoden. Jena, 1950. 98 S.
- Kvaček Z. Fossil Lauraceae in stratigraphy of the North Bohemian Tertiary. — Sb. geol. věd. P, 1971, t. 13, p. 47—86.
- Kvaček Z., Knobloch E. Zur Nomenklatur der Gattung *Daphnogene* Ung. und die neue Art *Daphnogene pannonica* sp. n. — Věstn. Ústřed. ústavu geol., 1967, Bd 42, S. 201—210.
- Kvaček Z., Walther H. Bemerkenswerte und seltene cinnamomoide Blätter aus den Grenzbereich des Oligo-Miozäns Mitteleuropas. — Abh. Staatl. Mus. Mineral. und Geol. Dresden, 1974, Bd 21, S. 197—221.
- Lecomte H. Lauracées. — In: Flore générale de l'Indo-Chine. Paris, 1914, t. 5, p. 107—158.
- Palibin J. Ueber die Flora der sarmatischen Ablagerungen der Krym and Kaukasus. — Verh. Kon. Mineral. Ges., 1906, Bd 42, S. 243—268.

Г. В. Делле, М. П. Долуденко, В. А. Красилов

ПЕРВАЯ НАХОДКА В СССР ЮРСКОГО *ANGIOPTERIS HOFFMANN* (*MARATTIACEAE*)

Описан новый вид юрского мараттиевого папоротника *Angiopteris iberica* Delle et Dolud. sp. nov. из нижнекембрийских песчаных глин по р. Барула, окрестности с. Цеси (Грузия) — зона *Macrocephalites macrocephalus*. Впервые в ископаемых флорах СССР установлено присутствие представителя группы древнейших эвспорангиатных папоротников, ныне ограниченных в своем распространении тропиками восточного полушария. С помощью электронного микроскопа изучено спороносное перышко *A. iberica*, его спорангии и споры. Проведено их сравнение с аналогичными частями современных видов *A. angustifolia* Presl и *A. evecta* (Forst. f.) Hoffm., позволившее отнести юрский папоротник, живший около 140 млн. лет назад, к современному роду. В свою очередь это дает право считать род *Angiopteris* Hoffm. наряду с *Ginkgo* L., *Marattia* Swartz и другими растениями еще одним «живым ископаемым», примером длительного эволюционного консерватизма.

Описана методика подготовки ископаемого материала к съемке на сканирующем микроскопе.

Мараттиевые — самые древние из ныне существующих папоротников. До наших дней в тропических областях Земного шара — от Мадагаскара до тропической Азии, Полинезии и северо-восточной Австралии, чаще всего в дождевых тропических лесах, обитает 7 родов этих «живых ископаемых», включая *Angiopteris*. Четко различаясь между собой по характеру спороношения и строения вегетативных органов, они составляют довольно разнородную группу. Это, по-видимому, объясняется тем, что ныне сохранившиеся роды являются только фрагментами единой большой группы папоротников, существовавшей начиная с палеозоя (карбона). Именно поэтому среди птеридологов нет единого мнения относительно систематики мараттиевых. Объемы каждого из таксонов, включая отдельные роды, понимались и понимаются различными исследователями весьма по-разному (Presl, 1845; De Vriese et Harting, 1853; Bitter, 1900; Bower, 1923; Copeland, 1947; Holttum, 1954; Pichi-Sermolli, 1956, 1969; Dixit, Panigrahi, 1969; Morucchio, 1973, и др.).

Современные *Angiopteris* — величественные крупные растения с огромными, до 5—6 м длиной, дважды перистыми листьями и короткими шаровидными стеблями. Несмотря на свои внушительные размеры, они не являются древовидными папоротниками в буквальном смысле этого слова. Не исключено, что *Angiopteris*, имеющий свободные, не сросшиеся в сорусы спорангии — самый примитивный из доживших до наших дней мараттиевых. Можно ли считать

Angiopteris еще одним примером длительного эволюционного консерватизма? Каков геологический возраст этого рода? Когда сложились уникальные черты его морфологии? Ответы на эти вопросы могли бы быть получены в результате изучения ископаемых «ангиоптерисоподобных» папоротников, детального сопоставления с тем, что мы знаем о ныне живущих видах этого рода. Как отмечал А. Л. Тахтаджян (1956), изучение остатков спорношений ископаемых *Marattiaceae* имеет очень большое значение для филогении семейства. Настоящее исследование и представляет собой попытку восполнить пробел в наших знаниях о древних, в частности юрских, его представителях. Интерес к описываемому в данной статье папоротнику обусловлен еще и тем, что до последнего времени в литературе (Бобров, 1973) существовало мнение об исчезновении мараттиевых, расцвет которых приходился на раннюю пермь—ранний триас, из флор северного полушария начиная с юрского периода. Тем ценнее для нас находка одного из них в составе богатейшей позднеюрской флоры юга нашей страны, в свое время изученной М. П. Долуденко и Ц. И. Сванидзе (1969).

Первоначально во флоре с. Цеси было установлено только два вида папоротников — *Cladophlebis denticulata* (Brongn.) Font. и *Sphenopteris* sp., что составляло не более 4 % от общего числа видов. Позднее, при более детальном изучении материалов, собранных в течение 5 полевых сезонов, в коллекции были обнаружены еще несколько отпечатков хвощей и спорносное перышко *Angiopteris*, описанное в данной статье. Эта находка не только увеличила процентное содержание папоротников в данной флоре, но и дала некоторые основания полагать, что на территории западной Грузии, климатически приуроченной к аридному поясу, в келловее, т. е. около 140 млн. лет назад, существовали низменные влажные участки с влаголюбивыми хвощами и папоротниками, одним из которых был *Angiopteris iberica*, сохранивший до наших дней уникальные черты своей морфологии.

Методика. Ископаемый экземпляр был отпрепарирован по модифицированному В. А. Красиловым методу Уолтона (Walton, 1923) и Эшби-Ленга (Lang, 1926). Кусочек породы с фитолеймой (часть перышка) покрывался бесцветным маникюрным лаком и помещался на 5 ч в концентрированную HCl, затем, после тщательной промывки водой, — на 1 сут в HF. В результате воздействия плавиковой кислоты растворился свободный кремнезем, порода расслоилась на тончайшие пластинки. После промывания пластинки с остатками фитолеймы, прикрепленными к лаковой пленке, помещались на 2—3 ч в концентрированную HNO₃. При этом фитолейма отделялась от пленки, в результате чего исследованию могли быть подвергнуты обе поверхности фитолеймы. Фрагменты с сорусами приклеивались лаком к небольшой металлической пластинке, после чего монтировались электропроводящей краской на предметные столики и опылялись золотом по обычной методике. Съемка производилась на сканирующем электронном микроскопе «JEOL» (Япония) в Биолого-почвенном институте Дальневосточного научного центра АН СССР (Владивосток). Спорангии и споры современных видов *Angiopteris* перед нанесением их на небольшие кусочки липкой пленки, приклеенные к предметному столику, предварительно выдерживались в течение 12—14 ч в 70 %-ном спирте. Съемка производилась на сканирующем электронном микроскопе C1WIKSCAN-100 (США) в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград).

Класс MARATTIOPSIDA

Порядок MARATTIALES

Семейство MARATTIACEAE (sensu Copeland, 1947)

Под ANGIOPTERIS Hoffm. 1796, non Adans., 1763.

1796. *Polypodium evectum* Forst. f. Fl. Ins. Austr. Prodr., p. 81.

Тип рода — *Angiopteris evecta* (Forst. f.) Hoffm. Comm. Soc. Reg. Sc. Gott. 12 (Cl. Phys.), 1796, t. 5, p. 29.

Д и а г н о з.* Ствол короткий, шарообразный, радиально-симметричный, массивно-мясистый; листья дважды перистые; главный черешок мясистый, зеленый, раздутый в основании; перья прикрепляются к главному стержню утолщенными основаниями вторичных черешков; жилки свободные. Сорусы дорсальные, продолговатые, расположенные вдоль жилок близко к краю; спорангии 2-рядные, в количестве до 20, тесно расположенные, соприкасающиеся, но не сросшиеся. Спорангии на верхушке имеют группу темных утолщенных клеток, напоминающих «кольцо» лептоспорангиатных папоротников, но не гомологичные ему. Возвратные — «ложные» жилки проходят от края пластинки между двумя жилками.

Количество выделяемых видов от 1 до 100 или 111 (Copeland, 1947; Holttum, 1954). Некоторые авторы предпочитают рассматривать их как один вид.

Angiopteris iberica ** Delle et Doludenko sp. nov.

Г о л о т и п: ГИН АН СССР, колл. 3326, обр. 10—67; Грузия, р. Барула, окрестности с. Цеси, поздняя юра, келловей. — Табл. I—III.

Д и а г н о з. Фертильные перышки узколанцетные, мелкие. Боковые жилки простые. Сорусы эллиптические, расположены почти посредине боковых жилок, состоят из 9—11 продолговатых несросшихся спорангиев. Щель раскрытия спорангиев почти равна их длине. Наружный слой стенки спорангия без устьиц. Споры почти округлые, тетрадные рубцы короткие, тонкие. Единичные споры овальные, с продольным простым узким лучом. Экзина равномерно слитнобугорчатая, почти одинаковая с дистальной и проксимальной сторон, бугорки закругленные, гребешки пологие, волнистые, доходят до краев рубца.

О п и с а н и е. Фертильное перышко узколанцетное, 16 мм длиной и 3.5 мм шириной. Основание расширенное, неравностороннее (косое). Верхушка заостренная, слева, по-видимому, слегка поврежденная. Край тупогорбчатый, с закругленными, направленными вверх зубчиками и относительно острыми выемками. Средняя жилка довольно тонкая, но четко выраженная, проходящая от самого основания до верхушки. Боковые жилки простые, низбегающие, отходят от главной в верхней части перышка под углом 40—45°, в нижней — под углом 60° и более. Возвратные — «ложные» жилки не видны или отсутствуют (табл. I, 1—3).

Сорусы в очертании широкоэллиптические, расположены на боковых жилках примерно на равном расстоянии от края пластинки и средней жилки, состоят из 9—11, чаще 10, свободных, тесно расположенных, обычно несросшихся спорангиев (табл. I, 2—4). Лишь в одном случае под электронным микроскопом удалось наблюдать два спорангия, в нижней части как будто сросшихся и имеющих общую стенку (табл. III, 3).

Спорангии продолговато-эллиптические, около 0.5 мм длиной, прикрепляются к жилке слегка суженным основанием (табл. I, 5; II, 1), располагаются в сорусе не в одной плоскости (табл. I, 4), раскрываются продольной щелью почти вдоль всей длины (табл. I, 5; II, 1), поверхность тапетума, различимая на дне щели, бугорчатая (табл. III, 4); на верхушке спорангия группа папиллоидных вздутых утолщенных клеток, отдаленно напоминающая «кольцо» лептоспорангиатных папоротников (табл. III, 1); стенки спорангия 3-слойные (табл. III, 2, 4), внешний, наружный слой без устьиц, состоит из удлинено-полигональных или продолговатых клеток, расположенных продольными рядами (табл. I, 5; II, 2).

Споры (табл. I, 6; II, 3, 4; III, 2—4) трилетные, шаровидные, в очертании округлые или широкоовальные. Тетрадный рубец короткий и тонкий, лучи слегка извилистые, иногда неравные по длине, короче радиуса споры на $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{3}$. Отметим, однако, что 3-лучевая щель видна лишь на единичных изолированных спорах, что, по-видимому, объясняется характером сохранности компактных

* Приводим перевод диагноза рода *Angiopteris*, составленного Дикситом и Паниграхи (Dixit, Panigrahi, 1969) при изучении мараттиевых Индии.

** Iberica (лат.) — от древнего названия Грузии (Iberia).

масс невысыпавшихся тетрад. Не исключено, что часть спор была монолетной. В частности, на одной из овальных спор с трудом просматривается продольный простой узкий луч. Экзина слитнобугорчатая. Бугорки разделены или слиты по 3—7 в пологие гребешки с волнистой поверхностью. Отдельные бугорки в очертании округлые, с поверхности закругленные, средней величины. Скульптура экзины с дистальной и проксимальной сторон почти одинаковая, равномерно бугорчатая по всей поверхности, бугорки и гребешки доходят до самых краев рубца.

С р а в н е н и е. Известно, что разделение мараттиевых на роды *Angiopteris* Hoffmann, *Macroglossum* Copeland, *Archangiopteris* Christ et Giesenhagen, *Marattia* Swartz, *Protomarattia* Hayata, *Danaea* Smith и *Christensenia* Maxon основано главным образом на различиях в характере спороношения. Юрский папоротник из Грузии по всем признакам, включая и строение спор, четко отвечает диагностике только рода *Angiopteris*. Именно поэтому вновь, как и в случае с *Marattia* (Делле, 1967), мы, разделяя точку зрения Харриса (Harris, 1961), относим юрское растение к современному роду.

До сих пор в литературе был известен только один ископаемый вид рода *Angiopteris* из среднеюрских отложений нижней Дельтовой серии (Lower Deltaic Series) Англии (Йоркшир) — *A. blackii* Van Cittert (Van Konijnenburg-Van Cittert, 1975), первоначально ошибочно названный автором вида (Van Cittert, 1966), как и современный папоротник, *Angiopteris neglecta* (Ching, Wang, 1959). По предложению Ван Циттерт (Van Cittert, 1966), в дальнейшем, возможно, к роду *Angiopteris* будет отнесен юрский *Angiopteridium californicum* Font. (Fontaine, 1896, 1900). Однако пока этот вопрос остается нерешенным. Остатки *A. blackii* из Англии чрезвычайно фрагментарны и представляют собой небольшой обрывок спороносного перышка, не имеющего ни верхушки, ни основания. Идентификация с ним кавказского растения оказалась невозможной не только потому, что материал был изучен с различной степенью детальности (пока не описаны ни споры, ни отдельные спорангии папоротника из Йоркшира). Даже по небольшому обрывку *A. blackii* легко отметить его существенные отличия от *A. iberica*: большая ширина сегмента (6 мм вместо 3.5 мм), бифуркирующие боковые жилки, почти вдвое меньшее число спорангиев в сорусах (6 вместо 10—11), к тому же расположенных несколько ближе к краю перышка, а не в его середине. В обоих случаях промежуточные — «ложные» жилки в ископаемом материале отмечены не были.

Для сравнения *A. iberica* с современными представителями р. *Angiopteris* был просмотрен большой гербарный материал по видам — *A. angustifolia* Presl, *A. ankolana* De Vriese, *A. cochinchinensis* De Vriese, *A. crassipes* Wall. и *A. evecta* (Forst. f.) Hoffm. и препараты спор из споротеки палинологической лаборатории Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. В целом фертильные перышки всех современных видов оказались значительно крупнее: 100—170 мм в длину при ширине 12—30 мм. Однако среди просмотренных экземпляров *A. evecta* были встречены и более мелкие листья, хотя и значительно крупнее юрских, с перышками 35—40×7—9 мм. Это вполне согласуется с представлениями Асама (Asama, 1960) и Стидда (Stidd, 1974) о том, что эволюция у *Angiopteris* шла от многократно разветвленных листьев с мелкими перышками к однажды или дважды перистому листу с широкими крупными сегментами.

Боковые жилки у современных видов большей частью ветвящиеся, причем бифуркация может происходить на различных расстояниях от главной жилки — и совсем рядом с ней (табл. IV, 6; V, 4), и на очень близком расстоянии от края пластинки (табл. IV, 6; V, 1, 2), Нередко, однако, на одних и тех же перышках встречаются и простые, неразвоенные жилки (табл. IV, 6; V, 1). Так называемые возвратные «ложные» жилки особенно отчетливо просматриваются только на свежем (оранжерейном) материале (табл. IV, 6), в гербарии же либо видны очень слабо (табл. IV, 2; V, 4), либо неразличимы совсем (табл. V, 1, 2), и, следовательно, как бы исчезают при высыхании листа. Возможно, именно в этом кроется одна из причин отсутствия возвратных жилок на ископаемом материале. Кроме того, при фоссилизации их следы могли также не сохраниться и потому, что, как выяснилось, «ложные» жилки анатомически не содержат более грубой проводящей ткани, т. е. не являются сосудисто-волокнистыми

пучками, а соответствуют только краю сегмента. Это в свою очередь подтверждает предположение о том, что «ложные» жилки, имеющиеся на листьях современных *Angiopteris*, являются лишь остатками границ краев более мелких элементарных сегментов древних представителей этого рода. Если это положение справедливо, становится вполне понятным отсутствие промежуточных возвратных жилок у юрских *A. neglecta* и *A. iberica*, и в этом случае поиски их не имели бы смысла.

Споры современных *Angiopteris*, как правило, округлые, с тонкими тетрадными рубцами, с прямыми, часто неравными по длине лучами диаметром 20—45 мкм, что в 1.5—3 раза превышает размеры спор *A. iberica*. Очень редко, однако, в препаратах отдельных видов встречаются также более мелкие билатеральные споры. Такое смещение трилетних и монолетних спор в пределах одного таксона является, по-видимому, одной из тех особенностей некоторых мараттиевых папоротников, которая сохраняется, судя по изученному ископаемому материалу (Harris, 1961; Делле, 1967), включая *A. iberica*, на протяжении 160—170 млн. лет. Экзина под обычным микроскопом выглядит мелкобугорчатой или короткошиповатой.

Более детально с помощью электронного сканирующего микроскопа были изучены спорангии и споры двух произвольно взятых современных видов *A. angustifolia* Presl (табл. IV, 3—5) и *A. evecata* (Forst. f.) Hoffm. (табл. V, 5, 6). Основные детали строения спорангиев и спор юрского папоротника (тип раскрытия спорангия, его многослойность, форма и расположение клеток наружного слоя, отсутствие на нем устьиц, характер экзины у спор) идентичны таковым у названных видов. Правда, спорангии *A. angustifolia* и *A. evecata* более округлые, их споры крупнее и лучи тетрадного рубца более прямые, чем у *A. iberica*. Однако эти отличия вполне укладываются в рамки видовых, т. е. не являются более глубокими, чем те, которые существуют между отдельными современными видами. В свою очередь это еще раз подтверждает справедливость включения юрского папоротника в обьем современного рода.

Местонахождение. Западная Грузия, Верхняя Рача, окрестности с. Цеси, левый приток р. Риони — р. Барула, темно-серые песчаные глины — зона *Macrocephalites macrocephalus*, нижний келловей, обнажение № 10 (Долуденко, Сванидзе, 1969).

Номенклатурные замечания. Как уже было отмечено, название *Angiopteris* применительно к ископаемому материалу впервые было использовано Ван Циттерт (Van Cittert, 1966). Из двух родов — *Angiopteridium* Schimp., встречающегося исключительно в палеоботанической литературе, и *Angiopteris* Hoffm. — предпочтение было отдано последнему, поскольку фертильное перышко юрского папоротника из Англии имело характерные признаки современного рода, в то время как статус *Angiopteridium*, по мнению Ван Циттерт, был недостаточно ясен. Род *Angiopteridium* был установлен Шимпером в 1869 г. (Schimper, 1869, с. 603, табл. 38, фиг. 1—6) для мараттиевых папоротников из рэтских отложений Баварии, причем в качестве типового вида был избран фертильный лист *Taeniopteris muensteri* Goerr. (Goeppert, 1841—1846, с. 51, табл. 4, фиг. 2, 3). Еще Гёпперт при описании *T. muensteri* указывал на значительное сходство его органов спороношения с таковыми у современного *Angiopteris evecata* (Forst. f.) Hoffm., изображенного им в той же работе на табл. 4, фиг. 4, 5. Это же сходство было также отмечено и Шимпером (Schimper, 1869), отнесшим к своему новому роду *Angiopteridium* десять видов, большинство из которых было ранее описано под другими родовыми названиями, а именно: *Taeniopteris* (*T. angustifolium* Schenk, *T. spathulatum* McClell), *Stangerites* (*S. ensis* Oldh.) и др. Среди них только *Angiopteridium hoerense* был новым видом. В той же работе Шимпер (Schimper, 1869, с. 607) установил и род *Marattiopsis* с типовым видом *M. dentatus* (Goepp.) Schimp. (= *Aspidites dentatus* Goepp.: Goeppert, 1836, с. 355, табл. 21, фиг. 7 — стерильный лист). Впоследствии оказалось, что отмеченное Гёппертом (Goeppert, 1841—1846) сходство *Taeniopteris muensteri* Goerr. с *Angiopteris evecata* (Forst. f.) Hoffm. является не столь уж глубоким, так как спорангии *T. muensteri* Goerr. = *Angiopteridium muensteri* (Goepp.) Schimp. (т. е. типового вида рода *Angiopteridium*) и *Angiopteridium hoerense* срастаются в синангии, как у *Marattia* Swartz, а не остаются

свободными, как у *Angiopteris* Hoffm. Именно на этом основании Шимпер в 1874 г. (Schimper, 1874) предложил упразднить род *Angiopteridium*, а все виды, которые он (Schimper, 1869, с. 603) раньше относил к этому роду, отнести к роду *Marattiopsis* (Schimper, 1874, с. 514), в названии которого отразил сходство с ныне живущей *Marattia*, что не противоречит ст. 57 Международного кодекса ботанической номенклатуры (МКБН, 1974). Только этим и можно объяснить выбор Эндрюсом (Andrews, 1970) типового вида для рода *Marattiopsis*, а именно — *M. muensteri* (Goepf.) Schimp. = *Angiopteridium muensteri* (Goepf.) Schimp. = *Taeniopteris muensteri* Goepf. Полностью ли это, однако, соответствует правилам МКБН? Ведь, как было отмечено ранее, типовым видом *Marattiopsis* был назван *M. dentatus* (Goepf.) Schimp., установленный, правда, на основании изучения только стерильного листа. По-видимому, именно это сомнение и отражено в справочнике Эндрюса (Andrews, 1970, с. 126). Что же касается рода *Angiopteridium*, то в отношении его можно считать установленным следующее: 1) строение органов спороношения у родов *Angiopteris* и *Angiopteridium* различно; 2) строение органов спороношения *Angiopteridium* идентично таковому современного рода *Marattia*; 3) *Angiopteridium* и *Marattiopsis* являются синонимами, из которых автор этих родов Шимпер выбрал название *Marattiopsis*, упразднив *Angiopteridium* (Schimper, 1874, с. 514), на основании чего все виды, которые Шимпер в свое время отнес к р. *Angiopteridium* (Schimper, 1869, с. 603), стали относиться к *Marattiopsis* (*M. muensteri*, *M. hoerensis*), если их листья были фертильными, и к *Taeniopteris* (*T. spathulata*, *T. ensis*, *T. angustifolium*), если листья были стерильными.

Резюмируя изложенное, считаем выбор названия *Angiopteris* для юрского папоротника из Грузии таксономически обоснованным.

В заключение авторы считают своим приятным долгом выразить сердечную благодарность Т. М. Харрису (Т. М. Harris), Л. А. Куприяновой и С. В. Мейену за ценные советы и консультации, полученные во время работы над данной статьей.

Л и т е р а т у р а

- Бобров А. Е. Морфология спор *Marattiaceae* s. l. и место семейства в системе Pteropsida. — В кн.: Морфология пыльцы и спор современных растений. Л., 1973, с. 40—42. (Тр. III Междунар. палинол. конф. Новосибирск, 1971 г.).
- Делле Г. В. Среднеюрская флора Ткварчельского угленосного бассейна (Закавказье). — Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 8, Палеоботаника, 1967, вып. 6, с. 51—132.
- Долуденко М. П., Сванидзе Ц. И. Позднеюрская флора Грузии. М., 1969. 116 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 178).
- Международный кодекс ботанической номенклатуры. Л., 1974. 269 с.
- Тахтаджян А. Л. Высшие растения. I: От псилофитовых до хвойных. М.; Л., 1956. 488 с.
- Adanson M. Familles des plants. Paris, 1763, pt. 1. 190 p. pt 2. 640 p.
- Andrews H. N. Index of generic names of fossil plants, 1820—1965. — U. S. Geol. Surv. Bul., 1970, N 1300, p. 1—354.
- Asama K. Evolution of the leaf forms through the ages explained by successive retardation and neoteny. — Sci. Rep. Tohoku Univ., Sendai, sec. ser. (Geology), 1960, spec. vol. 4, p. 252—280.
- Bitter G. *Marattiaceae*. — In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1902, Bd 1, Abt. 4, S. 1—808.
- Bower F. O. The Ferns (Filicales) treated comparatively with a view to their natural classification. Cambridge, 1923, vol. 1. 359 p.
- Cning R. C., Wang C. H. Materials for the Pteridophytic flora of Hainan. — Acta phytotaxon. Sinica, 1959, vol. 8, N 2, p. 125—171.
- Copeland E. B. Genera Filicum. — The genera of ferns. Waltham, 1947. 249 p.
- De Vriese W. H., Harting P. Recherches sur l'anatomie, l'organogénie et l'histiogénie du genre *Angiopteris* et de considérations sur la structure des fougères en general: Monographie des *Marattiaceae*. Leide et Dusseldorf, 1853. 60 p.
- Dixit R. D., Panigrahi G. Studies in Indian Pteridophytes. III. The family *Marattiaceae* (sensu Copeland, 1947) in India. — Bull. Bot. Surv. India, 1969 (1972), vol. 11, N 3—4, p. 367—371.
- Fontaine W. M. Notes on some Mesozoic plants from near Oroville, California. — Amer. J. Sci., ser. 4, 1896, vol. 2, p. 273—275.
- Fontaine W. M. — In: Ward L. F. States of the Mesozoic floras of the United States. The older Mesozoic. — U. S. Geol. Surv., 20th Ann. Rept., 1900, pt 2, p. 213—430.
- Goepfert H. R. Systema filicum fossilium: Die fossilen Farrenkräuter. — Nova Acta Leopoldina, 1836, Bd 17, S. 1—486.
- Goepfert H. R. Les genres des plantes fossiles. 1841—1846; p. 1—70 (1841); p. 71—118 (1842); p. 119—154 (1846).
- Harris T. M. The Yorkshire Jurassic flora. I. Thallophyta—Pteridophyta. London, 1961. 212 p.

- Hoffmann G. F. Descriptiones et icones plantarum. Commentationes Societatis Regiae Scientiarum Gottingensis. 1796, vol. 12, p. 22—37.
- Holtum R. E. A revised Flora of Malaya. The ferns of Malaya. II. Singapore, 1954. 643 p.
- Lang W. H. A cellulose-film transfer method in the study of fossil plants. — Ann. Bot., 1926, vol. 40, p. 710—741.
- Morucchio G. B. Osservazioni palinologiche sulle Marattiales. — Webbia, 1973, vol. 28, N 2, p. 479—489.
- Pichi-Sermolli R. E. G. Names and types of fern genera. 2. Angiopteridaceae, Marattiaceae, Danaeaceae, Kaulfussiaceae, Matoniaceae, Parkeriaceae, Adiantaceae. — Webbia, 1956, vol. 12, N 2, p. 339—373.
- Pichi-Sermolli R. E. G. Adumbratio Florae Aethiopicae. 16. Marattiaceae. — Webbia, 1969, vol. 23, N 2, p. 329—351.
- Presl C. B. Genera et species ordinum dictorum Marattiaceae, Ophioglossaceae, Osmundaceae, Schizaeaceae et Lycopodiaceae. Suppl. Tentaminis Pteridographiae continens. Pragae, 1845. 119 p.
- Schimper W. P. Traité de paleontologie végétale. I. Paris, 1869. 740 p.
- Schimper W. P. Traité de paleontologie végétale. III. Paris, 1874. 896 p.
- Stidd B. M. Evolutionary trends in the Marattiales. — Ann. Missouri Bot. Garden, 1974, vol. 61, N 2, p. 388—407.
- Van Cittert J. H. A. Palaeobotany of the mesophytic. II. New and noteworthy Jurassic fern from Yorkshire. — Acta bot. neer., 1966, vol. 15, N 2, p. 284—289.
- Van Konijnenburg-Van Cittert J. H. A. Angiopteris blackii van Cittert nom. nov. — Rev. Palaeobot. and Palynol., 1975, vol. 20, N 3, p. 215.
- Walton J. On a new method of investigating fossil plant impressions or incrustations. — Ann. Bot., 1923, vol. 37, N 147, p. 379—391.

П. И. Дорофеев

О ПЛИОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ ДЕР. ДВОРЕЦ НА ДНЕПРЕ

В высоком обрыве правого берега Днепра на южной окраине дер. Дворец Гомельской обл. вскрываются в основном четвертичные пески, перекрытые днепровской (рисской) мореной. В основании этого обнажения от уреза воды и до 1 м выше него выходят темно-серые пластичные глины с плиоценовыми растительными остатками. Впервые эту флору собрал и опубликовал предварительные данные о ней Ф. Ю. Величkevич (1970). Сведения о плиоценовом возрасте этих глин, ранее считавшихся четвертичными, привлекли внимание геологов к этому обнажению, поэтому белорусский академик Г. И. Горецкий организовал специальную поездку в дер. Дворец за сбором растительных остатков, который производили белорусские палеокарпологи Ф. Ю. Величkevич, Г. И. Литвинюк и Т. В. Якубовская. Более недели эта бригада работала на обнажении, отмывая растительные остатки, в результате была собрана большая коллекция мегаспор, семян и плодов, по которой устанавливается основная дворецкая флора. Но пока опубликованы лишь предварительные данные об этой флоре (Дорофеев, Величkevич, 1971; Дарафеев, Величkevич, 1971; Величkevич, 1975). Часть этой коллекции была передана для обработки мне.

Дворецкая флора — верхнеплиоценовая. Она воспроизводит довольно естественную растительность нескольких близких сообществ. Исследованная порода отлагалась в спокойном водоеме типа озера или большой старицы, куда попадали остатки растений, обитавших в этом водоеме, и остатки растений прибрежных болот, разнообразных лугов, кустарниковых зарослей, обнаженных субстратов (песчаные отмели, береговые обрывы, овраги) и настоящих лесов, сносившиеся в тот же водоем. Далекого переноса и переотложения растительного материала из более древних отложений не наблюдалось, флора одновозрастная, хотя и довольно разнообразная. По остаткам попавшей ко мне коллекции были определены следующие растения.

<i>Salvinia tuberculata</i> Nikit.	15 мегаспор
<i>S. aphtosa</i> Welicz.	Много »
<i>Azolla interglacialis</i> Nikit.	45 »
<i>A. pseudopinnata</i> Nikit.	1 »
<i>Pilularia pliocenica</i> Dorof.	1 »
<i>Selaginella reticulata</i> Dorof. et Welicz.	Много мегаспор
<i>S. borysthonica</i> Dorof. et Welicz.	90 »
<i>Isoetes</i> sp.	4 »
<i>Pinus</i> sp.	6 семян, обл. хвон
<i>Larix</i> sp.	3 семени, 2 укороч. побега
<i>Picea</i> sp.	2 семени, 1 обл. хвон

<i>Juniperus</i> sp.	1 семя
<i>Typha pliocenica</i> Dorof.	2 »
<i>T. lipetskiana</i> Dorof.	9 »
<i>Sparganium crassum</i> Nikit.	8 андокарпов
<i>S. fusicarpum</i> Dorof.	18 »
<i>S. cf. emersum</i> Hornem.	Много »
<i>S. goretzkyi</i> Dorof.	5 »
<i>Polamogeton praemaackianus</i> Welicz.	9 »
<i>P. felizi</i> Dorof.	6 »
<i>P. ultimus</i> Dorof.	1 »
<i>P. compressoides</i> Dorof.	1 »
<i>P. cf. acutifolius</i> Link	9 »
<i>P. cf. trichoides</i> Cham. et Schlecht.	9 »
<i>P. obtusus</i> Dorof.	6 »
<i>P. mamillatus</i> Dorof.	11 »
<i>P. digynoides</i> Dorof.	25 »
<i>P. parvulus</i> Dorof.	26 »
<i>P. cf. vaginatus</i> Turcz.	1 »
<i>P. praelongatus</i> Dorof.	6 »
<i>P. cf. natans</i> L.	38 »
<i>P. cf. alpinus</i> Balb.	2 »
<i>P. cf. pusillus</i> L.	6 »
<i>P. cf. perfoliatus</i> L.	10 »
<i>Najas major-pliocenica</i> Dorof.	Много семян
<i>Caulinia palaeotenuissima</i> Dorof.	» »
<i>C. minor</i> (Alt.) Coss. et Germ.	» »
<i>Luronium praenatans</i> Dorof.	3 плода
<i>Alisma minimum</i> (Nikit.) Dorof.	Много плодов и семян
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	» » »
<i>Alismataceae</i> gen.	» семян
<i>Butomus cf. umbellatus</i> L.	22 семени
<i>Stratiotes intermedius</i> (Hartz) Chndl.	2 »
<i>Setaria</i> sp.	6 колосков
<i>Scirpus atroviroides</i> Dorof.	Много плодов
<i>S. liratus</i> Dorof.	» »
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	20 плодов
<i>E. praemaximowiczii</i> Dorof.	Много плодов
<i>Carex rostrata-pliocenica</i> Szafer	6 »
<i>C. paucifloroides</i> Welicz.	8 »
<i>C. blysmoides</i> Dorof.	Много »
<i>Carex</i> sp.	» »
<i>Iris kryštofovichii</i> Dorof.	2 семени и обломки
<i>Lemna cf. trisulca</i> L.	2 семени
<i>L. cf. minor</i> L.	7 »
<i>Salix</i> sp.	1 коробочка
<i>Myrica borysthenica</i> Dorof. et Welicz.	Много плодов
<i>Betula felizi</i> Dorof.	Много плодов и чешуй
<i>Quercus</i> sp.	Обл. плюсок
<i>Chenopodium hybridum</i> L.	17 семян
<i>Ch. polyspermum</i> L.	2 »
<i>Ch. album</i> L.	1 »
<i>Ch. glaucum</i> L.	6 »
<i>Ch. rubrum</i> L.	10 »
<i>Polycnemum arvense</i> L.	1 »
<i>Arenaria</i> sp.	2 »
<i>Dianthus</i> sp.	1 »
<i>Polygonum</i> sp.	1 плод
<i>Rumex graminifolium</i> Lamb.	Много плодов
<i>R. hydrolapathum</i> Huds.	20 »
<i>Urtica europaea</i> Dorof.	20 »
<i>Nymphaea pallida</i> Dorof.	26 семян
<i>N. cf. alba</i> L.	4 »
<i>Nuphar cf. lutea</i> (L.) Smith	14 »
<i>N. adveniformis</i> Dorof.	9 »
<i>Euryale</i> sp.	Обломки семян
<i>Ceratophyllum</i> e gr. <i>demersum</i> L.	6 плодов
<i>C. submersum</i> L.	1 »
<i>Ranunculus pusillus</i> Dorof.	36 »
<i>R. sceleratoides</i> Nikit.	32 »
<i>R. cf. acer</i> L.	2 »
<i>Batrachium</i> sp.	22 »
<i>Thalictrum pliocenicum</i> Dorof.	20 »
<i>Prunus</i> sp.	1 андокарп
<i>Crataegus cf. rivularis</i> Nutt.	4 »
<i>Crataegus</i> sp.	2 »

<i>Rosa</i> sp.	8 эндокарпов
<i>Sorbus</i> sp.	2 »
<i>Spiraea gomeliana</i> Dorof.	Много соплодий
<i>Rubus caesius</i> L.	2 эндокарпа
<i>R. cf. occidentalis</i> L.	2 »
<i>R. idaeus</i> L.	2 »
<i>Potentilla pliocenica</i> E. Reid	6 плодов
<i>Potentilla</i> sp.	20 »
<i>Euphorbia</i> sp.	Обл. семян и створки
<i>Viola cf. alba</i> Bess.	1 семя
<i>V. cf. uliginosa</i> Bess.	16 »
<i>Acer tataricum</i> L.	1 эндокарп
<i>Frangula alnus</i> Mill.	5 »
<i>Tilia tenuicarpa</i> Dorof.	21 плод
<i>Lythrum salicaria</i> L.	21 семя
<i>Elatine hydropiperoides</i> Dorof. et Welicz.	Масса семян
<i>E. pseudoalsinastrum</i> Dorof. et Welicz.	14 »
<i>Hypericum foveolatum</i> Dorof.	Много »
<i>Hypericum</i> sp.	9 »
<i>Trapa</i> sp.	Обл. плодов
<i>Myriophyllum spinulosum</i> Dorof.	1 эндокарп
<i>M. cf. pseudospicatum</i> Dorof.	3 »
<i>Proserpinaca</i> sp.	Половинка плода
<i>Hippuris vulgaris</i> L.	10 эндокарпов
<i>Cicula cf. virosa</i> L.	25 плодов
<i>Sium cf. latifolium</i> L.	2 »
<i>Swida sanguinea</i> (L.) Opiz	1 эндокарп
<i>S. stolonifera</i> (Michx.) Opiz	1 »
<i>Chamaedaphne</i> sp.	1 семя
<i>Vaccinium</i> sp. 1	3 »
<i>Vaccinium</i> sp. 2	2 »
<i>Lysimachia nikitinii</i> Dorof.	Много семян
<i>Lysimachia</i> sp.	1 семя
<i>Menyanthes cf. trifoliata</i> L.	5 »
<i>Lycopus pliocenicus</i> Dorof.	Много плодов
<i>Stachys pliocenica</i> Dorof.	» »
<i>Menta pliocenica</i> Dorof.	» »
<i>Solanum dulcamara</i> L.	1 семя
<i>Valeriana cf. sambucifolia</i> Mikan	1 плод
<i>Taraxacum</i> sp.	1 »
<i>Carduus</i> sp.	2 »
<i>Crepis</i> sp.	1 »

В приведенном списке 126 названий. Из них 30 определено до рода, т. е. об этих растениях мы мало знаем по причине неполноты коллекций (*Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Juniperus*) или из-за плохой изученности мегаспор, семян или плодов в основном больших и полиморфных родов (*Isoetes*, *Carex*, *Salix*, *Rosa*, *Potentilla* и др.). Много видовых определений сделано с оговоркой cf. (conformis, т. е. похожий), что свидетельствует лишь о большом или малом сходстве ископаемых остатков с соответствующими органами современных растений, но не об их тождестве. В большинстве случаев такие растения еще недостаточно изучены. Часть их, возможно, близка к современным европейским, но у многих связи более далекие. Мы часто забываем, что рассматриваем ископаемую и еще плиоценовую флору, и, заметив общую эволюционную ее продвинутость в сравнении с более древними третичными и приближение многих ее видов к современным европейским, полагаем, что это уже настоящие современные виды. Наблюдение за развитием многих родов показывает, что становление вполне современных видов из близких вымерших — длительный и многоэтапный процесс. По той же причине мы нередко сильно омолаживаем рассматриваемые, особенно плиоценовые флоры, стратиграфия которых не только стоит на низком уровне, но и запутанна.

В 6 км ниже по правому же берегу р. Днепра имеется сходное с дворецким обнажение у дер. Холмеч, где на самом бечевнике шурфом вскрывается линза торфянистых глин, залегающих от уреза воды и до 6 м ниже него. Флора этих торфянистых глин более богатая в сравнении с дворецкой и более древняя, по типу кинельская (Дорофеев, 1971; Дарафеев, Величкевич, 1971). Старыми геологами, работавшими в Куйбышевском Поволжье, выделялась пресноводная кинельская свита (название по р. Кинель), относимая к среднему плиоцену.

Верхний же плиоцен они начинали с солоноватоводной толщи акчагыла. Позднее наблюдениями в Башкирии было установлено, что акчагыльская ингрессия имела несколько фаз. Ранняя, еще незначительная ингрессия солоноватых вод оставила карламанский горизонт. Затем солоноватые воды ушли, и в регрессивную фазу отложились пресноводные осадки кумурлинского горизонта. Основная же толща солоноватоводных осадков отложилась в максимальную фазу акчагыльской ингрессии, которая оставила в Башкирии зилим-васильевский горизонт. Современные геологи относят карламанский и кумурлинский горизонты к акчагылу, т. е. к низам верхнего плиоцена. Флора же этих горизонтов сохраняет основу прежнего состава и практически неотличима от среднеплиоценовой, доакчагыльской. К кинельскому типу относятся флоры Кривоборья и Урыва в Воронежской обл. (Никитин, 1957), а также многие флоры Башкирии, Татарии, Куйбышевской, Ростовской, Рязанской и Липецкой областей.

В сравнении с соседней по территории флорой Холмеча дворецкая флора утратила много характерных кинельских (доакчагыльских) элементов: *Salvinia glabra* Nikit., *Salvinia* e sect. *Cerebrata*, *Selaginella pliocenica* Dorof. с крупными ячейками на мегаспорах, *Typha pseudoovata* Dorof., *Sparganium noduliferum* C. et E. Reid, *Potamogeton longistylus* Dorof., *P. cholmeczensis* Dorof., *Caulinia scrobiculata* Dorof., *Caldesia* e gr. *cylindrica* (E. Reid) Dorof., *Betula* e gr. *longisquamosa* Maedl., *B. cholmeczensis* Dorof., *Humulus scabrellus* Dorof., *Brasenia* e gr. *tuberculata* C. et E. Reid, *Nymphaea borysthénica* Dorof., *Nuphar canaliculata* C. et E. Reid, крупноплодные *Ranunculus*, *Staphylea* cf. *trifolia* L., *Hypericum tertiærum* Nikit., *Decodon bashkiricus* Dorof., *D. tanaiticus* Dorof., два вида *Proserpinaca*, *Lycopus strumosus* Dorof., *Naumburgia subthyriflora* Nikit. Основная часть этих видов — типично кинельские, но многие имеют близкие или иногда почти тождественные формы в раннем плиоцене Европы, а некоторые даже в верхнемиоценовых флорах Сибири, поэтому все они являются древним третичным ядром, не перешедшим в верхний плиоцен, свидетельствуя о существенной смене растительности и, очевидно, условий существования.

К дворецкому времени во многих родах, общих для холмечской и дворецкой флор, произошла замена архаичных форм производными от них формами типа *Potamogeton borysthénicus* Dorof. — *P. ultimus* Dorof., *P. compressoides* Dorof. или *Nymphaea pusilla* Dorof. — *N. pallida* Dorof., что свидетельствует хотя бы о частичной преемственности этих флор. Но чаще более молодые формы не связаны с древними. Очевидно это новые формы, скорее сформировавшиеся где-то севернее еще в холмечское время и сместившиеся к югу вместе с новой флорой. В дворецкой флоре сохранилось немало типично кинельских форм, заметно деградировавших морфологически и фитоценологически или перешедших в новую флору почти без изменений. Это *Azolla pseudopinnata*, *Salvinia tuberculata*, *Selaginella reticulata*, *Pilularia pliocenica*, *Najas major-pliocenica*, *Caulinia palaeotenuissima*, *Alisma minimum*, *Stratiotes intermedius*, *Elatine pseudoalsinastrium*.

Для дворецкой флоры характерно появление новых форм, неизвестных в среднем плиоцене. Это *Azolla interglacialis*, *Selaginella borysthénica*, *Potamogeton praemaackianus*, *P. didynoides*, *P. felixi*, *P. parvulus*, *P. praelongatus*, *P. obtusus*, *P. cf. alpinus*, *Caulinia minor*, *Scirpus liratus*, *Nymphaea pallida*, *Stachys pliocenica*, *Mentha pliocenica*, *Lycopus pliocenicus*. Этот комплекс неофитов также свидетельствует о резкой смене состава флоры, которая произошла ко времени отложения дворецких глин. Аналогичную смену фиксируют сходные флоры из многих пунктов центральных областей Русской равнины, в которых представлены те же, что и в дворецкой флоре, неофиты или близкие к ним формы. Подобная же смена имела место во флорах Башкирии, где с дворецкой флорой сопоставляются флоры из отложений максимальной фазы акчагыльской ингрессии (зилим-васильевский горизонт), относимых к среднему акчагылу. Этому же времени отвечают, очевидно, и верхнеплиоценовые флоры из центра Русской равнины и дворецкая флора. Флора Дворца — настоящая плиоценовая флора, и не молодая, и тем более не самая поздняя флора плиоцена. Как долго просуществовала в Восточной Европе флора дворецкого типа — сейчас сказать трудно, так как еще не найдены флоры верхнего акчагыла и всего апшерона. Но, по-видимому, еще где-то в апшероне дворецкую флору сменила новая флора, в целом

гораздо более близкая к современной и содержащая основные элементы плейстоценовых флор ледникового типа, какие широко известны на Русской равнине и в Западной Сибири начиная с минделя.

В дворецкой флоре много видов, с оговоркой или без нее приведенных под современными названиями. Все они широко распространены, все близки к названным современным видам, но какие-то мелкие детали морфологии их остатков не вполне совпадают и в будущем какая-то их часть будет переведена в вымершие виды. Это виды *Sparganium*, *Potamogeton*, *Sagittaria*, *Chenopodium*, *Polycnemum*, *Dianthus*, *Arenaria*, *Polygonum*, *Rumex*, *Euphorbia*, *Viola*, *Lythrum*, *Hippuris*, *Cicuta*, *Sium*, *Chamaedaphne*.

Как и в более древних третичных флорах, в дворецкой имеются виды, связанные с видами современных флор Восточной Азии и Северной Америки. Связи с флорой Восточной Азии проявляются следующим образом:

<i>Potamogeton praemaackianus</i> Welicz.	— <i>P. maackianus</i> A. Benn.
<i>P. digynoides</i> Dorof.	— <i>P. digynus</i> Wall., <i>P. distinctus</i> A. Benn.
<i>P. ultimus</i> Dorof.	— <i>P. manschuriensis</i> A. Benn.
<i>Eleocharis praemaximoviczii</i> Dorof.	— <i>E. maximoviczii</i> Zinserl.
<i>Spiraea gomeliana</i> Dorof.	— <i>S. betulifolia</i> Pall.
<i>Lysimachia nikitinii</i> Dorof.	— <i>L. davurica</i> Ledeb.

С флорой Северной Америки связаны следующие виды:

<i>Nuphar adveniformis</i> Dorof.	— <i>N. advena</i> Ait.
<i>Crataegus</i> cf. <i>rivularis</i> Nutt.	— <i>C. rivularis</i> Nutt.
<i>Rubus</i> cf. <i>occidentalis</i> L.	— <i>R. occidentalis</i> L.
<i>Myriophyllum spinulosum</i> Dorof.	— <i>M. farwellii</i> Morong
<i>Swida</i> cf. <i>stolonifera</i> (Michx.) Opiz	— <i>S. stolonifera</i> (Michx.) Opiz

Есть во флоре и виды одновременно близкие как к восточноазиатским, так и к североамериканским:

<i>Scirpus atroviroides</i> Dorof.	— <i>S. atrovirens</i> Willd., <i>S. brunneus</i> Muhl. (США), <i>S. concolor</i> Maxim., <i>S. fuirenoides</i> Maxim. (Япония)
<i>Scirpus liratus</i> Dorof.	— <i>S. americanus</i> Pers., <i>S. pungens</i> Vahl (США), <i>S. nipponicus</i> Makino (Япония)
<i>Hypericum foveolatum</i> Dorof.	— <i>H. androflorum</i> Michx., <i>H. microsepalum</i> Torr. et Gray (США), <i>H. attenuatum</i> Choisy, <i>H. yezoense</i> Maxim. (Вост. Азия)
<i>Alisma minimum</i> Nikit.	— <i>A. orientale</i> (Sam.) Juz. (Вост. Азия), <i>A. triviale</i> Pursh (США)
<i>Lycopus pliocenicus</i> Dorof.	— <i>L. lucidus</i> Turcz. (Вост. Азия), <i>L. exaltatus</i> L. (от Европы до Вост. Азии), <i>L. americanus</i> Muhl.

Для дворецкой флоры характерно наличие вымерших видов, близких к современным европейским, но ныне распространенным южнее, западнее или на Кавказе:

<i>Selaginella borysthenea</i> Dorof. et Welicz.	— <i>S. helvetica</i> (L.) Spring
<i>Pilularia pliocenica</i> Dorof.	— <i>P. globulifera</i> L.
<i>Typha pliocenica</i> Dorof.	— <i>T. minima</i> Funk.
<i>Luronium praenaltans</i> Dorof.	— <i>L. natans</i> (L.) Rafin.
<i>Tilia tenuicarpa</i> Dorof.	— <i>T. caucasica</i> Rupr.

Весьма интересно наличие в дворецкой флоре вымерших видов, связанных с современными европейскими, но ныне распространенных севернее:

<i>Potamogeton</i> cf. <i>vaginatus</i> Turcz.	— <i>P. vaginatus</i> Turcz.
<i>Caulinia palaeotenuissima</i> Dorof.	— <i>C. tenuissima</i> (A. Br.) Tzvel.
<i>Myrica borysthenea</i> Dorof. et Welicz.	— <i>M. gale</i> L.

Много в дворецкой флоре вымерших видов, близких к современным европейским и довольно широко распространенных в Европе:

<i>Typha lipetskiana</i> Dorof.	— <i>T. latifolia</i> L.
<i>Najas major-pliocenica</i> Dorof.	— <i>N. major</i> All.
<i>Stratiotes intermedius</i> (Hartz) Chndl.	— <i>S. aloides</i> L.
<i>Ranunculus pusillus</i> Dorof.	— <i>R. reptans</i> L., <i>R. flammula</i> L.
<i>Elatine hydropiperoides</i> Dorof. et Welicz.	— <i>E. hydropiper</i> L., <i>E. hungarica</i> Moes.
<i>E. pseudoalsinastrum</i> Dorof. et Welicz.	— <i>E. alsinastrum</i> L.

У некоторых видов дворецкой флоры связи с современными еще не установлены и родственные их отношения пока не ясны. Это *Azolla pseudopinnata*, *A. interglacialis*, *Salvinia tuberculata*, *Selaginella reticulata*, *Sparganium crassum*, *Potamogeton felixi*, *P. parvulus*, *P. mamillatus*, *Nymphaea pallida*, *Thalictrum pliocenicus*, *Potentilla pliocenica*. С более древними третичными видами некоторые из них связаны, т. е. это какие-то поздние производные настоящей третичной флоры. С современными же видами связи их, несмотря на указания о родстве некоторых, все же неопределенные. Сходные в чем-то современные виды, например с *Azolla interglacialis*, имеются в Калифорнии, Южной Америке, на юге Восточной Азии и Австралии. Но эти современные виды чем-то отличаются морфологически и очень резко фитоценотически, обитая в сообществах, совсем не сходных с условиями позднего плиоцена и плейстоцена Европы и Сибири. Так же обстоит дело и с *Azolla pseudopinnata*, едва ли верно сравниваемой с современной *A. pinnata* A. Вг. из Индии. Возможно, часть подобных видов ни в какие далекие убежища не попала и полностью вымерла здесь же в Европе и Сибири. А в убежищах сохранились производные каких-то других видов, в прошлом распространенных в иных местах и в основном южнее.

Перечисленные группы дворецкой флоры в общем те же, что и в более древних третичных флорах, но виды дворецкой флоры менее экзотичны и связаны не с видами южных областей современных убежищ, т. е. не с современными флорами Центрального и Юго-Западного Китая, Гималаев, Индии, а в основном с флорами Маньчжурии, п-ова Корея, Уссурийского края и даже Восточной Сибири. То же наблюдается и в связях с родственными североамериканскими видами.

Как видно из беглого анализа, в дворецкой флоре есть виды с неустановленными связями; виды, связанные с современными флорами Восточной Азии и Северной Америки; виды, близкие к современным кавказским или южноевропейским, и виды, в разной степени родственные современным и широко распространенные в Европе.

Для всех известных среднерусских флор дворецкого типа характерно появление первых представителей форм, которые после незначительных преобразований войдут в комплекс флор ледникового типа. Это *Selaginella*, близкая к *S. helvetica*. В этих же флорах появляются рдесты, близкие к современным *P. filiformis*, *P. vaginatus*, очень редко и только в самых верхах плиоцена формы, близкие к современному *P. sibiricus*. В нескольких верхнеплиоценовых флорах центра Русской равнины встречаются *Betula*, близкие к современным *B. nana* и *B. humilis*. Флоры ледникового типа формировались постепенно, еще в недрах верхнеплиоценовых флор типа дворецкой. Флоры верхнего акчагыла и всего апшерона должны быть беднее дворецкой. В них еще доживали какие-то главным образом уже переработанные элементы дворецкой, возможно и более ранних плиоценовых флор, возрастало число почти и совсем современных европейских видов и становились более заметными элементы флор ледникового типа. Но все флоры дворецкого типа еще далеко не ледниковые.

Дворецкая флора — лесная. В ней представлены хвойные *Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Juniperus* и листопадные деревья и кустарники — *Salix*, *Myrica*, *Betula*, *Quercus*, *Acer*, *Tilia*, *Prunus*, *Sorbus*, *Crataegus*, *Rosa*, *Spiraea*, *Frangula*, *Swida* и более мелкие *Vaccinium*, *Arctostaphylos*, *Chamaedaphne*. Такими же в общем типе проявляются и другие флоры верхнего плиоцена Липецкой, Тамбовской, Рязанской, Московской областей, Татарии и Башкирии, хотя в каждой области имелись местные особенности.

В том же обнажении у дер. Дворец Р. А. Зиновой была сделана расчистка 8, вскрывшая более низкие слои на самом урезе воды. Из них Г. И. Литвинюк отмыл растительную труху и прислал ее мне для исследования. В ней были обнаружены остатки следующих растений:

Pinus sylvestris L.

3 шишки, много чешуй, много
пучков из 2, реже и из 3 хво-
инок

Picea sp.

Juniperus sp.

Sparganium cf. *crassum* Nikit.

Sparganium sp.

Potamogeton pectinatus L.

P. praelongatus Dorof.

P. praemaackianus Weliczek.

P. obtusus Dorof.

P. trichoides Cham. et Schlecht. $\times$ *acutifolius* Link

P. pusillus L. $\times$ *rutilus* Wollg.

P. parvulus Dorof.

P. e gr. *perfoliatus* L.

Stratiotes intermedius (Hartz) Chandel.

Scirpus atroviroides Dorof.

S. liratus Dorof.

Eleocharis palustris (L.) Roem. et Schult.

E. praemaximowiczii Dorof.

Carex rostrata-pliocenica Szafer

Carex spp.

Iris kryštofovichii Dorof.

Leitneria sp.

Myrica borysthena Dorof. et Weliczek.

Betula e sect. *Albae*

Rumex graminifolius Lamb.

R. hydrolapathum Huds.

Polygonum e gr. *dumetorum* L.

Urtica europaea Dorof.

Nuphar cf. *pumila* (Hoffm.) DC.

Ranunculus cf. *repens* L.

R. pusillus Dorof.

R. scleratoideus Nikit.

Batrachium sp.

Thalictrum pliocenicum Dorof.

Padus sp.

Rubus caesius L.

Comarum palustre L.

Grataegus cf. *rivularis* Nutt.

Rosa sp.

Spiraea gomeliana Dorof.

Frangula cf. *alnus* Mill.

Euphorbia cf. *palustris* L.

Viola cf. *uliginosa* Bess.

Myriophyllum crassum Dorof.

M. e gr. *ussuriensis* Maxim.

Cicuta cf. *virosa* L.

Swida sanguinea (L.) Opiz

Swida sp.

Arctostaphylos sp.

Ajuga cf. *reptans* L.

Обломок шишки с ровным краем
чешуй

1 семя

16 эндоспермов

13 »

1 »

7 »

3 »

3 »

1 »

6 »

6 »

Много эндоспермов

1 1/2 семени

8 плодов

17 »

3 »

3 »

6 »

36 »

1 семя

Половинка эндосперма

5 плодов

3 »

3 »

2 »

1 »

2 »

3 семени

1 плод

1 »

5 »

4 »

1 »

Обломки эндоспермов

6 эндоспермов

3 плода

2 эндосперма

6 »

5 соцветий

5 эндоспермов

Створки плодов и обломки семян

6 семян

2 эндосперма

1 »

2 плода

1 эндосперм

1 »

1 плод

2 »

Флора расчистки 8 выявлена слабее основной дворецкой, но близка к ней. Интересно присутствие в этой флоре *Picea*, представленной обломками шишек. В основной флоре остатки *Picea* менее обильны, что затеняет участие этого рода в растительном покрове. Интересна здесь и сосна типа *P. sylvestris*, но шишки ее мелкозатеняют, какие встречаются у экземпляров этого вида, произрастающих в горах (Пиренеи, Альпы, Апеннины, Карпаты, горы средней Германии) или на равнинных болотах. Своеобразна у этого вида и хвоя (короткая, широкая), по 2, редко и по 3 в пучках. Отличают эту флору фрагмент эндосперма, похожего на эндосперм *Leitneria*, описанные из нижнего плиоцена Франкфурта-на-Майне (Mädler, 1939), но несколько отличающиеся от типичных *Leitneria*, какие известны из олигоцена и миоцена Сибири и миоцена и среднего плиоцена Европы (Белоруссия, Литва, Ростовская и Рязанская области, Татария). Несколько отличается от экземпляров из основной дворецкой коллекции семя *Iris*, более похожее на семена из Холмча, Кривоборья и Даньшино-на-Дону. Отличает рассматриваемую флору и *Myriophyllum crassum*, отсутствующий в основной дворецкой флоре, но этот же вид встречается в аналогичных с основной дворецкой флорой флорах Тамбовской обл. Это вид, связывающий более древний, кривоборский *M. praespiciatum* с более поздними плиоценовыми видами типа

M. subspicatum Weliczk. Названные формы придают флоре расчистки 8 несколько более древний облик. Но основной ее состав тот же.

Дворецкий горизонт верхнего плиоцена прослеживается в разрезе по Днепру ниже по течению от дер. Дворец (Зинова, Рылова, 1984). Так, в пойме Днепра выше дер. Холмеч Р. А. Зиновой было заложено два шурфа, вскрывших аналогичные с дворецкими отложения, которые по полученной из них флоре заметно отличаются от основной флоры Холмеча, полученной из торфянистых глин, залегающих от уреза и ниже. Шурф № 1 заложен в 350 м выше дер. Холмеч, а шурф № 2 в 310 м выше Холмеча. Из этих шурфов Р. А. Зинова отобрала 5 небольших образцов и прислала их мне для исследования. Результаты определения остатков следующие:

Шурф № 1, обр. 1

<i>Salvinia tuberculata</i> Nikit.	4 мегаспоры
<i>Sparganium</i> cf. <i>minimum</i> Wallr.	1 эндокarp
<i>Potamogeton parvulus</i> Dorof.	6 »
<i>P.</i> cf. <i>acutifolius</i> Link	3 »
<i>P.</i> cf. <i>filiformis</i> Pers.	1 »
<i>P.</i> cf. <i>alpinus</i> Balb.	1 »
<i>P. rutilus</i> Wollg. X <i>pusillus</i> L.	17 »
<i>P.</i> e gr. <i>perfoliatus</i> L.	15 »
<i>Najas major-pliocenica</i> Dorof.	11 семян
<i>Caulinia palaeotenuissima</i> Dorof.	7 »
<i>Alisma minimum</i> (Nikit.) Dorof.	3 плода
<i>A.</i> cf. <i>gramineum</i> Lej.	2 »
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	8 семян
<i>Stratiotes intermedius</i> (Hartz) Nikit.	Обломки семян
<i>Scirpus liratus</i> Dorof.	16 плодов
<i>S. atroviroides</i> Dorof.	9 »
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult	1 »
<i>E. palaeomaximowiczii</i> Dorof.	1 »
<i>Carex</i> spp.	12 »
<i>Betula</i> e sect. <i>Albae</i>	23 »
<i>Chenopodium hybridum</i> L.	3 семени
<i>Urtica europaea</i> Dorof.	2 плода
<i>Nymphaea pusilla</i> Dorof.	8 семян
<i>Ranunculus</i> cf. <i>chinensis</i> Bunge	2 плода
<i>Batrachium</i> sp.	2 »
<i>Ceratophyllum</i> sp.	Обломки плодов
<i>Spiraea gomeliana</i> Dorof.	5 соплодий
<i>Comarum palustre</i> L.	3 плода
<i>Euphorbia</i> sp.	Обломки семян
<i>Hypericum coriaceum</i> Nikit.	2 семени
<i>Myriophyllum</i> cf. <i>ussuriensis</i> Maxim.	5 эндокarпов
<i>Trapella ambigua</i> Dorof.	1 плод
<i>Lysimachia nikitini</i> Dorof.	2 семени
<i>Stachys pliocenica</i> Dorof.	2 плода
<i>Lycopus</i> sp.	1 орешек
<i>Carduus acanthoides</i> L.	1 плод

Шурф № 1, обр. 2

<i>Pilularia pliocenica</i> Dorof.	1 мегаспора
<i>Potamogeton</i> cf. <i>vaginatus</i> Turcz.	6 эндокarпов
<i>P.</i> cf. <i>filiformis</i> Pers.	2 »
<i>P.</i> cf. <i>alpinus</i> Balb.	2 »
<i>P. crassicaulus</i> Dorof.	5 »
<i>P. obtusus</i> Dorof.	20 »
<i>P.</i> e gr. <i>perfoliatus</i> L.	9 »
<i>Alisma</i> sp.	2 тегмена
<i>Scirpus atroviroides</i> Dorof.	8 плодов
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	2 »
<i>Betula</i> e sect. <i>Albae</i>	Много плодов
<i>Ranunculus sceleratoides</i> Nikit.	1 »
<i>Batrachium</i> sp.	30 »
<i>Comarum palustre</i> L.	3 »
<i>Potentilla pliocenica</i> E. Reid	6 »
<i>Viola</i> sp.	1 семя
<i>Hippuris</i> cf. <i>vulgaris</i> L.	16 эндокarпов
<i>Myriophyllum pseudospicatum</i> Dorof.	6 »
<i>Arctostaphylos</i> sp.	3 семени
<i>Carduus</i> sp.	1 плод

Шурф № 2, обр. 1

<i>Pilularia pliocenica</i> Dorof.	1 мегаспора
<i>Selaginella borysthenica</i> Dorof. et Weliczk.	5 »

<i>Potamogeton</i> cf. <i>vaginatus</i> Turcz.	8 эндокарпов
<i>P.</i> cf. <i>filiiformis</i> Pers.	1 »
<i>Alisma</i> cf. <i>gramineum</i> Lej.	2 плода, 6 семян
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	5 плодов
<i>Ranunculus sceleratoides</i> Nikit.	6 »
<i>Batrachium</i> sp.	3 »
<i>Hippuris</i> cf. <i>vulgaris</i> L.	3 »
<i>Myriophyllum pseudospicatum</i> Dorof.	1 эндокарп
<i>Arctostaphylos</i> sp.	3 семени

Шурф № 2, обр. 2

<i>Bryales</i> gen.	1 веточка
<i>Pilularia pliocenica</i> Dorof.	1 мегаспора
<i>Selaginella borysthénica</i> Dorof. et Weliczk.	1 »
<i>Potamogeton</i> cf. <i>vaginatus</i> Turcz.	5 эндокарпов
<i>Alisma</i> cf. <i>gramineum</i> Lej.	6 плодов
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	5 »
<i>Carex</i> sp.	1 »
<i>Ranunculus sceleratoides</i> Nikit.	4 »
<i>Batrachium</i> sp.	2 »
<i>Potentilla pliocenica</i> E. Reid	1 »
<i>Hippuris</i> cf. <i>vulgaris</i> L.	5 эндокарпов
<i>Myriophyllum pseudospicatum</i> Dorof.	5 »
<i>Arctostaphylos</i> sp.	4 семени

Шурф № 2, обр. 3

<i>Selaginella</i> cf. <i>helvetica</i> (L.) Spring	1 мегаспора
<i>Pinus</i> sp.	Обломки хвои
<i>Potamogeton</i> cf. <i>vaginatus</i> Turcz.	1 эндокарп
<i>P.</i> cf. <i>filiiformis</i> Pers.	2 »
<i>Ranunculus sceleratoides</i> Nikit.	3 плода
<i>Ranunculus</i> sp.	1 »
<i>Potentilla</i> sp.	2 »
<i>Hypericum</i> sp.	1 семя
<i>Hippuris</i> cf. <i>vulgaris</i> L.	5 эндокарпов
<i>Myriophyllum pseudospicatum</i> Dorof.	5 »

Флоры из холмечских шурфов в общем типе сходны с основной дворецкой, но ближе к флоре расчистки 8, так как содержат несколько более архаичные формы. Такими являются своеобразный *Potamogeton crassicaarpus*, более близкий к представителям этой группы из кривоборско-холмечских флор, *Ranunculus* cf. *chinensis*, также более близкий к кривоборско-холмечским видам этого рода, и *Myriophyllum pseudospicatum* — вид, более близкий к кривоборскому *M. praespicatum* и более древний, чем *M. crassum* из расчистки 8. *Trapella ambigua* не обнаружена в основной дворецкой флоре, но это очень характерный вид верхнего плиоцена Тамбовской обл. *Myriophyllum* cf. *ussuriensis* — представитель группы видов, распространенных на Русской равнине от флор холмечского типа до миндель-рисса. Названные формы свидетельствуют, возможно, о несколько более древнем возрасте флор холмечских шурфов. Но в этих же флорах представлены и виды более молодого облика, например *Selaginella* cf. *helvetica*, форма — характерная для перигляциальных и интерстадиальных флор раннего плейстоцена, несколько отличающаяся от близкой *S. borysthénica*. Также более молодой облик имеют редсты, очень близкие к плейстоценовым *P. filiiformis*, *P. alpinus*, *P. rutilus-pusillus*, хотя подобные формы редко встречаются и во флорах дворецкого типа в Тамбовской и Рязанской областях. Наличие или отсутствие немногих форм во флорах одного горизонта, вскрывающегося в разных пунктах, — обычная картина, свидетельствующая о пестроте растительного покрова и фациальных особенностях данной точки, поэтому одновозрастность флор из холмечских шурфов и основной дворецкой флоры очень вероятна.

Selaginella reticulata Dorof. et Welicz. sp. nov.

Табл. I, 1—10

1971. Дорофеев, Величкевич, ДАН СССР, т. 200, № 5, с. 1174, рис. 1, 12—16, designat. typi omitta.

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-1, табл. I, 5.

Мегаспоры 0.3—0.4 мм, шаровидные и приплюснутые от верхушки. Лучи рубца длинные, почти одинаковой высоты, гребни тупые. Участки верхушки между лучами рубца обособлены: слегка приплюснуты, более резко скульптированы, иногда отделены тонкой бороздкой, соединяющей концы лучей. Поверхность у незрелых светлая до почти белой, на большей части ровная, даже гладкая, лишь на площадках между лучами нечетко ямчато-бугорчатая, у вполне зрелых — коричневая, резко скульптированная: узкие изогнутые валики, соединяясь местами, образуют густую сеточку ячеек ромбовидной и 4—6-угольной формы.

Мегаспоры такого типа свойственны современной *S. rupestris* (L.) Hieron. Это широкий вид, ныне разбитый на несколько мелких, из них североамериканские, кроме *S. rupestris*, *S. wallacei* Hieron, и *S. oregona* D. C. Eaton и сибирская *S. sibirica* (Milde) Hieron. Виды эти близкие, мегаспоры у них однотипны и в общем типе сходны с ископаемыми. Названные современные виды небольшие, моховидные, довольно жесткие растения, обитающие на скалах, щебнистых почвах в горах или на песчаных почвах равнин. Американские виды распространены от юга Канады до Джорджии, Алабамы и Оклахомы, сибирская — от тундры до Сахалина, Приморья, Байкала, Даурии. *S. reticulata* широко распространена в средней полосе Восточной Европы в верхнем плиоцене, реже встречается в центральных областях Русской равнины в среднем плиоцене.

Selaginella borysthenica Dorof. et Welicz. sp. nov.

Табл. I, 11—19

1971. Дорофеев, Величкевич, ДАН СССР, т. 200, № 5, с. 1175, рис. 1, 1—11, designat. typi omitta.

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-2, табл. I, 15.

Мегаспоры 0.27—0.45 мм, шаровидные, верхушка чуть приплюснута или слегка оттянута. Лучи рубца одинаково высокие по всей длине, на концах резко обрывающиеся, прямые или слабоизогнутые, с ровным или зубчатым гребнем. Поверхность мегаспор равномерно покрыта бугорками, у немногих почти ровная. Бугорки небольшие и более крупные, обильные, тесно, почти вплотную, расположенные или расставленные, в основном низкие, с тупыми верхушками, реже приподнимающиеся до сосцевидных. Контур бугорков сверху округлый, реже они слегка вытянуты до коротких валиков. Поверхность участков между лучами рубца обычно не отличается резко от остальной, но у отдельных экземпляров здесь обособляются слегка приплюснутые или запавшие площадки с более мелкими низкими бугорками или совсем без них. Цвет мегаспор от коричневого до беловато-коричневого.

Из современных к описываемым наиболее близки мегаспоры *S. helvetica* (L.) Spring. Современные несколько крупнее (0.37—0.5 мм), беловатые и желтоватые, у европейских представителей лучи рубца выше, бугорки острее, у дальневосточных — лучи рубца ниже, иногда они плавно снижаются по высоте к концам. Экземпляры коллекции со слабой скульптурой поверхности несколько напоминают *S. denticulata* Link, но весь рубец у них ниже, а поверхность почти совсем без бугорков. Мегаспоры *S. selaginoides* (L.) Link крупнее (0.5—0.8 мм), лучи рубца у них длиннее, к концам они плавно снижаются по высоте, верхняя половина мегаспоры обильно бугорчатая, бугорки сосцевидные и острые, нижняя половина ровная или с зачаточными бугорками.

Описываемые мегаспоры довольно близки к мегаспорам двух более древних видов. Первый — *S. tertiaria* Dorof. был описан по небольшой коллекции из скв. 11, гл. 27—28, пробуренной у пос. Парахонск Брестской обл. (Дорофеев, 1960б, с. 1422, табл. I, фиг. 12—14). Позднее из скважин, пробуренных в Брестской и Минской обл., были собраны хорошие коллекции этого же вида. Мегаспоры *S. tertiaria* 0.27—0.42 мм, шаровидные и приплюснутые от верхушки, лучи рубца у них более длинные, почти равны радиусу, но менее высокие, иногда снижающиеся по высоте к концам. Поверхность бугорчатая, бугорки обильные, тесно расположенные, низкие, тупые, реже сосцевидные, контур их сверху округлый, у единичных экземпляров бугорки расставленные, частично продолговатые. Участки между лучами рубца покрыты более мелкими бугорками, иногда с особым рисунком из нерегулярных валиков, или поверхность здесь почти такая же, как и на боках и в основании мегаспор. Возраст отложений, откуда получены мегаспоры *S. tertiaria*, еще не ясен: это какие-то пограничные между миоценом и кинельской свитой (средний плиоцен) отложения, возможно, нижний плиоцен, но по составу отличающийся от понта Причерноморских областей. Второй вид — *S. bashkirica* Dorof. описан из среднего плиоцена Баш-Шиды, скв. 7, гл. 97.3, в Башкирии (Дорофеев, 1962, с. 791, рис. 1, 1—3). Коллекция также фрагментарна, мегаспоры 0.37—0.42 мм, шаровидные, лучи рубца ниже, по высоте одинаковые, резко обрывающиеся на концах или плавно снижающиеся, скульптура поверхности более резкая: бугорки высокие, сосцевидные, более обильные, участки между лучами слегка отличаются более мелкими бугорками. Названные виды фиксируют очень вероятный эволюционный ряд: *S. tertiaria*—*S. bashkirica*—*S. borystherica*—*S. helvetica*.

SPARGANIACEAE

Sparganium goretskyi Dorof. sp. nov.

Табл. VII, 9—13

Голотип: БИН № 493-30, табл. VII, 13.

Эндокарпы 2.9—3.6×1.5—1.8 мм, продолговатые, правильные и однобоко раздутые, одногнездные, только у одного экземпляра имеется зачаточное второе гнездо. Верхушка слегка или сильно оттянута в трубку с округлым, не очень ровно срезанным отверстием, иногда прикрытым микропилярной крышечкой. Основание симметрично или однобоко сужено с центральной или эксцентричной ножкой. Ребра в числе 4—5 на одной стороне, тонкие, почти сплошные, низкие, тупые и островатые до узкокрылатых. Стенки тонкие.

Современные эндокарпы *S. microcarpum* (Neum.) Čelak. крупнее, толще, отнесительно шире, микропилярная трубка у них короче, основание более тупое, без ножки, ребра толще.

Sparganium fusicarpum Dorof. sp. nov.

Табл. IV, 3—10

Голотип: БИН № 493-27, табл. IV, 5.

Эндокарпы 1.65—2.2×0.85—1.15 мм, веретеновидные. Трубка верхушки длинная, узкая (0.25—0.45 мм), на конце воронковидная. Бока сильно раздутые, иногда с припухлостями между проводящими пучками, возвышающимися над общей поверхностью. Основание закругленное, но с короткой конической ножкой.

Современные эндокарпы *S. minimum* Wallr. крупнее, бока у них слабее раздуты, трубка верхушки шире и короче. Вид очень характерен для верхнеплиоценовых флор Русской равнины.

Potamogeton felixi Dorof. sp. nov.

Рис. 1, 18—21

Г о л о т и п: БИН № 493-9, рис. 1, 21.

Эндокарпы $2.5-2.6 \times 1.95-2.15$ мм, косоовальные, двояковыпуклые, брюшко изогнутое, верхняя часть выдается, ножка и столбик длинные, гребень низкий, неровный или с зубцами, на боках небольшое отверстие или ямка.

Представитель вымершей группы верхнеплиоценовых в основном видов без четкого родства с современными, но каким-то образом связанных с группой *P. taaskianus* A. Benn.

Название вида дано в честь Ф. Ю. Величкевича.

Potamogeton ultimus Dorof. sp. nov.

Рис. 2, 5, 6

Г о л о т и п: Тамбовская обл., Ранино, скв. 43, гл. 13—17, верхний плиоцен, БИН № 350-4, рис. 2, 6.

Эндокарпы $2.6-2.95 \times 2.1-2.5$ мм, овальные и полукруглые, широкие, не очень толстые, брюшко изогнутое, торец его тупой, без каймы, выступ в устье широкий или шиповатый, столбик короткий на продолжении брюшка, створка с неровным гребнем и редкими бахромчатыми бугорками, бока впалые, иногда плоские, с дуговидной впадиной, бахромчатые бугорки низкие и редкие, только близ створки и у верхушки.

Верхнеплиоценовый вид, распространенный от центра России до Закарпатья, сменивший более древний *P. borysthenicus* Dorof., в общем довольно близкий к современному *P. manshuriensis* A. Benn., но отличающийся более широкими плоскими и обильнее украшенными эндокарпами.

Potamogeton crassicarpus Dorof. sp. nov.

Рис. 1, 22—24

Г о л о т и п: Холмеч, дворецкий горизонт, шурф 1, обр. 2, БИН № 493-31, рис. 1, 24.

Эндокарпы $2.25-3.1 \times 2.3-2.65$ мм, угловато-округлые, толстые, брюшко слабо изогнутое и выпуклое, сжатое, с большим выступом в устье, створка с грубым неровным гребнем и добавочными бугорками, столбик короткий и почти отсутствует, ножка короткая, бока по краю выпуклые, середина с дуговидной впадиной, у створки с небольшими бугорками.

Своеобразный вид, несколько напоминающий более древний из Оренбургской обл. *P. palaeocompressus* Dorof. (Дорофеев, 1960а, с. 22, рис. 1, 15, 16), но последние немного мельче, более плоские, с ниже по брюшку опущенным шипом. Плейстоценовые *P. pannosus* Dorof. из миндель-рисса Никольского в Липецкой обл. более плоские, с длинным столбиком, узким шипом в устье, с шиповатой каймой на брюшке и обильной, но более тонкой скульптурой поверхности и створки. В какой-то степени этот вид может рассматриваться как один из предшественников современного *P. acutifolius* Link.

Potamogeton mamillatus Dorof. sp. nov.

Рис. 1, 6—10

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-8, рис. 1, 8.

Эндокарпы $1.6-1.75 \times 1.35-1.5$ мм, почти полукруглые, толстые, брюшко изогнутое, столбик длинный или короткий, почти центральный, ножка короткая,

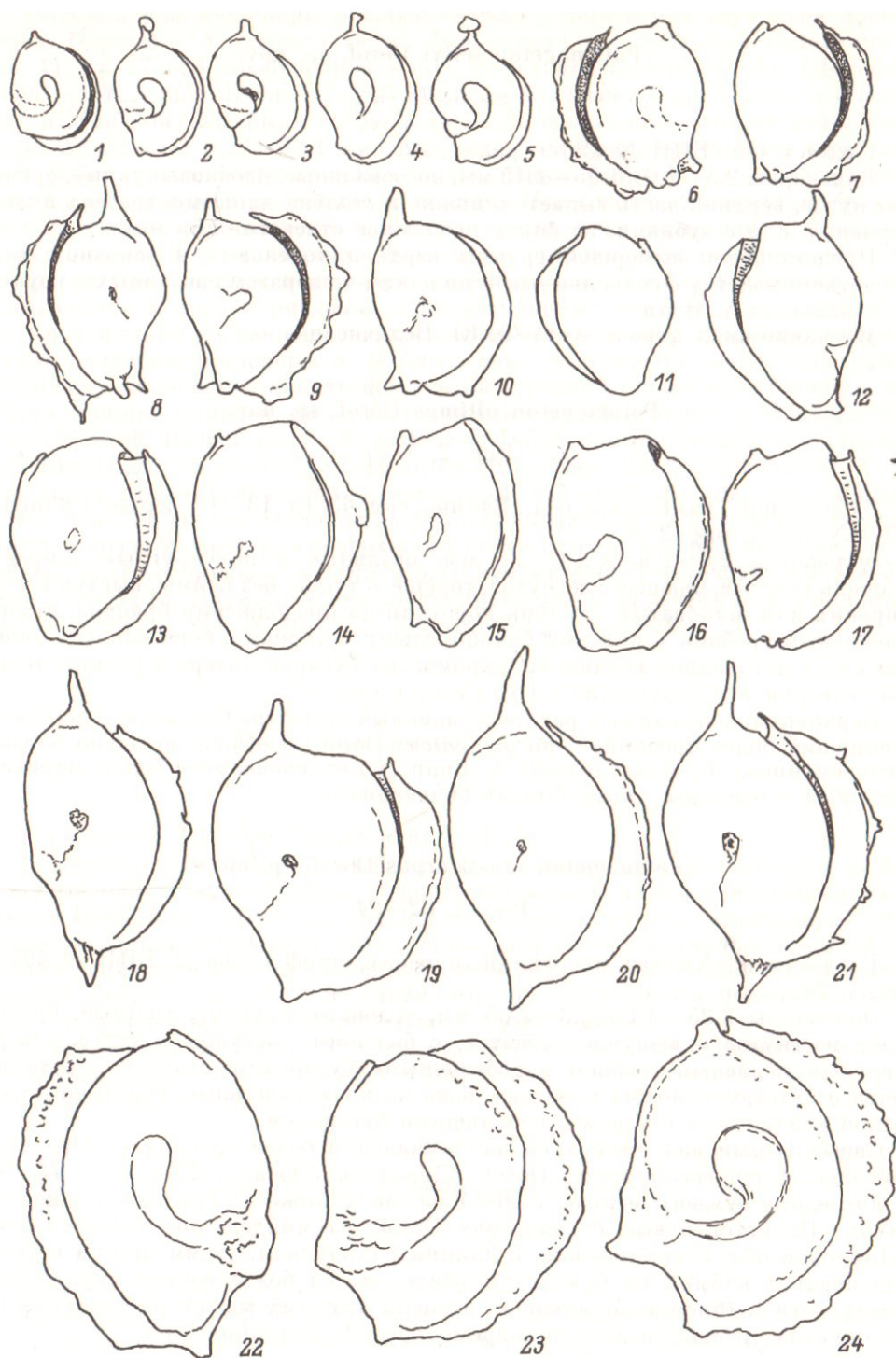


Рис. 1. Эндокарпы *Potamogeton* (×16): 1–5 – *P. parvulus* Dorof., 6–10 – *P. mamillatus* Dorof., 11–17 – *P. szarensis* Dorof., 18–21 – *P. felixi* Dorof., 22–24 – *P. crassicarpus* Dorof.; 11, 12 – долина Щары, скв. 39, гл. 72, 13–17, 22–24 – Холмеч, шурф 1, обр. 2, остальное – Дворец.

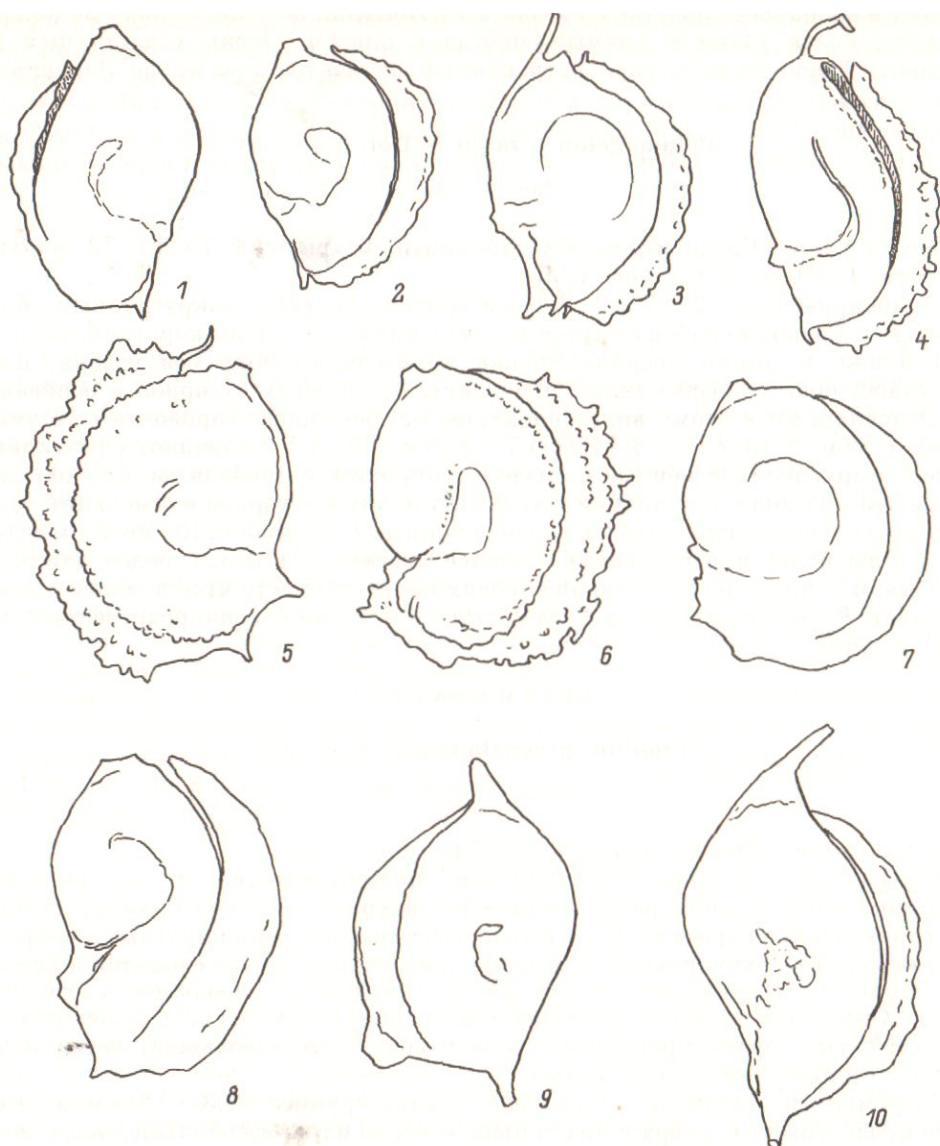


Рис. 2. Эндокарпы *Potamogeton* ($\times 16$): 1–4 — *P. obtusus* Dorof., 5, 6 — *P. ultimus* Dorof., 7, 8 — *P. compressoides* Dorof., 9, 10 — *P. praemaackianus* Weliczek.; 6 — Ранино Тамбовской обл., скв. 43, гл. 13–15 (голотип), остальное — Дворец.

сосцевидная или острая, створка с высоким или низким гребнем, разделенным на зубцы, бока выпуклые или плоские, с небольшой впадиной, в основании их парные сосцевидные бугорки.

Вид, отдаленно родственный современным *P. obtusifolius* Mert. et Koch, *P. foliosus* Rafin. и *P. pauciflorus* Pursh.

Potamogeton parvulus Dorof. sp. nov.

Рис. 1, 1–5

Голотип: Дворец, БИН № 493-7, рис. 1, 5.

Эндокарпы $1.05\text{--}1.4 \times 0.75\text{--}1.5$ мм, полу- и почти округлые, плоские, брюшко изогнутое, верхняя его часть сильно выдается, в устье тупой выступ, ножка короткая, столбик короткий, центральный, рыльцеватый, створка тупая или с низким гребнем, плеча нет, бока с большим дуговидным сквозным отверстием, стенки тонкие.

Вид в небольшом родстве с *P. coloratus* Hornem., но у последнего эндокарпы крупнее, более узкие и прямые, иногда с плечом. Очень характерный для верхнего плиоцена вид, распространенный от центра России до Закарпатья.

Potamogeton sczarensis Dorof. sp. nov.

Рис. 1, 11—17

Г о л о т и п: Гродненская обл., долина р. Щары, скв. 79, гл. 72, верхний плиоцен, БИН № 329-2, рис. 1, 12.

Эндокарпы $1.55-2.25 \times 1.2-1.6$ мм (рис. 1, 11, 12), с закругленным общим контуром, брюшко слабоизогнутое и почти прямое, столбик короткий, расположен ближе к линии брюшка, ножка короткая, створки без гребня, плечо выпуклое; бока слабовыпуклые и плоские, без парных бугорков в основании.

Относящиеся к этому виду эндокарпы из дворецкого горизонта в Холмече, штуп 1, обр. 2 (рис. 1, 13—17), $1.7-2.25 \times 1.25-1.5$, отличаются от типовых менее закругленным общим контуром, широким седловидным плечом, приподнятым к спинке, и наличием небольших парных бугорков в основании боков. Те и другие эндокарпы похожи на современные *P. alpinus* Balb., но у последних эндокарпы более продолговатые, сильнее изогнутые в оси, с более длинными столбиком и ножкой. У эндокарпов обеих коллекций есть что-то общее с современными *P. filiformis* Pers. и *P. vaginatus* Turcz., но больше родственных черт от *P. alpinus*.

ALISMATACEAE

Luronium praenatans Dorof. sp. nov.

Табл. II, 26—28

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-12, табл. II, 26.

Плоды 1.65×0.75 и 1.9×0.95 мм, цилиндрические, в оси согнутые. Верхушка тупая, столбик располагается эксцентрично, ближе к брюшку. Основание горизонтально срезано. Бока с толстоватыми, в сечении круглыми ребрами, близ верхушки группирующимися по 2—3 в пучки, которые сходятся в основании столбика. Понижения между ребер показывают поверхность оболочки плода. Она тонкая, легко разрушается, коричневатая-серая, клетки мелкие, продолговатые, ориентированные вдоль ребер. Тегмен большой, ветви почти равны по длине, темно-коричневые.

Современные плоды *L. natans* (L.) Rafin. крупнее (2.3—2.8 мм длины), более продолговатые, ребра у них тоньше и число их иногда больше, чем у ископаемых. *L. natans*, более известный по названию-синониму *Elisma natans* (L.) Buchen., многолетник, имеющий плавающие и ползучие формы, обитает в озерах, прудах, на болотах. Распространен в Средней и Атлантической Европе, на север до юга Швеции, в СССР — только в Молдавии.

CYPERACEAE

Scirpus atroviroides Dorof. sp. nov.

Табл. II, 5—16

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-13, табл. II, 12.

Плоды $0.72-0.95 \times 0.4-0.55$ мм, в контуре овальные или обратнойцевидные, 3-гранные. Верхушка плавно или резко сужена, с толстоватым основанием столбика. Основание более плавно сужено, щетинки тонкие, все коротко обломанные. Ребро на выпуклой стороне четкое, довольно толстое, тупое. Поверхность светло-коричневая, тускло-блестящая, клетки мелкие, изодиаметричные, в продольных рядах.

Плоды очень характерные и довольно часто встречающиеся в отложениях плиоцена Русской равнины, возможно, принадлежащие только близким, но

разным видам. Близких и по плодам трудно и даже практически неразличающихся видов в современной флоре много: *S. atrovirens* Willd., *S. brunneus* Muhl., *S. congdoni* Britt., *S. cyperinus* L., *S. eriophorum* Michx., *S. georgianus* Harper, *S. lineatus* Michx. — все из Северной Америки, лишь частично распространенные и в Евразии, и *S. concolor* Maxim. и *S. fuirenoides* Maxim. из Японии. Плоды широко распространенного у нас *S. sylvaticus* L. крупнее и шире.

Scirpus liratus Dorof. sp. nov.

Табл. II, 1—4

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-14, табл. II, 1.

Плоды $2.15-2.6 \times 1.35-1.7$ мм, в контуре булавовидные, лировидные, не очень правильные, слабо одной стороной выпуклые, без ребра, лишь иногда с едва заметной продольной ложбинкой. Верхушка закругленная, тупая, основание столбика короткое. Основание суженное, сильно оттянутое, с остатками широких и плоских коричневатых щетинок. Поверхность серовато-коричневая, матовая, клетки мелкие.

Просмотрев довольно большую коллекцию плодов современных видов, вполне сходных я не обнаружил. Наиболее близкими к ископаемым являются: *S. americanus* Pers. (Canada, Holmgren, Reveal; France N 2440), *S. pungens* Vahl (Missouri, S. M. Tracey, N 5361) и *S. nipponicus* Makino (Honshu, K. Sato, N 1100). У первых двух большая часть плодов крупнее и шире, но есть и похожие. У третьего плоды несколько мелковаты, но из всех восточноазиатских видов это наиболее близкий вид. Сходные в общем типе плоды имеются у многих видов: *S. depauperatus* Kom., *S. hypolithii* V. Krecz. из Приморья, *S. acutus* Muhl. из Канады. Но плоды у них мельче, более симметричны, с более длинными основаниями столбиков.

Carex paucifloroides Weliczek.

Табл. IV, 21—24

1975. Величкевич в кн.: Стратиграфия и палеогеография антропогена, с. 125, табл. 1, 24, 25.

Плоды $1.8-2.7 \times 0.75-1.1$ мм, продолговато-овальные и почти параллельно-крайние, плоско-выпуклые. Верхушка от почти закругленной до тупоклиновидной, переходящая в довольно длинный столбик. Основание сужено в узкую или широкую сплюснутую ножку. Мешочки в обрывках, ткань их тонкая, со многими нитевидными жилками, плотно прилегающая к плоду. Поверхность мешочков коричневая или бурая, тусклая, клетки небольшие, слегка вытянутые, нечеткие. Поверхность плодов от серой до почти черной, тусклая или блестящая, клетки также нечеткие.

Плоды такого типа известны из миоцена и плиоцена. Они довольно изменчивы и скорее это группа близких видов. Такие плоды ранее относили к *C. pauciflora* Lightf., но сходные в общем типе плоды и у близких видов *C. acanthoxanthea* Presl., *C. microglochin* Ehrh., *C. pulicaris* L., *C. parva* Ness., *C. prainii* C. B. Clarke и др. У всех названных видов плоды довольно крупные, узкие, но выпуклая их сторона двугранна, с тонким продольным ребром и в целом очень далеки от описываемых. Резко отличны от описываемых и мешочки перечисленных видов. Они узкоконические, длинные, оболочка их кожистая, крепкая, снаружи гладкая, без четких жилок. Родственные связи всей группы ископаемых видов, объединяемых описываемым, пока еще не выяснены. Сходные в общем типе плоды у современной *C. kobomugii* Ohwi, но они значительно крупнее ископаемых. Близки и плоды *C. middendorffii* F. Schmidt, *C. maximowiczii* Franch., *C. trisperma* Dew., но среди них много широких. Близки и плоды *C. peregrina* Link. Несомненна связь этой группы видов с группой современных и ископаемых видов, объединяемых *C. bohémica* Schreb. В коллекциях ископаемых есть плоды промежуточных форм, соединяющие крупноплодные виды типа описываемых с видами мелкоплодными типа *C. pseudobohémica* Dorof.

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-33, табл. IV, 11.

Плоды $1.5-1.85 \times 0.75-1.3$ мм, овальные, обратнойцевидные и булаво-видные, плоско-выпуклые. Верхушка закругленная или тупоклиновидная, с длинным или коротким столбиком. Основание плавно сужено, нередко оттянуто в короткую ножку, на конце ее валик, от которого отходят многочисленные тонкие жилки, плотно прилегающие к плоду или отстоящие; жилки обрываются у верхушки плода, на концах ровные, без шипиков, иногда видны обрывки тонкой ткани мешочка, плотно прилегающей к поверхности плода. Цвет от коричневого до бурого, иногда пятнистый, клетки крупные, ячеистые.

Очень интересный и широко распространенный в плиоцене Русской равнины вид. Общая булабовидная форма плода, многочисленные свободные или прижатые тонкие жилки при почти или совсем разрушенном мешочке создают первое впечатление безмешочкового плода типа *Blysmus*, например *B. compressus* (L.) Panz., *B. sinocompressus* Tang et Wang. Но обрывки мешочка иногда и только местами у ископаемых сохраняются, а жилки без шипиков на концах и чаще залегают в одной плоскости вместе с обрывками ткани мешочка. Плоды *Blysmus* без мешочка, щетинки у них толще и длиннее, на концах с загнутыми вниз шипиками. Из многих просмотренных современных видов *Carex* наиболее близкие плоды у *C. thunbergii* Steud. (Hondo, Hashimoto, N 1267). Мешочки у них небольшие, тонкостенные, жилки многочисленные, тонкие, сомкнутые в кольцо в основании плода.

Eleocharis praemaximowiczii Dorof. sp. nov.

Табл. II, 17—25

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-15, табл. II, 20.

Плоды $0.75-0.95 \times 0.45-0.65$ мм, булабовидные, закругленно 3-гранные. Верхушка резко сужена, основание столбика небольшое, треугольное, с вогнутыми сторонами, к центру слегка приподнятое и с небольшим сосцевидным бугорком. Близ основания плоды перетянуты и в самом основании расширены, с тонкими, коротко обломанными щетинками. Поверхность светло-коричневая, гладкая, сильно блестящая.

Из плиоцена Риперсроды в Тюрингии описана *E. microstylosa* Mai (Mai, Majewski, Unger, 1963, S. 780, Taf. 2, 24—26). Плоды ее мельче ($0.5-0.8 \times 0.3-0.5$ мм), нечетко 3-гранные, с более крупным коническим основанием столбика. Май сравнивает свой вид с североамериканским *E. albida* Torr. Описываемые плоды своеобразны, и среди современных нет вполне сходных. Наиболее близки плоды *E. maximowiczii* Zinserl. (зал. Посьет, Дикина, 1913 г.), но они несколько крупнее и с более четкими гранями. Близки и плоды *E. parvula* (Roem. et Schult.) Link, причем не европейские, а с экземпляров из Южного Приморья (п-ов Муравьев-Амурский, ст. Океанская, Траншель, 1929 г.). Плоды *E. ovata* (Roth) Roem. et Schult. мельче описываемых и при этом не 3-гранные, а двояковыпуклые. Также мелки и двояковыпуклые плоды у *E. carniolica* Koch.

IRIDACEAE

Iris kryshstofovichii Dorof. sp. nov.

Табл. III, 1—3; рис. 3, 3

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-34, табл. III, 3.

Семена $4.5-6.0 \times 4.7-4.8$ мм, очень изменчивые: округлые, полукруглые, с неровным внешним контуром, то сплюснутые до почти дисковидных, то вогнуто-выпуклые или двояковогнутые. Рубчик и микропиле сближены в слегка обособленном выступе. Поверхность неровная, нерегулярно смятая в грубые

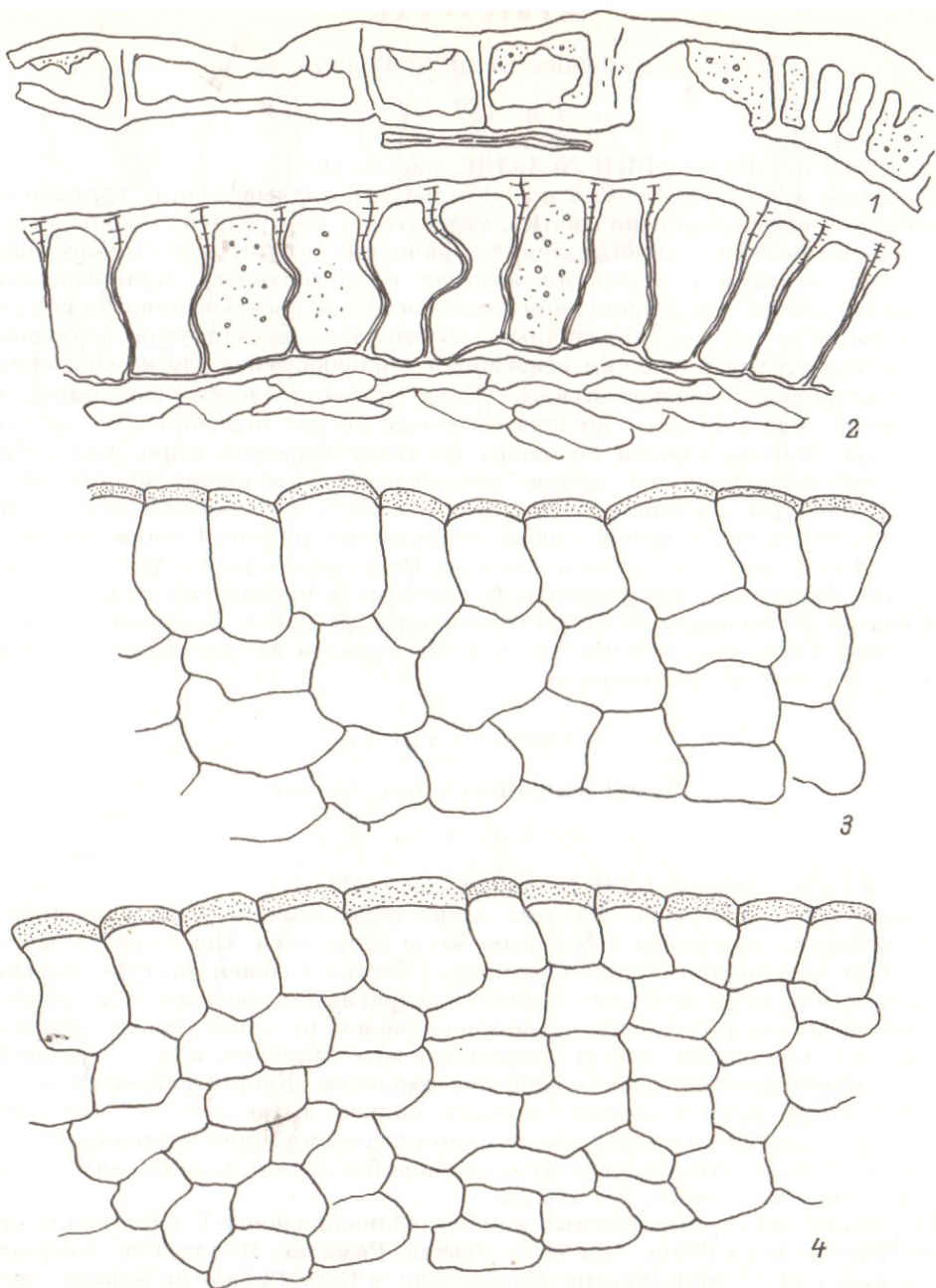


Рис. 3. Спермодерма (1 — $\times 280$, 2—4 — $\times 140$): 1 — *Nymphaea pallida* Dorof., 2 — *Nuphar adveniformis* Dorof., 3 — *Iris kryshstofovichii* Dorof., 4 — *I. laevigata* Fisch.; 1—3 — Дворец, 4 — современная, низовье р. Амура, Б. Федченко, 1909 г.

складки. Эпидерма черная, блестящая, клетки крупные, на периферии продолговатые, в концентрических рядах, параллельных внешнему краю, в середине более короткие. Кожура под эпидермой неодинаково толстая, рыхлая, коричневая. На срезе эпидерма в виде плитчатых буроватых клеток. Ниже залегают крупные, округлые или почти прямоугольные клетки со слабоутолщенными стенками. Верхний ряд несколько обособляется до почти столбчатых клеток.

Ближние семена у современного *I. laevigata* Fisch. (Забайкалье, Даурия, Приморье, Сахалин, Курилы). Очень сходна и их спермодерма. Семена европейского *I. pseudoacorus* L. менее сходны.

Myrica borysthénica Dorof. et Welicz. sp. nov.

Рис. 4, 1—14

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-16, рис. 4, 10.

Крылатки $1.2-1.9 \times 1.4-2.5$ мм. Крылья яйцевидные, иногда удлинённые до почти ланцетных, снаружи сжатые, килеватые, с внутренней стороны желобчатые и ложковидные, кожистые, темно-коричневые до бурых, тускло-блестящие и матовые, местами с остатками желёзок на поверхности, прикрепляются к спинкам плодов перпендикулярно плоскости их раскрытия. Эндокарпы $1.25-2.2 \times 0.85-1.5$ мм, яйцевидные, удлинённые, с оттянутой верхушкой или почти округлые с сидячим основанием столбика, чаще слегка скошенные или симметричные, двояковыпуклые. Бока сжаты и слегка окантованы, но торец тупой. Раскрываются по шву на боках на две половины. В середине на внешней стороне каждой половины проходит короткий валик или ребро, к которому прикрепляется крыло, образованное эпикарпом; иногда место прикрепления крыла утолщается рыхлым мезокарпом. Основание закруглено, без ножки, торец его — тупой, слегка шероховатый рубчик. Стенки деревянистые, но тонкие всегда несколько измятые. Поверхность гнезда ровная, с едва заметными овальными или угловатыми клетками в продольных рядах.

Ископаемые эндокарпы близки к современным *M. gale* L. Последние не очень одинаковы по величине и форме даже с экземпляров из окрестностей Ленинграда, но все крупнее ископаемых.

NYMPHAEACEAE

Nymphaea pallida Dorof. sp. nov.

Табл. III, 4—9; рис. 3, 1

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-28, табл. III, 9.

Семена $1.65-2.3 \times 1.05-1.4$ мм, эллипсоидальные, верхушка сужена и слегка оттянута, крышечка небольшая, чаще разрушена. Поверхность светло-коричневая, желтоватая, тускло-блестящая. Клетки в общем контуре овальные и округлые или прямоугольные и почти квадратные, расположены в довольно четких продольных рядах в шахматном порядке или на одном уровне. Середины клеток темно-коричневые и бурые, запавшие или выпуклые, в виде звездчатых желёзок, возвышающихся над общей поверхностью. Клетки эпидермы на поперечном срезе прямоугольные, местами сильно вытянутые, на отдельных участках чередующиеся с почти квадратными и совсем узкими клетками. Стенки утолщены слабо, верхняя стенка чуть сильнее боковых и нижней, внутренний ее край в полости ровный, без зубцов.

Из современных к описываемым наиболее близки семена *N. tetragona* Georgi (север Европы, вся Сибирь, Приморье, Китай, Гималаи, Индия, Сев. Америка) и *N. candida* J. et C. Presl (Европа, Кавказ, Зап. и Вост. Сибирь до Байкала, юг и центр Якутии). Ближе первый вид, но семена его крупнее, шире, темнее окрашены, с более крупными продолговатыми клетками поверхности. У второго вида семена еще крупнее, а в остальном он близок к первому. *N. pallida* в близком облике появляется в среднем плиоцене (Даньшино Липецкой обл.), но более характерна для верхнего плиоцена.

Nuphar adveniformis Dorof. sp. nov.

Табл. III, 10—13; рис. 3, 2

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-29, табл. III, 10.

Семена $3.9-4.5 \times 2.65-3.65$ мм, яйцевидные. Крышечка яйцевидная, узкая ее часть с рубчиком слегка обособлена. Кожура упругая, крепкая, поверхность красновато-коричневая, темная, клетки у верхушки прямоугольные (иногда они прослеживаются до середины), ниже изодиаметричные, угловатые, редко

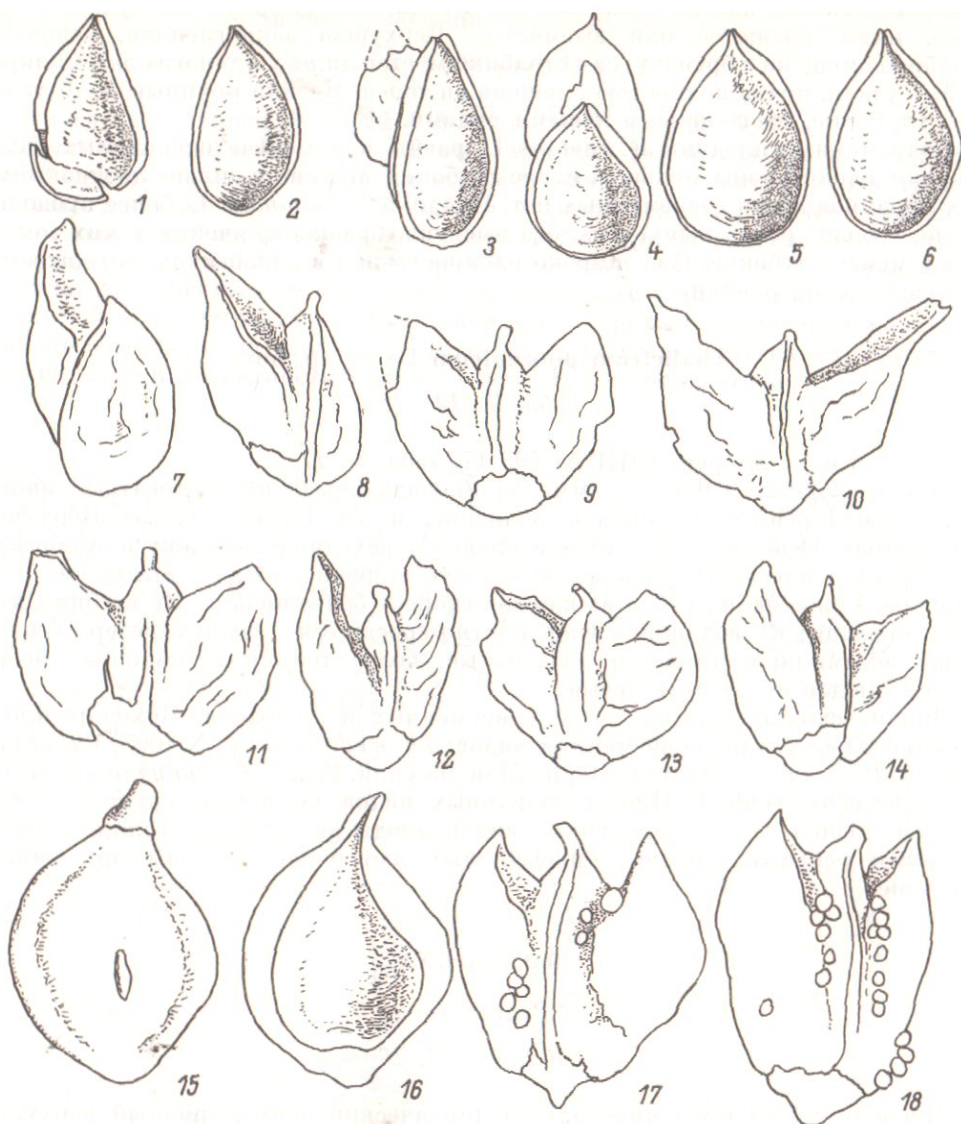


Рис. 4. Плоды и эндокарпы *Myrica* ($\times 10$): 1—14 — *M. borysthénica* Dorof. et Weliczk., 15—18 — *M. gale* L., современные, окр. Ленинграда.

слегка лопастные. Эпидерма на срезе из крупных высоких клеток, вторичные оболочки боковых стенок внизу тонкие, кверху постепенно расширяющиеся, редко верхние стенки утолщены сильнее, образуя защитный слой. Второй слой рыхлый, клетки овальные, стенки их слабо утолщены.

Описываемые семена очень сходны с современными *N. advena* Ait. (Северная Америка). Современные несколько крупнее, относительно шире, клетки поверхности у них более продолговатые, иногда серповидные, ромбовидные, стенки более толстые. Клетки эпидермы на срезе у *N. advena* по форме сходны, но несколько короче, с более толстыми вторичными оболочками.

RANUNCULACEAE

Ranunculus pusillus Dorof. sp. nov.

Табл. V, 1—13

Голотип: Дворец, БИН № 493-26, табл. V, 7.

Плодики $0.8-1.35 \times 0.65-1.1$ мм, от косоовальных до почти округлых,

двояковыпуклые, иногда очень сильно. Брюшко выпуклое, с выступом в середине, ниже поджатое или выемчатое. Верхушка закругленная, основание столбика смещено к брюшку, сам столбик имеется лишь у немногих экземпляров. Кайма узкая, почти полностью смещена на торец. Ячейки крупные, 4—6-угольные, глубокие, расположены косыми рядами.

Современные плодики *R. reptans* L. равны или мельче ископаемых, более плоские, ячейки у них мельче и менее глубокие. Мелких и сильно двояковыпуклых плодиков среди современных нет. Плодики *R. flammula* L. более продолговатые, с более ровно выпуклым, без выступа, брюшком, ячейки у них мельче и еще менее глубокие. Вид широко распространен в аналогичных отложениях центра Русской равнины.

***Thalictrum pliogenicum* Dorof. sp. nov.**

Табл. V, 14—19

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-17, табл. V, 17.

Плоды $1.7-2.4 \times 0.6-1.0$ мм, эллипсоидальные, продолговатые, иногда слегка расширенные в верхней половине, в оси слабосогнутые. Верхушка заостренная. Основание суженное и плавно переходящее в ножку или обрезанное. Ребра в плоскости раскрытия более широкие, их них выпуклое более широкое. Три средних ребра на каждой стороне более низкие. По гребням всех ребер проходят проводящие пучки, плотно сросшиеся с тканью ребер. У некоторых экземпляров имеются добавочные, более тонкие несплошные ребра. Стенки плодов не очень толстые.

Вполне сходных плодов среди современных я не нашел. Похожие плоды имеются у нескольких современных видов: *Th. medium* Jacq., N 1005, *Th. nutans* Desf., N 2898, *Th. squarrosum* Steph., Маньчжурия, Радде, *Th. polygamum* Muhl., *Th. pubescens* Schlecht. Плоды названных видов несколько крупнее и толще. У большей части современных видов плоды значительно толще, с более толстыми ребрами, крупнее описываемых или более овальные при равной величине.

ROSACEAE

***Prunus* sp.**

Табл. VI, 15, 16

Эндокарп 8.7×6.0 мм, яйцевидно-эллиптический, асимметричный, верхушка слабо сужена, с небольшим бугорком, основание закругленное, без ножки, место прикрепления выемчатое. Боковой шов сжат и оторочен глубокой дуговидной ложбинкой. Поверхность едва заметно скульптирована широкими, но неглубокими ямками. Полость большая, скопленно-яйцевидная. Стенки неравномерно толстые, след проводящего пучка в виде ложбинки идет от основания к верхушке по широкой стенке.

Ближние эндокарпы приводились из плиоцена Ревера в Голландии под названием *P. spinulosa* Siebold et Zucc. (Reid, 1915, p. 102, pl. 9, 26) и из плиоцена Кросценко в Польше под названием *P. spinosa* L. (Szafer, 1947, p. 116, pl. 10, 8). Сходные в общем типе эндокарпы известны и из других мест Европы. Но все это единичные находки, определенные приближенно, так как род большой, систематически трудный, а сравнительный материал по-видимому у всех палеокарпологов был недостаточным. Современные эндокарпы *P. spinosa* с Русской равнины мельче ископаемого, более широкие, резче скульптированы. Однако эндокарпы из Тернополя (сборы Михельсона, № 219) несколько крупнее, более продолговатые, слегка скульптированы, но и они мелкопуклые. Эндокарпы *P. ussuriensis* Kov. et Kost. из Хабаровска (сборы А. П. Нечаева) в целом отличаются от описываемого, но среди них есть единичные довольно близкие. Сходны и единичные эндокарпы среди в целом менее похожих у *P. divaricata* Ldb. и Джунгарии, а кавказские не подходят.

Spiraea gomeliana Dorof. sp. nov.

Табл. VI, 1—8; рис. 5, 1—9

Голотип: Дворец, БИН № 493-19, табл. VI, 4; рис. 5, 6.

Пятилистки 2.2—4.4×2.3—4.2 мм. Гипантий (чашечка) воронковидный, реже чашевидный, на ножке, доли его треугольные, прижатые и отогнутые. Отдельные листочки 1.8—4.0×1.2—1.7 мм, эллипсоидальные, не очень правильные, продолговатые и короткие, первично раздутые, прямые или слабоотогнутые, раскрываются по брюшному (внутреннему) шву, иногда и по спинному, верхушки заостренные, с короткими толстоватыми столбиками, отогнутыми наружу. Стенки листовок кожистые, поверхность серовато-коричневая, матовая, первично возможно опушенная. Семена продолговатые, слегка окрыленные, плоские, клетки поверхности мелкие, прямоугольно-квадратные.

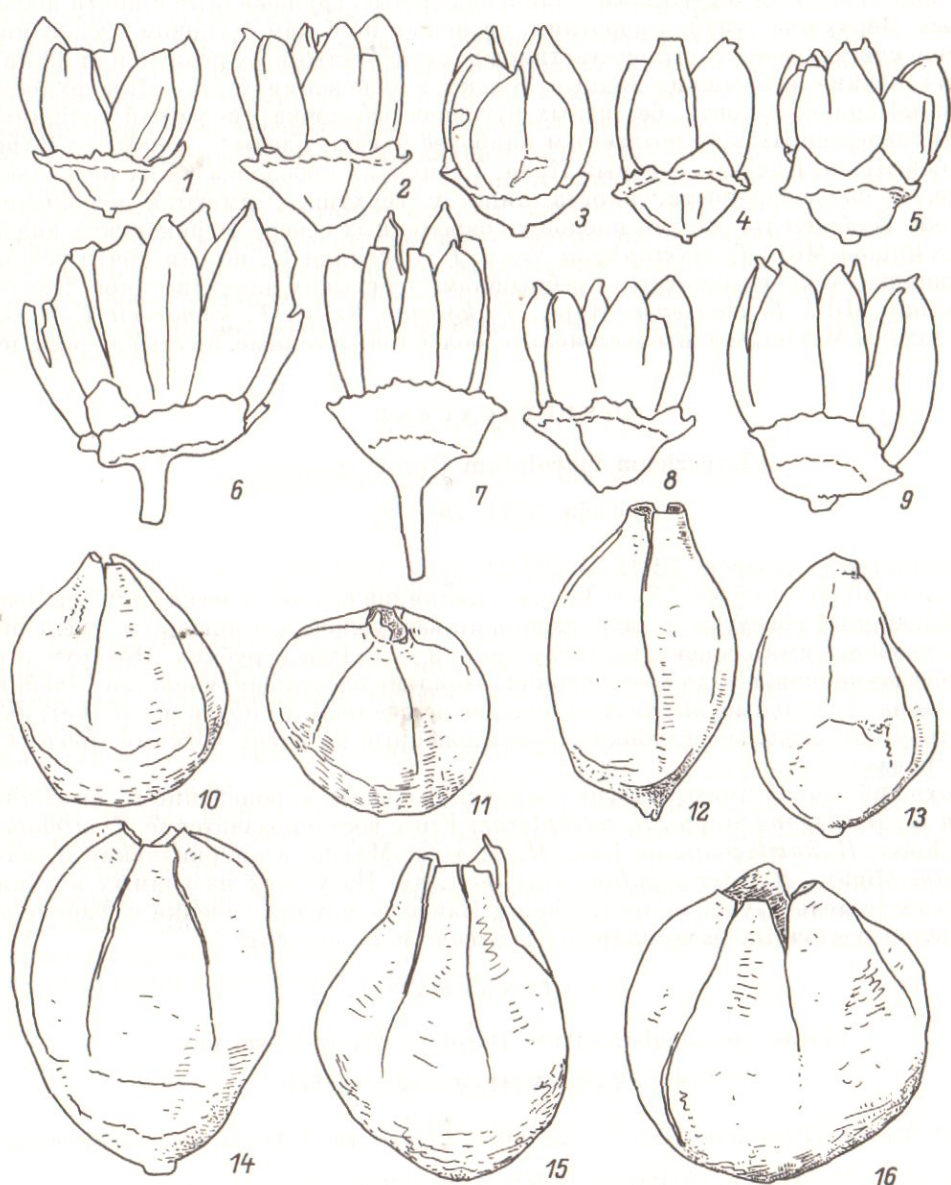


Рис. 5. Пятилистки (×9) *Spiraea gomeliana* Dorof. (1—9) и плоды (×7.3) *Tilia tenuicarpa* Dorof. (10—16). Дворец.

Из очень многих современных видов этого рода к ископаемым наиболее близки пятилистовки *S. betulifolia* Pall. Это кустарник, широко распространенный в Восточной Сибири, по всему Дальнему Востоку, на Сахалине, Камчатке, в Японии и Северном Китае. Отдельные листовки у современного вида равны и даже несколько мельче ископаемых, нередко более узкие, с более длинными столбиками. Того же типа пятилистовки известны из отложений верхнего плиоцена многих мест центра Русской равнины.

TILIACEAE

Tilia tenuicarpa Dorof. sp. nov.

Табл. VII, 1—8; рис. 5, 10—16

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-20, табл. VII, 8; рис. 5, 16.

Плоды $4.1-6.5 \times 3.2-5.7$ мм, эллипсоидальные, грушевидные и почти шаровидные. Верхушка тупая, с коротким, граненым по бокам бугорком. Основание сужено, слегка оттянуто. Плодолистиков 5, реже 4, стыки их ровные или на них тонкие низкие ребрышки, видные только в основании плода. Поверхность серовато-черная, матовая, без явных бугорков. Оболочка умеренной толщины.

Из современных к описываемым наиболее близки плоды *T. caucasica* Rupr. (горный Крым, Кавказ, северный Иран, Турция), но оболочка у них несколько толще, а на поверхности, иногда лишь у верхушки, имеются небольшие бугорки. В общем тот же тип плодов у современных североамериканских видов *T. caroliniana* Mill., *T. heterophylla* Vent., *T. americana* L., но они почти всегда шаровидные, с менее заметными ребрышками на стыках плодолистиков. Плоды *T. cordata* Mill., *T. amurensis* Rupr., *T. koreana* Nakai, *T. komarovii* I. Vass., *T. mongolica* Maxim. значительно мельче, более тонкостенные, на стыках ровные.

HYPERICACEAE

Hypericum foveolatum Dorof. sp. nov.

Табл. VIII, 26—39

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-21, табл. VIII, 37.

Семена $0.65-1.05 \times 0.25-0.35$ мм, цилиндрические, слегка или сильно до саблевидных согнутые, с закругленными верхушкой и основанием, увенчанными небольшими сосцевидными бугорками — халаза и рубчик. Поверхность от серовато-коричневой до почти черной, несильно блестящая, ячеистая. Ячейки небольшие, 6-угольные, вытянутые поперек оси семени, то почти изодиаметричные, то узкие, довольно глубокие, расположенные не очень четкими продольными рядами.

Похожие семена имеют многие современные виды: европейские *H. quadrangulum* L., *H. elegans* Steph., *H. tetrapterum* Fries, восточноазиатские *H. attenuatum* Choisy, *H. kamtschaticum* Ldb., *H. yezoense* Maxim. и американские *H. nudiflorum* Michx., *H. microsepalum* Torr. et Gray. Но у всех названных ячейки поверхности мельче, уже, менее глубокие. Наиболее крупные ячейки у современных дальневосточных экземпляров *H. elegans* и *H. yezoense*.

ELATINACEAE

Elatine pseudoalsinastrum Dorof. et Weliczek. sp. nov.

Табл. VIII, 1—14

1971. Дорофеев, Величкевич, ДАН СССР, т. 200, № 5, с. 1175, рис. 1, 35—41, designat. typi omitta.

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-3, табл. VIII, 12.

Семена $0.65-0.85 \times 0.23-0.27$ мм, продолговатые, слегка сплюснутые, почти прямые, со слабозагнутым к брюшку основанием. Верхушка прикрыта полу-

шаровидной, сглаженно граненой крышечкой. Бока с 8—12 гранями, покрытыми узкими (ширина их в 2 раза меньше длины) неглубокими ячейками в числе 29—32 на каждой грани.

Семена *E. alsinastrum* L. довольно близки по общей форме, но ячейки у них более короткие, ближе к квадратным и более глубокие. Семена *E. orthosperma* Dür. короче и уже описываемых, особенно сужено их основание, но форма их ячеек ближе к таковым ископаемых.

Elatine hydropiperoides Dorof. et Welicz. sp. nov.

Табл. VIII, 15—25

1971. Дорофеев, Величневич, ДАН СССР, т. 200, № 5, с. 1175, рис. 1, 26—32, designat. typi omitta.

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-4, табл. VIII, 15.

Семена согнутые крючком и в таком положении $0.35-0.52 \times 0.35-0.50$ мм, от верхушки к основанию (халаза) плавно суженные. Халазовый конец высоко приподнят, иногда достигает уровня верхушки, но чаще он находится в промежутке между верхушкой и серединой крючка. Края отверстия верхушки прямые или слабо воронковидно расширены, крышечка пирамидальная. Бока с 8—10 гранями, ячейки узкие, их длина в 1.5—2 раза больше ширины, глубокие.

Семена *E. hydropiper* L. более узкие и длинные, халазовый конец у них загнут круче, но не достигает высоты верхушки, сама верхушка оттянута, ячейки мельче и уже, менее глубокие, число их на грани больше. Семена *E. hungarica* Moesz. по величине равны и мельче ископаемых, халазовый конец у них короче, отставлен в сторону и почти не поднимается вверх. По общей форме и по форме ячеек описываемые семена ближе к *E. hungarica*, чем к *E. hydropiper*.

HALORAGACEAE

Myriophyllum pseudospicatum Dorof. sp. nov.

Рис. 6, 1—13, 24, 25

Г о л о т и п: Холмеч, дворецкий горизонт в шурфе 2, обр. 2, БИН № 493-10, рис. 6, 3.

Эндокарпы $0.95-1.55 \times 0.6-1.1$ мм. Основание однобоко или симметрично закругленное. Брюшко сжато, но оттянуто слабо, халазовый выступ всегда приподнят над основанием. Перегиб от спинки к бокам сглаженный. Бугорки конические, пирамидальные, иногда с боков сжатые, верхушки их островатые или тупые, у многих с тонкими, измятыми или скрученными до курчавых, более светлыми их окончаниями, располагаются почти по всей спинке в 4—5 нечетких рядах, иногда без особого порядка. Эпикарп у многих еще углисто-черный, но нередко он красновато-коричневый, клетки крупные, в виде ячеек.

У этого вида еще много общего с *M. praespicatum* Nikit., но описываемые несколько мельче, общий их контур более овальный, брюшная сторона узкая, халазовый выступ приподнят над основанием. Бугорки такие же, но вместо крепких прямых шипов, как у *M. praespicatum*, у описываемых эндокарпов их окончания более тонкие, измятые.

Myriophyllum crassum Dorof. sp. nov.

Рис. 6, 16—19

Г о л о т и п: Дворец, расчистка 8, БИН № 493-11, рис. 6, 17.

Эндокарпы $1.55-2.1 \times 1.1-1.5$ мм. Перегиб от спинки к бокам резкий. Брюшко сжато слабо, торец тупой, халазовый выступ небольшой, горизонталь-

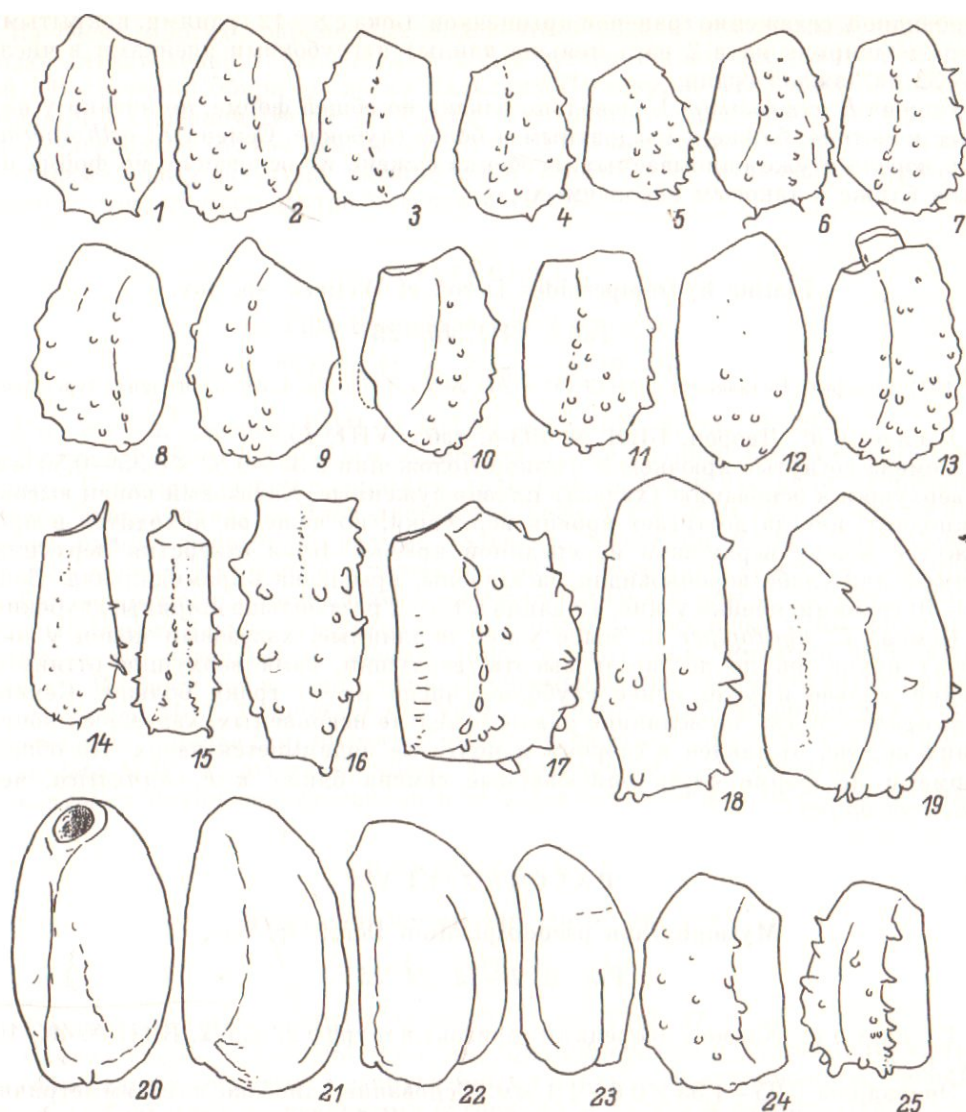


Рис. 6. Эндокарпы *Myriophyllum* ($\times 15$): 1–13, 24, 25 — *M. pseudospicatum* Dorof., 14, 15 — *M. spinulosum* Dorof., 16–19 — *M. crassum* Dorof., 20, 23 — *M. cf. ussuriensis* Kom.; 1–13, 20–23 — Холмеч, шурф 2, обр. 1, 16, 19 — Дворец, расчистка 8, остальное — Дворец.

ный или чуть выше основания. Бугорки большие и мелкие, тупые и островатые, без шилов на верхушках, но с мягкими изогнутыми окончаниями, располагаются на спинке в 4 нечетких рядах, иногда заходят за бока. Эпикарп углисто-черный, клетки крупные, но ячейки слабоуглубленные.

Эндокарпы *M. praespicatum* Nikit. мельче, уже, тоньше, халазовый выступ у них большой, направленный вниз или горизонтальный, бугорки более редкие, но с острыми шипами. Эндокарпы *M. pseudospicatum* Dorof. также мельче, контур их более овальный, халазовый выступ у них небольшой, приподнятый над основанием, число бугорков больше, располагаются они более беспорядочно. Как *M. pseudospicatum*, так и *M. crassum* — производные *M. praespicatum*, сменившие его к верхнему плиоцену. Эндокарпы *M. crassum* крупнее, с более угловатым общим контуром и в этом отношении ближе к современному *M. spicatum* L.

Lycopus pliocenicus Dorof. sp. nov.

Рис. 7, 10—15

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-23, рис. 7, 10.

Плоды с каймой $0.8-1.5 \times 0.65-1.15$ мм, обратнойцевидные, реже почти овальные, продолговатые и короткие, не очень правильные. Кайма из более светлой губчатой ткани окружает красновато-коричневый орешек с трех сторон. Внешний край каймы на верхушке закругленный, со сглаженными углами на боках, слабоволнистый, слегка сжат, но не окрыленный. Внутренний край каймы у верхушки также неровный, иногда с узкими перемычками, идущими к наросту такой же, как и на кайме, ткани, сидящему на выпуклой части орешка, или с островками этой ткани, разбросанными между каймой и наростом. У единичных экземпляров видны остатки смолистых желёзок, первично пузыревидных, у ископаемых пленчатых, беловатых.

Наиболее важным признаком для систематики этого рода по плодам является кайма и нарост губчатой ткани на выпуклой части самого орешка, образующие причудливо украшенные формы у наиболее архаичных видов *L. virginicus* L. и уссурийского *L. parviflorus* Maxim. и более простые у остальных видов. Описываемые плоды заметно отличаются от *L. europaeus* L. более продолговатой обратнойцевидной или овальной формой, полукруглой верхушкой, волнистым краем каймы, постоянным наростом губчатой ткани на верхнем конце орешка и мелких островков такой же ткани между главным наростом и каймой. Близкие формы плодов можно встретить у южных представителей из Европы, относимых к разновидностям, например, у *L. europaeus* L. var. *pinnatifidus* Sennen (Испания, Sennen, № 6236), или у каких-то особых видов из Индии или Гималаев, приводимых под названиями *L. exaltatus* L. (С. В. Clarke, N 24275) и *L. europaeus* (R. R. Stewart, N 1271). Близкие формы плодов имеются у *L. americanus* Muhl. и у дальневосточных *L. angustus* Maxim., *L. lucidus* Turcz., *L. maackianus* (Maxim.) Kom. Из европейских к описываемым ближе *L. exaltatus*.

Stachys pliocenica Dorof. sp. nov.

Рис. 7, 16—19

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-22, рис. 7, 19.

Плоды $1.75-2.35 \times 1.0-1.5$ мм, обратнойцевидные и почти овальные. Верхушка закругленная, редко слегка приплюснутая. Основание клиновидно суженное. Спинка слабовыпуклая. Брюшко двугранно-выпуклое с тупым или сжатым продольным гребнем, в основании обособлена треугольная, чуть пониженная площадка с небольшим овальным рубчиком. Поверхность темно-коричневая до бурой, шероховатая, снаружи ее покрывает тонкий слой с неправильными (продолговатыми, фигурными, бахромчатыми) бугорками; под этим слоем залегает основной слой оболочки плода, поверхность его более светлая, ровная, с довольно крупными изодиаметричными клетками в продольных рядах; у выветрелых экземпляров поверхность дырчатая.

Описываемые плоды в общем сходны с современными *S. palustris* L. Но плоды из северных коллекций (Луга, Ропша, Колтуши, Ладога) равны или мельче ископаемых, при этом с ровной поверхностью. Плоды из Оренбургской обл. (сборы А. Г. Борисовой, № 1663) крупнее, но также с ровной поверхностью. Плоды других видов этого рода несколько короче или шире, но поверхность у них ровная или у некоторых, например у *S. cretica* L. из Крыма (сборы Б. А. Федченко), сходным образом шероховатая.

Mentha pliocenica Dorof. sp. nov.

Рис. 7, 1—9

Г о л о т и п: Дворец, БИН № 493-24, рис. 7, 5.

Плоды $0.6-1.0 \times 0.4-0.65$ мм, в контуре эллиптические, слегка расширен-

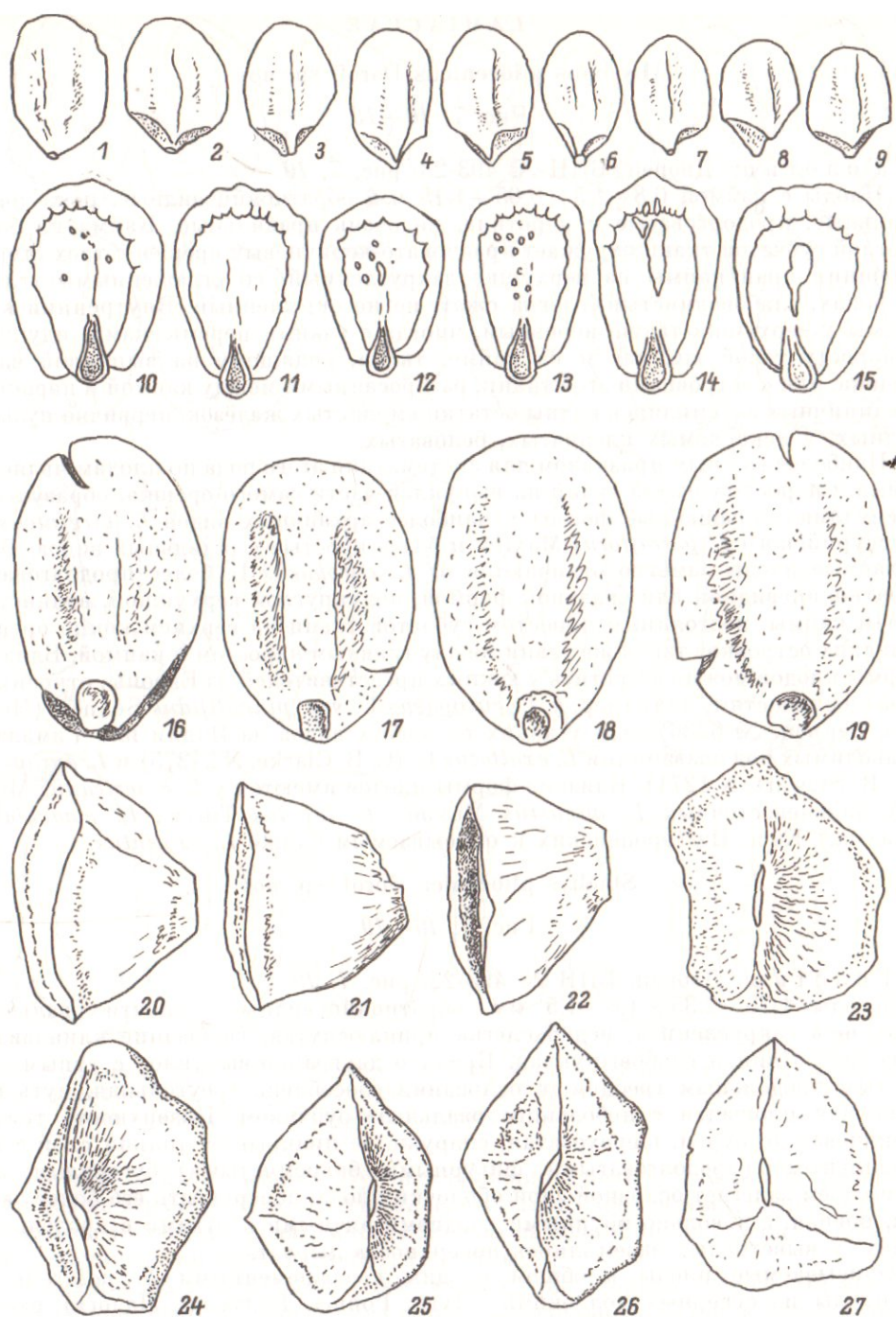


Рис. 7. Плоды (×25) (1–19) и семена (×17) (20–27): 1–9 — *Mentha pliocenica* Dorof., 10–15 — *Lycopus pliocenicus* Dorof., 16–19 — *Stachys pliocenica* Dorof., 20–27 — *Lysimachia nikitinii* Dorof.; Дворец.

ные в нижней половине. Верхушка закругленная или чуть суженная. Основание клиновидно 3-гранной пирамидкой суженное, с небольшим черноватым рубчиком на торце. Спинка выпуклая или плоская. Брюшко слабо двугранно-выпуклое. Оболочка толстая, двуслойная. Внешний слой мощный, рыхлый, светлый, поверхность его серовато-коричневая, неровная от частичного разрушения, но и на сохранившихся участках ямок нет. Внутренний слой более тонкий, поверхность его ровная, почти черная или коричневая, клетки мелкие, изодиаметричные.

Описываемые плоды сочетают признаки двух современных видов. У *M. aquatica* L. плоды наиболее крупные, при этом широкие, иногда короткие, внешний слой оболочки наиболее мощный, но поверхность его покрыта небольшими регулярными ямками, которых нет у описываемых плодов. Плоды *M. arvensis* L. несколько мельче, более продолговатые, с более тонким внешним слоем оболочки, поверхность его без ямок. Плоды *M. austriaca* Jacq. похожи на *M. arvensis*, но пирамидка основания у них заметно короче.

PRIMULACEAE

Lysimachia nikitinii Dorof. sp. nov.

Рис. 7, 20—27

Голотип: Дворец, БИН № 493-25, рис. 7, 25.

Семена 0.8—1.2 × 0.6—0.85 мм, в контуре со стороны рубчика 4—5-угольные. Стороны неравные, прямые и вогнутые. Углы тупые и острые. Край основания сжат до острого, иногда отогнут и слегка окрылен. Нижняя сторона ровная или впалая, а края приподняты. Верхняя сторона высоко поднимается неравномерно, сжатой с боков пирамидкой, на гребне которой помещается продолговатый рубчик. Кожура двуслойная. Верхний слой рыхлый, из короткостолбчатых с фигурными торцами клеток, поверхность его серовато-коричневая, неровная, матовая. Внутренний слой тонкий, более плотный, смоляно-черный, блестящий, поверхность его в мелких округло-многоугольных клетках-ячейках.

Из многих просмотренных современных видов этого рода сходные семена с неровным коричневато-серым наружным слоем у трех видов: *L. vulgaris* L., *L. punctata* L. и *L. davurica* Ledeb. У первого семени крупнее, с менее расчлененным общим контуром, с более высоко приподнятой серединой и более плотным внешним слоем кожуры. У второго семени мелковаты, более плоски. У третьего семени равны и чуть больше ископаемых, контур более расчленен, край основания сильнее сжат, верхний слой более рыхлый и местами просвечивает, обнажая внутренний слой, и в целом эти семена наиболее близки к ископаемым. *L. davurica* — многолетник, обитающий по лугам, кустарниковым зарослям, по берегам и болотам, на Дальнем Востоке по дубнякам. Этот вид начиная с Восточной Сибири замещает европейский в основном вид *L. vulgaris*. *L. punctata* в основном западноевропейский вид, в СССР встречается только в юго-западных областях.

Название вида дано в честь П. А. Никитина, первого русского палеокарполога.

Л и т е р а т у р а

- Величкевич Ф. Ю. О плиоценовой флоре дер. Дворец в Белоруссии. — В кн.: XXII Герценовские чтения: Естествознание. Л., 1970, с. 68—71.
- Величкевич Ф. Ю. Новые данные о флоре дер. Дворец на Днепре. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология антропогена. Минск, 1975, с. 110—133.
- Дорофеев П. И. О плиоценовой флоре Башкирского Предуралья. — В кн.: Вопросы геологии восточной окраины Русской платформы и Ю. Урала. — Уфа, 1960а, вып. 5, с. 15—25.
- Дорофеев П. И. О третичной флоре Белоруссии. — Ботан. журн., 1960б, т. 45, № 10, с. 1418—1434.
- Дорофеев П. И. О плиоценовой флоре Башкирии. — Ботан. журн., 1962, т. 47, № 6, с. 787—801.
- Дорофеев П. И. О плиоценовой флоре дер. Холмеч на Днепре. — Докл. АН СССР, 1971, т. 200, № 4, с. 917—920.
- Дорофеев П. И., Величкевич Ф. Ю. О позднелиоценовой флоре дер. Дворец на Днепре. — Докл. АН СССР, 1971, т. 200, № 5, с. 1173—1176.
- Дарафеев П. И., Величкевич Ф. Ю. Новые материалы об эллиоценовой флоре Беларуси. — В кн.: Антрапаген Беларусі. Мінск, 1971, с. 154—165.
- Зинова Р. А., Рылова Т. Б., Якубовская Т. В. О новом местонахождении позднелиоценовой флоры у дер. Холмеч на Днепре. — Докл. АН БССР, 1981, т. 25, № 1, с. 73—76.
- Никитин П. А. Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской обл. Л., 1957. 206 с.
- Müldler K. Die pliozäne Flora von Frankfurt am Main. — Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges., 1939, Abh. 446, S. 1—202.
- Mai D. H., Majewski J., Unger K. P. Pliozän und Altpleistozän von Rippersroda in Thüringen. — Geologie, 1963, Jahrgang 12, H. 7, S. 765—815.
- Reid C. a. E. M. The Pliocene floras of the Dutch-Prussian Border. — Mededeel. Rijksopp. Delfstoffen. 1915, vol. 6, p. 1—178.
- Szafer W. Flora plioceńska z Krośienko nad Dunajcem. Kraków, 1947. 213 p.

СМЕНА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ТИПОВ ФЛОРЫ НА УКРАИНЕ И ЮГЕ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ В КОНЦЕ ПАЛЕОГЕНА—НАЧАЛЕ НЕОГЕНА*

При обсуждении процессов флористических изменений на территории Евразии в третичное время чаще других используются термины А. Н. Криштофовича (1928, 1930, 1955, 1958 и др.) «полтавская флора» и «тургайская флора». Однако, если обратиться, например, к палеопалинологической литературе, посвященной украинским и южнорусским флорам, можно заметить, что термин «полтавская флора» встречается в ней относительно редко. А между тем палеопалинологические материалы весьма важны для разрешения вопроса о смене экологических типов флоры в середине третичного времени. Они указывают наиболее определенно (Аристова, 1971; Зосимович, Михелис, 1979, и др.) на начало преобразования флоры субтропического типа в умеренную флору. Согласно данным А. А. Михелис (Зосимович, Михелис, 1979, с. 700), «коренная перестройка субтропической флоры полтавского типа на арктотретичную тургайскую происходила на рубеже киевского и харьковского времени, захватывая частично и начало последнего», иными словами, в конце эоцена—начале олигоцена.

Основная причина редкого употребления украинскими палеопалинологами широкоизвестного термина состоит в том, что содержание фитогеографических понятий «полтавская флора» и «Полтавская область» оказалось неадекватным палеоботанической характеристике полтавского «яруса» (полтавской серии), стратона, от названия которого эти понятия и получили свое наименование (Криштофович, 1928, 1930, 1935, 1958 и др.; Kryshstofovich, 1929a, 1929b). История вопроса подробно изложена мной в главе «О „полтавской флоре“ А. Н. Криштофовича» (Жилин, 1984б, с. 11—25). Вкратце суть дела сводится к тому, что к полтавскому «ярусу» (Соколов, 1893) были ошибочно отнесены кварцевые жерновые песчаники с отпечатками листьев, указывающими на субтропический (поначалу даже полагали, что тропический) характер флоры времени образования этих пород. Частичная ревизия разновозрастного комплекса «жерновых песчаников», отнесенного к полтавскому «ярусу», была произведена еще А. П. Павловым (1897), отделившим от него флору Камышина (гора Уши). Выяснение возраста остальных местонахождений отпечатков листьев в «жерновых песчаниках» затянулось на много лет. А. Н. Криштофович (1911), поначалу принявший трактовку возраста волынских флор как аквитанских (по: Соколов, 1893; Палибин, 1901), позже посчитал их тонгрийскими, т. е. среднеолигоценовыми (Криштофович, 1912). Пробыв долгое время на Дальнем Востоке, А. Н. Криштофович лишь в 1927 г. вновь публикует данные по украинским палеогеновым флорам (Криштофович, 1927а, 1927б), но пока придерживается прежнего своего мнения о тонгрийском возрасте волынских и кировоградской (тогда еще зинovieвской) флор. Эта датировка была принята и другими палеоботаниками (см., например: Піменова, 1937б). В процессе развития своей концепции формирования и перемещения по лику Земли третичных флор, А. Н. Криштофович (1930, 1933а, 1933б), расширяя пределы «Полтавской» ботанико-географической области, естественно, соединяет в одну область флоры сходного состава. Он относит к «Полтавской» области преимущественно ранне-среднепалеогеновые (в том числе палеоценовые — будущие «гелинденские») флоры Западной Европы и новооткрытые южноуральскую и североказахстанскую флоры, которые по его же заключениям геологи датируют

* Статья написана по материалу двух докладов: «О содержании понятия полтавская флора» (VII Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества, 12 мая 1983 г., Донецк; см.: Жилин, 1983) и «Состояние изученности пограничных флор эоцена и олигоцена на Украине и юге Русской равнины и проблема полтавской флоры» (Рабочее совещание палеоботаников, участвующих в разработке Проекта 174 Международной программы геологической корреляции «Геологические события на рубеже эоцена и олигоцена», 26 октября 1983 г., Ленинград; см.: Ахметьев, 1984).

средним или поздним эоценом. А. Н. Криштофович (1933б, с. 36) считал в это время, что «полтавская флора» охватывала «период с эоцена (или палеоэоцена) до конца олигоцена», а чуть позже (Криштофович, 1937, с. 162) сузил пределы ее существования до «эоцена и нижнего олигоцена». Сама концепция «Полтавской» области вынуждала ее автора к датированию первичных, т. е. волинских, материалов также эоценом. Но окончательно утвердиться в этом А. Н. Криштофович смог лишь после сенсационного открытия его учениками Я. М. Ковалем (1935)* и Н. В. Пименовой (Пименова, 1937а) настоящей полтавской флоры листопадного облика, т. е. флоры, материалы для исследования которой были впервые получены непосредственно из нижнеполтавских отложений, и в еще большей степени — после исследования другого его ученика — Ф. А. Станиславского (1950; Станиславский, 1951), доказавшего бучакский, среднеэоценовый, а не полтавский возраст волинских флор, лишь принимаемых прежде за полтавские.

Терминологические трудности вынуждают ряд исследователей отказаться от термина «полтавская флора» как обозначающего флору определенного экологического типа, а именно, субтропическую эоценовую, ибо их деятельность связана с изучением отложений полтавской серии (бывшего полтавского «яруса» Н. А. Соколова), из которых они извлекают информацию об умеренной позднеолигоценовой или ранне-среднемиоценовой флоре (Ротман, 1962; Михелис, 1973, и др.). Противоречивая, по крайней мере для украинских исследователей, терминология порой приводит к таким парадоксальным на первый взгляд высказываниям, что «палинологические комплексы полтавской свиты... характеризуют деградацию тургайской флоры» (Михелис, 1973, с. 127; разрядка моя, — С. Ж.). Но парадоксальность эта — чисто терминологическая. Палеоботанические материалы даже из нижней части полтавской серии действительно указывают на флору тургайского экологического типа (подробнее см. ниже).

В разрешении сопряженной проблемы «полтавская флора А. Н. Криштофовича — полтавский ярус Н. А. Соколова» можно различить не менее 6 тенденций, в той или иной форме высказанных разными исследователями.

1. Отмена или отмирание стратона «полтавский ярус».

А. Н. Криштофович, уже вполне осознавая несоответствие первичных материалов (волинские и кировоградские песчаники с отпечатками листьев растений субтропического облика), послуживших моделью для понятия «полтавская флора», и подлинным палеоботаническим содержанием стратона «полтавский ярус», изменил (еще в предвоенные годы) датировку «полтавской флоры». Он начал считать ее эоценовой, а не олигоценовой. Ссылаясь на рукопись Н. В. Пименовой (докторская диссертация «Сарматская флора Амвросиевки», защищенная в декабре 1940 г. и опубликованная в 1954 г.), А. Н. Криштофович (1945, с. 214) писал: «Н. В. Пименова пришла к важному стратиграфическому выводу, что здесь (в районе Амвросиевки, — С. Ж.) эти пески являются миоценовыми, в то время как на севере Украины и, может быть, на юге РСФСР они имеют палеогеновый возраст, что уничтожает возможность существования полтавского „яруса“ как такового». Но ведь на самом деле пески, в которые заключены породы с отпечатками листьев в Амвросиевке, являются нижнесарматскими. И даже в случае предполагаемого их соответствия самарской свите, которая, по Н. Н. Карлову (1953), составляет верхний член полтавского «яруса», вывод Н. В. Пименовой не был верен, тем более что песчаники «на севере Украины» и «на юге РСФСР» (действительно палеогеновые) не имеют отношения к полтавскому «ярусу» Н. А. Соколова. Они, как уже неоднократно было указано, являются бучакскими, среднеэоценовыми (Станиславский, 1950, 1956; Станиславский, 1951; Ремизов, 1960, 1964; Семенов, 1972; Жилин, 1983, 1984б). Таким образом, полтавские отложения, хотя и не в ранге «яруса», будучи «очищены» от чуждых им образований, не могут быть упразднены или переименованы. Как и другие «ярусы» Н. А. Соколова, полтавский

* Я. М. Коваль, геолог по образованию и первоначальной деятельности, не был прямым учеником А. Н. Криштофовича, но, делая первые шаги на палеоботаническом поприще, пользовался его письменными консультациями.

«ярус» защищен ныне действующим «Стратиграфическим кодексом СССР» (1977). Его написанию и утверждению предшествовала длительная работа многих стратиграфов, среди которых первым можно назвать А. Н. Криштофовича. Но при его жизни унификация стратиграфических правил еще не была достигнута.

2. Сосуществование терминов «полтавская флора» и «полтавский ярус» (слои, свита, серия).

А. Н. Криштофович в своем отзыве на диссертацию Н. В. Пименовой (в качестве официального оппонента) высказал мысль, что эти термины бытуют в разных сферах науки — в палеофитогеографии и в стратиграфии — и поэтому могут существовать независимо. Как показано выше, такое сосуществование терминов привело, особенно при послойных палеоналинологических исследованиях украинских палеогеновых и неогеновых отложений, с середины 1950-х годов к терминологическим трудностям, следствием которых явилось либо неупотребление термина «полтавская флора» (рядом с «полтавскими слоями», «полтавской свитой», «полтавской серией», «полтавским ярусом»), либо даже предложение об отказе от него (см. тенденцию 3).

3. Отказ от терминов «полтавская флора» и «тургайская флора» с заменой их простым указанием на различие климатов в пору существования этих флор (Ротман, 1962).

Это предложение Р. Н. Ротман было принято (без ссылок на его автора и потому, быть может, независимо) многими палеоналинологами, особенно в отношении неупоминания «полтавской флоры». Однако указание на палеоклимат само зависит от оценки типа флоры, прежде всего в экологическом отношении. Отказываясь от обозначения экологического типа флоры, исследователь тем самым пропускает одну логически обусловленную стадию обобщения.

4. Изменение содержания термина «полтавская флора».

Эта тенденция может быть продемонстрирована с помощью двух цитат. А. Н. Криштофович (1937, с. 162), очень быстро среагировавший на открытие флор Змиева и Шестеринцев, писал: «Последняя работа Н. В. Пименовой (имеется в виду следующая статья: Пименова, 1937а, — С. Ж.) показала, что уже флора полтавского века (в собственном смысле слова) значительно отличалась от древней вечнозеленой флоры эоцена и нижнего олигоцена» (разрядка моя, — С. Ж.). Из высказываний Н. В. Пименовой (Пименова, 1940, с. 111) по этому же поводу наиболее любопытно приводимое ниже: «состав флоры этих песчаников (волинских и кировоградских, — С. Ж.) резко отличается от настоящей полтавской флоры листопадного типа» (разрядка моя, — С. Ж.). Столь естественное в палеонтологической практике обозначение флоры (или фауны) по геохронологическому интервалу, соответствующему определенному стратону (например, «меловая флора», «палеогеновая флора», «миоценовая флора», «аквитанская флора», «сарматская флора», «майкопская флора»), оказывается, однако, невозможным (без специальной оговорки) в случае с «полтавской флорой»! Виною этому стратиграфическая ошибка, допущенная предшественниками Н. А. Соколова и повторенная им. Н. В. Пименова благодаря открытию флоры Шестеринцев, казалось бы, выполнила рекомендацию Н. А. Соколова (1893, с. 171): «вопрос о возрасте отложений полтавского яруса до тех пор не может считаться выясненным, пока не будут тщательно обработаны встречаемые в них растительные остатки, в особенности отпечатки листьев». Но следует помнить, что Н. А. Соколов имел в виду в первую очередь те палеоботанические материалы, которые он сам отнес к полтавскому «ярусу». А среди них не оказалось ни одного местонахождения, происходящего из «настоящих полтавских» отложений. Поэтому А. Н. Криштофовичу (1952, с. 153) приходилось специально пояснять, о каких материалах идет речь: «богатые остатками вечнозеленой растительности „полтавские“ кварцевые песчаники заведомо не принадлежат к этому ярусу». Ясно, что эта тенденция отпала сама собой.

5. Замена термина «полтавский ярус» (точнее, «нижнеполтавский подъярус» Я. М. Ковалю) термином «тургайский ярус» (Соболев, 1939).

Предложение харьковского геолога Д. Н. Соболева было основано на открытии в нижней части полтавского «яруса» местонахождений Змиев и Шесте-

ринцы. Слово «открытие» здесь особенно уместно, так как после установления Н. А. Соколовым в 1893 г. полтавского «яруса» считалось, что полтавскому веку была свойственна флора тропического облика (позднее чаще склонялись к ее оценке как субтропической). Установление Я. М. Ковалем (1935, 1939, 1940) и Н. В. Пименовой (1939, 1941; Піменова, 1937а, 1940, 1941) того факта, что флора начала полтавского времени имела умеренный облик, аналогичный «тургайской флоре» А. Н. Криштофовича, явилось подлинной сенсацией. Под влиянием этого Д. Н. Соболев (1939) и выступил с предложением о переименовании нижнеполтавского подъяруса Я. М. Ковалю, поскольку он характеризуется флорой не «полтавского», а «тургайского» типа, в тургайский ярус. Но такое предложение не могло быть принято. Во-первых, уже имелись публикации Т. А. Мордвилко и А. Н. Криштофовича о тургайском ярусе для Тургай и тургайском веке листопадной растительности (о которых Д. Н. Соболев не мог не знать). Во-вторых, принятие этого предложения привело бы к типологической путанице. Возник бы второй «флоротип» тургайской флоры на Украине наряду с основным в Тургае. В-третьих, что бы стало с верхнеполтавским подъярусом? Если бы он сохранил свое наименование «полтавский», это привело бы к еще большей неразберихе: внизу (раньше) оказался бы «тургайский ярус», а сверху (позже) — «полтавский». Поэтому предложение Д. Н. Соболева правильнее воспринимать как полемический аргумент в духе *reductio ad absurdum* в разгоревшемся в ту пору диспуте по поводу возраста и статуса полтавского «яруса».

6. Замена термина «полтавская флора» термином «волинская флора» (Ремизов, 1956, 1975; Ремизов, 1960, 1964; Жилин, 1984б).

Как показано в моей работе (Жилин, 1984б, с. 21—24), предложение И. Н. Ремизова было наиболее рациональным из всех, и можно только удивляться тому, что оно никем (до 1984 г.) не было поддержано. Дело даже не в удачности термина «волинская флора», а в необходимости безотлагательного переименования «полтавской флоры».*

Первоначальная характеристика волинской («полтавской») флоры, или более точно флоры волинского экологического типа (Жилин, 1984б), как тропической (Криштофович, 1928, 1933в) постепенно была изменена и ее начали считать субтропической. Параллельно с этим возникла традиция сравнивать флору волинского типа с современной средиземноморской (Криштофович, 1936, 1955, 1958; Васильев, 1960, и др.).

Флора волинского типа может быть охарактеризована как преимущественно вечнозеленая, в разных стадиях представленная то ксерофильными, то более или менее мезофильными сообществами. Возраст этой безусловно субтропической флоры — средний—поздний эоцен. На восток она была распространена до Северного и Центрального Казахстана. Ее западное распространение выяснено меньше. Новейшие обработки средне- и позднеэоценовых флор Западной Европы (Sturm, 1971; Mai, 1976; Ruffle, 1976; Mai, Walther, 1985) указывают на состав, несколько отличный от флор волинского типа. Любопытно, что высокая степень сходства флор Волини с ланденской флорой Франции, отмеченная еще А. Н. Криштофовичем (1912), может быть подтверждена и в наши дни. А территориально более близкая к Волини позднеэоценовая флора окрестностей Лейпцига (Mai, Walther, 1985) значительно отличается от флор Могильно и Воляничины. Для выявления западных пределов распространения флор волин-

* Полезно подчеркнуть, что термин «волинская флора» («волинский экологический тип флоры») произведен не от названия какого-либо стратона, но от Волини, исторической области западной части Украины, где сосредоточено значительное число местонахождений отпечатков листьев в кварцевых жерновых песчаниках. Они подробно описаны в работе Н. В. Пименовой (Піменова, 1937б). Первоначально, занимаясь выяснением запутанной истории «полтавского яруса» и «полтавской флоры», я намеревался дать этой флоре название «древлянская» (и соответственно «древлянский экологический тип флоры»), учитывая, что древляне населяли лесистые в прежние времена области нынешнего украинского Полесья, вошедшие позднее в состав Волинского княжества. Это было бы тем более удачно, что самое богатое местонахождение — Могильно (с 1964 г. — Полесское) располагается в непосредственной близости к городу Коростеню (летописному Искоростеню), знаменитой столице древлян. Однако несомненный приоритет предложения И. Н. Ремизова заставил меня отказаться от термина «древлянская флора», который, впрочем, может стать впоследствии нужным в качестве альтернативного названия.

ского типа необходимо прежде всего тщательное переизучение наиболее богатых флор Волыни.

Считать средиземноморскую флору современным аналогом флоры волынского типа можно с оговоркой: имеется в виду лишь некоторая экологическая их близость. А. Н. Криштофович высказывал по этому поводу довольно противоречивые суждения. Так, говоря о современной флоре Крыма, А. Н. Криштофович (1936, с. 21) указывал, что «она является пережитком средиземноморского компонента из состава древней полтавской флоры». В этой же статье (с. 22) можно прочесть, что «полтавская флора» «с эоцена... постепенно принимала средиземноморские элементы, а затем постепенно сменялась тургайской, которая полное выражение получает у нас в сарматском веке. Последней собственно положил конец лишь ледниковый период. Среди этой растительности погибли и последние дериваты полтавской флоры» (разрядка моя, — С. Ж.). С этим высказыванием можно вполне согласиться. Однако в последней статье на фитогеографическую тему, изданной посмертно (Криштофович, 1958, с. 13), оба тезиса повторяются, хотя и в измененном виде: 1) «полтавская флора как флористический комплекс здесь (в Европе, — С. Ж.) исчезла совершенно, хотя ее элементы и вошли в значительном количестве в состав средиземноморской флоры, флоры Кавказа» и 2) «в настоящее время нигде не сохранилось хотя бы обедненных растительных формаций, которые мы могли бы флористически (разрядка моя, — С. Ж.) увязывать непосредственно с полтавской флорой». Причина этой несогласованности может быть и в том, что статья 1958 г. не была отредактирована самим автором. Но повторение обоих тезисов в двух разных статьях заставляет думать, что А. Н. Криштофович в одних случаях имеет в виду экологическое сходство современной и вымершей флор, а в других — несходство их систематического состава.

Во всяком случае справедливо процитированное выше высказывание А. Н. Криштофовича о невозможности проследить флористическую связь флор волынского типа с современной флорой Средиземноморья. Сходство этих флор очень мало даже на уровне родов. Все виды, характерные для современной Средиземноморской области (в понимании А. Л. Тахтаджяна, 1978), относительно молоды. Ни один из них не может быть выведен из эоценовой флоры. Самые древние находки видов, близких современным (а тем более идентичных им), — позднеолигоценовые, чаще же — раннемиоценовые. Как уникальную можно расценивать находку отпечатка листа *Laurus* в позднем олигоцене Западного Казахстана (Жилин, 1974), практически неотличимого от листьев современного *L. nobilis* L. Уже в раннем миоцене здесь обитала лавровишня, совмещавшая признаки двух современных средиземноморских видов (Жилин, 1968, 1974). Но чем ближе палеофлора к Средиземноморью, тем моложе подобные находки. Лавровишни, трудноотличимые от современной *Laurocerasus officinalis* M. Roem., встречены в Закавказье и в Европе преимущественно в плиоценовых флорах и гораздо реже — в позднемиоценовых и тем более в среднемиоценовых. Также лишь с конца миоцена во флорах Европы и запада Азии появляются виды *Buxus*, *Aesculus*, *Epimedium*, *Phyllirea*, *Vitis*, *Platanus*, *Staphylea*, *Olea*, близкие к современным средиземноморским. Но все эти виды не могут быть отнесены к волынскому («полтавскому», по А. Н. Криштофовичу) элементу флоры. Если понимать тургайский экологический тип флоры достаточно широко и относить к нему такие флоры, как Крынка (средний миоцен, Ростовская обл.), Амвросиевка (поздний миоцен, Донецкая обл.), Бурсук (поздний миоцен, Молдавия), то именно с них можно начинать отсчет времени возникновения будущего средиземноморского элемента. Особенно явственно это можно видеть по флорам Молдавии (Негру, 1972; Штефырца, 1974, и др.).

Анализ новейших палеоботанических исследований, посвященных позднеолигоценовым и миоценовым флорам побережий восточной части Тетиса (Криштофович, Байковская, 1965; Жилин, 1968, 1974; Негру, 1972; Штефырца, 1974; Аваков, 1979; Джапаридзе, 1981; Шварёва, 1983, и др.), показывает, что современная флора Средиземноморья преемственна главным образом от теплоумеренной флоры геологического прошлого, развитой в позднем олигоцене—миоцене

Европы и западной части Азии (североафриканские третичные флоры слабо изучены), в том числе и от флор тургайского экологического типа.

Необходимо заметить, что палеофитохорионы, существовавшие в разные геологические века и эпохи на побережьях Тетиса и получившие от него свои названия, не обязательно тесно связаны друг с другом. Точнее, они преемственны в разной степени. И неудивительно, что Тетисовые области разных эпох и веков раннего и среднего палеогена столь существенно отличаются от современной Средиземноморской области.

Как уже неоднократно указывалось, «Полтавская» фитогеографическая область А. Н. Криштофовича, с поправками в отношении ее возраста и занимаемой территории, должна именоваться Тетисовой (Szafer, 1961; Тахтаджян, 1961, 1966, 1970; Жилин, 1974, 1984б; Зоогеография. . ., 1974). Границы Тетисовой области для палеоцена—раннего эоцена и для среднего—позднего эоцена несколько отличаются, что несомненно связано как с изменением очертаний морского бассейна в эти века, так и с изменением самой флоры, а это в свою очередь связано и с вариациями климата, и с эволюцией растений, составляющих флоры обсуждаемых территорий.

Что касается т и п о в ф л о р, как предлагается понимать и «гелинденскую», и «полтавскую» флоры А. Н. Криштофовича (Жилин, 1984б), то, видимо, их, а в особенности «полтавскую», нужно трактовать в более узком смысле. В соответствии с изложенным выше «полтавскую» флору нужно называть в о л ы н с к о й, или, более полно, флорой в о л ы н с к о г о экологического типа (Жилин, 1984б). В таком смысле волынская флора указывает на определенную совокупность растений, свойственную в среднем—позднем эоцене восточным частям побережий Тетиса. Это, таким образом, несколько суженное понимание «полтавской флоры» А. Н. Криштофовича. Но только в таком объеме волынская флора может трактоваться как некое флористическое понятие, т. е. понятие, для которого на первый план выступают флористические связи. А в самой широкой трактовке «полтавской» флоры, данной А. Н. Криштофовичем, она выходит за пределы даже зонального сходства растительности (чего нельзя сказать о флоре тургайского типа в понимании самого А. Н. Криштофовича). Быть может, не случайно А. Н. Криштофович не поддержал в явной форме предложение Е. П. Коровина (1934, 1961), включившего палеофлору Бадхыза в «Полтавскую» область в ранге Туркменской провинции. Действительно, набор растений в локальных палеофлорах Бадхыза весьма редкий. Он скорее указывает на существование в районах, располагавшихся южнее основных районов развития флоры волынского типа, гораздо более ксерического района с особенной флорой (Жилин, 1968, 1974). Флористически следы этой растительности опознаются по характернейшему для Бадхыза роду *Palibinia*, установленному Е. П. Коровиным. *Palibinia* казалась сначала эндемичным родом (что вполне соответствовало умонастроению среднеазиатских ботаников 1930-х годов, открывавших и в современной флоре один за другим подлинные и мнимые эндемичные роды). Но открытие китайским ботаником Дао (Tao Juncong, 1965) этого рода в эоцене Восточного Китая и частичная ревизия западноевропейских материалов, произведенная им, указали на совсем иную географию *Palibinia*. В настоящее время можно сказать, что ареал рода *Palibinia* охватывал огромную территорию от юга Англии до Восточного Китая. *Palibinia* известна теперь от среднего и позднего эоцена (юг Англии, Туркмения, южный Казахстан, Восточный Китай) до раннего олигоцена (Центральный Казахстан).*

Для среднеэоценовых флор Волыни характерно наличие родов, полностью вымерших к нашему времени. Прежде других должны быть названы роды *Dolipalibinia*, *Dryophyllum*, *Macclintockia*, *Leptospermites*. Кроме того, многие виды современных родов, зарегистрированных в волынских флорах, вымерли к началу господства на этой же территории теплоумеренной флоры тургайского типа. К таким видам можно отнести *Comptonia dryandriifolia* Brongn. Правда, этот вид встречен пока лишь в двух среднеэоценовых флорах волынского типа (вне

* Указания на отвержение некоторых определений *Palibinia* и, наоборот, на выявление *Palibinia*, обозначенных именами других растений, имеются в ряде моих публикаций (Жилин, 1968, 1974, 1980, 1984б).

Волини), а именно, в Шевелево (Курская обл.; Байковская, Коваль, 1968) и в Вислом (Белгородская обл.). Но массовые сборы 1982—1983 гг. образцов этого растения в упомянутых местонахождениях (см. также: Жилин, Викулин, 1986) дают надежду, что он будет встречен и на самой Волини. Эти вымершие (по крайней мере на обсуждаемой территории) к концу эоцена виды представляют, как правило, полностью исчезнувшие к нашему времени подроды или секции соответствующих родов. Так, *C. dryandriifolia* является членом подрода *Avushia*, возникшего в позднем мелу (а именно, в туроне Ауша) и окончившего свое существование по-видимому в самом конце олигоцена на юге Западной Европы.

Наконец, многие виды во флорах волинского типа, даже и отнесенные к современным родам (Краснов, 1911; Пименова, 1929, 1937б, и др.), в действительности принадлежали скорее всего родам вымершим.

На таблицах I—III показаны в качестве иллюстрации некоторые примечательные растения флор волинского типа главным образом по новым сборам, произведенным автором этой статьи и С. В. Викулиным в 1982 и 1983 гг.

В поездке 1983 г. в с. Полесском (Могильно) и его окрестностях было найдено несколько отпечатков листьев пальмы *Trachycarpus rhipifolia* (Sternb.) Takht. с сохранившимся рахисом. Этот вид, обычный для флор волинского типа, не раз был встречен в Могильно. Гораздо реже находки пальм в других местонахождениях. В 1983 г. отпечаток части листа удалось найти на окраине с. Рыжаны. Отсутствие рахиса не позволило сделать более точного определения, чем *Arecaeae* gen. indet. (табл. I, 1*). Другой неперенный член волинских флор — хвойное растение араукариевого родства, которое описывалось разными авторами как *Araucarites sternbergii* Goerr. и *Sequoia sternbergii* (Goerr.) Heer. По-видимому, более правильное название для него — *Doliosrobis certus* Bůžek, Holý et Kvaček (табл. I, 2—4; III, 6, 7). Интересна также первая находка чешуи этого растения в Казахстане, сделанная мной в 1971 г. в предположительно эоценовых отложениях (карьер на окраине г. Аркалыка, центра Тургайской обл.).

Под безусловно неправильным названием «*Banksia helvetica*» Heer (табл. II, 1, 2) приводится изображение образца из старых сборов в местонахождении Рыжаны. Увеличенная фотография позволяет видеть, что на образце практически не заметно жилок, кроме главной, а определение, сделанное лишь по контуру листа, не может быть точным. Кроме того (и это очень важно), верхушка листа разрушена так, что на первый взгляд может показаться сходной с уплощенной и снабженной острием верхушкой листьев некоторых современных видов *Banksia*. Таким образом, лишь «вечнозеленый» «кожистый» облик отпечатка и отчасти его зубчатость могут навести на мысль о «тропическом» родстве этого растения.

Интересными растениями флор волинского типа были виды *Comptonia*. Более древняя и раньше вымершая *C. dryandriifolia* (табл. II, 3—5) даже по облику своих очень узких и длинных листьев, явно кожистых, более подходила к сухим местообитаниям. *C. acutiloba*, обыкновенный вид многочисленных палеофлор тургайского типа в Европе и Западной Азии, встречается также и в субтропических флорах. Он уже был обнаружен в эоцене Украины ранее, например в Болтышке Кировоградской обл. (Жилин, 1980), но в среднеэоценовых флорах Волини до моей находки 1983 г. не был отмечен. Удивительнее всего, что в экспедиционной поездке 1983 г. мною с С. В. Викулиным были тщательно обследованы местонахождения Волянщина и Рыжаны, но *Comptonia* не была встречена. Для большей уверенности в ее отсутствии были осмотрены и те глыбы (поверхность их была покрыта отпечатками листьев), которые невозможно было расколоть из-за крепости породы или целиком вывезти (столь они тяжелы и огромны). И лишь в последний день работы в окрестностях Могильно был встречен единственный фрагментарный отпечаток листа *C. acutiloba* (табл. II, 6, 7).

Еще один представитель флор волинского типа — *Myrsine sinuata* Baik. sp. nov.** из Шевелево Курской обл. Наконец, следует указать на обилие остатков

* Фотографии на табл. I—VII выполнены Г. И. Петровой.

** Этот вид действительно публикуется в наст. статье указанием голотипа (воспроизведен

Leptospermites spicatus Schmalh. (табл. III, 3—5) в Могильно. Это примечательное растение явилось одним из первых аргументов в пользу эоценового возраста флор Волыни. Помимо Могильно и других местонахождений на Волыни оно стало известно (позже находок И. Ф. Шмальгаузен) и в ланденской флоре Франции (Fritel, 1910). Об этом первым написал А. Н. Криштофович (1912), тем самым установив приоритет названия *Leptospermites spicatus* Schmalh. перед *Stachycarpus eocenica* S. Meunier (первое опубликовано в 1883 г., второе — в 1898 г.). Но если видовое название *spicatus* И. Ф. Шмальгаузен имеет явное преимущество перед другими (что было признано позднее и Денапом: Denaire, 1925), то относительно родового названия, примененного И. Ф. Шмальгаузен (1884), дебаты еще впереди. Пока же важна хотя бы констатация связей с раннепалеогеновой флорой Франции.

Следует упомянуть также, что во флорах Волыни достоверно установлены виды *Cinnamotum*, *Sassafras*, *Dryophyllum*, *Macclintockia* (Станиславский, 1956; Ископаемые цветковые... 1974, 1982).

Находка отпечатков листьев в местонахождениях Змиев и Шестеринцы, т. е. в нижней части подлинно полтавских отложений, дала надежду на реальную возможность ревизии представлений, связанных с полтавским «ярусом» и «полтавской» флорой. Л. Ф. Лунгерсгаузен (1940, с. 57) описал этот момент следующими словами: «только теперь мы приближаемся к пониманию всей сложности полтавской проблемы» (разрядка моя, — С. Ж.). Н. В. Пименова особенно ясно, сравнительно с другими исследователями, могла видеть различие «полтавской» флоры А. Н. Криштофовича и собственно полтавской флоры Шестеринцев и Змиева, ибо ей довелось заниматься и той, и другой (Пименова, 1937а, 1937б, 1941), а также раннесарматской флорой Амвросиевки (Пименова, 1954). К тому же А. Н. Криштофович (1937, 1938 и др.), хотя и с различными оговорками, начал склоняться к мысли об эоценовом возрасте флор Волыни (а следовательно, и «полтавской» флоры). Тем не менее степень разновозрастности «полтавской» флоры А. Н. Криштофовича и «настоящей полтавской флоры» Н. В. Пименовой в то время была все еще недостаточно ясна.

Флора Змиева (Коваль, 1935, 1939, 1940) очень важна для рассмотрения процесса смены флоры на Украине и в прилегающих районах, но ее монографическая обработка не была обнародована, а коллекция пропала во время войны. Новые сборы мне удалось провести в 1972 г. во время поездки в Змиев (ныне г. Готвальд, Харьковская обл.), организованной А. А. Веселовым и А. И. Гилькманом. Местонахождение остатков растений, открытое Я. М. Ковалем, расположено на правом крутом берегу («Городищенская гора») р. Северский Донец ниже Змиева и выше местности, носящей название Коробов хутор.

Остатки растений в местонахождении Змиев (табл. III—VII) заключены в тонкослоистой лигнитовой или углистой глине темно-бурого цвета. Для местонахождения (точнее, для той его части, которая была обнажена в 1972 г.) характерно наличие многих прослоев с отпечатками листьев. Большинство прослоев представляет собой так называемую листовую залежь. Захоронение листовых залежей Змиева происходило большей частью в одну из фаз медленно и дифференцированно идущего процесса гниения, при котором в нижних слоях залежей края листьев, налегающих друг на друга, потеряли четкость очертаний (следующая фаза — слияние их в неразличимую массу). Жилкование центральных участков листьев сохраняется в этой фазе прекрасно.

Большая часть отпечатков широких листьев в змиевской коллекции не всегда может быть определена с точностью даже до семейства из-за фрагментарности образцов и отсутствия края листа. Но определенно различаются — в порядке степени обилия — *Ulmaceae*, *Betulaceae* и *Juglandaceae*. Легко различаются виды *Ulmus carpinoides* Goepp., *Zelkova zelkovifolia* (Ung.) Bůžek et Kotlaba (табл. VII, 1—3), *Pterocarya paradisiaca* (Ung.) Pjinskaja (табл. IV), обычные для флор тургайского экологического типа. *Alangium* sp. лишь из-за фрагментарности не получил видового названия. На фоне обилия отпечатков листьев

на табл. III, 1, 2) и прямой ссылкой на описание: Байковская, Коваль, Ботан. журн., 1968, т. 53, № 9, с. 1259.

особенно выделяются одиночные находки остатков генеративных органов. Мужская сережка *Alnus* sp. (табл. III, 8, 9) примечательна тем, что на образце видны пыльники, полностью замещенные глинистой породой, но сохранившие свою форму. Отпечаток крылатого плода *Ulmus* sp. не изображен здесь лишь из-за его «нефотогеничности».

Прослоями встречаются скопления фрагментов крупных листьев однодольных. Лучшие образцы (с сохранившимся на них жилкованием всех порядков) определены как *Strelitzia* sp. (табл. VII, 4—8). Они относятся к тому же виду, который установлен мной (Жилин, 1974, 1984б) под названием *Strelitzia* sp. в нескольких местонахождениях Западного и Центрального Казахстана, а именно в Кумсуате (хатт), в Кинтыкче, Алтын-Шокысу и Наушá (аквитан).

Число отпечатков облиственных побегов *Taxodiaceae* в змиевской коллекции не поддается полному учету из-за разрушения их во время препарирования и перекрытия одних отпечатков другими. Но даже остатков, определяемых как *Taxodium dubium* (Sternb.) Neer (табл. V), в коллекции не менее нескольких сотен.

Также в несколько сотен можно оценить число фрагментарных отпечатков листьев *Arocynophyllum helveticum* Neer (табл. VI), индекс-вида для олигоценовых флор Западного и Центрального Казахстана (Жилин, 1984б). Этот вид характерен и для западноевропейских олигоценовых флор (Mai, Walther, 1978). Именно поэтому я склонен считать флору Змиева олигоценовой, а точнее, позднеолигоценовой.

Флора Змиева является несомненно мезофильной и листопадной. Обилие остатков *A. helveticum* убеждает в том, что это растение с листьями кожистого облика было тоже листопадным. Флора Змиева не может считаться «переходной»: это уже несомненная флора тургайского экологического типа.

Флора Шестеринцев была изучена Н. В. Пименовой (Пименова, 1941), однако качество изображений в этой работе весьма невысоко. Переизучение флоры невозможно из-за того, что коллекция Н. В. Пименовой сохранилась полностью, а новые сборы произвести нельзя, так как линза бурого угля давно уже выработана. К тому же, судя по работе Н. В. Пименовой, многие виды были представлены неполными экземплярами листьев. Все же и по этой публикации можно установить, что флора Шестеринцев примерно одного возраста с флорой Змиева и, может быть, несколько старше ее.

Необходимо остановиться на палеоклиматическом критерии, примененном в данном случае. Он целиком основан на обсуждаемой здесь палеофитогеографической концепции А. Н. Криштофовича.

Нарисованная А. Н. Криштофовичем картина смены флор, столь много раз корректируемая и им самим, и его учениками и последователями, оказалась в конце концов правильной в главном — направлении изменений во флоре.* Разумеется, это верно лишь для одного, хотя и весьма обширного района Земли (Европа и запад Азии). Опрометчиво было бы в наши дни говорить о смене волынской («полтавской») флоры тургайской на Востоке Азии или в Северной Америке.** Что же касается центральной части территории (Украина, Среднерусская возвышенность, Башкирия, Южный Урал, Западный и Центральный Казахстан), то здесь известное заранее направление изменений во флорах в течение палеогена — неогена (от субтропических условий к теплоумеренным) позволяет с некоторой долей условности оценивать возраст палеофлор.

Учитывая именно эту закономерность, установленную А. Н. Криштофовичем (ею широко пользуются палеоботаники), можно наметить последовательность палеофлор, которая помогла бы заполнить «лауну» в нашем знании флор между концом эоцена и концом олигоцена.

* Полезно напомнить здесь историю создания палеофитогеографической концепции А. Н. Криштофовича для кайнофита: вначале (Криштофович, 1928) три провинции (Гренландско-Уральская, Полтавская и Тургайская) «сосуществуют» в олигоцене. Затем Гренландская (Криштофович, 1933б) и Полтавская (Криштофович, 1937, 1938) провинции последовательно «удревнялись» (подробнее см.: Жилин, 1984б) и тем самым «выстроились» в одну линию, указывающую на определенный путь изменений во флоре.

** А. Н. Криштофович лишь искал аналогию подобных изменений на американском континенте, а не распространял действие выработанной им схемы флористических смен на Северную Америку.

Флору Тима многие геологи и сейчас расценивают как миоценовую, что можно считать данью традиции, восходящей еще к работам А. В. Гурова (1883, 1888). Позже Н. А. Соколов (1893) отнес флору Тима к верхнему олигоцену, называя его аквитаном. И по сию пору одни геологи датируют флору Тима поздним олигоценом, ссылаясь на Н. А. Соколова, другие, также следуя Н. А. Соколову, считают ее раннемиоценовой, ибо в наши дни аквитан возвращен в миоцен. По данным И. В. Палибина (1930), флора Тима выглядит, как и указано автором статьи, олигоценовой. Более того, она кажется неразрывно связанной с флорами Волини (Карпиха, Карповы Нивки, Кочетын), которые Ф. А. Станиславский датирует в последнее время поздним эоценом — ранним олигоценом (Жилин, 1982).

Я. М. Коваль (1950), рассматривая публикации И. В. Палибина (1901, 1930), посвященные флоре Тима, дополнил ее определениями образцов из собственных сборов. К сожалению, эти дополнения лишь отчасти документированы фотографиями (на которых, впрочем, необходимые для определения детали неразличимы), поэтому проверка списка Я. М. Ковалья невозможна.

Я. М. Коваль (1950, с. 79) указал, что по его коллекции (которая считается утраченной) «заметно усиление элементов тургайской флоры» (сравнительно с данными И. В. Палибина). На переходный, смешанный характер флоры Тима указывает и С. В. Викулин (личное сообщение), изучающий ее по собственным сборам 1982—1983 гг. и старым коллекциям, хранящимся в Ленинграде. Флора Тима связана как с преимущественно эоценовыми флорами Волини, так и с олигоценовыми флорами Шестеринцев и Змиева. Ее можно считать относящейся к позднему эоцену — раннему олигоцену, но несколько более молодой, нежели флоры Карпихи, Карповых Нивок и Кочетына.

На раннеолигоценовой* ступени геохронологической шкалы скорее всего утвердятся флора Пасекова, заново собранная С. В. Викулиным в 1983—1984 гг. и в настоящее время обрабатываемая им. Эта флора имеет ясную связь с флорой Змиева, хотя бы наличием в ней *Aposynophyllum helveticum*. Присутствие во флоре Пасекова этого вида и *A. firma* (Heer) Sveshn. et Budants. связывает ее с раннеолигоценовой флорой Светлогорска. Интересны также общие виды флоры Пасекова и казахстанских олигоценовых и раннемиоценовых флор.

Итак, «лакуна» заполняется следующей цепочкой флор: 1) Карповы Нивки, Карпиха, Кочетын, Тим (поздний эоцен — ранний олигоцен), 2) Пасеково (ранний олигоцен), 3) Шестеринцы, Змиев (поздний олигоцен). Такая «расстановка» позволяет видеть постепенность процесса изменения флоры от субтропической к теплоумеренной. Остающийся пробел в сведениях о флоре — раннемиоценовой — частично компенсируется палинологическими данными.

Рассмотрение всех имеющихся палеоботанических материалов по стратиграфическому интервалу, охватывающему верхи эоцена, олигоцен и часть миоцена, указывает на постепенный, а не резкий характер изменения флоры. Работы украинских палеопалинологов Н. А. Щекиной, Р. Н. Ротман и А. А. Михелис, занимавшихся изучением разрезов палеогеновых и неогеновых отложений Киевского Приднепровья, свидетельствуют в сущности о таком же постепенном процессе. И недавние работы А. Б. Стотланда (1984) свидетельствуют о правильности вывода, сделанного на основании данных о крупных растительных остатках (преимущественно об отпечатках листьев).

Но до середины 1930-х годов, когда концепция А. Н. Криштофовича находилась в начальной стадии разработки, флоры двух экологических типов, волинского («полтавского») и тургайского, представлялись резко отличными. К тому же А. Н. Криштофович (1936) полагал, что ясно выраженные флоры тургайского типа появились на Украине лишь в сармате. Публикация даже незначительной части материалов по позднеолигоценовой флоре Змиева (табл. III—VI) свидетельствует о ее теплоумеренном облике. А. Н. Криштофович несомненно считал бы ее тургайской,** будь она известна ему по монографической публикации или по коллекции.

* Олигоцен принимается в двучленном делении.

** Флора Змиева по составу очень близка к западноказахстанским флорам тургайского типа и даже, конкретно, к позднеолигоценовым флорам Северного Приаралья, датированным по данным

Несомненно также, что резкое различие флор двух типов (обязанное поначалу «лакуне» в палеоботанических сведениях) сыграло положительную роль в формулировании А. Н. Криштофовичем основных положений своей фитогеографической концепции.

Думается также, что изменение флоры приурочено к «лакуне» не случайно. Ведь время существования устоявшихся (стабильных) палеофлор всегда длительнее, нежели палеофлор переходных, состав которых должен быть (и есть, что доказывается многими примерами) смешанным. Естественно, что таких переходных флор обнаруживают меньше, а их смешанный в разной степени состав способствует на ранней стадии исследований отнесению этих флор к одному из устоявшихся типов флор. С этим связано и ошибочное датирование переходных флор.

Очень важно отметить также явное сходство как в процессе смены флор, так и в составе флор переходного типа в двух крупных и значительно удаленных друг от друга районах — в Западном и Центральном Казахстане (Жилин, 1974, 1984б), с одной стороны, и на Украине и юге Среднерусской возвышенности, с другой. Тем более интересно дальнейшее углубленное изучение палеофлор этих территорий, в особенности позднеэоценовых и олигоценовых.

Наиболее важным следствием работ А. Н. Криштофовича по изучению палеогеновых и неогеновых флор Восточной Европы и западной части Северной Азии является установленный им феномен изменения флоры от субтропической (что наблюдается вплоть до конца эоцена) к теплоумеренной.

Л и т е р а т у р а

- Аваков Г. С. Миоценовая флора Меджуды. Тбилиси, 1979. 106 с.
- Аристова К. Е. Пыльца и микропланктон пограничных отложений эоцена и олигоцена Северного Приаралья, Устюрта, Крыма и их стратиграфическое значение. — Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. геол., 1971, т. 46, № 2, с. 133—134.
- Азметьев М. А. Коллоквиум по флорам пограничных слоев эоцена—олигоцена на территории СССР. — Палеонтол. журн., 1984, № 2, с. 127.
- Байковская Т. Н., Коваль Я. М. Некоторые данные об эоценовой флоре Курской области. — Ботан. журн., 1968, т. 53, № 9, с. 1251—1262.
- Васильев И. В. Материалы к палеогеографии и истории развития флоры и растительности Тургайского прогиба в палеогене. — В кн.: ВСЕГЕИ: Информ. сб. Л., 1960, т. 24, с. 59—66.
- Гуров А. В. К геологии Екатеринославской и Харьковской губерний. Харьков, 1883. 446 с. (Тр. О-ва испыт. природы; Т. 16).
- Гуров А. В. Геологическое описание Полтавской губернии: Отчет Полтав. губерн. земству. Харьков, 1888. 1010 с.
- Джапаридзе И. Н. Раннемиоценовая флора Восточной Грузии. Тбилиси, 1981. 118 с.
- Жилин С. Г. Олигоценовая флора Устюрта: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1968. 24 с.
- Жилин С. Г. Третичные флоры Устюрта. Л., 1974. 124 с.
- Жилин С. Г. Заметки по систематике ископаемых растений: Мугисеае. — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л., 1980, с. 9—20.
- Жилин С. Г. Список местонахождений меловых и третичных цветковых растений СССР. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1982, т. 2, с. 182.
- Жилин С. Г. О содержании понятия «полтавская флора». — В кн.: Тез. докл. VII Делегат. съезда Всесоюз. ботан. о-ва, Донецк, 11—14 мая 1983 г. Л., 1983, с. 59.
- Жилин С. Г. Об объеме понятия «тургайская флора». — В кн.: Ежегод. Всесоюз. палеонтолог. о-ва. Л., 1984а, т. 27, с. 270—283.
- Жилин С. Г. Основные этапы формирования умеренной лесной флоры в олигоцене—раннем миоцене Казахстана. Л., 1984б. 112 с. (Комаровские чтения, 33).
- Жилин С. Г., Викулин С. В. *Comptonia dryandriifolia* (Myricaceae) в эоцене юга Среднерусской возвышенности. — Ботан. журн., 1986, т. 71, № 2, с. 148—153.
- Зоогеография палеогена Азии. — Тр. Палеонтолог. ин-та АН СССР, 1974, т. 146, с. 1—302.
- Зосимович В. Ю., Михелис А. А. Граница верхнего эоцена и олигоцена в области Киевского Приднестровья по палиноботаническим данным. — Докл. АН УССР, сер. Б, 1979, № 9, с. 698—701.
- Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1974, т. 1. 189 с.
- Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1982, т. 2. 206 с.
- Карлов Н. Н. Новые данные о времени и условиях отложения песков полтавского яруса. — Докл. АН СССР, нов. сер., 1953, т. 90, № 6, с. 1111—1113.
- Коваль Я. М. Про нові родовища третинної флори на Україні і про вік шарів, що її містять. — Зап. Ін-ту геології Харків. ун-та, 1935, т. 5, вып. 1, с. 121—125.
- Коваль Я. М. Про нижньополтавські шари в районі м. Зміїова. — Учен. зап. Харків. ун-та, 1939, № 16, с. 243—250.

изучения остатков морских моллюсков (Жилин, 1974, 1984б). И экологический облик этих флор в сущности одинаков. Поэтому даже с моей позиции понимания «тургайской флоры» в узком смысле (Жилин, 1984а, 1984б) флору Змијева следует отнести к тургайскому типу.

- Коваль Я. М. О возрасте отложений полтавского яруса. — Сов. геология, 1940, № 9, с. 92—97.
- Коваль Я. М. Материалы для изучения полтавского яруса. (1. Новые данные о тимском месторождении третичной флоры). — Зап. геол. фак. Харьков. ун-та, 1950, т. 10, с. 75—81.
- Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. М.; Ташкент, 1934. 480 с.
- Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент, 1961, кн. 1. 452 с.
- Краснов А. Н. Начатки третичной флоры Юга России. — Тр. О-ва испыт. природы Харьков. ун-та, 1911, т. 44, с. 147—253.
- Криштофович А. Н. О растительных остатках третичных песчаников Волынской губернии. СПб., 1911. 47 с. (Зап. Рус. минералог. о-ва, 1912; Ч. 48).
- Криштофович А. Н. К вопросу о возрасте песков полтавского яруса с растительными остатками на Волыни. — В кн.: Ежегод. по геол. и минералог. России. Ново-Александрия, 1913, т. 14, вып. 2, с. 32—33.
- Криштофович А. Н. Об отпечатках растений из песчаников полтавского яруса Аджамки. — Изв. Геол. ком. (1927) 1927а, т. 46, № 3, с. 201—206.
- Криштофович А. Н. Остатки пальмы (*Nipadites burtinii* Brongn.) из эоцена вблизи г. Вознесенска в Одесской губернии. — Изв. Геол. ком. (1926) 1927б, т. 45, № 6, с. 639—642.
- Криштофович А. Н. Гренландская третичная флора на Северном Урале и ботанико-географические провинции третичного периода. — Природа, 1928, № 5, с. 499—502.
- Криштофович А. Н. Основные черты развития третичной флоры Азии. — Изв. Глав. ботан. сада, 1930, т. 29, вып. 3—4, с. 391—401.
- Криштофович А. Н. Ангарская свита. Байкальский отдел. — Тр. Всесоюз. геол.-развед. объединения, 1933а, вып. 326, с. 1—136.
- Криштофович А. Н. Ископаемая флора с реки Лозьвы в Северном Урале с остатками мак-клинтоий, родственная гренландской. — Тр. Всесоюз. геол.-развед. объединения, 1933б, вып. 291, с. 1—44.
- Криштофович А. Н. Курс палеоботаники. М.; Л., 1933в. 326 с.
- Криштофович А. Н. — Ежегод. Всерос. палеонтол. о-ва, 1935, т. 10, с. 104—105. — Рец. на кн.: Палибин И. В. Оligоценовая флора тимского кварцевого песчаника. — Изв. Главн. геол.-развед. управления, 1930, т. 49, № 2, с. 105—115.
- Криштофович А. Н. Основные пути развития флоры Азии. — Учен. зап. Ленингр. ун-та, 1936, № 9. Сер. геол.-почв.-географ., вып. 2, с. 95—113.
- Криштофович А. Н. Двадцать лет советской палеоботаники. — Природа, 1937, № 10, с. 150—163.
- Криштофович А. Н. Миоценовая флора Украины и ее связь через Урал с третичной флорой Азии. — В кн.: Сб. работ, посвящ. памяти акад. А. В. Фомина. Киев, 1938, с. 73—105.
- Криштофович А. Н. Палеоботаника. — В кн.: Успехи биологических наук в СССР за 25 лет (1917—1942). М.; Л., 1945, с. 199—217.
- Криштофович А. Н. Очерк третичных отложений некоторых районов СССР в связи с их угленосностью. — В кн.: Сб. памяти акад. П. И. Степанова. М., 1952, с. 147—168.
- Криштофович А. Н. Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода. — В кн.: Вопросы геологии Азии. М., 1955, т. 2, с. 825—844.
- Криштофович А. Н. Происхождение флоры Ангарской суши. — В кн.: Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1958, вып. 3, с. 7—41.
- Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. Сарматская флора Крынки. М.; Л., 1965. 136 с.
- Лунггерсгаузен Л. Ф. Заметка о полтавском ярусе. — В кн.: Матер. по геологии и гидрогеологии: Сб. № 1 за 1939 г. М.; Киев, 1940, с. 57—62.
- Михелис А. А. Основные закономерности изменения палинокомплексов палеогеновых и неогеновых отложений Донбасса. — В кн.: Палинология кайнофита. М., 1973, с. 121—127.
- Негру А. Г. Раннесарматская флора северо-востока Молдавии. Кишинев, 1972. 170 с.
- Павлов А. П. О третичных отложениях Симбирской и Саратовской губерний: Протоколы заседаний Моск. о-ва испыт. природы. — Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. Année 1896. Nouv. sér. Т. 10, N 4, Moscou, 1897, с. 87—92.
- Палибин И. В. Некоторые данные о растительных остатках белых песков и кварцевых песчаников Южной России. — Изв. Геол. ком., 1901, т. 20, с. 447—506.
- Палибин И. В. Оligоценовая флора тимского кварцевого песчаника. — Изв. ГГРУ, 1930, т. 49, с. 249—260.
- Пименова Н. В. Возраст полтавского песка района села Шестеринцы. — Докл. АН СССР, 1939, т. 23, № 9, с. 977—980.
- Пименова Н. В. Полтавские пески и полтавский ярус Днепровско-Донецкой мульды. — Сов. геология, 1941, № 1, с. 118—125.
- Пименова Н. В. Сарматская флора Амвросиевки. — Тр. Ин-та геол. наук АН УССР. Сер. стратиграф. и палеонтолог., 1954, т. 8, с. 1—96.
- Пименова Н. В. Відбитки рослин з пісковиків Зінов'ївської округи. — Тр. Укр. геол. ин-та, 1929, т. 3, с. 189—195.
- Пименова Н. В. До питання про вік полтавського ярусу. — Геол. журн., 1937а, т. 3, вып. 3—4, с. 221—226.
- Пименова Н. В. Флора третинних пісковиків правобережжя УРСР. — Тр. Ін-та геол. АН УРСР, 1937б, т. 12, с. 1—136.
- Пименова Н. В. Полтавські піски Дніпровсько-Донецької мульди. — Геол. журн., 1940, т. 7, вып. 4, с. 91—113.
- Пименова Н. В. Флора буровугільних покладів с. Шестеринців. — Геол. журн., 1941, т. 8, вып. 2, с. 1—29.
- Ремизов И. Н. Полтавская серия, ее строение и стратиграфическое положение. — В кн.: Палеогеновые отложения юга европейской части СССР. М., 1960, с. 187—204.
- Ремизов И. Н. Полтавская серия — миоценовая кварцево-песчаная аллювиальная морская формация юга Русской платформы. — В кн.: Тр. совет., посвящ. изучению осадочных формаций Большого Донбасса и связанных с ними полезных ископаемых. Харьков, 1964, с. 338—347.

- Ремізов І. М. Короткий нарис історії вивчення полтавського яруса УРСР. — Наук. зап. Харків. пед. ін-ту. Сер. географ., 1956, т. 16, с. 49—79.
- Ремізов І. М. Межа палеогенової і неогенової систем та критерії встановлення її у Дніпровсько-Донецькій западині і суміжних регіонах. — В кн.: Тектоніка і стратиграфія. Київ, 1975, вип. 7, с. 34—38.
- Ротман Р. Н. При вік континентальних відкладів в полтавській світи. — Тр. Ін-ту геол. АН УРСР. Сер. загальн. геол., 1962, вип. 1, с. 12—26.
- Семенов В. П. Палеогеновая система. — В кн.: Геология, гидрогеология и железные руды бассейна Курской магнитной аномалии, т. 1. Геология, кн. 2. Осадочный комплекс. М., 1972, с. 202—229.
- Соболев Д. Н. О стратификации третичных отложений УССР. — Учен. зап. Харьков. ун-та, 1939, № 16, с. 13—25. (Зап. Н.-д. ін-ту геол.; Т. 7).
- Соколов Н. А. Нижнетретичные отложения юга России. — Тр. Геол. ком., 1893, т. 9, № 2, с. I—X, 1—328.
- Станіславський Ф. А. Палеогеновая флора с. Воляничины: Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Киев, 1950, 10 с.
- Станіславський Ф. А. Об остатках макклинтокий и возрасте вмещающих их палеогеновых отложений УССР. — Ботан. журн., 1956, т. 41, № 8, с. 1188—1193.
- Станіславський Ф. А. Про флору палеогенових пісковиків Української РСР. — Геол. журн., 1951, т. 9, вип. 4, с. 23—28.
- Стотланд А. Б. Микрофоссилии позднего эоцена—среднего миоцена Днепровско-Донецкой впадины и их стратиграфическое значение: Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Киев, 1984, 26 с.
- Стратиграфический кодекс СССР. Л., 1977, 80 с.
- Тахтаджян А. Л. Происхождение покрытосеменных растений. М., 1961, 133 с.
- Тахтаджян А. Л. Основные фитоохории позднего мела и палеоцена на территории СССР и сопредельных стран. — Ботан. журн., 1966, т. 51, № 9, с. 1217—1230.
- Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970, 147 с.
- Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978, 247 с.
- Шварева Н. Я. Миоценовая флора Предкарпатья. Киев, 1983, 160 с.
- Шмальгаузен И. Ф. Материалы к третичной флоре юго-западной России. — Зап. Киев. о-ва естествоиспыт., 1884, т. 7, вып. 2, с. 289—432.
- Штефурца А. Г. Раннесарматская флора Бурсука. Кишинев, 1974, 155 с.
- Depape G. La flore des grès landéniens du Nord de la France. — Ann. Soc. géol. Nord, t. 50, Lille, 1925, p. 10—48.
- Fritel P.-H. Observations sur la flore fossile des grès thanétiens de Vervins (Aisne) et revision des espèces qui la composent. — Bull. Soc. géol. France, 4me sér., t. 10, Paris, 1910, p. 691—709.
- Kryshstofovich A. N. Evolution of the Tertiary flora in Asia. — New Phytol., 1929a, vol. 28, N 4, p. 303—312.
- Kryshstofovich A. N. Principal features of evolution of the flora in Asia in the Tertiary period. — In: Proc. Fourth Pacific Sci. Congr. Java, 1929. Batavia, 1929b, p. 253—263.
- Mai D. H. Fossile Früchte und Samen aus dem Mittelozän des Geiseltales. — Abh. Zent. geol. Inst., Paläontolog. Abh., 1976, H. 26, S. 93—149.
- Mai D. H., Walther H. Die Floren der Haselbacher Serie im Wiesselster-Beckens (Bezirk Leipzig DDR). — Abh. Staatl. Mus. Mineral. und Geol. Dresden, Leipzig, 1978, Bd 28, S. 1—200.
- Mai D. N., Walther H. Die obereozänen Floren des Weisselster-Beckens und seiner Randgebiete. — Abh. Staatl. Mus. Mineral. und Geol. Dresden, Leipzig, 1985, Bd 33, S. 5—260.
- Rüffle L. Myricaceae, Leguminosae, Icacinaceae, Sterculiaceae, Nymphaeaceae, Monocotyledones, Coniferae. — In: Eozäne Floren des Geiseltales. Berlin, 1976, S. 337—438. (Abh. Zent. Geol. Inst., Paläontol. Abh.; H. 26).
- Sturm M. Die eozäne Flora von Messel bei Darmstadt. I. Lauraceae. — Palaeontographica, 1971, Bd 134, Abt. B, Lief. 1—3, S. 1—60.
- Szafer W. Miocene flora ze Starych Gliwie na Śląsku. — Inst. geol. Prace, 1961, t. 33, s. 1—205.
- Tao Junrong. A Late Eocene flora from the district Weinan of Central Shensi. — Acta bot. sinica, 1965, t. 13, N 3, p. 272—282.

И. А. Ильинская

ИЗМЕНЕНИЕ ФЛОРЫ ЗАЙСАНСКОЙ ВПАДИНЫ С КОНЦА МЕЛА ПО МИОЦЕН

Зайсанская впадина является частью Джунгарской депрессии, разделяющей горные системы Монгольского Алтая и Тянь-Шаня. В течение позднего мела, палеогена и неогена она неоднократно становилась полностью или частично заливом Гобийского озера, которое покрывало Джунгарскую депрессию (Борисов, 1983). Изменение границ этого залива во времени прослежено Б. А. Борисовым, им же очерчены по снимку из космоса контуры Гобийского озера (рис. 1).

Зайсанская впадина изобилует остатками растений и животных и по палеонтологической охарактеризованности разреза в интервале конец мела—неоген не имеет себе равных на нашей планете. О богатстве Зайсанской

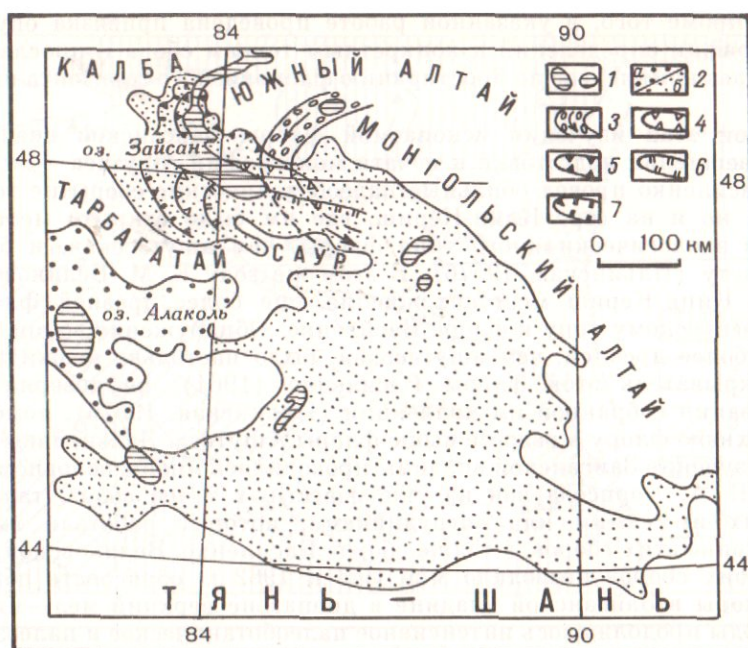


Рис. 1. Схематическая карта Джунгарской депрессии. (По Б. А. Борисову, 1983).

1 — современные озера, 2 — верхнемеловые—палеоген-миоценовые Балхаш-Алакольское (а) и Гобийское (б) озера, 3 — верхнемеловой аллювий р. пра-Кальджир, 4—7 — границы: 4 — верхнемелового, 5 — палеоценового, 6 — нижне-среднеэоценового, 7 — верхнеэоценово-олигоценового заливов Гобийского озера в Зайсанской впадине.

впадины остатками животных может дать представление простое перечисление найденных в ней и изученных групп фаун: пресноводные моллюски, членистоногие, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, представленные черепахами, ящерицами, змеями и крокодилами, птицы и млекопитающие, в том числе мелкие: насекомоядные, зайцеобразные и грызуны, и крупные: тапирообразные, гиракодонтиды, пантодонты, диноцераты и др. Краткий обзор результатов изучения на 1981 г. биостратиграфии палеогеновых отложений Зайсанской впадины и найденных в них остатков фауны и флоры дан в статьях Б. А. Борисова (1983), Л. К. Габуния и др. (1983) и И. А. Ильинской и др. (1983). История палеоботанического изучения Зайсанской впадины до 1953 г. подробно освещена в монографии олигоценовой флоры горы Ашутас (Криштофович и др., 1956). Она начинается с 1903 г., когда проф. В. В. Резниченко были впервые обнаружены отпечатки листьев на горе Ашутас и собрана первая палеоботаническая коллекция, а первая публикация об ископаемой флоре Зайсанской впадины относится к 1909 г. и содержит список определений упомянутой коллекции, выполненных И. В. Палибиным. Первый этап палеоботанического изучения Зайсанской впадины, посвященный почти исключительно классической позднеолигоценовой флоре горы Ашутас в Северном Призайсанье, продолжался полвека и завершился созданием монографии указанной флоры (Криштофович и др., 1956), явившейся первой крупной монографией по флоре тургайского типа в целом и остающейся по настоящее время самой крупной монографией конкретной флоры этого типа. Кроме сборов на горе Ашутас небольшая коллекция остатков водных и прибрежноводных растений в 1927 г. была собрана М. Ф. Нейбург в Южном Призайсанье в подножьи хр. Манрак, а в 1941 г. несколько образцов с отпечатками листьев наземных растений собрал в Северном Призайсанье у с. Горного (р. Джеланаш) А. И. Москвитин. Оба эти местонахождения были сочтены М. Ф. Нейбург одновозрастными ашутасскому, и их открытие не оказало сколько-нибудь заметного влияния на развитие палеоботанического изучения впадины. Более того, определения из первого местонахождения были включены в список флоры Ашутаса (Криштофович и др., 1956). Эта ошибка была устранена уже по выходе монографии мной (Ильинская,

1957а), кроме того, в указанной работе проведена привязка опубликованных в монографии определений к конкретным точкам сбора и прослежено изменение состава комплексов по простираанию флороносного горизонта на протяжении 5 км.

Второй этап изучения ископаемой флоры Зайсанской впадины начался в год завершения подготовки к печати монографии Ашутаса — в 1953 г., когда В. К. Василенко провел обильные палеоботанические сборы не только на горе Ашутас, но и на горе Киин-Кериш, где им было открыто местонахождение остатков экологически иного типа флоры, чем ашутасская, и более древней по возрасту (Ильинская, 1957б). В этом же году Е. М. Великовская открыла на горе Киин-Кериш местонахождение еще более древней флоры, близкой по экологическому типу к флоре Василенко. Обнаружение во впадине остатков флоры, более древней, чем ашутасская, было настолько неожиданно, что сам первооткрыватель этой флоры Василенко (1961), не доверяя результатам исследований собранной им коллекции (Ильинская, 1957б), поместил указанную верхнюю флору в разрезе выше флоры Ашутаса. Дальнейшее палеоботаническое изучение Зайсанской впадины проводилось мной в основном по массовым сборам Б. А. Борисова как из уже известных точек сбора, так и из новых, открытых им самим или сотрудниками, которые работали вместе с ним. Определение этих сборов, а также сборов Василенко, Великовской, В. С. Ерофеева и моих сборов позволило мне уже к 1962 г. обрисовать общую картину смен флоры в Зайсанской впадине в диапазоне верхний мел—миоцен. В 60-е и 70-е годы продолжалось интенсивное палеоботаническое и палеозоологическое изучение впадины, которое коррелировалось и объединялось Борисовым. С 1957 г. во впадине начала работать Э. В. Романова, а с 1967 г. ее работа проводилась при моей постоянной консультации. С 1982 г. в изучение впадины включился М. А. Ахметьев. К исследованию верхнеолигоценовой флоры р. Калмакпай была привлечена Г. С. Раюшкина (1974), которой я передала определенные мной коллекции, кроме того, она обработала по своим сборам флору Кусто (Раюшкина, 1982), открытую мной в 1957 г. Небольшие палеокарпологические сборы были определены Г. С. Аваковым (1962) и П. И. Дорофеевым (Борисов, 1963). За исключением последних и сборов Раюшкиной на Кусто, все коллекции были определены или просмотрены мной, что позволило все результаты определений свести в таблицу. Стратиграфическая основа для нее разработана Б. А. Борисовым. Распространение видов в разрезе обозначено буквами, что представляется нам значительно информативнее: к — верхний мел, п — палеоцен, н — нижний эоцен, с — средний эоцен, э — верхний эоцен, г — нижний олигоцен, ф — средний олигоцен, о — верхний олигоцен, м — миоцен. Для проходящих видов даются 2 буквы — первая по наиболее древней находке, а вторая — по самой молодой. Местонахождения Актобе и Горное с небольшим числом видов помещены в соседние графы; виды, найденные в этих местонахождениях, даются в них с дополнительной буквой А и Г соответственно этим местонахождениям, а в тех случаях, когда вид найден и на Пароме 2, и в Горном, перед буквой Г стоит знак «+». 3 местонахождения — Джаман-Гора, Конур-Кура и Чайбулак — даны в одной графе и найденные в них виды идут с добавлением букв Д, К и Ч. Наземная и водная биоты даются отдельно — сначала наземная, а после нее водная и прибрежноводная. Списки флоры для местонаждений, включенных в таблицу, составлены в основном по моим определениям коллекций лаборатории палеоботаники и некоторых коллекций Геологического института АН СССР (в этом случае после № коллекции указано — ГИН), а также коллекций Института зоологии АН КазССР (после № коллекции следует — АИЗ). Карта местонаждений, вошедших в таблицу, дана на рис. 2.

1. Жуванкара: мои определения сборов Б. А. Борисова 1966 г., колл. 1000, и определения Э. В. Романовой этой коллекции и коллекций АИЗ, в том числе Э. В. Романовой и И. А. Ильинской 1971 г. (Романова, 1975, 1977, 1978).

2. Тайжузген: мои определения сборов Б. А. Борисова 1960 г., колл. 984 (Ильинская, 1962; Борисов, 1963) и моих сборов 1963 г., колл. 984А, откорректированные в 1981 г., и определения Э. В. Романовой коллекции АИЗ (Романова, 1982).

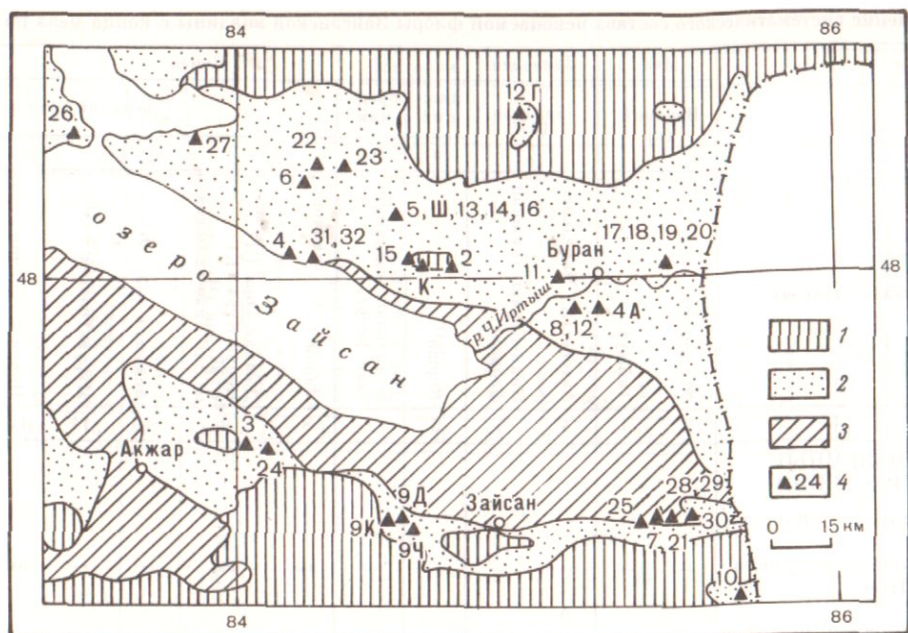


Рис. 2. Карта местонахождений ископаемых растений кайнофита Зайсанской впадины. (Составлена Б. А. Борисовым).

1 — породы палеозоя, 2 — верхнемеловые, палеоценовые, эоценовые, олигоценовые и миоценовые отложения, 3 — плиоценовые отложения, 4 — местонахождения отпечатков ископаемых растений (номера местонахождений соответствуют номерам граф таблицы); для местонахождений, приведенных в одной графе по несколько, даны следующие обозначения: Джаман-Гора — 9Д, Конур-Кура — 9К, Чайбулак 9Ч, Горное — 12Г, а для местонахождений, не включенных в таблицу: Кара-Бирюк — К, флора «Шатровая» на Киин-Керише — Ш.

3. Актобе: мои определения сборов Б. А. Борисова 1959 г., колл. 990 (Борисов, 1963).

4. Чакельмес: мои определения сборов Б. А. Борисова 1959 г., колл. 991 (Ильинская, 1962; Борисов, 1963).

5. Киин-Кериш, нижняя флора, киинкеришская свита: мои определения сборов Е. М. Великовской 1953 г., колл. 449В, сборов В. С. Ерофеева 1957 г., колл. 449Г и 449Д (Ильинская, 1963), сборов Б. А. Борисова 1959 г., колл. 992 (Ильинская, 1961, 1962; Борисов, 1963), и определения Э. В. Романовой этих коллекций и ее сборов 1957 г., АИЗ (1960а, 1960б, 1963, 1970, 1971а, 1972), с добавлением *Nelumbo protospeciosa* — по материалам М. А. Ахметьева.

6. Керши: определения Э. В. Романовой ее собственных сборов АИЗ (1971б, 1974) с моими дополнениями (Ильинская, 1984в).

7. Калмакпай, саргамысская флора: мои определения моих сборов 1963 г., колл. 997, 997А, и сборов Э. В. Романовой (Ильинская, 1983, 1984в) с добавлением неопубликованных форм и *Ailanthus confucii* по материалам М. А. Ахметьева.

8. Паром-1, чайбулакская свита: мои определения сборов Б. А. Борисова 1959 г., колл. 989 (Ильинская, 1962, 1963).

9. Джаман-Гора: определения К. К. Шапаренко, А. К. Криштофовича и И. В. Палибина сборов М. Ф. Нейбург 1927 г., колл. 2113 (Криштофович и др., 1956; Ильинская, 1957а, 1983).

10. Конур-Кура: мои определения сборов Б. А. Борисова 1960 г., колл. 490 (Борисов, 1963).

11. Чайбулак: мои определения сборов Б. А. Борисова 1960 г., колл. 986 (Борисов, 1962; Ильинская, 1966).

12. Аккезень: мои определения сборов Б. А. Борисова 1961 г., колл. 993 (Ильинская, 1962, 1966; Борисов, 1963).

13. Мурун-Тологой: мои определения сборов Б. А. Борисова 1960 г., колл. 988 (Ильинская, 1962, 1966; Борисов, 1963).

Изменение систематического состава ископаемой флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен

Название таксона	Мел		Палеоцен		Эоцен							
	Верхний (к)		(п)		ниж- ний	сред- ний	верхний					
					(п)	(с)	(э)					
	Жуанкара	Тайжузген	Актобе (А)	Чакельмес Киин-Керш (нижняя флора)	Керши	Калмакпай (саграмыс- ская флора)	Паром-1	Джамап-Гора (Д) Конур-Кура (К) Чайбулак (Ч)	Аккезень	Мурун-Тологой	Паром-2 Горное (Г)	Киин-Керш (флора носорога)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
НАЗЕМНЫЕ РАСТЕНИЯ												
Папоротники												
<i>Osmunda heeri</i> Gaudin ex Heer	—	—	—	—	—	—	эм	К эм	—	—	эм	—
<i>Lygodium kaulfusii</i> Heer	—	—	А	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Woodwardia endoana</i> Oishi et Huzioka	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Woodwardia</i> sp.	—	—	—	—	—	сэ	сэ	К сэ	—	—	сэ	—
<i>Onoclea sensibilis</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pteris</i> sp.?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dryopteris</i> sp.?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Asplenium dicksonia-</i> <i>num</i> Heer	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Хвойные												
<i>Agatis stipitella</i> Roma- nova	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Podocarpus</i> sp.	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cephalotaxopsis inter-</i> <i>media</i> Hollick	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. zaissanicum</i> Roma- nova	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Taxus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Torreya burejensis</i> (Pojark.) Ig. Vassil.	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Abies</i> sp.	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tsuga</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pseudolarix fossilis</i> Jarm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pinus</i> sp. 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pinus</i> sp. 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sequoia minuta</i> Sveshn.	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. heterophylla</i> Vel.	—	кп	кп	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. langsdorfii</i> (Brong.) Heer	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sequoia</i> sp. cf. <i>concinna</i> Heer	—	—	по	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sequoia</i> sp. (шишка)	—	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sequoia</i> sp.	—	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Metasequoia disticha</i> (Heer) Miki	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. wigginsii</i> (Arnold et Lowter Sveshn.	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Изменение систематического состава ископаемой флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен

Название таксона	Мел		Палеоцен		Эоцен							
	Верхний (к)		(п)		ниж- ний	сред- ний	верхний					
					(п)	(с)	(э)					
	Жуванкара	Тайжузген	Актобе (А)	Чакельмес Кин-Кериш (нижняя флора)	Кериш	Казмакпай (саграмыс- ская флора)	Паром-1	Джаман-Гора (Д) Конур-Кура (К) Чайбулак (Ч)	Аккезень	Мурун-Тологой	Паром-2 Горное (Г)	Кин-Кериш (флора носорога)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Metasequoia</i> sp.?	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Taxodium dubium</i> (Sternb.) Heer	ко	ко	ко	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. tinajorum</i> Heer	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. zaisanicum</i> Romanova	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Taxodium</i> sp. 1	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Taxodium</i> sp. 2	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Glyptostrobus groenlandicus</i> Heer	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>G. europaeus</i> (Brongn.) Heer	—	ко	ко	ко	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cryptomeris</i> sp.	—	кп	кп	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Thuja cretacea</i> (Heer) Newb.	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Libocedrus catenulata</i> (Bell) Kryshl.	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Покрытосеменные												
<i>Magnolia takhtajanii</i> Pnevа	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Magnolia</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sassafras ferretianum</i> Massal.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lindera vassilenkoi</i> Iljinskaja	—	—	—	пг	—	пг	пг	—	пг	пг	пг	пг
<i>Lindera vassilenkoi</i> var. <i>minima</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	эг	—	эг	эг	—	—
<i>Lindera</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ocotea pseudoguianensis</i> (Berry) La Motte	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Litsea</i> sp.	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nectandra prolifica</i> Berry	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tinospora?</i> <i>auriculata</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cocculus arcticus</i> (Heer) Iljinskaja	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. schischkinii</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Trochodendroides cuneata</i> (Newb.) Berry	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. vassilenkoi</i> Iljinskaja et Romanova	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nyssidium arcticum</i> (Heer) Iljinskaja	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>N. ekmanii</i> Heer	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nordenskioldia borealis</i> Heer	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cercidiphyllum crenatum</i> (Ung.) R. W. Brown	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Изменение систематического состава ископаемой флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен

Название таксона	Мел		Палеоцен		Эоцен							
	Верхний (к)		(п)		ниж- ний	сред- ний	верхний					
					(п)	(с)	(э)					
	Жуванкара	Тайжузген	Актобе (А)	Чакельмес Кииш-Керш (нижняя флора)	Керши	Камакпай (саграмыс- ская флора)	Паром-1	Джаман-Гора (Д) Конур-Кура (К) Чайбулак (Ч)	Аккесень	Мурун-Тологой	Паром-2 Горное (Г)	Кииш-Керш (флора носорога)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Liquidambar kazachstanica</i> Romanova	—	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. europaea</i> A. Br.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Liquidambar kiinkerischica</i> Akhmet.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Platanus heeri</i> Lesq.	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. peltata</i> Romanova	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. platanifolia</i> (Etingsh.) E. Knobloch var. <i>latifolia</i> (Knowlt.) Kutuzk.	—	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. vassiljevii</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Platanus</i> sp.	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Protophyllum altaicum</i> Romanova	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. zaisanicum</i> Romanova	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Protoacerophyllum perfoliatum</i> Romanova	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Zaisania monucoica</i> (Romanova) Romanova	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Z. kiinkerischica</i> Romanova	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Z. grandidentata</i> Romanova	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Zaisania</i> sp.	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eucommia paleoulmoides</i> Baik.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ulmus drepanodonta</i> Grub.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>U. carpinoides</i> Goepp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>U. pyramidalis</i> Goepp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>U. schischkinii</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	сг	—	—	сг	—	сг	сг
<i>Ulmus</i> sp. 1	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ulmus</i> sp. 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ulmus</i> sp. 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ulmus</i> sp. 4	—	—	—	—	—	с	—	—	—	—	—	—
<i>Ulmus</i> sp. 5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Zelkova zelkovifolia</i> (Ung.) Buzek et Kotlaba	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hemiptelea kryštofovichii</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Celtis iljinsliae</i> Pneva	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Celtis irtyszensis</i> Akhmet.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ficus</i> sp. cf. <i>haguei</i> Knowlt.	—	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—
<i>F. korniloviae</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	с	—	—	—	—	—	—
<i>F. kiinkerishica</i> Romanova	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Fagus antipofii</i> Heer	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Олигоцен																														Миоцен		
нижний			сред- ний	верхний																												
(г)			(ф)	(о)																											(м)	
Киин-Кериш (флора Василенко)	Кара-Бирюк	Киин-Кериш (флора кораблика)	Ашутас (буранская флора)	Ашутас (классическая флора)	Ашутас — 1 горизонт (сборы Б. А. Борисова)	Ашутас — 2 горизонт (сборы Б. А. Борисова)	Калмакпай (ошаган- динская свита)	Ашудасть	Ак-Джал	Кусто	Ошаганды	Скв. 2	Скв. 13	Аксыр — 1 горизонт	Аксыр — 2 горизонт	Сары — Булак	Бакалий (Акжарская свита)	Бакалий (сарыбулак- ская свита)														
14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32														
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	г	—	о	—	—	о	—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—														
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
г	—	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	гф	гф	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	—	фо	фо	фо	фо	фо	фо	—	фо	фо	—	—	—	фо	—	—	—														
—	—	—	фм	фм	фм	фм	фм	—	фм	фм	фм	—	фм	—	фм	фм	—	фм														
сг	сг	сг	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	м														
—	—	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
эм	—	эм	эм	эм	—	—	—	—	эм	эм	—	—	—	—	эм	—	—	эм														
—	—	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	—	ф	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—														
—	—	—	—	о	о	—	о	—	—	—	—	—	—	о	—	о	—	—														

Изменение систематического состава ископаемой флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен

Название таксона	Мел		Палеоцен		Эоцен							
	Верхний (к)		(п)		ниж- ний	сред- ний	верхний					
					(и)	(с)	(э)					
	Жуанькара	Тайжуаген	Актобе (А)	Чакельмес Киип-Кериш (нижняя флора)	Кериш	Калмактай (саграмай- ская флора)	Паром-1	Джаман-Гора (Д) Конур-Кура (К) Чайбулак (Ч)	Аккеев	Мурун-Тологой	Паром-2 Горное (Г)	Киип-Кериш (флора носорога)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Fagus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dryophyllum curtice- lense</i> (Wat.) Sap. et Mar.	—	—	пт	—	пт	пт	—	—	пт	пт	—	пт
<i>D. dewalquei</i> Sap. et Mar.	—	—	пт	пт	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>D. kryshstofovichii</i> Iljin- skaja	—	—	пт	—	—	—	—	—	пт	пт	—	пт
<i>D. oblique</i> Romanova	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dryophyllum</i> sp.	—	—	п	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Castanea antipovii</i> (Krysht). Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. zaisanica</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Quercus paleoserrata</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Q. alexeevii</i> Pojark.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Q. furuhejlmii</i> Heer	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Q. pseudocastanea</i> Goepp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Q. künkerischica</i> Iljin- skaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Q. zaisanica</i> Iljin- skaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Q. aff. zaisanica</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carpinus grandis</i> Ung.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. subcordata</i> Nath.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carpinus</i> sp. 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carpinus</i> sp. 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Corylus jarmolenkoi</i> Grub.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Betula prisca</i> Ett.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Betula</i> sp. cf. <i>platy- phylla</i> Sukacz.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>B. subpubescens</i> Goepp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Betula</i> sp. 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Betula</i> sp. 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Betula</i> sp. 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Alnus neuburgiae</i> (Baik.) Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. schmalhausentii</i> Grub.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. sp. cf. japonica</i> (Thunb.) Steud.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Alnus ex gr. subcordata</i> C. A. Mey.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Alnus</i> sp. 1 (плодоноше- ние)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Alnus</i> sp. 2 (плодоноше- ние)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Myrica acuminata</i> Ung.	—	—	—	—	—	—	—	—	эг	эг	—	эг

Олигоцен																		Миоцен	
нижний			сред- ний	верхний															
(г)				(о)														(м)	
Кин-Керш (флора Василенко)	Кара-Бирюк	Кин-Керш (флора кораблика)	Ашутас (буранская флора)	Ашутас (классическая флора)	Ашутас — 1 горизонт (сборы Б. А. Борисова)	Ашутас — 2 горизонт (сборы Б. А. Борисова)	Калмакпай (ошаган- динская свита)	Ашудасть	Ак-Джал	Кусто	Ошаганды	Скв. 2	Скв. 13	Аксыр — 1 горизонт	Аксыр — 2 горизонт	Сары — Булак	Бакланый (Акжарская свита)	Бакланый (сарыбулак- ская свита)	
14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	м	
пг	пг	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
пг	пг	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
пг	пг	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	г	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	ом	ом	—	—	—	—	—	—	—	ом	—	—	—	—	ом	
—	—	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	г	—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	ф	—	—	—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	фо	фо	фо	фо	фо	фо	фо	—	—	фо	фо	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	о	—	—	о	—	—	о	о	—	—	о	—	о	—	м	
—	—	—	—	о	о	—	о	—	—	о	о	—	—	—	о	о	—	—	
—	—	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	м	—	
—	—	го	ф	го	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	го	—	го	—	го	го	го	го	—	го	го	—	го	го	го	—	—	
—	—	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
эг	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

Изменение систематического состава ископаемой флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен

Название таксона	Мел		Палеоцен		Эоцен							
	Верхний (к)		(п)		ниж- ний	сред- ний	верхний					
					(п)	(с)	(э)					
	Жуанкара	Тайжузген	Актобе (А)	Чакельмес Киии-Кериш (нижняя флора)	Кериш	Калмактай (саграмыс- ская флора)	Паром-1	Джаман-Гора (Д) Конур-Кура (К) Чайбулак (Ч)	Аккесень	Мурун-Тологой	Паром-2 Горное (Г)	Киии-Кериш (флора носорога)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Myrica</i> sp. cf. <i>lignitum</i> (Ung.) Sap.	—	—	—	—	—	—	—	—	эг	—	—	эг
<i>Comptonia acutiloba</i> Brongn.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. longirostris</i> Jarm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cyclocarya cyclocarpa</i> (Schlecht.) Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pterocarya paradisiaca</i> (Ung.) Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Juglans zaisanica</i> Iljin- skaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carya borissovii</i> Iljin- skaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. cordioides</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. tomentosifolia</i> Iljin- skaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carya</i> sp. 1 (лист)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carya</i> sp. 2 (лист)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carya</i> sp. (плод)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Coccoloba</i> sp.	—	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—
<i>Idesia romanoviae</i> Iljin- skaja	—	—	—	—	нс	нс	—	—	—	—	—	—
<i>Populus arnaudii</i> (Sap.) Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. balsamoides</i> Goepp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. populina</i> (Brongn.) Knobloch	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. jarmolenkoi</i> (Iljin- skaja) Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. aff. jarmolenkoi</i> (Il- jinskaja) Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	эф
<i>P. kryštofovichii</i> Iljin- skaja	—	—	пг	—	—	пг	—	—	—	пг	—	пг
<i>Populus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Salix denticulata</i> Heer	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. palibinii</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. stupenda</i> Sap.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. varians</i> Goepp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Salix</i> sp. 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Salix</i> sp. 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Actinidia zaisanica</i> Rajushk.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Styrax</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Diospyros primaeva</i> Heer	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>D. neuburgiae</i> Grub.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>D. kryštofovichii</i> Iljin- skaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tilia irtyschensis</i> Grub.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Олигоцен																	Миоцен			
нижний			сред- ний	верхний																
(г)			(ф)	(о)															(м)	
Кили-Кериш (флора Василенко)	Кара-Бирюк	Кили-Кериш (флора кораблика)	Ашутас (буранская флора)	Ашутас (классическая флора)	Ашутас — 1 горизонт (сборы Б. А. Борисова)	Ашутас — 2 горизонт (сборы Б. А. Борисова)	Калмакпай (ошаган- динская свита)	Ашудасты	Ак-Джал	Кусто	Ошагаиды	Скв. 2	Скв. 13	Аксыйр — 1 горизонт	Аксыйр — 2 горизонт	Сары — Булак	Бакланый (Акжарская свита)	Бакланый (сарыбулак- ская свита)		
14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32		
эг	—	эг	—	—	—	—	—	—	—	л	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	го	—	—	—	—	го	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	о	—	о	—	—	—	—	о	—	—	о	—	—	—	—		
—	—	—	фо	фо	—	—	—	—	фо	фо	—	фо	—	фо	—	—	—	—		
—	—	—	—	ом	—	ом	ом	—	—	ом	—	ом	—	ом	—	ом	ом	—		
—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	ф	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	ф	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
г	—	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	о	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	о	—	о	—	—	о	о	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	о	о	о	о	—	о	о	о	о	—	—	о	о	—	—		
—	—	—	эф	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
нг	нг	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	ф	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
г	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	о	о	—	—		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	м	м		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—		
г	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	г	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	о	—	—	о	—	—	о	—	—	о	о	о	—	—	—		

Изменение систематического состава ископаемой флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен

Название таксона	Мел		Палеоцен		Эоцен							
	Верхний (к)		(п)		ниж- ний	сред- ний	верхний					
					(п)	(с)	(э)					
	Жуанкара	Тайжузген	Актобе (А)	Чакельмес Киин-Кериш (нижняя флора)	Кериш	Калмакпай (саграмыс- ская флора)	Паром-1	Джамап-Гора (Д) Конур-Кура (К) Чайбулак (Ч)	Аккесень	Мурун-Тологой	Паром-2 (Горное)	Киин-Кериш (флора носорога)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>T. irtyschensis</i> Grub.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
var. <i>latior</i> Rajushk.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tilia</i> sp. (прицветник)	—	—	—	—	н	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sterculia</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Firmiana</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pterospermites altaicus</i> Romanova	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. undulatus</i> Knowlt.	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. alternans</i> Heer	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hibiscus neuburgiae</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	эг	эг	—	эг	эг
<i>H. kalmakpaica</i> Iljin- skaja	—	—	—	—	—	сэ	—	—	—	сэ	—	—
<i>Nyssa disseminata</i> Kirchh.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>N. zaisanica</i> Grub.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ribes</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Physocarpus microloba-</i> <i>tus</i> Baik.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sorbus chabricola</i> Kor- nilova	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. praetorminalis</i> Krysht. et Baik.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Prunus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rubus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rosaceae</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Mimosites inequilatera-</i> <i>lis</i> Berry	—	—	—	—	—	сэ	—	—	—	—	—	сэ
<i>Cassia glenni</i> Berry	—	—	—	—	н	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cercis kryshthovitchii</i> Usn.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sophora</i> sp.	—	—	—	—	—	с	—	—	—	—	—	—
<i>Robinia regelii</i> Heer	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
cf. <i>Leguminosites wick-</i> <i>lifensis</i> Berry	—	—	—	—	—	с	—	—	—	—	—	—
<i>Leguminosites</i> sp. 1	—	—	—	—	—	с	—	—	—	—	—	—
<i>Leguminosites</i> sp. 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Leguminosites</i> sp. 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Leguminosites</i> sp. 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Leguminosites</i> sp. 5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Desmodium</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Leguminosae</i> sp. A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eucalyptus borissovii</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	эг
<i>Eugenia kerschensis</i> Romanova	—	—	—	—	н	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cotinus genuina</i> Iljin- skaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rhus</i> cf. <i>nigricans</i> (Lesq.) Knowlt.	—	—	—	—	н	—	—	—	—	—	—	—

Изменение систематического состава ископаемой флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен

Название таксона	Мел		Палеоцен		Эоцен							
	Верхний (к)		(п)		ниж- ний	сред- ний	верхний					
					(и)	(с)	(а)					
	Жуанкара	Тайжузген	Актобе (А)	Чакельмес Клин-Кереш (нижняя флора)	Керши	Калмакский (саграмыс- ская флора)	Паром-1	Джаган-Гора (Д) Конур-Кура (К) Чайбулак (Ч)	Аккель	Мурун-Тологой	Паром-2 Горное (Г)	Клин-Кереш (флора носорота)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>R. kiinkerischica</i> Akhmet.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rhus</i> sp.	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Toxicodendron</i> sp. cf. <i>junnanense</i> C. Y. Wu	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Astronium ninae</i> Akhmet. et Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pistacia zaisanica</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ailanthus confucii</i> Ung.	—	—	—	—	—	сд	—	—	—	—	—	—
<i>Phellodendron grandifolium</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rutaceites zaisanica</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	сг	—	—	—	—	—	—
<i>Acer tricuspidatum</i> Bronn	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. monoides</i> Shap. ex Kirichk.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. neuburgiae</i> Baik.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Acer</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Acer</i> sp. 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Acer</i> sp. 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sapindus wardii</i> Knowlt.	—	—	—	—	н	—	—	—	—	—	+Г	—
<i>Ungnadia kryštofovichii</i> Iljinskaja	—	—	—	—	нг	нг	—	—	нг	нг	нг	нг
<i>Alangium tiliifolium</i> (A. Br.) Krysh.	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—	э	—
<i>Zaisanopanax altaica</i> (Romanova) Iljinskaja	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Zaisanopanax</i> sp.	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ilex integrifolia</i> Baik.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>I. palaeogena</i> Iljinskaja	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Calastus taurinensis</i> Ward	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. montanensis</i> Knowl. et Cockerell	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Celastrus wardii</i> Knowlt. et Cockerell	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Celastrophyllum grandifolium</i> Newb.	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. newberrianum</i> Hollick	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. spatulatum</i> Newb. cf. <i>C. crassipes</i> Lesq.	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rhamnus</i> sp.	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Zizyphus borissovii</i> Iljinskaja	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Vitis olrikii</i> Heer	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>V. aff. olrikii</i> Heer	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Олигоцен																														Миоцен	
нижний						сред- ний	верхний																								
(г)						(ф)	(о)																								(м)
Киин-Кериш (флора Васильенко)	Кара-Бирюк	Киин-Кериш (флора кораблика)	Аштутас (буранская флора)	Аштутас (классическая флора)	Аштутас — 1 горизонт (сборы Б. А. Борисова)	Аштутас — 2 горизонт (сборы Б. А. Борисова)	Камаганай (опалган- динская свита)	Аштутады	Ак-Джал	Кусто	Ошагады	Скв. 2	Скв. 13	Аксыир — 1 горизонт	Аксыир — 2 горизонт	Сары — Булак	Бакланий (Актарская свита)	Бакланий (сарыбулак- ская свита)													
14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32													
—	—	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
г	—	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	со	—	со	—	о	о	—	—	—	—	—	—	о	о	—	—	—													
сг	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	—	фо	фо	фо	—	фо	—	—	—	—	—	—	фо	фо	фо	—	—													
—	—	—	фо	фо	—	фо	фо	—	—	фо	—	—	фо	—	фо	фо	—	—													
—	—	—	фо	фо	—	фо	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	—	фом	фом	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	фом													
—	—	—	ф	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
нг	нг	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	—	—	о	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—													
го	—	—	—	о	о	о	о	—	—	—	—	—	—	о	—	о	—	—													

Изменение систематического состава ископаемой флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен

Название таксона	Мел		Палеоцен		Эоцен							
	Верхний (к)		(п)		ниж- ний	сред- ний	верхний					
					(н)	(с)	(э)					
	Жуанкара	Тайжуаген	Актобе (А) Чакельмес	Кииш-Кериш (нижняя флора)	Кериш	Калмакпай (саграмыс- ская флора)	Паром-1	Джаман-Гора (Д) Конур-Кура (К) Чайбулак (Ч)	Аккезень	Мурун-Тологой	Паром-2 Горное (Г)	Кииш-Кериш (флора носорога)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>V. romanoviae</i> Iljinskaja	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>V. zaisanica</i> Baik.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Vitis</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Vitis</i> sp. 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Vitis</i> sp. 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Vitis</i> sp. 3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Vitis</i> sp. cf. <i>V. vulpina</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ampelopsis schischkinii</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ampelopsis</i> sp. cf. <i>dela-</i> <i>vayana</i> Planch.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ampelopsis</i> sp. 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ampelopsis</i> sp. 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cissus adnatifolia</i> Baik.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. spectabilis</i> Heer	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cissites zhuvanensis</i> Romanova	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dryandra schrankii</i> (Sternb.) Heer	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Frazinus juglandina</i> Sap.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Frazinus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Г эг	—
<i>Apocynophyllum iljin-</i> <i>skae</i> Romanova	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. kuschkenae</i> (Vassi- levsk.) Romanova	—	—	—	пэ	—	—	—	—	пэ	—	—	—
<i>Echitonium sezannense</i> Wat.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Periploca antiqua</i> Roma- nova	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. kryštofovichii</i> Kor- nilova	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Asclepias zaisanica</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	эг
<i>Viburnum pseudolen-</i> <i>tago</i> Baik.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Viburnum</i> sp. 1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Viburnum</i> sp. 2	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
Покрытосемен- ные неопреде- ленного систе- матического положения												
<i>Debeya speciosa</i> Roma- nova	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Изменение систематического состава ископаемой флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен

Название таксона	Мел		Палеоцен		Эоцен							
	Верхний (к)		(п)		ниж- ний	сред- ний	верхний					
					(п)	(с)	(э)					
	Жуанкара	Тайжузген	Актобе (А)	Чакельмес Киин-Керитш (нижняя флора)	Керши	Калмакпай (саграмыс- ская флора)	Паром-1	Джаман-Гора (Д) Конур-Кура (К) Чайбулак (Ч)	Аккеев	Мурун-Тологой	Паром-2 Горное (Г)	Киин-Керитш (флора носорога)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Macclintockia</i> sp.	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cornus praecox</i> Lesq.	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—	—
cf. <i>Ziziphus claubornensis</i> Berry	—	—	—	пэ	—	—	пэ	—	—	—	—	—
cf. <i>Pterospermites minor</i> Ward	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
„ <i>Begonia</i> “ <i>vachrameevii</i> Romanova	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
„ <i>Oxycarpia</i> “ <i>microcarpa</i> Romanova	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phyllites irtysheensis</i> Romanova	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Elaeoides lanceolata</i> Web.	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—
<i>Ostrya</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phyllites laciniatus</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
cf. <i>Myrica fraterna</i> Sap.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Fotergilla turgaica</i> Grub.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
„ <i>Liquidambar</i> “ <i>dubia</i> La Motte	—	—	—	пг	—	—	—	—	—	—	—	—
ВОДНЫЕ И ПРИБРЕЖНОВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ												
<i>Isoetes</i> sp.?	—	—	—	—	—	—	—	Д э	—	—	—	—
Папоротники												
<i>Salvinia zaisanica</i> Romanova	—	—	—	п	—	—	—	Д	—	—	—	—
<i>S. natanella</i> Shap.	—	—	—	—	—	сэ	—	сэ	—	—	—	сэ
<i>S. mirabilis</i> Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—	э
<i>S. mildeana</i> Goepf.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	зо	—
<i>Salvinia</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—	—
Покрытосеменные												
<i>Nymphaea polyrhiza</i> Sap.	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Anoetomeria brongniartii</i> Sap.	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Anoetomeria</i> sp.	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—

Изменение систематического состава ископаемой флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен

Название таксона	Мел		Палеоцен		Эоцен							
	Верхний (к)		(п)		ниж- ний	сред- ний	верхний					
					(н)	(с)	(э)					
	Жуанкара	Тайжузген	Актобе (А)	Киин-Кериш (нижняя флора)	Кериш	Калмактай (саграмас-ская флора)	Паром-1	Джаман-Гора (Д) Конур-Кура (К) Чайбулак (Ч)	Аккесень	Мурун-Тологой	Паром-2	Горное (Г) Киин-Кериш (флора носорога)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Ceratophyllum zaisanicum</i> Avak.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—
<i>Nelumbo protospeciosa</i> Sap.	—	—	—	—	—	—	—	КЧ эм	—	эм	эм	эм
<i>Trapa assmaniana</i> (Goepp.) Gothan	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Trapa</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Trapella</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	К э	—	—	—	—
<i>Alisma macrophylla</i> Heer	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Stratiotes acuticostatus</i> Chandler	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Potamogeton</i> cf. <i>erosus</i> Nikitin	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Spirematospermum wetzleri</i> (Heer) Chandler	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	эм
<i>Zingiberopsis borealis</i> (Palib.) Iljinskaja	—	—	—	—	—	—	эм	эм	—	—	—	эм
<i>Cyperites custeri</i> Heer	—	—	—	п	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carex scheuchzeri</i> Heer	—	—	—	пг	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carex</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—	—
<i>Cyperacites</i> cf. <i>angustior</i> A. Br.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phragmites oeningensis</i> (A. Br.)	км	—	—	—	км	км	—	Д км	—	—	км	—
<i>Poacites</i> sp.	—	кп	—	кп	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gramineae</i> sp.	—	—	—	—	—	со	—	—	—	со	—	—
<i>Typha latissima</i> A. Br.	ко	—	—	—	—	—	—	Д ко ч	—	—	ко	—
<i>Monocotyledones</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	эм	—	—	эм	—
<i>Nyctophyllites zaisanica</i> Iljinskaja	—	—	А пэ	пэ	—	—	—	К пэ	—	—	—	—

14. Паром-2 (кызылкаинская свита): мои определения сборов Б. А. Борисова 1959 г., колл. 989Б (Борисов, 1963).

15. Горное: мои определения сборов А. И. Москвитина 1941 г., колл. 1082 (Ильинская, 1984).

16. Киин-Кериш, флора носорога: мои определения сборов Б. А. Борисова 1965 г., колл. 998, 998А, 998Б, и моих совместных с Э. В. Романовой сборов 1969 г. и моих совместных с И. В. Васильевым 1970 г. сборов (Ильинская, 1983, 1984в).

17. Киин-Кериш, флора Василенко, или флора «столика», мои определения сборов В. К. Василенко 1953 и 1954 гг., колл. 449, моих сборов 1957 г., колл. 449А, сборов В. С. Ерофеева 1957 г., колл. 449Б (Ильинская, 1957б, 1963), и мои определения сборов Б. А. Борисова 1959 г., колл. 449В (Борисов, 1963).

Олигоцен																	Миоцен			
нижний			сред- ний	верхний																
(г)			(ф)	(о)																(м)
Киин-Кериш (флора Василенко)	Кара-Бирюк	Киин-Кериш (флора кораблика)	Ашутас (буранская флора)	Ашутас классическая флора)	Ашутас — 1 горизонт (сборы Б. А. Борисова)	Ашутас — 2 горизонт (сборы Б. А. Борисова)	Калмакпай (ошаган- динская свита)	Ашудасть	Ак-Джал	Кусто	Ошаганды	Скв. 2	Скв. 13	Аксир — 1 горизонт	Аксир — 2 горизонт	Сары — Булак	Бакланый (Акжарская свита)	Бакланый (сарыбулак- ская свита)		
14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	ЭМ	—	—	—	—	—	—	ЭМ	—		
—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	М	—		
—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	М	—		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	о	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	ЭМ	—		
—	—	—	—	ЭМ	—	—	—	—	ЭМ	—	—	ЭМ	—	—	—	—	ЭМ	ЭМ		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	ПГ	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	ЭМ	ЭМ	ЭМ	ЭМ		
—	—	Г	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	КМ	КМ	—	КМ	—	—	—	—	—	КМ	—	—	—	—	—	—	КМ	—		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
СО	—	—	—	—	—	—	—	—	СО	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	КО	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	ЭМ	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	ЭМ	ЭМ		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		

18. Кара-Бирюк: мои определения сборов Б. А. Борисова 1960 г., колл. 987 (Ильинская, 1962, 1966; Борисов, 1963).

19. Киин-Кериш, флора кораблика: мои определения сборов Б. А. Борисова 1965 г., колл. 999, моих совместно с И. В. Васильевым сборов 1970 г., колл. 999А, сборов М. А. Ахметьева 1982 и 1983 гг., колл. 4337 ГИН (Ильинская, 1983), и определения мои и Ахметьева, не вошедшие в эту работу.

20. Ашутас, буранская флора: мои определения сборов Б. А. Борисова 1960 и 1962 гг., колл. 981, 982А (Ильинская, 1962; Борисов, 1963), определения М. А. Ахметьева его сборов 1983 г., колл. ГИН (Ахметьев, 1985).

21. Ашутас, классическая флора: сборы М. Ф. Нейбург 1927 г., колл. 2113, обработанные коллективом авторов (Криштофович и др., 1956; Ильинская, 1957а), сборы В. К. Василенко 1953 г., колл. 499 и 500, обработанные мной совместно с Г. П. Пневой (Ильинская, Пнева, 1984).

22. Ашутас — 1-й горизонт: мои определения сборов Б. А. Борисова 1960 г., колл. 996А (Борисов, 1963).

23. Ашутас — 2-й горизонт: мои определения сборов Б. А. Борисова 1960 г., колл. 996 (Борисов, 1963).

24. Калмакпай, ошагандинская свита: мои определения сборов Б. А. Борисова 1958 и 1960 гг., колл. 995 и 995А (Борисов, 1963) и работа Г. С. Раюшкиной на основании указанных коллекций и ее собственных сборов (Раюшкина, 1974).

25. Ащудасты: мои определения сборов Б. А. Борисова 1965 и 1966 гг., колл. 1083, публикуется впервые.

26. Ак-Джал: мои определения сборов Б. А. Борисова 1960 г., колл. 994 (Борисов, 1963).

27. Кусто: мои определения сборов Б. А. Борисова 1958 г., колл. 1081 (Борисов, 1963), и работа Г. С. Раюшкиной (1982).

28. Ошаганды: мои определения сборов Б. А. Борисова 1960 г., колл. 1080, публикуется впервые.

29. Скви. 2: мои определения сборов В. В. и Н. Н. Поповых 1959 г., колл. 1000А (Ильинская, 1962), публикуется впервые.

30. Скви. 13: мои определения сборов В. В. и Н. Н. Поповых 1959 г., колл. 1000В (Ильинская, 1962), публикуется впервые.

31. Аксыр — 1-й горизонт (верхний): мои определения сборов Б. А. Борисова 1958 г. (Ильинская, 1962; Борисов, 1963).

32. Аксыр — 2-й горизонт (нижний): мои определения сборов Б. А. Борисова 1960 г., колл. 993 (Ильинская, 1962; Борисов, 1963).

33. Сары-Булак: мои определения сборов Б. А. Борисова 1960 г., колл. 1079 (Ильинская, 1962; Борисов, 1963).

34. Бакланий, акжарская свита: мои определения сборов Б. А. Борисова 1959 г. (Борисов, 1963) и 1962 г., колл. 982А, публикуется впервые.

35. Бакланий, сарыбулакская свита: мои определения сборов Б. А. Борисова 1959 г., колл. 983 (Ильинская, 1962; Борисов, 1963), и сборы Борисова 1962 г., колл. 983А, публикуется впервые.

При составлении таблицы внесены следующие изменения в систематические списки флор рассматриваемых местонахождений: во флоре Жуванкары видовое название *Vitis zaissanica* Romanova (Романова, 1975, стр. 30, табл. 3, фиг. 6, 7) заменено на *V. romanoviae* Pjinskaja nom. nov., поскольку *Vitis zaissanica* Romanova — более поздний омоним *V. zaisanica* Baik. (Криштофович и др., 1956).

Вид *Aralia altaica* Romanova переведен в новый род *Zaisanopanax* Pjinskaja gen. nov.: листья простые 3—5-лопастные, лопасти разделены узкими выемками с закругленным дном, длина лопастей равна или заметно превосходит длину цельной части листа. Край листа зубчатый, зубчики ступенчатые, островатые. Вторичные жилки многочисленные: на наружной стороне листа их насчитывается чаще около 12. *Zaisanopanax* наиболее близок к современному роду *Kalopanax* Miq., от которого отличается листьями, характеризующимися узкими глубокими выемками, главными жилками боковых лопастей, составляющими с главной жилкой средней лопасти заметно меньший угол, наличием листьев с лопастями, превосходящими по длине цельную часть листа, ступенчатыми или слегка островатыми зубчиками, более многочисленными, более сильными и ровными вторичными жилками. Также отличаются они и меньшим числом лопастей, но этот признак может быть только видового ранга. Тип рода: *Z. altaica* (Romanova) Pjinskaja comb. nov. = *Aralia altaica* Romanova (Романова, 1975, с. 27, табл. 1, фиг. 2; табл. 11, фиг. 3, маастрихт г. Жуванкары, Зайсанская впадина).

В список флоры Кусто не включены опубликованные без изображения и описаний (Раюшкина, 1982) *Betula macrophylla* (Goerr.) Neer и *Acer compositifolium* Baik., поскольку они могут быть спутаны с близкими видами и их определения требуют документации в виде изображения.

В таблицу не включены 2 местонахождения неуточненного возраста, коллекции из которых еще не определены в полном объеме — это позднемеловая флора горы Кара-Бирюк, для которой пока только установлено обилие листьев *Trochodendroides vassilenkoii* и флора Шатровая на горе Киин-Кериш, в которой пока мной по сборам Романовой и Ильинской 1971 г. определены только

Lindera vassilenkoi var. *minima*, *Comptonia* sp. ex gr. *C. acutiloba*, *Populus kryshstofovichii*, *Hibiscus kalmakpaica* и *H. neuburgiae*; отпечатки последнего вида доминируют и на обнажении, и в коллекции. Обилие этого вида, а также наличие *Lindera vassilenkoi* var. *minima* указывает скорее на позднеэоценовый возраст рассматриваемой флоры, но до определения всех материалов нельзя исключить и среднеэоценовый возраст. Первоначально же это местонахождение было ошибочно отнесено В. С. Ерофеевым к палеоцену и синхронизировалось им с нижней флорой Киин-Кериша. Неправильная привязка этого местонахождения к разрезу повлекла за собой объединение в один комплекс флоры двух серий горы Киин-Кериш — палеоценовой северозайсанской и верхнеэоценовой турагинской (Ахметьев, 1984).

Приведенные в таблице материалы подтверждают правильность картины развития флоры во впадине, очерченной мной более 20 лет назад (Ильинская, 1962). Они позволяют проследить развитие отдельных таксонов во времени и достаточно детально характеризуют 3 резко отличных продолжительных этапа и 2 относительно коротких промежуточных этапа в развитии ангиофитовой флоры Зайсанской впадины.

Первый длительный этап, охватывающий маастрихт и даний, а возможно, и часть кампана, продолжительностью не менее 10 млн. лет представлен гренландской теплоумеренной листопадной флорой с участием разнообразных хвойных, для которых установлено 14 видов. Конечно, эта флора средних широт имела некоторые отличия от арктической флоры; так, например, в ней установлен род *Protophyllum*, отсутствующий, по данным Л. Ю. Буданцева (1983), в Арктике; кроме того, присутствие *Agatis* и *Podocarpus*, вероятно, обусловлено близостью к Зайсанской впадине восточной границы иной флористической области. Но в целом обилие *Trochodendroides*, *Cocculus arctica* и сопутствующих им *Nyssidium arcticum* и *Nordenskioldia*, а также *Thuia cretacea* и разнообразных платановых свидетельствует о высоком однообразии гренландской флоры Арктики и средних широт. Открытие флоры Тайжугзена отодвинуло южную границу распространения гренландской флоры в Западной Сибири и Восточном Казахстане на 500 км к югу (Ильинская, 1962), а с открытием ее проявлений в Илийской впадине и южной Гоби она сместилась до 43°, т. е. еще на 500 км южнее Зайсанской впадины.

Первый промежуточный этап, охватывающий верхний палеоцен (если даний относить к палеоцену), длительностью около 5—6 млн. лет знаменуется гелинденской флорой, для которой характерны хвойные, правда в 3 раза менее разнообразные, чем в гренландской флоре впадины, и при этом с наполовину обновленным составом. Наследием гренландской флоры является разнообразие сем. *Platanaceae*, представленного здесь эндемичными родами и видами, например, здесь встречен самый молодой вид рода *Protophyllum*, а также присутствие вида эндемичного рода семейства аралиевых. Однако здесь уже отсутствует *Trochodendroides* — руководящий род гренландской флоры и появляется род *Dryophyllum* — руководящий род гелинденской и полтавской флор, причем сразу в исчерпывающем разнообразии. В целом же на таблице отчетливо выделяется своеобразие палеоценовой флоры и ее систематическая обособленность как от позднемеловой — датской, так и от экологически более близкой ей эоценовой флоры.

Второй длительный эоценовый этап продолжительностью около 17 млн. лет выражен очень своеобразной субтропической флорой, характеризующейся отсутствием хвойных и наличием трех видов *Dryophyllum*, из которых 2 обнаружены в эоцене средних широт Евразии от Атлантического до Тихого океана. Своеобразие эоценовой флоры Зайсанской впадины по сравнению с эоценовыми флорами близкого экологического типа других территорий заключается в постоянном присутствии в ней *Lindera vassilenkoi*, *Ungnadia kryshstofovichii* и *Ulmus schischkinii*, а начиная со среднего эоцена — своеобразных видов рода *Hibiscus* — *H. kalmakpaica* — в среднем эоцене и *H. neuburgiae* в верхнем эоцене, а также преобладание видов с зубчатым краем над цельнокрайными. Эта эоценовая флора свидетельствует о том, что, как я установила ранее (1962), в эоцене Зайсанская впадина входила в крупную флористическую провинцию, которая простиралась от нее на восток и юго-восток.

Второй промежуточный этап охватывает нижний олигоцен продолжительностью около 5 млн. лет. В течение него произошла смена субтропической флоры на теплоумеренную. Начало этой смены отражено во флоре Василенко горы Киин-Кериш и в одновозрастной ей флоре Кара-Бирюка, в которой сохраняются все 3 вида рода *Dryophyllum*, *Lindera vassilenskoi*, *Ungnadia kryshstofovichii* и единично еще встречается *Hibiscus neuburgiae* и *Ulmus schischkinii*, и в то же время появляются после длительного перерыва *Taxodium dubium* и род *Platanus*, представленный новым видом, и характерные роды тургайской флоры: *Alnus*, *Salix* и *Tilia*. Из перечисленных теплоумеренных форм особенно важно появление *Taxodium dubium*, свидетельствующее о значительном снижении вертикальной зоны хвойно-широколиственных лесов и приближении ее к зоне аккумуляции.

Следующий момент смены типа флоры запечатлен во флоре кораблика горы Киин-Кериш, в которой от наследия эоценовой флоры сохраняются единично представленные *Lindera vassilenskoi* var. *minima*, *Myrica* sp. cf. *M. lignitum*, *Eucalyptus borissovii* и получает широкое распространение *Comptonia acutiloba*, тогда как доминирующее положение во флоре получают разнообразные виды родов *Quercus* и *Castanea*, из которых только *C. zaisanica* дал *C. antipovii* классической тургайской флоры. За ними следуют по обилию остатков эндемичный *Cocculus schischkinii* и *Comptonia acutiloba*. Относительно часто встречаются хвойные: *Taxodium dubium* и *Taxus* sp., а из цветковых *Populus arnaudii*, *Platanus vassiljevii*, *Liquidambar*, *Ailanthus*, *Eucommia*, *Rhus*, *Pistacia*, *Vitis* и *Ampelopsis*. Завершает ряд переходных флор буранская флора горы Ашутас, в которой уже заметную роль играют виды классической тургайской флоры горы Ашутас: *Ulmus drepanodonta*, *U. carpinoides* и др., и наряду с ними не встречающиеся в ней *Carya* sp., *Cotinus genuina*, *Populus arnaudii* и др. Эта флора примечательна отсутствием *Taxodiaceae* и слабым участием хвойных в целом.

Верхний олигоцен характеризуется классической тургайской флорой, которая хорошо известна по монографии флоры горы Ашутас (Криштофович и др., 1956). В графе Ашутас, классическая флора, дан ее список, составленный по указанной монографии с некоторыми изменениями: состав папоротников приведен по результатам их новой обработки (Ильинская, Пнева, 1984), кроме того, Г. П. Пневой переопределены остатки рода *Magnolia* с привлечением новых сборов (см. стр. 113 настоящего издания); *Quercus antipovii* Kryshst. переопределен на *Castanea antipovii* (Ильинская, 1982); *Styrax neuburgiae* Baik. переопределен на *Alnus neuburgiae*, а остатки, определенные как *Cannophyllites*, отнесены к роду *Zingiberopsis* (Ильинская и др., 1983). Остальные изменения перечислены в работе И. А. Ильинской и Г. П. Пневой (1984). В миоцене происходит постепенное обеднение тургайской флоры, проявляющееся в выпадении из состава таких характерных ее экзотических элементов, как *Taxodiaceae*, *Sassafras ferretianum*, единственный из всех видов классической флоры горы Ашутас, встреченный во всех точках сбора (Ильинская, 1957а), *Cercidiphyllum crenatum*, *Liquidambar europaea*, *Fagus antipovii*, *Castanea antipovii*, *Cyclocarya cyclocarpa*. Отсутствие части из них объясняется, возможно, и сравнительно небольшим числом исследованных отпечатков, происходящих всего из 3 точек сбора.

История флоры Зайсанской впадины, отраженная в таблице, свидетельствует о больших перемещениях границ флористических областей за эти 60 с лишним млн. лет. Так, если граница гренландской и гелинденской флористических областей в конце мела проходила в Восточном Казахстане южнее 43°, то в позднем эоцене она переместилась не меньше, чем на 10° на север, а на Дальнем Востоке в районе Пенжинской губы — и севернее 60°. Таким образом, в течение более 16 млн. лет юг СССР, во всяком случае имеющиеся данные позволяют это утверждать относительно Восточного Казахстана, входил в одну флористическую область с Западным Китаем. При этом если низменности были заняты субтропической растительностью, то на горах продолжала свое развитие теплоумеренная флора с большим участием хвойных, в том числе и *Taxodiaceae*, о чем свидетельствуют данные палеопалинологии (Панова в: Ильинская и др., 1983). Чрезвычайное значение для формирования тургайской флоры имело совпадение времени далекого продвижения на север границы этой области

со временем окончательного формирования современных родов, что, конечно, и обусловило такую высокую систематическую насыщенность многих родов и семейств тургайской флоры. С похолоданием климата субтропическая растительность зоны аккумуляции постепенно уступила место теплоумеренной флоре, развившейся в горах. Таким образом, именно флористическая общность в эоцене лежит в основе богатства тургайской флоры родами, сохранившимися в настоящее время только в Китае и Японии. Часть же видов, широко распространенных в Гренландской области, доходившей до пределов Китая, сохранилась только там, исчезнув с лица более северных территорий и Северной Америки. В целом полученные результаты подтверждают исключительное значение горных сооружений в истории флоры и формировании богатства современной флоры Голарктики, на чем убедительно настаивает А. А. Колаковский.

Л и т е р а т у р а

- Аваков Г. С. Новый ископаемый роголистник из олигоцена Зайсанской впадины. — Докл. АН СССР, 1962, т. 145, № 1, с. 185—186.
- Ахметьев М. А. Смена флор на рубеже эоцена и олигоцена в Зайсанской впадине (Юго-Восточный Казахстан). — В кн.: Тез. докл. Междунар. геол. конгресса. М., 1984, с. 231—232.
- Ахметьев М. А. Флора Зайсанской впадины на рубеже эоцена и олигоцена. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1985, № 11, с. 76—85.
- Борисов Б. А. Стратиграфия верхнего мела и палеоген—неогена Зайсанской впадины. — Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер., 1963, т. 94, с. 11—75.
- Борисов Б. А. Биостратиграфия континентальных палеогеновых отложений Зайсанской впадины. — Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер., 1983, т. 322, с. 89—98.
- Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.
- Василенко В. К. Геологическая история Зайсанской впадины. — Тр. ВНИГРИ, 1961, вып. 162, с. 1—276.
- Габуния Л. К., Гуреев А. А., Ефимов М. Б., Сычевская Е. К., Толстикова Н. В., Чхиквадзе В. М., Шевырева Н. С., Борисов Б. А. Фауна палеогена Зайсанской впадины. — Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер., 1983, т. 322, с. 98—115.
- Ильинская И. А. Новые данные по олигоценовой флоре горы Ашутас в Казахстане. — Ботан. журн., 1957а, т. 42, № 3, с. 395—413.
- Ильинская И. А. Ископаемая флора горы Киин-Кериш Зайсанского района. Ч. 1. Род *Dryophyllum* Debeu. — В кн.: Сб. памяти А. Н. Криштофовича. М.; Л., 1957б, с. 235—248.
- Ильинская И. А. Об остатках эоценовой флоры из горы Киин-Кериш в Зайсанской впадине. — Докл. АН СССР, 1960, т. 130, № 6, с. 1349—1351.
- Ильинская И. А. *Joffea* — новый род покрытосеменных. — Палеонтол. журн., 1961, № 1, с. 133—138.
- Ильинская И. А. О сменах флор в Зайсанской впадине с конца верхнего мела до конца миоцена. — Докл. АН СССР, 1962, т. 146, № 6, с. 1408—1411.
- Ильинская И. А. Ископаемая флора горы Киин-Кериш Зайсанского бассейна. Ч. II. — Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 8, 1963, вып. 4, с. 146—187.
- Ильинская И. А. Новые виды эоценовой флоры из Зайсанской впадины. — Палеонтол. журн., 1966, № 2, с. 109—116.
- (Ильинская И. А.) *Iljinskaja I. A.* New species of Eocene flora from Zaysan depression. — *Int. Geol. Rev.* 1967, vol. 9, N 2, p. 205—211.
- Ильинская И. А. Уточнение объема рода *Trochodendroides* и новые ископаемые виды *Cocculus*. — Ботан. журн., 1972, т. 57, № 1, с. 17—30.
- Ильинская И. А. *Trochodendroides vassilenkoi Iljinskaja et Romanova*. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1974, т. 1, с. 118, 120.
- Ильинская И. А. Новые ископаемые виды *Populus* и *Ampelopsis* из Зайсанской впадины. — Ботан. журн., 1976, т. 61, № 11, с. 1581—1582.
- Ильинская И. А. К систематике ископаемых *Fagaceae* СССР (установленных по остаткам листьев и цветков и отпечаткам плодов). — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л., 1980, с. 20—29.
- Ильинская И. А. Род *Castanea*. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1982, т. 2, с. 73—76.
- Ильинская И. А. К характеристике тургайской флоры и истории ее формирования. — В кн.: Тез. докл. VII делегат. съезда Всесоюз. ботан. о-ва. Л., 1983, с. 59—60.
- Ильинская И. А. К характеристике флоры и растительности Зайсанской впадины времени существования обайдинской фауны. — В кн.: Флора и фауна Зайсанской впадины. Тбилиси, 1984а, с. 22—32.
- Ильинская И. А. Эоценовые флоры Зайсанской впадины (Восточный Казахстан). — Ежегод. Всесоюз. палеонтол. о-ва, 1984б, т. 27, с. 247—257.
- Ильинская И. А., Кянсен-Ромашкина Н. П., Панова Л. А., Борисов Б. Л. Палеогеновая флора Зайсанской впадины. — Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер., 1983, т. 322, с. 115—127.
- Ильинская И. А., Пнева Г. П. Папоротники олигоценовой флоры горы Ашутас в Казахстане. — Ботан. журн., 1984, т. 69, № 5, с. 595—604.
- Криштофович А. Н., Палибин И. В., Шапаренко К. К., Ярмоленко А. В., Байковская Т. П.,

- Грубов В. И., Ильинская И. А. Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане. — Тр. Ботаник-та АН СССР. Сер. 8, 1956, вып. 1, с. 1—180.
- Палибин И. В. О третичной флоре юго-западной Сибири. — Зап. Минерал. о-ва, 1909, т. 17, с. 22—24.
- Раюшкина Г. С. Позднеолигоценовая флора Калмакная (Зайсанская впадина). — В кн.: Матер. по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1974, т. 6, с. 142—151.
- Раюшкина Г. С. Материалы к позднеолигоценовой флоре с р. Кусто (Зайсанская впадина). — В кн.: Матер. по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1982, т. 8, с. 134—147.
- Романова Э. В. К флоре северозайсанской впадины горы Киин-Кериш. — Вестн. АН КазССР, 1960а, № 2 (179), с. 97—99.
- Романова Э. В. Новый род покрытосеменных из верхнемеловых отложений Зайсанской впадины. — Вестн. АН КазССР, № 8 (185), с. 105—107.
- Романова Э. В. Новые виды покрытосеменных верхнего мела горы Киин-Кериш (Зайсанская впадина). — В кн.: Матер. по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1963, т. 4, с. 100—109.
- Романова Э. В. К характеристике палеоценовой флоры горы Киин-Кериш (Восточный Казахстан). — Palaeontol. Abh., Abt. B, 1970, Bd 3, N 3/4, S. 657—665.
- Романова Э. В. Новые виды палеоценовой флоры горы Киин-Кериш (Зайсанская впадина). — В кн.: Матер. по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1971а, т. 5, с. 109—124.
- Романова Э. В. Новый вид ликвидамбра из эоцена Зайсанской впадины. — Палеонтол. журн., 1971б, № 4, с. 97—100.
- Романова Э. В. Итоги изучения палеоценовой флоры г. Киин-Кериш (Зайсанская впадина). — Докл. АН СССР, 1972, т. 203, № 4, с. 900—902.
- Романова Э. В. Палеогеновая флора Керши (Зайсанская впадина). — В кн.: Матер. по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1974, т. 6, с. 130—138.
- Романова Э. В. Позднемеловая флора горы Жуванкары (Зайсанская впадина). — В кн.: Новости палеоботаники Казахстана. Алма-Ата, 1975, с. 16—38.
- Романова Э. В. Позднемеловые хвойные из г. Жуванкары (Северное Призайсанье) и их аналоги в сеноне Казахстана. — В кн.: Матер. по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1977, т. 7, с. 140—153.
- Романова Э. В. Сенонская флора горы Жуванкары (Северное Призайсанье). — В кн.: П. В. Шилин, Э. В. Романова. Сенонские флоры Казахстана. Алма-Ата, 1978, с. 82—175.
- Романова Э. В. Новое о флоре Тайжузгена (Южное Призайсанье). — В кн.: Матер. по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1982, т. 8, с. 126—133.
- Таттаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970. 146 с.

Г. П. Пнёва

НОВЫЙ ВИД МАГНОЛИИ ИЗ ПОЗДНЕОЛИГОЦЕНОВОЙ ФЛОРЫ АШУТАСА (ВОСТ. КАЗАХСТАН)

Флора горы Ашутас — наиболее богатая тургайская флора СССР, а монография о ней (Криштофович и др., 1956) остается до сих пор самой крупной монографией конкретной ископаемой флоры этого типа. Однако не все роды были охарактеризованы в ней достаточно полно, в частности *Magnolia*.

Впервые отпечаток магнолии из Ашутаса был определен В. И. Барановым (1939) как *M. ingfieldii* Neeg. В упомянутой выше монографии были описаны еще два неполных отпечатка магнолии — один под названием *M. cf. ingfieldii* Neeg, а второй как *Magnolia* sp.(?). При обработке рода *Magnolia* для 1-го тома «Ископаемых цветковых растений СССР» (1974) Н. Н. Имханицкая не уточнила видовой принадлежности этих остатков, но исключила их из вида *M. ingfieldii*. Таким образом, остатки магнолии из Ашутаса остались без видового определения.

После написания монографии (Криштофович и др., 1956) поступили коллекции, собранные В. К. Василенко. Список их определений Т. Н. Байковской и И. А. Ильинской приведен в его работе (Василенко, 1961). В этой коллекции содержится несколько полных отпечатков прекрасной сохранности крупных и более мелких листьев магнолии. Изучение новых материалов и ранее исследованных образцов, а также 2 отпечатков из коллекции М. Ф. Нейбурга и одного — из коллекции Н. Н. Беляева, не отмеченных в монографии, позволили получить полную характеристику магнолии во флоре Ашутаса и установить, что она представлена в ней одним новым видом *M. takhtajanii*, близким к современному *M. hypoleuca* Siebold et Zucc. (= *M. obovata* Thunb.)

из секции *Rytidospermum*. Из ископаемых видов к ней близка *M. incognita* Jakub. из среднего миоцена Тамбовской обл. (каменнобродский комплекс).

Все фотографии к статье сделаны Г. И. Петровой, а рисунки автором. Работа выполнена под руководством И. А. Ильинской.

Magnolia takhtajanii Pneva sp. nov.

Табл. I, 2; II, 1—3; рис. 1—4

1939. *Magnolia ingelefieldii* auct. non Heer, Баранов, с. 379, табл. I, рис. 1—3.

1956. *M. cf. ingelefieldii* auct. non Heer, Криштофович и др., с. 116, табл. XLI, 1.

1956. *Magnolia* sp. (?), Криштофович и др., I. с., с. 117, табл. XLI, 2.

1974. *Magnolia* sp., Раюшкина, с. 143, рис. 3а.

Голотип. БИН АН СССР, № 500/41, гора Ашутас, верхний олигоцен (табл. I, 1; рис. 1, I).

Исследованные экземпляры. Колл. 499, обр. 25, 119, 140, 163; колл. 500, обр. 76; колл. 1709, обр. 206; колл. 2113, обр. 946, 993, 1240.

Диагноз. Листья обратнойцевидные или продолговато-эллиптические, цельнокрайные. Верхушка заостренная, острая или слегка выемчатая, основание узкое или реже широкое, постепенно сужающееся, округлое или слегка сердцевидное, заметно асимметричное. Вторичные жилки прямые или слабо-дуговидные, слегка или заметно извилистые, чередующиеся или попарно сближенные, одна или две обычно вильчато ветвятся на различном расстоянии от края, в числе 17—20 пар, отходят под углом 45—60°, самые нижние отходят часто под открытым углом, между вторичными иногда развиты промежуточные жилки; третичные жилки редкие, слегка извилистые, иногда почти прямые или вильчато разветвленные, перпендикулярные к вторичным или косо направленные, почти параллельные друг другу, и тогда они делят интервалы между вторичными жилками на почти правильные прямоугольники, или реже третичные жилки отходят от вторичных под разным углом и доходят только до середины интервала, образуя крупные ячейки.

Описание. Из 10 исследованных отпечатков листьев шесть принадлежат крупным листьям около 20—23 см в дл. и четыре — более мелким — 15—17 см дл. Голотип выбран среди крупных листьев. Это обратнойцевидный лист (табл. I, 2; рис. 1, I) без части основания и верхушки, вероятно около 23 см дл. (дл. сохранившейся части 21 см) и 8.5 см шир. Верхушка, судя по сохранившейся части, коротко заостренная, основание узкое, постепенно сужающееся, оттянутое, асимметричное. Вторичные жилки попарно сближенные, супротивные или очередные, слегка извилистые, сохранились в количестве 15 и 16, всего было, вероятно, не больше 19—20; они отходят обычно с интервалом 1—1.5 см, у верхушки через 0.7 см и в основании до 2 см, под углом 55—60°, в основании листа отогнутые, выше почти прямые. Две вторичные жилки вильчато ветвятся вблизи края, остальные образуют у края почти равносторонние или слегка угловатые дуги, отделенные от края рядом мелких петель, которые постепенно уменьшаются в размерах (табл. II, 2). Третичные жилки редкие, две-три на 1 см, извилистые, перпендикулярные вторичным. Не случайно голотип выбран среди обратнойцевидных листьев — эта форма у листьев исследованного вида преобладает, и характерно то обстоятельство, что она повторяется в сборах различных исследователей, отделенных друг от друга большими промежутками времени (Нейбург, 1928; Баранов, 1939; Василенко, 1961). Встречаются формы, переходные от обратнойцевидной к эллиптической (рис. 2), но во всех случаях верхушка листа сужается у них быстрее, чем основание, а также широко-обратнойцевидные листья (до 10.5 см шир., несколько выше середины листа) с широким, почти сердцевидным основанием (рис. 3, I). Верхушка сохранилась полностью только у одного отпечатка — она слабо выемчатая (рис. 4, 2), у других оттянута в короткий кончик (рис. 2) или коротко заострена (голотип). Кроме форм с постепенно сужающимся клиновидным основанием более широкие листья имеют округлое, широкоокруглое или слабосердцевидное асимметричное основание (рис. 3, I). У одного экземпляра сохранился полный мощный черешок 2.5 см дл. (рис. 4, I). У некоторых листьев наблюдается асимметрия листовой

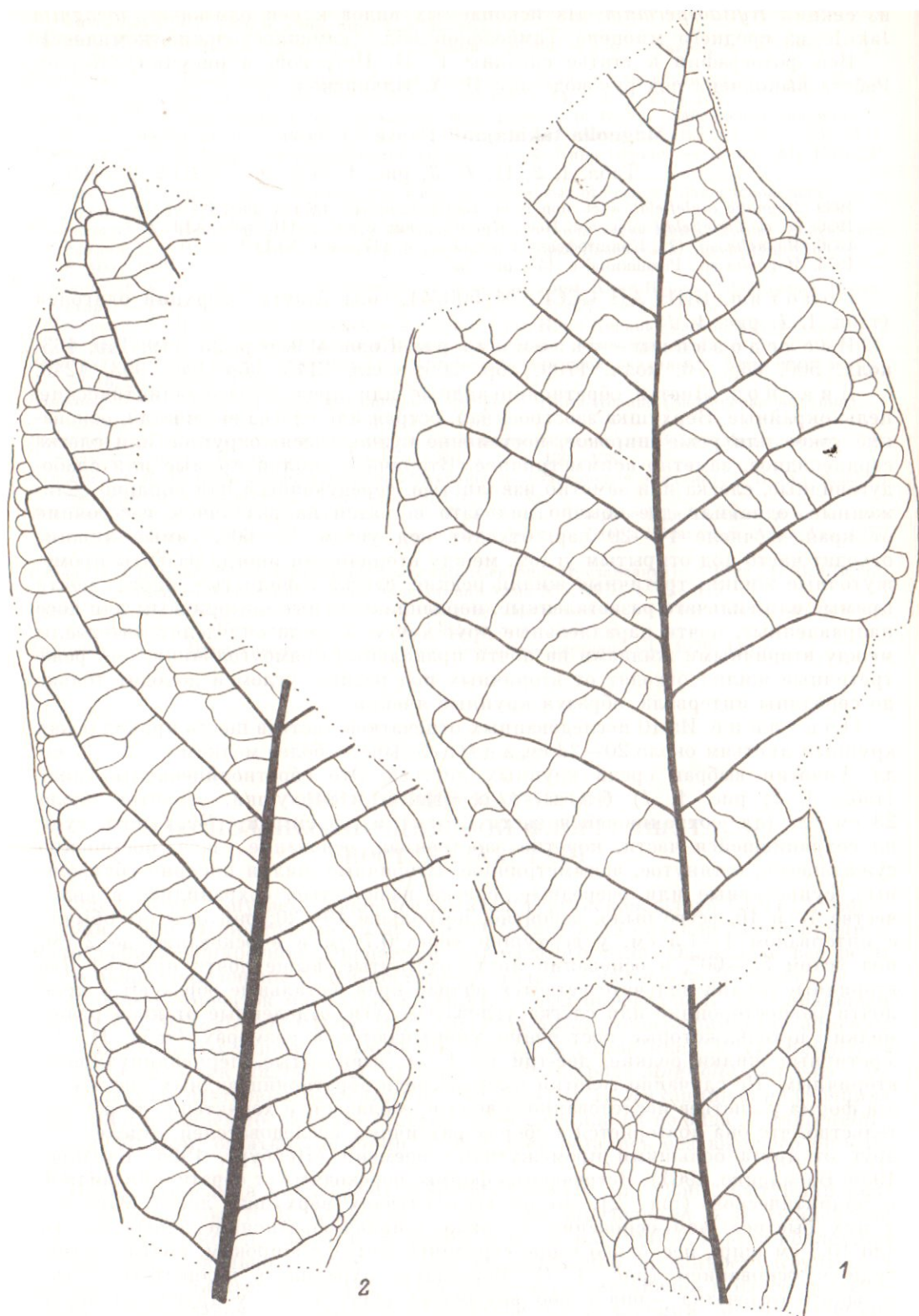


Рис. 1. *Magnolia takhtajanii* sp. nov.: 1 — голотип, почти целый крупный лист, отп. 41, колл. 500.
2 — средняя часть крупного листа, отп. 1240, колл. 2113.

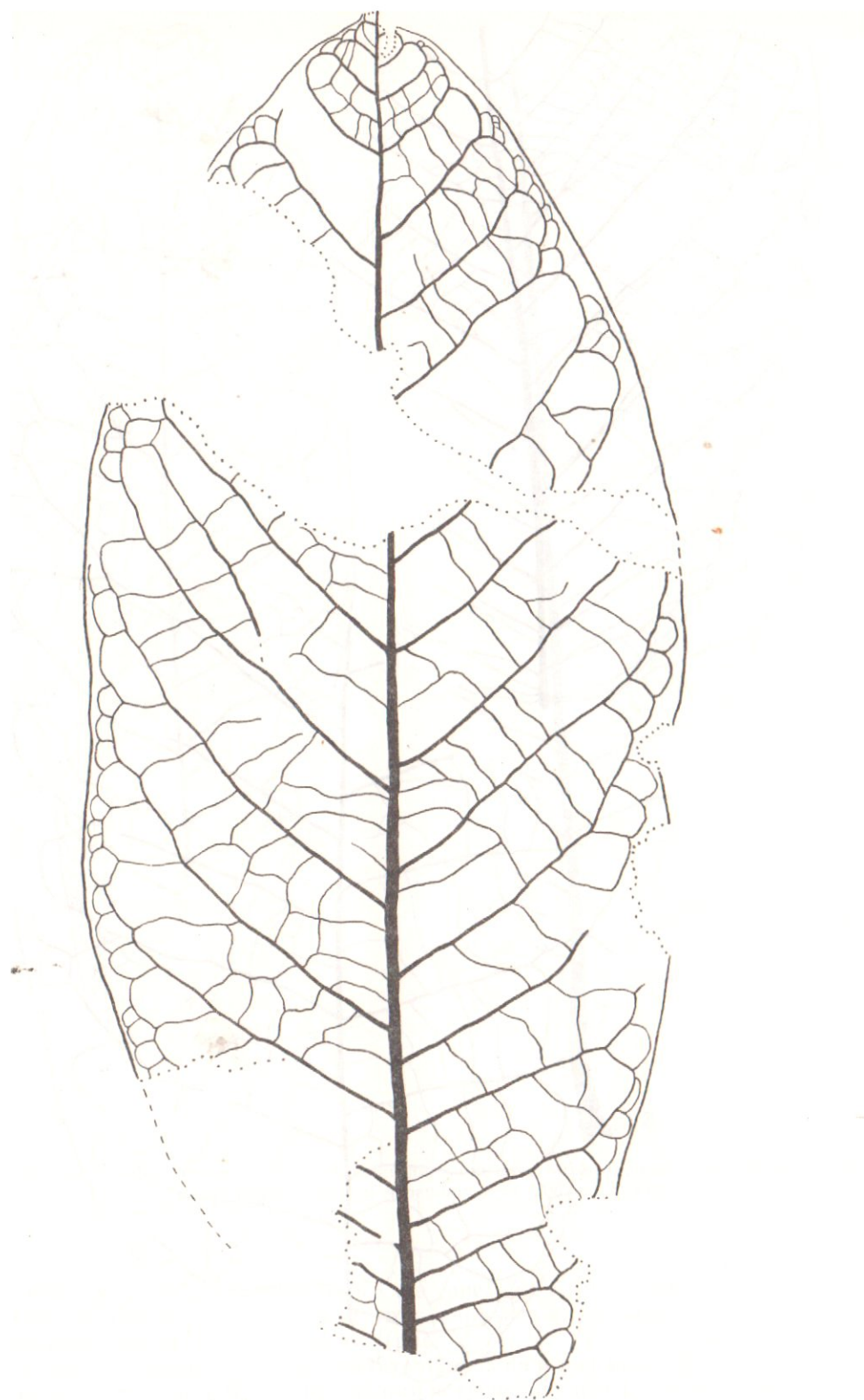


Рис. 2. *Magnolia takhtajanii* sp. nov., почти целый крупный лист, отп. 140, колл. 499.

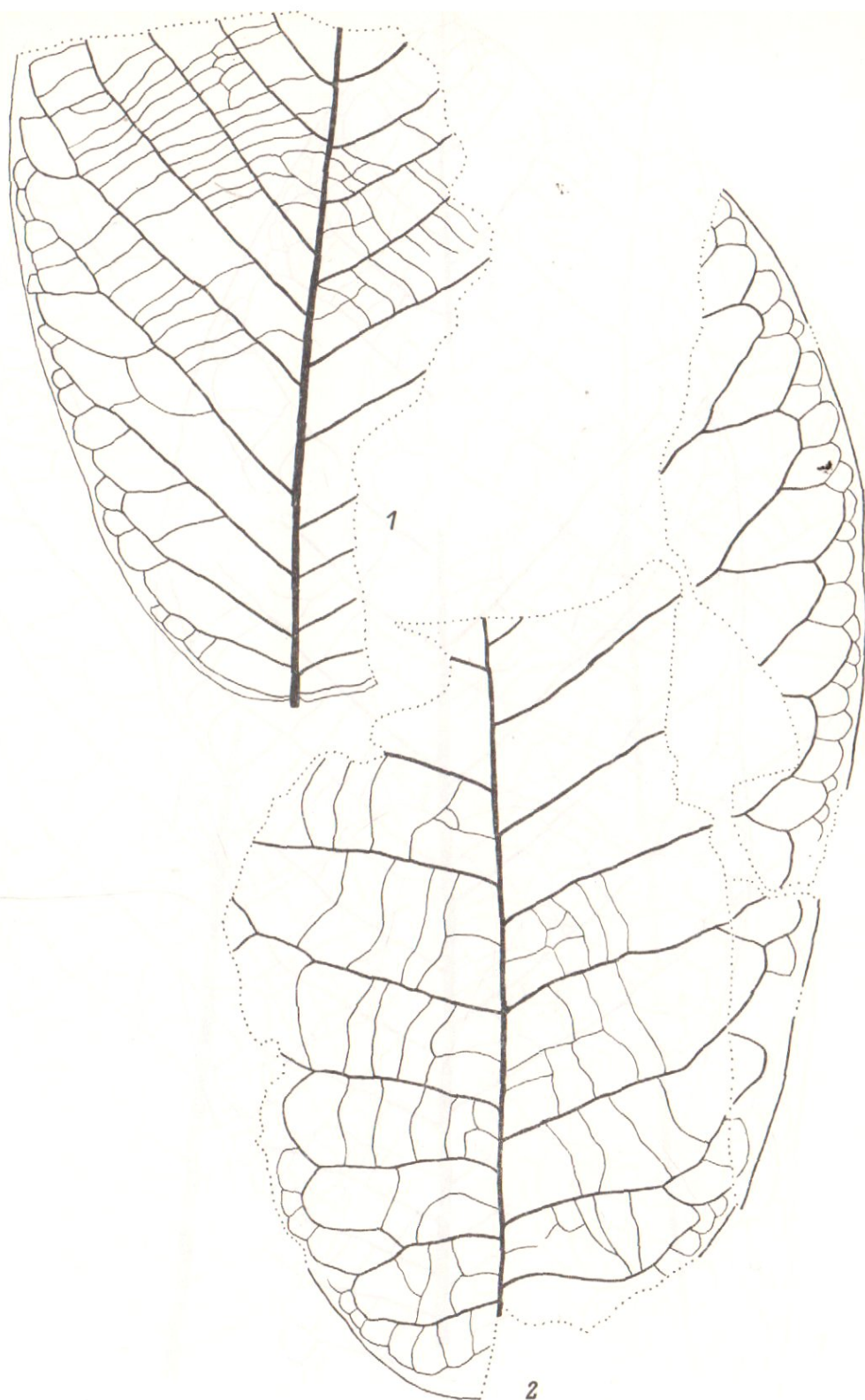


Рис. 3. *Magnolia takhtajanii* sp. nov.: 1 — мелкий лист со слабосердцевидным основанием, отп. 941, колл. 2113, 2 — крупный лист с округлым основанием, отп. 25, колл. 499.

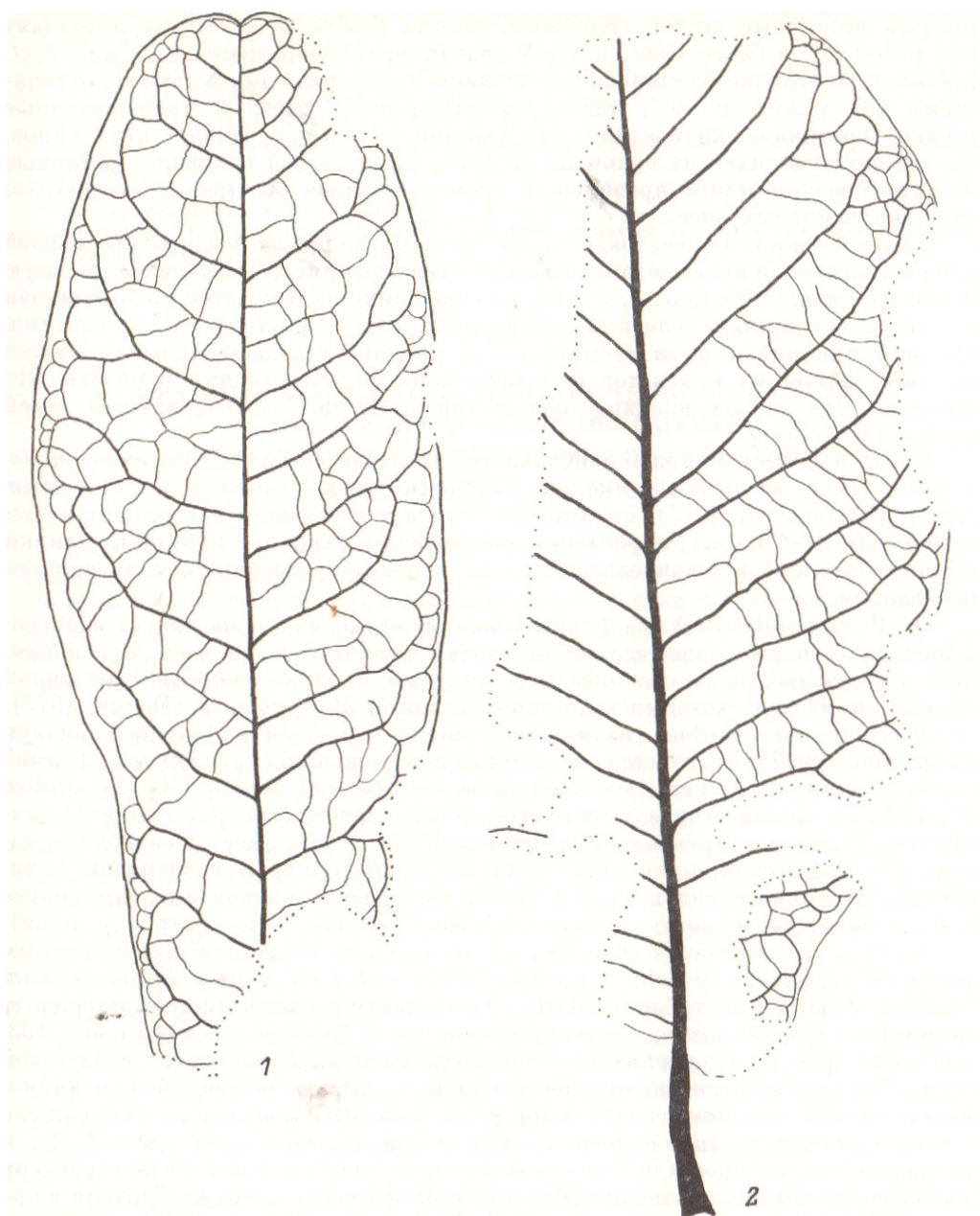


Рис. 4. *Magnolia takhtajanii* sp. nov.: 1 — мелкий лист с выемчатой верхушкой, отп. 163, колл. 499, 2 — мелкий лист с целым черешком, отп. 206, колл. 1709.

пластинки: у листа, изображенного на рис. 4, 1, пластинка листа резко сужается на одной половине, у других асимметрия проявляется не только в основании, но и в жилковании (рис. 3, 1; 4, 2) — на левой половине листа вторичные жилки отходят значительно чаще и под меньшим углом (45°), чем с правой стороны (55°). В коллекции встречены листья, имеющие жилкование, несколько отличное от голотипа: вторичные жилки могут ветвиться иногда на середине своей длины или на расстоянии $\frac{2}{3}$, отходить от вторичных под более острым углом (45°) и соединяться у края угловатыми асимметричными дугами, вдоль которых жилки более мелкого порядка образуют до шести мелких петель (табл. II, 1, 3; рис. 1, 2; 2). В основании у большинства

листьев вторичные жилки сближены, иногда S-образно изогнуты и отходят под углом 90° и более (рис. 3, 2). У экземпляра, изображенного на рис. 4, 1, жилкование отличается широко расставленными вторичными жилками, отходящими под углом 60—80°, между которыми часто развиты промежуточные жилки. Третичное жилкование, как указано в диагнозе, бывает двух типов, иногда сочетающихся на одном листе (рис. 2); на левой половине третичные жилки образуют почти правильные прямоугольники, на правой — рыхлую сеть неправильных ячеек.

С р а в н е н и е. Отпечаток мелкого листа магнолии из позднеолигоценовой флоры Калмакпая имеет несомненное сходство по форме, размеру и жилкованию с экз. 163, колл. 499 (рис. 4, 1), но, к сожалению, на отпечатке из Калмакпая сохранилась нижняя половина листа, тогда как у ашутасского — верхняя. По этой причине и из-за схематичности рисунка калмакпайского отпечатка мы объединяем их с некоторой долей сомнения. Необходимо отметить, что из флор Зайсанской впадины флора горы Ашутас характеризуется своей крупнолистностью.

Среди ископаемых видов наибольшим сходством с ашутасским имеет *M. incognita* Jakub. из среднего миоцена Тамбовской обл. (каменнобродский комплекс) (Якубовская, 1977), от которого отличается большим числом вторичных жилок (на 3—4 пары), характером жилкования (одна-две вторичные жилки обычно ветвятся) и значительно более постепенно сужающимся клиновидным основанием.

От *M. cuneifolia* Baik. из флоры Крынки, имеющей также листья обратно-яйцевидной формы, ашутасские отпечатки отличаются по всем признакам. Оба упомянутых вида сравнивались авторами с одним современным видом *M. obovata* Thunb., который является синонимом *M. hypoleuca* (Dandy, 1973).

M. compassica Gorbun. из нижнего миоцена р. Тым в Западной Сибири (Горбунов, 1977) отличается от ашутасской меньшими размерами, формой листа и значительно меньшим количеством вторичных жилок (10). *M. aralica* Rajushk. из нижних горизонтов олигоценовой континентальной толщи Алтын-Шокасы (Северное Приаралье; Раюшкина, 1977), хотя и имеет обратнояйцевидную форму пластинки, но отличается меньшим размером и меньшим количеством вторичных жилок (13), а также характером жилкования (вторичные жилки ветвятся и вновь сливаются, очень сильно истончаются у края).

Ашутасские отпечатки обладают очень большим сходством с современным видом *M. hypoleuca* Siebold et Zucc. (= *M. obovata*) из секции *Rytidospermum* (табл. I, 1; II, 4). В гербарии БИН удалось найти молодой лист *M. hypoleuca*, который по форме, размеру и жилкованию имеет большое сходство с экз. 163, колл. 499 (рис. 4, 1); последний отличается лишь слабовыемчатой верхушкой листа. Это дало нам основание отнести этот экземпляр, отличающийся по жилкованию, к описываемому виду. Хотя у листьев *M. hypoleuca* не обнаружено такого широкоокруглого основания, как у экз. 25, колл. 499 (рис. 3, 2), и вторичные жилки у последнего в основании несколько реже, все же по характеру жилкования его вполне можно сблизить с *M. hypoleuca*, так как другие виды секции *Ritidospermum* — *M. macrophylla* Michx., *M. officinalis* Rehd. et Wils. — имеют даже почковидное основание. Необходимо отметить, что наибольшим сходством с ашутасским видом имеют экземпляры *M. hypoleuca* (= *M. obovata*), распространенной в Японии, а не на континенте (Китай, п-ов Корея). В Японии она растет в смешанных широколиственных, особенно буковых горных лесах на высоте 1700—2000 м над р. м. Это листопадное дерево 15—25 м выс. и 40 см в диам.

Геологическое и географическое распространение. Поздний олигоцен, гора Ашутас, Калмакпай, Зайсанская впадина, Восточный Казахстан.

Л и т е р а т у р а

- Баранов В. И. Крупнолистная магнолия из третичных отложений Ашутаса. — Ботан. журн., 1939, т. 24, № 5—6, с. 378—382.
Василенко В. К. Геологическая история Зайсанской впадины. — Тр. ВНИГРИ, 1961, вып. 162, с. 1—276.

Горбунов М. Г. Магнолия из третичных отложений Западной Сибири. — Ботан. журн., 1977, т. 62, № 8, с. 1115—1122.

Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1974. 188 с.

Криштофович А. Н., Палибин И. В., Шапаренко К. К., Ярмоленко А. В., Байковская Т. Н., Грубов В. И., Ильинская И. А. Оligоценовая флора горы Ашутас в Казахстане. — Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 8, 1956, вып. 1, с. 1—171.

Раюшкина Г. С. Позднеолигоценовая флора Калмакпая (Зайсанская впадина). — В кн.: Матер. по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1974, т. 6, с. 142—155.

Раюшкина Г. С. Новые данные по олигоценовой флоре Западного Казахстана. — В кн.: Матер. по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1977, т. 8, с. 163—177.

Якубовская Т. А. Миоценовая флора Окско-Донской равнины по отпечаткам листьев. — В кн.: Миоцен Окско-Донской равнины. М., 1977, с. 94—164.

Dandy J. E. *Magnolia hypoleuca*. — Baileya, 1973, vol. 19, N 1, p. 44.

В. А. Самылина

СРАВНИТЕЛЬНО-СТОМАТОГРАФИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ГИНКГОВЫХ И ЧЕКАНОВСКИЕВЫХ: ПЕРВЫЕ ИТОГИ ПРИМЕНЕНИЯ ЭЛЕКТРОННОГО СКАНИРУЮЩЕГО МИКРОСКОПА

Использование сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) существенно расширяет возможности изучения устьиц голосеменных растений для целей систематики. Представляется перспективным сравнительное изучение устьиц листьев возможно большего числа видов в пределах отдельных родов для выявления признаков родового ранга и последующее сравнение этих данных для выявления признаков, свойственных надродовым таксонам. Последнее особенно важно, так как до сих пор в мезозойской палеоботанике остро стоит проблема классификации растительных остатков по таксонам высокого ранга — порядкам и классам. Прежде всего это касается так называемых гинкгофитов — растений, обладающих гинкгообразными листьями, остатки которых широко распространены в мезозойских отложениях Евразии и нередко доминируют в захоронениях. Стоматографическое изучение таких листьев с помощью СЭМ и явилось предметом моего особого внимания в последние годы. Для этого использовались фитолеймы листьев, которые мацерировались в смеси Шульце по общепринятой методике с последующей обработкой в щелочи и промыванием в дистиллированной воде.

Подготовка материала к исследованию на СЭМ заключалась в следующем. Кутикулярная пленка, полученная в результате мацерации фитолеймы, вместе с каплей дистиллированной воды помещалась на липкую ленту, ориентировалась в зависимости от поставленной задачи наружной или внутренней стороной кверху и обезвоживалась. Обезвоживание обеспечивало слипание рыхлого слоя ленты и кутикулярной пленки. Кусочек ленты с объектом исследования с помощью лака приклеивался к предметному столику и напылялся золотом.

Исследования на СЭМ проводились в Ботаническом институте АН СССР на микроскопах CWIKSCAN-100 и JSM-35C (ст. инженер Н. В. Ченцова).

Кутикулярная пленка, полученная в результате мацерации фитолеймы, представляет собой реплику наружной поверхности эпидермы. Для того чтобы составить возможно полное представление о строении устьичных комплексов какого-либо листа при исследовании на СЭМ, следует получить изображение и наружной, и внутренней поверхности кутикулы. Поскольку у подавляющего большинства голосеменных устьица погружены и в значительной степени прикрыты побочными клетками и их трихомными образованиями, при изучении наружной поверхности кутикулы мы получаем мало информации о замыкающих клетках. В лучшем случае на дне устьичной ямки бывает видна апертура вместе с небольшим участком внешней стенки замыкающих клеток (табл. 1, 1—12). Изображение наружной поверхности кутикулы представляет интерес для получения данных о некоторых признаках побочных клеток, главным образом их трихомных образований, и о форме входа в устьичную ямку. Все это — признаки видового ранга. Устьица, чрезвычайно сходные при рассмотрении

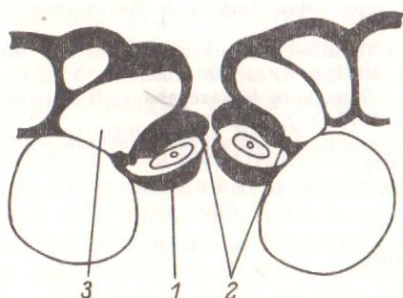


Рис. 1. Поперечный срез устьица *Sequoia*: 1 — замыкающая клетка, 2 — эластичные части ее оболочки, 3 — побочная клетка. (По Эсау, 1969).

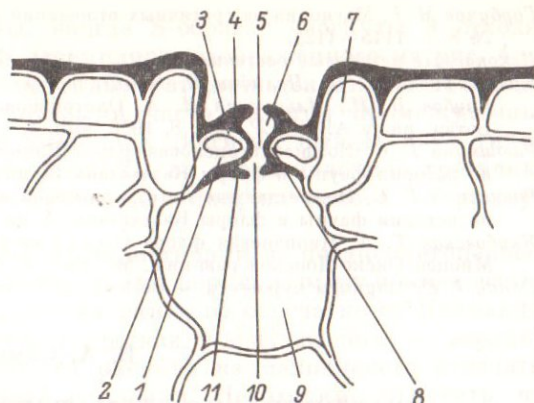


Рис. 2. Устьице в поперечном сечении. Терминология по Стейсу (Stace, 1965): 1 — внутренняя, 2 — эпидермальная и 3 — внешняя стенки замыкающей клетки, 4 — наружный гребень, 5 — апертура, 6 — передний дворик, 7 — побочная клетка, 8 — поровая стенка замыкающей клетки, 9 — подустычная камера, 10 — внутренний дворик, 11 — внутренний гребень.

их сверху, могут принадлежать листьям разных, нередко далеких друг от друга групп растений.

Наиболее ценную информацию, выявляющую признаки родовые и более высоких рангов, дают изображения кутикулярной пленки изнутри. При этом надо учитывать, что в подавляющем большинстве случаев на изображениях кутикулы изнутри мы видим не устьица в целом, а лишь внутреннюю поверхность внешней стенки устьица.

Известно, что слой кутина, покрывающий замыкающие клетки устьиц листьев голосеменных, неравномерен (рис. 1). Наиболее слабо кутинизированными являются поровые и эпидермальные стенки замыкающих клеток (здесь и далее терминология по: Stace, 1965; рис. 2). В процессе мацерации эти участки замыкающих клеток разрушаются, их внутренние стенки отделяются, в результате чего в составе кутикулярной пленки, попадающей в наше распоряжение, обычно остаются лишь наружные стенки замыкающих клеток вместе с небольшим участком поровой стенки. Иногда, когда поровые и эпидермальные стенки замыкающих клеток более сильно кутинизированы по сравнению с большинством голосеменных или при неполной мацерации, кутикулярный слой, покрывавший устьица, сохраняется целиком или почти целиком. В этих случаях, используя СЭМ, можно составить себе представление о форме устьица в целом и наличии или отсутствии у него внутренних гребней. Сходные ситуации с разной степенью мацерации кутикул хвойных описал Боултер (Boulter, 1971).

Просмотр большого количества кутикул листьев растений разных групп голосеменных мезозоя позволяет утверждать, что ведущими признаками замыкающих клеток устьиц, которые могут быть использованы в качестве систематических при изучении кутикул изнутри, являются очертания внешних стенок замыкающих клеток, а также особенности их кутикулярных утолщений. Срединная часть внешних стенок замыкающих клеток обычно несет более толстый слой кутина по сравнению с их полюсами. Неравномерная толщина замыкающих клеток является частью механизма, обеспечивающего регуляцию раскрытия апертуры устьица. Утолщенный участок внешних стенок устьица обычно примыкает с обеих сторон к апертуре по всей ее длине и, обычно расширяясь, распространяется до эпидермальных стенок. Степень кутинизации и конфигурации кутикулярных утолщений у устьиц разных растений различны. Конкретное сочетание названных признаков замыкающих клеток с признаками побочных клеток устьиц (количество, характер расположения, особенности кутинизации) специфичны для родов или надродовых таксонов.

К данной работе мною были изучены фитолеймы листьев следующих родов: *Ginkgo*, *Baiera*, *Eretmophyllum*, *Sphenobaiera*, *Pseudotorellia*, *Czekanowskia*,

Phoenicopsis. Все перечисленные роды по листьям до недавнего времени относились к гинкговым или сближались с ними наряду с родами *Ginkgodium*, *Macrotorellia*, *Torellia*, *Glossophyllum*, *Arctobaiera* и др. Исследованный материал происходит из мезозойских отложений разных районов Советского Союза (бассейны рек Лены, Колымы, Амура, Забайкалья, Средняя Азия, Казахстан, Канско-Ачинский, Кузнецкий, Иркутский и Печорский угольные бассейны) и либо собран мною в разные годы во время полевых работ, либо передан мне коллегами-палеоботаниками — Н. Д. Василевской, В. А. Вахрамеевым, М. П. Долуденко, А. И. Киричковой, Е. Л. Лебедевым, Э. Р. Орловской, Ю. В. Тесленко, С. Н. Храмовой. В двух случаях материал происходит из мезозойских толщ вне пределов Советского Союза. Кусочки фитолейм листьев *Sphenobaiera spectabilis* (Nath.) Florin из классического местонахождения Sbabbarp в южной Швеции были любезно переданы мне на исследование проф. Б. Лундблад (Стокгольм) через чл.-корр. АН СССР проф. В. А. Вахрамеева. Отпечатки листьев *Ginkgo huttonii* (Sternb.) Heer собраны М. П. Долуденко в классическом местонахождении Скарборо в Англии. Кусочки фитолейм с некоторых из этих отпечатков М. П. Долуденко передала мне для исследования на СЭМ. Всем названным здесь коллегам выражаю искреннюю благодарность за переданный материал.

До сих пор объем гинкговых понимается разными исследователями по-разному (Florin, 1937; Dorf, 1958; Tralau, 1968; Самылина, 1970; Красилов, 1972; Harris et al., 1974, и др.). К настоящему времени единодушие наблюдается лишь в необходимости вычленить из гинкговых группу чекановских и рассматривать ее в качестве равноправной самостоятельной группы голосеменных.

Предположение о принадлежности *Czekanowskia* и *Phoenicopsis* к самостоятельной группе растений было высказано еще в 1933 г. Оиси (Oishi, 1933) на основании эпидермально-кутикулярных исследований листьев. В 1951 г. Харрис (Harris, 1951) доказал принадлежность одному растению листьев *Czekanowskia hartzi* Harris и мегастробилов *Leptostrobus longus* Harris, а также листьев *Solenites* vimineus* (Phillips) Harris и мегастробилов *Leptostrobus cancer* Harris. Свообразие стробилов *Leptostrobus* и их несхожесть с мегастробилами *Ginkgo* позволили Харрису высказать мнение, что эти роды должны быть выделены в самостоятельную группу голосеменных. По результатам работы Харриса индийский палеоботаник Пант (Pant, 1959) выделил класс *Czekanowskiopsida*. В последующие годы на сибирском материале была подтверждена связь листьев *Czekanowskia* и мегастробилов *Leptostrobus* (Вахрамеев, Долуденко, 1961; Красилов, 1968, 1972) и доказана связь листьев *Phoenicopsis* также с мегастробилами *Leptostrobus* (Красилов, 1972; Самылина, 1972, 1983).

Мною на основе эпидермально-кутикулярного метода был монографически обработан род *Phoenicopsis* (Самылина, 1972). В настоящее время совместно с А. И. Киричковой на той же основе завершается обработка рода *Czekanowskia*. Учитывая огромный материал, имеющийся в нашем распоряжении, а также литературные данные (Harris, 1935; Красилов, 1972; Harris et al., 1974, и др.), можно утверждать, что чекановские представляют собою естественную монолитную группу. Этот вывод подтверждает и изучение на СЭМ замыкающих клеток устьиц листьев двух основных родов данной группы — *Czekanowskia* и *Phoenicopsis*.

Для рода *Czekanowskia* мною изучены на СЭМ устьица как типового вида *C. rigida* Heer из классического разреза юры Иркутского бассейна, так и устьица листьев более 40 видов *Czekanowskia* из мезозойских отложений (верхний триас — нижний мел) Советского Союза. Большая часть этих видов — новые, пока не опубликованные.

Для рода *Phoenicopsis* изучены на СЭМ устьица листьев типового вида *Ph. angustifolia* Heer, также из классического разреза юры Иркутского бассейна, и 13 видов из ряда других местонахождений Советского Союза: *Ph. asiatica* Samyl. (юра, Казахстан), *Ph. densinervis* Samyl. (ранний мел, Урал),

* Монотипный род *Solenites* рассматривается здесь в составе *Czekanowskia* (Красилов, 1972; Киричкова, Самылина, 1976).

Ph. dentata Prun. (юра, Иркутский бассейн и Казахстан), *Ph. doludenkoae* Samyl. (ранний мел, басс. р. Буреи), *Ph. enissejensis* Samyl. (юра, басс. р. Енисея), *Ph. glabra* Samyl. (поздний мел, басс. р. Колымы), *Ph. lebedevii* Samyl. (юра, р. Бурей), *Ph. mirabilis* (Florin) Samyl. (ранний мел, басс. р. Лены), *Ph. papulosa* Samyl. (поздний мел, басс. р. Колымы), *Ph. silapensis* Samyl. (ранний мел, басс. р. Колымы), *Ph. steenstrupii* Sew. (поздний мел, басс. р. Колымы), *Ph. taschkessiensis* Krasser (юра, Вост. Тянь-Шань и Ангренский бассейн), *Ph. vassilevskiana* Samyl. (ранний мел, басс. р. Лены).

Материал по родам *Czekanowskia* и *Phoenicopsis*, изученный по СЭМ, дает основание утверждать, что замыкающие клетки устьиц листьев этих растений не несут признаков родового ранга, но специфичны для класса. Для чекановских характерны устьица с прямо или косо срезанными, как бы усеченными полярными концами и почти параллельными или слабовыпуклыми эпидермальными стенками. Эти обстоятельства определяют почти прямоугольные или кососчетырехугольные очертания внешних стенок замыкающих клеток, обычно видных на отмацерованных кутикулярных пленках изнутри (табл. II, 1—3; III, 1—5; рис. 3; см. также: Самылина, 1980, табл. II, фиг. 2, 4). Ни одному из родов, ныне относимых или сближаемых с гинкговыми, не свойственны такие очертания замыкающих клеток. Из других групп голосеменных подобные очертания замыкающих клеток встречаются только у хвойных.

Срединное утолщение внешних стенок замыкающих клеток устьиц листьев чекановских выражено слабо и не всегда выявляется на фотографиях.

На кутикулярных пленках листьев *Ph. densinervis* Samyl. (табл. III, 6) и двух видов *Czekanowskia* (табл. II, 4) встречены устьица с сохранившейся внутренней стенкой замыкающих клеток. При этом отчетливо видно, что устьица не имели внутренних гребней. По-видимому, наличие внутренних гребней вообще не свойственно чекановским.

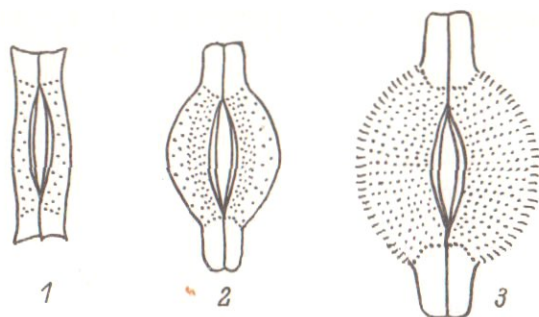
Обобщая сведения, имеющиеся к настоящему времени, можно дать следующую эпидермальную характеристику листьев чекановских.

Листья амфи- или гипостоматные. Устьица гаплохейльные, собраны в полосы или в более или менее четко выраженные ряды; у некоторых амфистоматных листьев на верхней поверхности устьица иногда рассеянные. Замыкающие клетки устьиц погруженные, окружены 4—7 побочными клетками, две из которых обычно полярные, ориентированы у простых листьев по длине листа, у сегментированных — по длине сегмента листа. Внешние стенки замыкающих клеток с прямо или косо срезанными, как бы усеченными полярными концами, в очертании угловатые, со слабовыраженным, иногда не выявляющимся срединным кутикулярным утолщением; эпидермальные стенки почти параллельные или слабовыпуклые. Побочные клетки устьиц (все или только боковые) по форме и степени кутинизации обычно отличаются от основных клеток эпидермы. Основные клетки с ровными, реже извилистыми стенками, располагаются рядами. Трихомные образования в виде бородавочек, кутикулярных валиков или папилл.

Из мезозойских голосеменных, пожалуй, еще только для беннеттитовых можно было бы дать столь же однозначную характеристику, свойственную классу в целом, а не отдельным его родам или группам родов (семействам?). Но «узнаваемость» эпидермы листьев беннеттитовых определяется не своеобразием замыкающих клеток устьиц, а строением устьичных комплексов в целом: они парацикты (синтетохейльные), т. е. имеют лишь две побочные клетки, располагающиеся по одной с каждой стороны устьица. Строение же замыкающих клеток устьиц у беннеттитовых не столь оригинально и похоже на таковое у саговниковых и некоторых семенных папоротников.

Вычленение чекановских из гинкговых, к сожалению, почти не уменьшило остроту вопроса об объеме гинкговых. Гинкгообразные листья, за исключением некрупных листьев гинкго, захоронялись целиком нечасто: одни, возможно, из-за крупных размеров, особенно в длину, другие — из-за сильной рассеченности, третьи — из-за обеих причин. Когда приходится иметь дело с неполными листьями, по морфологическим признакам далеко не всегда их можно определить до рода. Введение в практику палеоботанических исследований эпидермально-кутикулярного анализа существенно облегчило родовые определения

Рис. 3. Схема конфигурации и кутикулярных утолщений внешних стенок замыкающих клеток устьиц, характерных для листьев родов: 1 — *Czekanowskia* и *Phoenicopsis*, 2 — *Ginkgo*, *Baiera*, *Eretmophyllum* и *Leptotoma*, 3 — *Sphenobaiera*.



таких листьев, так как часть родов имеет своеобразный и выразительный набор эпидермальных признаков листьев. Это касается прежде всего родов *Ginkgo*, *Leptotoma*, *Sphenobaiera*, *Pseudotorellia*. Но тут возникает вопрос — насколько суще-

ственны выявленные эпидермальные различия между родами. Можно ли рассматривать признаки, по которым различаются роды, как родовые (или семейственные?) внутри класса гинкговых или, возможно, те или иные роды следует отнести к другим группам голосеменных.

С другой стороны, ряд родов по листьям, как например *Ginkgo*, *Baiera*, *Eretmophyllum*, практически неотличим друг от друга по строению эпидермы, т. е. мы не можем в таких случаях выделить эпидермальные признаки родового ранга. Но при изучении кутикул с помощью светового микроскопа нет возможности детально изучить устьица и соответственно не может быть уверенности, что и устьица этих растений не имеют существенных различий между собою. Очевидно, следует предпринять усилия для целенаправленного сбора массового материала в виде фитолейм и ставить работы по монографическому изучению отдельных родов, обращая особое внимание на сравнительно-стоматографические исследования. Опыт такой работы с чекановскими видами говорит об эффективности подобных исследований. Это было бы полезно и для ревизии внутривидовой систематики обсуждаемых родов.

Материал для сравнительно-стоматографического изучения на СЭМ листьев ископаемых гинкговых в настоящее время находится в стадии накопления. Сейчас в моем распоряжении наиболее полный материал имеется по родам *Ginkgo* и *Sphenobaiera*. Для остальных родов я располагаю данными по 2—3 видам.

Очевидно, эталоном представления об устьицах гинкговых для нас должны быть устьица *G. biloba* L. (табл. IV, 1, 2). При рассматривании в плане видно, что они сильно и плавно выпуклые в срединной части и резко сужены в полюсах, так что соотношение ширины устьица в средней его части и в зоне полюса 2—3:1. Зона полюсов кутинизирована в несколько меньшей степени, чем срединная, но эта разница нерезкая, иногда трудно выявляемая. На некоторых photographиях видно, что срединное утолщение внешней стенки замыкающих клеток устьица утоньшается по направлению к эпидермальной стенке. Границу наибольшего проявления кутикулярного утолщения внешней стенки изнутри иногда обрамляет внутренний валик (гребень), располагающийся параллельно эпидермальной стенке на каждой из замыкающих клеток.

Такое же строение устьиц листьев свойственно и ископаемым гинкго (табл. IV, 3—7). К настоящему времени мною изучены и сфотографированы на СЭМ устьица листьев следующих видов ископаемых гинкго: *Ginkgo* ex gr. *adiantoides* (Ung.) Heer (ранний мел, Забайкалье), *G. altanensis* Srebrod. et Samyl. (ранний мел, Забайкалье), *G. delicata* Samyl. (ранний мел, басс. р. Колымы), *G. huttonii* (Sternb.) Heer (юра, Йоркшир, Англия), *G. orientalis* Samyl. (палеоген, Сахалин), *G. paradiantoides* Samyl. (ранний мел, басс. р. Колымы), *G. cf. paradiantoides* Samyl. (середина мела, басс. р. Буреи), *G. pilifera* Samyl. (поздний мел, Новая Сибирь), *G. sibirica* Heer (юра, Иркутский бассейн), *G. tzagajanica* Samyl. (поздний мел, р. Бурея), *Ginkgo* sp. (триас, Печорский бассейн).

Как видно из приведенного списка, исследованы виды в возрастном диапазоне от триаса по палеоген включительно. Сколько-нибудь существенных различий в строении устьиц листьев гинкго за время существования рода не отмечено. Заметные различия имеются лишь в размерах замыкающих клеток. Большая

часть ископаемых гинкго имеет более мелкие замыкающие клетки устьиц, чем таковые у *G. biloba*. Вместе с тем сколько-нибудь определенной тенденции во времени в этом отношении не наблюдается. Можно говорить лишь о варьировании этого признака в пределах рода: $25-57 \times 18-39$ мкм.

На кутикулах листьев *G. cf. paradiantoides* и *G. tzagajanica* наряду с устьицами с утраченной внутренней стенкой замыкающих клеток (т. е. обычным способом сохранности устьиц после мацерации) встречаются единичные устьица с сохранившейся внутренней стенкой (табл. IV, 5). На них видно, что они не имели внутренних гребней.

Судя по изученным на СЭМ кутикулам листьев ряда других мезозойских растений, от устьиц гинкго неотличимы устьица листьев *Baiera*, *Eretmophyllum* и *Leptotoma* (табл. V, 1-6), что лишний раз подтверждает правомерность отнесения этих родов к сем. *Ginkgoaceae*. Для рода *Baiera* я располагаю материалом лишь по двум видам — *B. polymorpha* Samyl. (нижний мел, басс. р. Лены) и *Baiera* sp. (еще не описанный новый вид из юры Канско-Ачинского бассейна).

Для рода *Eretmophyllum* мною исследована на СЭМ эпидерма *E. boroldaicum* Orlovsk. (юра, хр. Кара-Тай, Казахстан) и эпидерма листьев двух новых видов, пока не описанных; один из них происходит из юры Канско-Ачинского бассейна, другой — из нижнего мела р. Вилюя.

Для рода *Leptotoma* изучена на СЭМ кутикула листьев двух видов — *L. vilujensis* Kiritschk. et Samyl. (нижний мел, басс. р. Лены) и *L. kryshfovichii* Srebrod. et Samyl. (нижний мел, Забайкалье). На кутикуле листа *L. vilujensis* встретилось устьице с сохранившейся внутренней стенкой без внутренних гребней (табл. V, 4).

Устьица листьев двух других из обсуждаемых здесь родов, так или иначе связываемых с гинкговыми, — *Sphenobaiera* и *Pseudotorellia* — заметно отличаются от устьиц гинкго. Для рода *Sphenobaiera* изучены на СЭМ кутикулы листьев типового вида *S. spectabilis* (Nath.) Florin из рэта южной Швеции и 9 видов с территории Советского Союза: *S. ex gr. angustiloba* (Heer) Florin (нижний мел, басс. р. Лены), *S. czekanowskiana* (Heer) Florin (юра, Иркутский бассейн), *S. doludenkoae* Kiritschk. (нижний мел, басс. р. Лены), *S. ex gr. longifolia* (Pom.) Florin (нижний мел, басс. р. Лены), *S. subtilis* Kiritschk. (нижний мел, басс. р. Лены), *S. uninervis* Samyl. (нижний мел, басс. р. Лены), а также кутикулы листьев трех новых пока не описанных видов из юры Средней Азии и нижнего мела Забайкалья и Колымы. Все перечисленные выше виды *Sphenobaiera* по морфологии и эпидермальному строению листьев относятся к типичным представителям данного рода. Их устьица, исследованные на СЭМ, однотипны и хорошо отличаются от устьиц листьев других одно- и многолетних голосеменных (табл. VI, 1-4).

Как и у гинкго, устьица листьев *Sphenobaiera* в плане сильно и плавно-выпуклые в срединной части и резко сужены у полюсов; соотношение ширины устьица в средней части и в зоне полюсов $2.5-4 : 1$. В отличие от гинкго устьица листьев *Sphenobaiera* обычно очень крупные ($52-86 \times 31-60$ мкм), с сильно развитым срединным кутикулярным утолщением, на котором, как правило, различима радиальная штриховатость, очевидно, являющаяся проявлением радиальной ориентации микрофибрилл замыкающих клеток. Этот признак выявлен мною еще только у листьев триасового рода *Kalantarium* (табл. VI, 5).

Перечисленные выше виды *Sphenobaiera* происходят из отложений от верхнего триаса по нижний мел включительно. Род *Sphenobaiera* считается одним из самых древних среди гинкговых. *Sphenobaiera*-образные листья известны начиная с перми. Такие листья из перми и триаса описываются или под родовым названием *Sphenobaiera*, или под самостоятельными родовыми названиями, как например *Uralobaiera* Zalles., *Biarnobaiera* Zalles., *Kalantarium* Dobrusk., *Kirjamkenia* Pryn. Исследования эпидермы некоторых древних *Sphenobaiera*-образных листьев показало, что, с одной стороны, они неоднородны, с другой — неидентичны листьям, типичным для *Sphenobaiera* из флор мезофита. При этом род *Kirjamkenia* по строению эпидермы относят к сем. *Peltaspermaeae*, т. е. семенным папоротникам (Садовников, 1983), а *Kalantarium* — к сем. *Glossophyllaceae*, сближаемому с гинкговыми (Добрускина, 1980).

Интересно было бы провести сравнительно-стоматографические исследования на СЭМ *Sphenobaiera*-образных листьев из флор палеофита. Возможно, при этом наметятся какие-то эволюционные линии развития растений с подобными листьями. Во всяком случае выявившееся с помощью СЭМ сходство между устьицами *Kalantarium* и *Sphenobaiera* представляет интерес.

Пока же есть основания высказать предположение, что прежние представления о древности рода *Sphenobaiera* несколько преувеличены. Сейчас наиболее древним достоверным представителем этого рода является типовой вид *S. spectabilis* из верхнего триаса (рэт) Швеции.

К настоящему времени род *Sphenobaiera* превратился в сборный (Добрускина, 1982; Киричкова, Самылина, 1983). Для выявления истинного объема этого рода, очевидно, необходима его ревизия на основе эпидермально-кутикулярного анализа, в том числе сравнительно-стоматографического исследования на СЭМ.

Описание строения устьиц листьев рода *Pseudotorellia* предполагается дать в отдельной статье. Здесь отмечу, что, как и в случае с *Sphenobaiera*, устьица листьев *Pseudotorellia* несут своеобразные признаки, позволяющие легко отличать кутикулярные пленки листьев этого рода от других голосеменных даже по небольшим обрывкам. Срединная зона внешних стенок замыкающих клеток у устьиц *Pseudotorellia* занята сильно развитыми кутикулярными крыловидными утолщениями. На отацерированных кутикулах листьев *Pseudotorellia* чаще, чем у остальных мезозойских голосеменных, сохраняются внутренние стенки замыкающих клеток устьиц (Самылина, 1980, табл. III, фиг. 2, 3). Очевидно, устьица *Pseudotorellia* имели утолщенные по сравнению с другими голосеменными эпидермальные и в особенности поровые стенки замыкающих клеток.

Своеобразие устьиц листьев *Sphenobaiera* и *Pseudotorellia*, существенно отличающее их как от устьиц листьев *Ginkgo*, *Baiera*, *Eretmophyllum* и *Leptotoma*, так и друг от друга, не позволяет, с моей точки зрения, включать их в сем. *Ginkgoaceae* и подтверждает правомерность выделения каждого из этих родов в самостоятельное семейство — *Sphenobaieraceae* Samyl. (Самылина, 1970) и *Pseudotorelliaceae* Krassil. (Красилов, 1972). Окончательное решение вопроса о принадлежности этих семейств к классу *Ginkgoopsida*, как мне представляется, надо отложить до появления убедительных данных о связи листьев *Sphenobaiera* и *Pseudotorellia* с конкретными репродуктивными органами. Предложенные варианты таких связей и их интерпретация (Красилов, 1972) представляются мне несколько преждевременными и требующими подтверждения на более однозначном материале.

Л и т е р а т у р а

- Василевская Н. Д. О возрасте ископаемой флоры о. Новая Сибирь. Ботан. журн., 1958, т. 43, № 2, с. 266—269.
- Вахрамеев В. А., Долуденко М. П. Верхнеюрская и нижнемеловая флора Бурейского бассейна и ее значение для стратиграфии. — Тр. Геол. ин-та, 1961, вып. 54, с. 136.
- Добрускина И. А. Стратиграфическое положение флороносных толщ триаса Евразии. — Тр. Геол. ин-та, 1980, вып. 346, с. 1—163.
- Добрускина И. А. Триасовые флоры Евразии. — Тр. Геол. ин-та, 1982, вып. 365, с. 1—196.
- Долуденко М. П., Лебедев Е. Л. *Ginkgoites sibirica* и «*G. huttonii*» Восточной Сибири. — Тр. Геол. ин-та, 1972, вып. 230, с. 82—101.
- Долуденко М. П., Орловская Э. Р. Юрская флора хребта Каратау. — Тр. Геол. ком., 1976, вып. 284, с. 1—262.
- Долуденко М. П., Рассказова Е. С. Гинкговые и чекановские Иркутского бассейна. — Тр. Геол. ин-та, 1972, вып. 230, с. 7—43.
- (Киричкова А. И., Самылина В. А.) Kiritchkova A. I., Samylina V. A. Proposal to conserve the generic name *Czekanowskia* Heer (1876) against *Solenites* Lindley et Hutton (1834). — Taxon, 1976, N 25, (4), p. 515—516.
- Киричкова А. И., Самылина В. А. Об особенностях листьев некоторых мезозойских гинкговых и чекановских. — Ботан. журн., 1979, т. 64, № 11, с. 1529—1538.
- Киричкова А. И., Самылина В. А. О некоторых спорных вопросах систематики мезозойских гинкгофитов. — Ботан. журн., 1983, т. 68, № 3, с. 302—310.
- Киричкова А. И., Самылина В. А. Новый вид рода *Czekanowskia* из нижнего мела Забайкалья. — Ботан. журн., 1984, т. 69, № 1, с. 99—100.

- Константинов С. В. Третичная флора Белогорского обнажения в низовье р. Буреи. — Тр. геол. ком. Нов. сер., 1914, вып. 113, с. 1—27.
- Красилов В. А. Новая группа мезозойских голосеменных — Czekanowskiales. — Докл. АН СССР, 1968, т. 178, № 4, с. 942—945.
- Красилов В. А. Мезозойская флора реки Буреи (Ginkgoales и Czekanowskiales). М., 1972. 151 с.
- Лебедева Е. Л. Позднеюрская флора р. Зеи и граница юры и мела. — Тр. Геол. ин-та, 1965, вып. 125, с. 1—142.
- Садовников Г. Н. Новые данные о морфологии и анатомии рода Kirjamkenia. — Палеонтол. журн., 1983, № 4, с. 76—81.
- Самылина В. А. Мезозойская флора нижнего течения р. Алдана. — Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 8, 1963, вып. 4, с. 58—139.
- Самылина В. А. Гинкговые и чекановские (некоторые итоги и задачи исследований). — Палеонтол. журн., 1970, № 3, с. 114—123.
- Самылина В. А. Систематика рода Phoenicopsis. — В кн.: Мезозойские растения (гинкговые и чекановские) Вост. Сибири. — Тр. Геол. ин-та, 1972, вып. 230, с. 44—81.
- Самылина В. А. Значение эпидермально-кутикулярных исследований листьев для познания мезозойских голосеменных. — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л., 1980, с. 31—42.
- Самылина В. А. Чекановские и гинкговые — реликты мезофита в поздне меловой флоре Аркагала (верховья р. Колымы). — Ботан. журн., 1983, т. 68, № 1, с. 78—86.
- Сребродольская И. Н., Самылина В. А. Два новых вида гинкговых из Восточного Забайкалья. — Ежегод. Всесоюз. палеонтол. о-ва, 1984, т. 27, с. 190—198.
- Тесленко Ю. В. Юрские растения Западной Сибири. — В кн.: Биостратиграфия мезозойских и третичных отложений Зап. Сибири. М.; Л., 1962, с. 108—157. (Тр. СНИИГГИМС; вып. 22).
- Турутанова-Кетова А. И. Материалы к стратиграфии Чак-Пакского каменноугольного района в Южном Казахстане. — Тр. Геол. ин-та, 1936, т. 5, с. 85—116.
- Храмова С. Н. Триасовая флора бассейна Печоры и ее значение для стратиграфии. — Тр. ВНИГРИ, 1977, вып. 380, с. 1—71.
- Эсау К. Анатомия растений. М., 1969. 564 с.
- Boulter M. C. Fine details of some fossil and recent conifer leaf cuticles. — In: Scanning electron microscopy: Systematic and evolutionary applications / Ed. V. H. Heywood. London; New York, 1971, N 4, p. 211—235.
- Dorf E. The geological distribution of the Ginkgo family. — Bull. Wagner Free Inst. Sci., 1958, vol. 33, N 1, p. 1—10.
- Florin R. Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land nebst Erörterungen über vermeintliche Cordaitales mesozoischen Alters. II. Allgemeiner Teil. — Palaeontographica, 1937, Bd 82, Abt. B, L. 1—4, S. 1—72.
- Harris T. M. The fossil flora of Scoresby sound, East Greenland. Part 4: Ginkgoales, Coniferales, Lycopodiales and isolated fructifications. — Medd. Grönland, 1935, Bd 112, N 1, p. 1—176.
- Harris T. M. The fructification of Czekanowskia and its allies. — Phil. Trans. Roy. Soc. London B, 1951, vol. 235, N 628, p. 483—508.
- Harris T. M., Millington W., Miller J. The Yorkshire Jurassic flora. IV. Ginkgoales and Czekanowskiales. London, 1974. 150 p.
- Nathorst A. G. Om några Ginkgoväxter från Kolgrufvorna vid Stabbarp i Skåne. — Lunds univ. Årsskrift (N. F.) Afd. 2, 1906, vol. 2, N 8, p. 3—15.
- Oishi S. A. study on the cuticles of some Mesozoic gymnospermous plants from China and Manchuria. — Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. 2, 1933, vol. 12, N 2B, p. 239—252.
- Pant D. D. The classification of gymnospermous plants. — Palaeobotanist, (1957) 1959, vol. 6, p. 65—70.
- Stace C. A. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. — Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Bot., 1965, vol. 4, N 1, p. 1—78.
- Tralau H. Evolutionary trends in the genus Ginkgo. — Lethaia, 1968, N 1, p. 63—101.

Н. С. Снигиревская

ИСТОРИЯ И ЗНАЧЕНИЕ ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ОКАМЕНЕЛЫХ ТОРФОВ В УГОЛЬНЫХ ПЛАСТАХ ДОНЕЦКОГО БАССЕЙНА

Представления о флоре угленосного среднего карбона Донецкого бассейна, как известно, сложились на основании исследования отпечатков растений, или так называемых растительных макрофоссилий, во вмещающих каменные угли породах (Залесский, Чиркова, 1938; Новик, 1952, 1974; Фисуненко, 1973, 1977, 1979, и др.). Что касается растительности заболоченных низин, в условиях которых формировались торфяные залежи, послужившие исходным материалом для образования каменных углей, то знакомство с ней базируется главным образом на результатах микроскопических — палеопалинологических и углепетрографических — исследований.

Начало палеоботаническому, в основном также микроскопическому изучению окаменелых торфов из угольных почек (угольных шаров, или колболов, — соответственно перевод и транслитерация английского названия *coal balls*) в угольных пластах Донецкого бассейна было положено М. Д. Залесским, выдающимся ученым нашей страны, с именем которого связаны одни из наиболее ярких страниц не только в истории исследования флоры среднего карбона Донбасса, но и в истории отечественной палеоботаники в целом. До него исследование каменноугольных растений ограничивалось изучением только отпечатков. Он был первым и долгое время единственным в России ученым, применявшим для исследования окаменелых растений, широко распространенных в палеозойских отложениях Донбасса, анатомический метод (Залесский, 1910а, 1910б, 1910в, 1915б, 1915в; Zalesky, 1910), которым он овладел в Англии в 1910 г. Его поездка была связана с участием в международной палеоботанической экскурсии по классическим местонахождениям ископаемых растений Англии. Именно там он впервые познакомился с работами, в частности по палеоботаническому исследованию угольных почек, многих всемирно известных зарубежных ученых (E. Binney, W. Williamson, F. Oliver, D. H. Scott, A. C. Seward).

Как показал Залесский (1910а, 1910в, 1913а, 1913б, 1913в, 1914, 1915а, 1915б, 1915в), угольные почки, впервые открытые именно в Англии, оказались одной из наиболее распространенных форм окаменелостей в угленосных отложениях Донбасса. Они давно были известны геологам и шахтерам под названием «колчеданов» и, будучи очень твердыми образованиями, всегда были серьезной помехой в углеразработках.

Ученый привез из Англии небольшую коллекцию анатомических препаратов, сделанных из угольных почек известным тогда петрологом и препаратором Джеймсом Ломаксом. Он вместе с сыном организовал в Болтоне «палеоботаническую компанию», которая продавала шлифы окаменелых растений за небольшую плату. Она пользовалась большой популярностью не только у палеоботаников, но также у туристов, приезжавших в Англию. Несколько таких препаратов приобрел и Залесский. Часть из них в настоящее время хранится в лаборатории палеоботаники в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде.

Изучая каменные угли Англии, Ломакс придавал огромное значение микроскопическому изучению окаменелых торфов в угольных почках. Он был убежден, как писал Залесский (1913в, с. 105), что эти исследования «должны быть очень полезными для выяснения его воспламеняемости».

Первые работы Залесского об открытии угольных почек в Донбассе были опубликованы в 1910 г. В 1912—1913 гг. он изучил их из ряда угольных пластов среднего карбона. Первые препараты из них были сделаны для Залесского также Ломаксом. В них Залесский определил остатки перидермы плауновидных, а также небольшую примесь фюзенизированных тканей. В угольных почках Донбасса он определил 18 форм растений, принадлежавших родам, уже в большинстве случаев известным по отпечаткам стеблей, корней, листьев и органов спороношения. В одной из работ, посвященной методическим вопросам изучения углей, Залесский (1913в, с. 105) писал: «Так как почки представляют собой окаменевшие участки первоначального материнского вещества угля, естественно заключить, что гумусовые угли Донецкого бассейна произошли из растительной массы того же состава, какая сохранилась в известковых почках».

Исследуя угли Донбасса, а затем и других районов страны, Залесский сделал очень важные для того времени выводы, которые определили в значительной мере пути дальнейшего развития науки о микроскопическом строении углей, а также пролили свет на условия существования углеобразующих сообществ (Залесский, 1913в, с. 106): 1) «Накопление материнского вещества большинства углей происходило не в водоеме путем сноса и отложения его там, а на суше»; 2) «Только накоплением материнского вещества на земле, покрытой заболоченным лесом, можно объяснить равномерное распределение в гумусовой массе угля микро- и мегаспор, которые в некоторых местах торфяника по временам беспрерывно должны были сыпаться на почву»; 3) «Плохо выраженное растительное строение или даже полное отсутствие его в гумусовой массе угля

говорит за то, что процессы тления и гниения шли очень энергично, и ко времени карбонизации угля материнское вещество его представляло мягкую массу гумуса».

По существу все вышеперечисленные положения Залесского не отвергаются до сих пор и лежат в основе современных представлений о процессах углеобразования.

Особое значение имела работа Залесского «Естественная история одного угля» (1915а), в которой он, в частности, обсуждал разные типы углей и в том числе происхождение гумусовых углей Донбасса. Большинство из них, по его мнению, образовалось «из того растительного материала, который накапливался в данной местности как результат жизнедеятельности поколений покрывавшей ее растительности» (с. 2). Значительное количество «волокнутого угля» в угольных пластах, по его мнению, «должно говорить за существование на болоте относительно более сухих мест, где возможно было субаэральное гниение, т. е. указывает на меньшую заболоченность» (с. 2). В качестве подтверждения произрастания растений на месте их захоронения он рассматривал, в частности, то, что «растения иногда прободаются совершенно недеформированными корешками, что указывает, что на остатках погребенных растений шло накопление других, пользуясь этими остатками как субстратом» (с. 2).

Работы Залесского навсегда останутся основополагающими, как это отмечал в свое время А. Н. Криштофович (1957), не только в исследовании карбоновой флоры, но также каменных углей Донбасса. Как справедливо писали Ю. А. Жемчужников и А. И. Гинзбург (1960, с. 9), их «можно считать классическими, давшими дальнейшее направление» исследованиям в области микроскопического изучения углей. В 1927 г. под его руководством была создана Лаборатория угля, которую затем на протяжении 10 лет возглавлял один из наиболее выдающихся геологов нашей страны Ю. А. Жемчужников.

Хотя работы по микроскопическому изучению вещества углей не имеют прямого отношения к палеофлористическим исследованиям, они тем не менее оказали существенное влияние на современные представления о характере торфообразующих сообществ среднего карбона и об условиях их обитания. Особого упоминания заслуживают важные работы А. А. Любер и И. Э. Вальц (1938, 1941), а также А. М. Ищенко (1952) и А. М. Ищенко и Е. В. Семеновой (1962). На примере многочисленных типов дисперсных спор и пыльцы, хотя и отнесенных к таксонам формальной классификации, в них показано то огромное многообразие растительного мира болот, в условиях которого на протяжении среднего карбона происходило формирование торфяных залежей, а также изменение состава флоры во времени.

Идея постановки исследования растительных микрокомпонентов углей по материалам из угольных почек в рамках ботанического учреждения принадлежала Ю. А. Жемчужникову и В. С. Яблокову. В 1956 г. под руководством А. Л. Тахтаджяна в лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде автором настоящей статьи была предпринята попытка возобновить анатомическое исследование растительных остатков в окаменелых торфах угольных почек Донбасса. Первая небольшая коллекция препаратов и образцов была получена от В. С. Яблокова, собравшего их совместно с Л. И. Боголюбовой. Затем в 60-х годах были предприняты собственные выезды в Донбасс, а также в составе экспедиций ВСЕГЕИ и Харьковского государственного университета под руководством Г. А. Иванова и П. В. Зарицкого. По итогам проведенных исследований была опубликована серия работ (Снигиревская, 1958а, 1958б, 1961, 1962а, 1962б, 1964, 1973, 1984а, 1984б; Snigirevskaya, 1971; Фисуненко, Снигиревская, 1981). Правда, с 1965 г. систематического исследования угольных почек в связи с разработкой других проблем не проводилось. На протяжении 15 лет попутно с выполнением других работ производился дополнительный сбор материала, а также ряд коллекций был получен от геологов, в частности от А. М. Лаптевой, Г. П. Вырвич, А. В. Лапо, Н. Н. Редичкина, А. М. Розентуллера, О. П. Фисуненко и др. В настоящее время в лаборатории палеоботаники БИН АН СССР имеется довольно большая коллекция коллоидов, а также препаратов (шлифов и пленок), которые могут представить безусловный интерес с точки зрения характеристики болотной

растительности сравнительно большого интервала времени — от второй половины башкирского до верхов московского веков среднего карбона, что приблизительно составляет около 20 млн. лет.

Флора среднего карбона Донбасса сформировалась под влиянием тех палео-географических перестроек, которые имели место в раннем и в начале среднего карбона. Если на протяжении позднего девона Донбасс был вулканическим островом, возвышавшимся среди мелкого эпиконтинентального моря, то в среднем карбоне он представлял собой обширную приморскую равнину, периодически затопляемую водами Пратетиса (Тепšov, 1975; Фисуненко, 1977). В позднем девоне на территории Донбасса широкое распространение имели лесные сообщества, первый ярус которых составляли только древесные археоптерисовые (Снигиревская, 1984а, 1984б). Эти лесные сообщества существовали в основном на более возвышенных участках рельефа, по-видимому, главным образом в области озерных аккумулятивных равнин и, возможно, на водоразделах. Первый ярус лесных сообществ раннего и среднего карбона на территории приморской равнины Донбасса в области заболоченных низин составляли древовидные плауновидные и древесные представители группы кордаитовых.

Как известно, накопление торфа, преобразованного со временем в каменные угли, шло в условиях заболоченных низин. Чередование морских и континентальных условий на фоне колебательных движений и длительного опускания территории Донбасса в среднем карбоне выразилось в соответствующем чередовании углей с песчано-глинистыми континентальными осадками, отлагавшимися во время регрессии моря, и известняками, свидетельствующими о морских трансгрессиях (Геология. . ., 1963).

Исследование окаменелых торфов в угольных почках с помощью анатомических методов и мацерации (Снигиревская, 1984б) показывает, что углеобразователями были все без исключения группы и большинство родов (а нередко и виды) растений, давно известных в среднем карбоне Донбасса по отпечаткам. При этом обращает на себя внимание тот факт, что представители разных групп среднекаменноугольных растений при явном преобладании в комплексах остатков (как и среди отпечатков) древовидных плауновидных и птеридоспермов встречаются приблизительно в одинаковых соотношениях как во вмещающих угли породах, так и в окаменелых торфах в угольных почках. По-видимому, эти растения в большинстве случаев относятся к одним и тем же растительным сообществам, члены которых были одновременно захоронены как на месте накопления торфяных залежей, так и в разной степени удаленности от мест произрастания в результате частичного переноса остатков растений в зоны аккумуляции речных и озерных осадков.

Главными углеобразователями донецких углей не случайно считают древовидные плауновидные, поскольку их перидерма (вторичная кора стеблей и ризофоров) наиболее легко распознается в веществе самого угля из-за стойкости к разложению и уплотнению. Вместе с тем, как показывает изучение окаменелых торфов, нередко они состоят преимущественно из остатков семенных папоротников. Так, например, в угольных почках из углей l_3 (обр. № 861/102, шахта Чайкино Южная), l_6^a (обр. № 862/28, шахта 25 Гуково), из отвалов ряда шахт Гуково, разрабатывающих угольные пласты свиты C_2^b (обр. № 1—3/1670), а также из угля m_3 (обр. № 861/106, шахта Ясиновка 1) наблюдаются почти исключительно остатки медуллозовых (табл. 1, 2). Среди них прекрасно сохранившиеся крупные окаменелые стебли *Medullosa* Cotta со вторичной ксилемой и прикрепленными к ним листовыми черешками, а также отдельные рахисы разных порядков ветвления *Myeloxylon* Brongn. Нередко встречаются листья *Mariopteris* Zeiller и *Neuropteris* (Brongn.) Sternb., корни семенных папоротников, относимые к роду *Kaloxylon* Will., разнообразные мужские спороношения, а также семена, в том числе в органической связи с рахисами. Остатки семенных папоротников уже отмечались ранее как в окаменелых торфах в угольных почках (Залесский, 1910а; Снигиревская, 1964; Snigirevskaya, 1971), так и непосредственно в углях (Лапо, 1977), причем, по мнению Г. П. Маценко (1984), может быть выделен даже особый птеридоспермовый тип антрацитов.

Следует подчеркнуть, что в Донбассе в угольных пластах московского яруса не встречены остатки рода *Lyginopteris* Potonié. По отпечаткам он известен вплоть до свиты S_2^3 (Новик, 1974), в углях которой в окаменелом торфе он был отмечен Залесским (1910а) в интервале между известняками H_3 и H_4 в пределах башкирского яруса. Филлипс (Phillips, 1980) придает большое значение роду *Lyginopteris* при сопоставлении флоры угольных почек карбона Донбасса и Западной Европы, где он достигает расцвета в вестфале А. В значительной мере на этом основании Вагнер и Хиггинс (Wagner, Higgins, 1979) предложили снизить границу между башкирским и московским ярусами в Донбассе до вестфала А. Филлипс (Phillips, 1981), однако, предлагает провести эту границу несколько выше — в верхах вестфала В, но в верхней трети свиты S_2^5 , а не в ее основании, как это было принято в унифицированной схеме 1965 г. (Путеводитель..., 1975). Из сем. *Lyginopteridaceae* в угольных почках пластов k_8 и l_2 обнаружен род *Schopfiastrum* H. N. Andrews (Phillips, 1981) — травянистое растение с тонким, около 1 см в диаметре, монотелическим стеблем с протостелой, с точечной поровостью вторичной ксилемы, а также сходными с лигиноптерис продольно вытянутыми тяжами склеренхимы, образующими сетку, и смоляными каналами в наружной коре.

По мнению исследователей среднекарбоневой флоры Донбасса, семенным папоротникам, как правило, была несвойственна роль углеобразователей, так как они были доминантами мезофильных сообществ, развитых на более возвышенных участках приморской равнины (Новик, 1974; Фисуненко, 1979). Правда, на основании находок отпечатков листьев *Eusphenopteris* (Weiss) Kidston и *Mariopteris* в кровле некоторых угольных пластов О. П. Фисуненко (1979) не исключает возможности проникновения в заболоченные низины влаголюбивых форм лигиноптерид в случае изменения климата в сторону некоторой аридности. Филлипс (Phillips, 1981) также связывает миграцию семенных папоротников в краевые области приморских низменностей с понижением уровня грунтовых вод. Широкое участие медуллозовых папоротников в сложении некоторых угольных пластов или их отдельных участков, которое выявлено на основании изучения окаменелых торфов, свидетельствует о том, что, несмотря на мезофитный облик, семенные папоротники были полноправными членами гигрофильных сообществ, в условиях которых шло накопление торфа. В этом случае преобладание медуллозовых отражает, скорее всего, мозаичность, свойственную болотной растительности. По-видимому, отдельные участки торфа образовались в условиях чистых зарослей медуллоз, которые, по данным американских ученых (Wnuk, Pfefferkorn, 1984), существовали также в среднем пеннсильвании США.

Роль кордаитовых в сложении донецких углей московского яруса в целом невелика, хотя иногда, например в отдельных угольных почках пластов k_8 и l_3 , они составляют значительную часть растительных остатков. В углях свиты S_2^6 очень часто встречаются скопления семян кордаитов, в первую очередь *Cardiocarpus leclercqiae* Snig. (Snigirevskaya, 1971). Некоторые образцы окаменелого торфа в угле (например, обр. № 861/164, 861/173, 861/253, шахта 12 Ольховатка, сев. квершлаг, горизонт 294) содержат прекрасно сохранившиеся опавшие листья *Cordaites* principalis* (Germ.) Gein., известного по отпечаткам из вмещающих угли пород на протяжении всего нижнего и среднего карбона вплоть до перми (Новик, 1974). В пласте l_3 (шахта Кантарная) наблюдаются многочисленные корни кордаитовых *Amyelon radicans* (Will.) Will. (табл. II, 2—5). В древесине этих корней наблюдаются кольца прироста, как известно, повсеместно отсутствующие в древесине стволов кордаитовых. По мнению Филлипса (Phillips, 1982), периодическое подавление деятельности камбия в корнях кордаитов связано или с периодами засухи, или с солоноватостью вод, возникавшей во время вторжения моря. По-видимому, теми же причинами одновременно был вызван массовый опад листьев кордаитов. Он же считает, что кордаиты, как и семенные папоротники, прони-

* Родовое название *Cordaites* Ung. рекомендуется применять только к листьям; структурно сохранившиеся стебли кордаитов с первичной ксилемой относить к роду *Cordaixylon* Grand Eury ex Felix, а обломки древесины — к роду *Dadoxylon* Endl. (Arnold, 1967; Rothwell, Warner, 1984).

кали в краевые части болот в периоды некоторого понижения уровня грунтовых вод.

Приуроченность богатых комплексов остатков кордаитовых к верхней части угольного пласта l_3 позволяет предполагать, что кордаиты поселились на торфяном субстрате на заключительной стадии существования торфяника, перед его затоплением морскими водами. При этом обращает на себя внимание тот факт, что в кровле угольного пласта l_3 (шахта 12 Ольховатка) стволы кордаитов отсутствуют, по-видимому, будучи перенесенными в зону аккумуляции кластических осадков. Отдельные куски окаменелого торфа с остатками листьев и корней кордаитов заходят непосредственно в известняк L_4 , перекрывающий уголь. Характер растительных остатков, заключенных в этих угольных почках, свидетельствует о значительной динамике морских вод, нахлынувших на торфяник, верхний горизонт которого оказался в значительной мере размытым. Важно отметить, что данные углепетрографических и палеопалинологических исследований показали в верхней части пласта l_3 (шахта № 3 Доброполье) преобладание спор папоротников и пыльцы кордаитов, которая в отдельных образцах составляла 22 % при относительно меньшей оводненности торфяника (Ковальчук, Узиюк, 1973).

Что касается плауновидных, то определение родовой принадлежности остатков стеблей и подземных органов, а тем более фрагментов перидермы, на анатомических препаратах из окаменелых торфов даже при очень хорошей сохранности возможно лишь при условии четко ориентированных тангентальных срезов близ поверхности, на которых можно было бы наблюдать строение листовых подушек. Большинство известных на сегодняшний день видов плауновидных установлено для карбона Донбасса по отпечаткам стволов из вмещающих угли пород. «Анатомические» виды рода *Lepidodendron* Sternb. различимы в окаменелых торфах только при изучении серий срезов с веточек разного возраста. Поэтому большинство стеблей лепидодендронов, обнаруженных в угольных почках, строение листовых подушек которых выяснить не удалось, приходится относить к формальному виду *L. vasculare* Binney.

Род *Lepidophlojos* Sternb. (как указывал Эндрус (Andrews, 1970) — это приоритетное название рода, хотя в практике палеоботанических работ бытует иное написание — *Lepidophloios*) встречается часто в окаменелых торфах от угольного пласта k_8 до l_6 в виде остатков одного вида *L. laricinus* Sternb. Его определение также возможно при условии хорошо выраженной структуры листовых подушек на срезах или разломах через угольные почки.

Род *Sigillaria* Sternb. в угольных почках встречается реже. В ряде случаев, например в углистом аргиллите, непосредственно переходящем в уголь, в кровле угольного пласта l_4 (шахта им. Челюскинцев № 1) встречено огромное скопление поваленных стволов сигиллярий, погребенных в озерных осадках в результате затопления торфяника. Стволы углефицированные, сильно уплощенные, до 50 см в ширину, лежащие в разных направлениях. Образуя первый ярус, сигиллярии в данном случае доминировали среди древовидных растений заболоченного леса на заключительной стадии жизни болота, торфяная залежь которого явилась исходной для образования угля l_4 . Образцы окаменелого торфа в угольных почках этого пласта переполнены ризоформами и боковыми корнями *Stigmaria ficoides* Sternb., но, судя по анатомии, они, скорее, принадлежали лепидодендронам. Имеются указания на находки стволов сигиллярий в углях k_2 и k_7 (Вырвич, Лапо, 1970), однако их можно принять лишь условно, так как точное определение систематической принадлежности микроскопических фрагментов перидермы в шлифах и аншлифах очень затруднительно. Достоверные находки сигиллярий при наличии отпечатков коры отмечены, например, в угольных пластах l_3 , l_7 , l_8 (Узиюк, 1970; Узиюк, Игнатченко, 1985).

Диапазон экологических условий, в которых произрастали древовидные плауновидные, был очень широким. В условиях заболоченных лесов с торфяными залежами они селились на чистом торфяном субстрате. Доказательством этого являются не только многочисленные остатки их внутри угольных пластов, но также и то, что молодые корни плауновидных нередко прободают уже захороненные в торфянике другие растительные остатки (Залесский, 1915а; Снигиревская, 1964), причем не только в нижней и средней частях угольного пласта, но также в его верхних горизонтах. Это свидетельствует о том, что

накопление торфяной массы большинства болот шло в период активного роста плауновидных, которые росли на разных стадиях развития торфяника, а не только в начальной фазе зарастания водоема.

По мнению О. П. Фисуненко (1979, с. 218), «каменноугольные лепидофиты, по всей вероятности, могли существовать только на минеральном субстрате, поэтому в связи с возникновением торфяника лес становился все более редким, а затем и исчезал вовсе. Не это ли обстоятельство объясняет малую мощность угольных пластов во всех еврамерийских среднекарбовых каменноугольных бассейнах?». Однако подземная система ризофоров плауновидных, прекрасно адаптированная к условиям обитания на торфяном болоте и распростертая в горизонтальной плоскости, естественно была оторвана от минерального грунта, если иметь в виду, что мощность торфяников была в 7—10 раз больше мощности образованного из него угольного пласта (Dimichele et al., 1985). Сильно распростертая система ризофоров свидетельствует о незначительной мощности деятельного горизонта торфяного болота, в котором сосредоточивалась жизнедеятельная часть корневой системы растений, как в современных торфяниках (см., например: Лопатин, 1968). По мнению В. Д. Лопатина (высказано устно), гигантский рост среднекаменноугольных растений в условиях торфяных болот не мог осуществляться лишь за счет атмосферного питания. Скорее всего, минеральные вещества поступали в торфяные болота с грунтовыми водами в периоды их подъема. Что же касается незначительной мощности угольных пластов, то кажется более правильным объяснять ее не короткой жизнью отдельных особей древовидных плауновидных, а геологическим режимом территорий. Вышеупомянутый пример с процветающим сигилляриевым лесом, погребенным в глинистом осадке, перекрывавшем торфяное болото, бывшее на месте пласта l_4 (шахта им. Челюскинцев № 1), наглядно подтверждает это.

Древовидные плауновидные, в первую очередь лепидодендроновые, были среди пионерных растений при заселении зарастающих водоемов. В ряде местонахождений, например в прибрежно-морских песчанниках под пластом h_9 в балке Долгой в окрестностях пос. Иллирия (Фисуненко, 1979) и ниже и выше угольного пласта l_3 в р-не Марьевского купола у дер. Марьевка (наблюдения автора настоящей статьи), встречаются в прижизненном захоронении отпрепарированные в результате выветривания пород подземные осевые органы лепидодендроновых — ризофоры или стигмарины. Очевидно, как у многих современных земноводных растений, они залегали в наиболее хорошо аэрируемых, а именно песчаных грунтах. Известно, что корни лепидодендроновых составляют значительную часть растительных остатков в нижней части каменных углей, в которые со временем преобразовались торфяные залежи. Правда, так называемые «кучерявчики» образованы, по-видимому, корнями не только древовидных плауновидных, но также каламитов (Залесский, 1914; Фисуненко, 1973) и других травянистых земноводных растений, например клинолистов. В отвалах пород шахты Петра (пос. Золотое) хорошо сохранившиеся стигмарины с неповрежденными боковыми корнями часто можно встретить в углистом аргиллите, т. е. при жизни растений они находились в насыщенном органикой глинистом субстрате, а растения, по-видимому, жили в условиях проточного болота.

Следует отметить, что часто в окаменелых торфах доминируют растительные остатки, полностью лишенные вторичных тканей, т. е. перидермы и древесины, и сложенные мягкими, часто сочными тканями, клетки которых заполнены цитоплазмой (табл. II, I). Среди этих остатков — молодые, сильно разветвленные побеги и корни древовидных и травянистых плауновидных и хвощевидных, раментумы из воздушных корней, погруженных в паренхимную ткань древовидных мараттиевых, особенно часто рода *Psaronius* Cotta, листья плауновидных, семенных и настоящих папоротников, например родов *Stewartiopteris* Morgan et Delevorgas и *Scolecopteris* Zenker из мараттиевых, стробилы разных растений из групп плауновидных, хвощевидных, кордаитовых, листья и семена кордаитовых, мега- и микроспорангии, дисперсные микро- и мегаспоры разных растений, пыльца кордаитов и семенных папоротников, гаметофиты разных растений (см., например: Снигиревская, 1984б).

Велика роль в сложении донецких углей и травянистых растений. Во многих

окаменелых торфах, например угле k₈ (обр. № 450/16, шахта Первомайская), значительную часть составляют сильно разветвленные системы ботриоптерисовых, которые, по мнению некоторых ученых, были эпифитами. Однако, как показали наблюдения над процессами захоронения растений в дельте р. Ориноко, вероятность сохранения в ископаемом состоянии эпифитов ничтожно мала (Scheining, Pfefferkorn, 1984). Часто также встречаются травянистые клинолисты с многократно ветвящимися облиственными стеблями (Снигиревская, 1959), селлагинеллевы, в частности роды *Paurodendron* Fry (табл. I, 1) и *Selaginellites* Zeiller (Снигиревская, 1971). Споры селлагинеллевых *Cirratriradites* и *Densosporites* указываются для углей московского яруса (Крузина и др., 1984).

В свое время К. И. Иносова (1969) изучила спороношения, встреченные ею непосредственно в веществе углей, однако для их более достоверного определения необходимо исследовать по возможности все основные типы репродуктивных органов, встречающихся в окаменелых торфах угольных почек. Богатые комплексы спор и пыльцы, выявленные в среднекарбовых углях в комплексе с данными угленетрографии, используются для стратификации и корреляции угольных пластов (Лаптева, 1971; Ковальчук, Узиюк, 1973; Крузина и др., 1984).

Нередко можно наблюдать в торфах гифы и споры грибов, в том числе в тканях стигматий, рахисах ботриоптерисовых, мегаспорах плауновидных и в других остатках растений. По-видимому, они принадлежат сапрофитным грибам, проникшим в ткани растений после их погребения. Споры грибов были обнаружены также непосредственно в веществе донецких антрацитов (Кизильштейн и др., 1983; Шпицгуз, 1985).

Для распознавания в угле того огромного разнообразия тканей, которое встречено в окаменелых торфах Донбасса, представляется необходимым в условиях петрографических лабораторий наладить наряду со шлифами и аншлифами с углей изготовление препаратов с угольных почек. Это позволит использовать их как эталонные для фитерального анализа каменных углей.

Детальное палеоботаническое изучение окаменелых торфов в карбовых углях Европы и Северной Америки в комплексе с угленетрографическими исследованиями и спорово-пыльцевым анализом дали в руки ученых уникальный по информативности, полноте и совершенству формы сохранения в ископаемом состоянии материал о растительных сообществах и климате этого важного в истории Земли геологического периода (Dimichele et al., 1985; Phillips et al., 1985). Этот материал явился также основой для понимания репродуктивной биологии основных групп вымерших растений (Taylor, 1983), построения их классификации, реконструкции их географического распространения и путей эволюции в палеозое (Andrews, 1951; Тахтаджян, 1956). Особенно много в этом направлении сделано учеными США. Что касается каменных углей СССР, то здесь сделаны первые шаги, которые, безусловно, показывают перспективность исследований в этой области и необходимость их дальнейшего расширения и углубления.

Л и т е р а т у р а

- Вырвич Г. П., Лапо А. В. Микроструктура витринизированной перидермы сигиллярий в антрацитах Донецкого бассейна. — Докл. АН СССР, 1970, т. 190, № 3, с. 672—674.
- Геология месторождений угля и горючих сланцев СССР. М., 1963, т. 1. 4210 с.
- Жемчужников Ю. А., Гинзбург А. И. Основы петрологии углей. М., 1960. 336 с.
- Залесский М. Д. О донецких известковых почках (coal balls) в угольных пластах. — Изв. О-ва исслед. прир. Орлов. губ., 1910а, вып. 2, с. 103—110.
- Залесский М. Д. О нахождении в одной из пород под известняком S(J₃) общего разреза донецких каменноугольных отложений растительных остатков с сохраненным строением. — Изв. АН СССР, 1910б, VI сер., т. 6, с. 447—449.
- Залесский М. Д. Палеоботаническая экскурсия в Англию. — Изв. Геол. ком., 1910в, т. 29, с. 697—713.
- Залесский М. Д. Демонстрация каменноугольных растений и препаратов из них. — Изв. О-ва исслед. прир. Орлов. губ., 1913а, вып. 23, с. 24.
- Залесский М. Д. Анатомия *Lepidodendron dichotomum* Sternb. — Изв. О-ва исслед. прир. Орлов. губ., 1913б, вып. 23, с. 97—99.
- Залесский М. Д. Новый метод изучения строения ископаемых углей. — Зап. Уральск. о-ва любит. естествозн. в Екатеринбурге, 1913в, т. 5, № 32, с. 103—106.
- Залесский М. Д. Очерк по вопросу образования угля. — Изв. Геол. ком., Пг., 1914, с. 94.

- Залесский М. Д. Естественная история одного угля. — Тр. Геол. ком., нов. сер., 1915а, вып. 139, с. 1—75.
- Залесский М. Д. Строение стебля *Lepidodendron dichotomum* Sternb. и *Lepidophloios laricinus* Sternb. — Геол. вестн., 1915б, т. 1, с. 16—20.
- Залесский М. Д. О положении шишек плодоношения у *Lepidophloios*. — Геол. вестн., 1915в, т. 1, № 2, с. 84—87.
- Залесский М. Д., Чиркова Е. Ф. Ископаемая флора среднего отдела каменноугольных отложений Донецкого бассейна. — Тр. Центр. н.-и. геол.-развед. ин-та, 1938, т. 98, с. 1—168.
- Иносова К. И. Остатки органов спороношения в карбоновых углях Донецкого бассейна и значение их для выяснения генезиса типов углей. — Литология и полез. ископаемые, 1969, № 8, с. 111—118.
- Ищенко А. М. Атлас микроспор и пыльцы среднего карбона Донбасса. Киев, 1952. 83 с.
- Ищенко А. М., Семенова Е. В. Мегаспоры среднего карбона Донбасса. Киев, 1962. 147 с.
- Кизильштейн Л. Я., Шницелуз А. Л., Назаренко М. И. Происхождение и структура склеротинита в антрацитах. — Геол. журн., 1983, № 6, с. 123—127.
- Ковальчук Г. М., Узиюк В. И. О генетической связи петрографического и споро-пыльцевого состава углей на примере пласта I₃ в Красноармейском р-не Донецкого бассейна. — Докл. АН СССР, 1973, т. 212, № 3, с. 693—696.
- Криштофович А. Н. Палеоботаника. Л., 1957. 259 с.
- Кружина А. Х., Узиюк В. И., Шварцман Е. Г. Палинолог-петрографические исследования для детального расчленения и корреляции угольных пластов Донбасса. — Стратигр. и палеогеогр., 1984, № 12, с. 53—62.
- Лапо А. В. Фитералы птеридоспермов в среднекарбоновых углях Северного Донбасса. — Литология и полез. ископаемые, 1977, № 3, с. 159—164.
- Лантева А. М. Детальная стратиграфия, морфология и генезис угольного пласта m₃ в Лисичанской, Алмазно-Марьевском и Селезневском районах Донбасса: Автореф. дис. ... канд. геол. наук. Ростов н/Д, 1971. 25 с.
- Лопатин В. Д. Рец. на кн.: Ищенко А. А. Краткий курс ботановедения. М., 1967. — Ботан. журн., 1968, т. 53, № 12, с. 1785—1788.
- Любер А. А., Вальц И. Э. Классификация и стратиграфическое значение спор некоторых каменноугольных месторождений СССР. — Тр. Центр. н.-и. геол.-развед. ин-та, 1938, вып. 105, с. 1—46.
- Любер А. А., Вальц И. Э. Атлас микроспор и пыльцы палеозоя СССР. — Тр. Всесоюз. геол. ин-та, 1941, вып. 139, с. 1—108.
- Маценко Г. П. Особенности микроструктуры донецких антрацитов различных генетических типов. — Химия тверд. топлива, 1984, № 1, с. 7—14.
- Новик Е. О. Каменноугольная флора европейской части СССР. М., 1952. 468 с.
- Новик Е. О. Закономерности развития каменноугольной флоры юга европейской части СССР. Киев, 1974. 138 с.
- Путеводитель экскурсии по Донецкому бассейну. М., 1975. 360 с.
- Снигиревская Н. С. Анатомическое изучение остатков листьев (филлоидов) некоторых ликопсидов в угольных почках Донбасса. — Ботан. журн., 1958а, т. 43, № 1, с. 106—113.
- Снигиревская Н. С. О новом ускоренном методе пленочных оттисков в палеоботанике. — Ботан. журн., 1958б, т. 43, № 4, с. 527—528.
- Снигиревская Н. С. К анатомии и морфологии рода *Sphenophyllum*. — Палеонтол. журн., 1959, т. 2, с. 109—122.
- Снигиревская Н. С. Род *Botryopteris* в угольных почках Донбасса. — Ботан. журн., 1961, т. 46, № 8, с. 1329—1335.
- Снигиревская Н. С. Остатки спороношений *Sphenophyllaceae* в угольных почках Донбасса. — Ботан. журн., 1962а, т. 47, № 11, с. 546—552.
- Снигиревская Н. С. К морфологии и систематике рода *Botryopteris*. — Палеонтол. журн., 1962б, т. 2, с. 122—132.
- Снигиревская Н. С. Анатомическое изучение растительных остатков в угольных почках Донецкого бассейна. Сем. *Lepidodendraceae*. — Тр. Ботан. ин-та АН СССР, Палеоботаника, 1964, вып. 5, с. 6—35.
- Снигиревська Н. С. Деякі аспекти палеоботанічного вивчення вугільних стяжінь Донецького басейну. — В кн.: Республ. міжвід. збірн.: «Виконня фауна і флора України». Киев, 1973, вип. 1, с. 124—133.
- Снигиревская Н. С. К методике коллекционирования ископаемых древесин в связи с проблемой реконструкции археоперидовых. — Ботан. журн., 1984а, т. 69, № 5, с. 705—710.
- Снигиревская Н. С. Методы палеоботанического исследования окаменелых торфов в среднекарбоновых углях Донецкого бассейна. — Ботан. журн., 1984б, т. 69, № 12, с. 1691—1698.
- Таттаджан А. Л. Высшие растения. Л., 1956, т. 1, 488 с.
- Узиюк В. И. Структура и состав некоторых витринитов Донбасса. — Химия тверд. топлива, 1970, № 2, с. 57—62.
- Узиюк В. И., Игнатченко Н. А. Микроструктуры витренизированных тканей растений. Киев, 1985. 99 с.
- Фисуненко О. П. Методика и геологическое значение эколого-тафономических исследований (на примере среднего карбона Донбасса): Автореф. дис. ... докт. геол. наук. Киев, 1973. 40 с.
- Фисуненко О. П. Среднекаменноугольные фитохории Земного шара. — Геол. журн., 1977, т. 37, вып. 5, с. 84—95.
- Фисуненко О. П. Растительные палеосукцессии в карбоне на территории Донецкого бассейна и их возможные причины. — Ежегодн. ВПО, 1979, т. 22, с. 210—227.

- Фисуненко О. П., Снигиревская Н. С. Торфообразующие растительные сообщества среднего карбона Донецкого бассейна. — В кн.: Сб. докл. XXVI сессии ВПО. Л., 1981, с. 15—30.
- Шницелуз А. Л. Изучение петрогенетического состава антрацитов с использованием метода ионного травления: Автореф. дис. . . канд. геол. наук. Ростов н/Д, 1985. 20 с.
- Andrews H. N. Studies in paleobotany. N. Y., 1951. 487 p.
- Andrews H. N. Index of generic names of fossil plants, 1820—1965. Washington, 1970. 354 p.
- Arnold C. A. The proper designation of the foliage and stem of Cordaitales. — *Phytomorphology*, 1967, vol. 17, N 1—4, p. 346—350.
- Dimichele W. A., Phillips T. L., Peppers R. A. The influence of climate and depositional environment of the distribution and evolution of Pennsylvanian coal-swamp plants. — In: Geological factors and the evolution of plants / Ed. B. H. Tiffney. Yale, 1985, p. 225—256.
- Phillips T. L. Stratigraphic and geographic occurrences of permineralised coal-swamp plants in Upper Carboniferous of North America and Europe. — In: Biostratigraphy of fossil plants / Ed. D. L. Dilcher, T. N. Taylor. Stroudsburg, 1980, p. 25—92.
- Phillips T. L. Stratigraphic occurrences and vegetational patterns of Pennsylvanian Pteridosperms in Euramerican coal swamps. — *Rev. Palaeobot. and Palynol.*, 1981, vol. 32, p. 5—26.
- Phillips T. L. Carboniferous. — In: McGraw-Hill Yearbook of Science and technology. New York, 1982, p. 140—142.
- Phillips T. L., Peppers R. A., Dimichele W. A. Stratigraphic and interregional changes in Pennsylvanian coal-swamp vegetation: environmental inferences. — *Int. J. Coal. Geol.*, 1985, vol. 5, p. 43—109.
- Rothwell G. W., Warner S. Cordaixylon dumusum n. sp. (Cordaitales). 1. Vegetative structures. — *Bot. Gaz.*, 1984, vol. 145, N 2, p. 275—291.
- Scheining M. H., Pfefferkorn H. W. The taphonomy of land plants in the Orinoco delta: a model for the incorporation of plant parts in clastic sediments of Late Carboniferous age of Euramerica. — *Rev. Palaeobot. and Palynol.*, 1984, vol. 41, p. 205—240.
- Snigirevskaya N. S. Studies of coal balls of Donets basin. — *Rev. Palaeobot. and Palynol.*, 1971, vol. 14, p. 197—204.
- Taylor T. Paleobotany: An introduction to fossil plants biology. New York, 1983. 589 p.
- Tenčov Y. G. Palaeophytogeography and origin of floristic provinces in Europe during the Upper Namurian and the Westphalian. *Geol. Balcanica*, 1975, vol. 5, N 1, p. 64—86.
- Wagner R. H., Higgins A. C. The Carboniferous of the USSR: its stratigraphic significans and outstanding problems of worldwide correlation. — In: The Carboniferous of the USSR / Ed. R. H. Wagner, Higgins A. C., Meyen S. V. Yorkshire Geol. Soc., 1979, vol. 4, p. 5—22.
- Wnuk C., Pfefferkorn H. W. The life habits and paleoecology of Middle Pennsylvanian Medullosan Pteridosperms based on an in situ assamlages from the Bernice basin (Sullivan County, Pennsylvania, USA). — *Rev. Palaeobot. and Palynol.*, 1984, vol. 41, p. 324—351.
- Zalessky M. D. On the discovery of the calcareous concretions known as coal balls in one of the coal seams of the Carboniferous strata of the Donets basin. — *Mem. Acad. Sci. St.-Petersb.* 1910, vol. 6, p. 477—480.

А. Л. Тахтаджян

ВЫСШИЕ ТАКСОНЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ, ИСКЛЮЧАЯ ЦВЕТКОВЫЕ

Более 35 лет назад (Тахтаджян, 1950) я попытался дать систему высших растений (без цветковых), основанную на тогдашнем уровне наших знаний о вымерших и нынеживущих растениях. За прошедшие три с половиной десятилетия морфология и систематика высших растений сделали столь большие успехи, что система эта сильно устарела. Поэтому мне казалось очень важным ее обновить, используя как накопившийся за эти годы огромный фактический материал, так и новые идеи и новые системы, предложенные другими авторами. Особенно важны были многочисленные, порой поразительные палеоботанические находки, сделанные как в нашей стране, так и в других странах мира, а также пересмотр многих старых материалов и их исследование с помощью новых методов, включая электронную микроскопию. Все это настолько обогатило современную палеоботанику, что многие работы первой половины нашего столетия требуют коренного пересмотра. Картина эволюции растительного мира кажется теперь нам иной, во многом непохожей на прежние схемы и представления. И тем не менее нельзя сказать, что прежняя система наших представлений полностью рухнула. Генеральные линии эволюции высших растений и самые общие контуры их филемы не подверглись коренным изменениям. Но радикальным изменениям подверглись многие отдельные части филемы (и соответственно системы), порой очень крупные ее ветви.

Как и в прежних своих работах, я считаю *Rhyniophyta* самой примитивной и анцестральной группой высших растений. В состав риниофитов я включаю два класса — *Rhyniopsida* и *Zosterophyllopsida*, однако положение зостерофил-

лопсид спорно. Большинство авторов склоняются к сближению их с *Rhyniales*, в то время как другие склонны перенести в отдел *Lycopodiophyta*. С риниофитами их сближает отсутствие листьев, а с плауновидными — латеральное расположение спорангиев и экзархная ксилема рода *Gosslingia*. На этом основании Бирхорст (Bierhorst, 1971) выделяет зостерофилловые в самостоятельный отдел *Zosterophyllophyta*. Мне кажется, что на данном этапе наших знаний целесообразнее оставить их в отделе *Rhyniophyta* в ранге отдельного класса, тем более что маловероятно, чтобы плауновидные произошли от такой специализированной группы.

Отдел *Lycopodiophyta*, в более ранних работах называемый мной типом *Lycopsidea*, я по-прежнему считаю производным от *Rhyniophyta*, скорее всего от *Rhyniales*, даже несмотря на то что самые ранние лycopодиофиты появляются почти одновременно с риниофитами. Но имеются все основания считать, что латеральное расположение их спорангиев (так же как и латеральное расположение у зостерофиллопсид) произошло из терминального их расположения у примитивных риниофитов. Гипотетическую схему перехода терминального расположения в латеральное я попытался изобразить на рис. 46 в моей книге «Высшие растения» (Тахтаджян, 1956). Принципиально иную схему происхождения латерального расположения спорангиев рисует Циммерманн (Zimmermann, 1930, 1959), но и он тоже исходит из примитивности терминального расположения.

Отдел *Lycopodiophyta* — один из наиболее трудных объектов палеоботанических исследований, и его система еще далеко не устоялась. В этот отдел я включаю два класса — *Lycopodiopsida* и *Isoëtopsida*. Класс *Lycopodiopsida* я начинаю с *Asteroxylales*, которые теперь все авторы относят к лycopодиофитам. Второй класс — *Isoëtopsida* — несомненно самый трудный для классификации и ставит перед исследователем наиболее сложные морфологические задачи.

Отдел *Psilotophyta* (ранее тип *Tmesopsida*) я продолжаю сохранять в ранге отдела, но несколько меняю его положение в системе. Я прихожу также к выводу, что род *Tmesipteris* целесообразно выделить в отдельное семейство *Tmesipteridaceae*.

Отдел *Equisetophyta* (ранее тип *Sphenopsida*) также подвергся большим изменениям. Порядок *Hyeniales* я продолжаю относить к *Equisetophyta*, где, вероятно, лучше всего поместить его между *Iridopteridales* и *Cladoxylales*. Эти три порядка довольно естественно объединяются в класс *Hyeniopsida*. Далее следуют классы *Sphenophyllopsida* и *Equisetopsida*, границы и объем которых довольно хорошо очерчены. Проблемы возникают лишь в связи с делением их на порядки и семейства (особенно семейства порядка *Calamitales*, где все еще много неясного).

Обширный отдел *Polypodiophyta* (ранее класс *Filicinae* типа *Pteropsida*) я начинаю с класса *Protopteridiopsida* — связующего звена между *Rhyniophyta* и полиподиофитами. Далее следует порядок *Archaeopteridales*, который почти несомненно тесно связан с *Protopteridiales*. Менее бесспорно отнесение к этому подклассу порядков *Rhacophytales* и *Protopytales*. Следующий класс — *Noeggerathiopsida* — один из наиболее проблематичных в отделе *Polypodiophyta*. Далее следуют подклассы *Zygopteridopsida*, *Ophioglossopsida*, *Marattiopsida* и *Polypodiopsida*. Офиоглоссопсиды произошли скорее всего непосредственно от каких-то равноспоровых протоптеридиопсид, способных к образованию вторичной ксилемы (у более крупных видов *Botrychium* имеется активно функционирующий камбий, а у *B. virginianum* даже хорошо развитая вторичная ксилема), а мараттиопсиды и полиподиопсиды скорее всего непосредственно от зигонтеридиопсид. Наибольшие трудности представляет классификация класса *Polypodiopsida*, представленного в современной флоре множеством семейств. Система этого класса мною радикально пересмотрена с учетом многих новых публикаций (Bierhorst, 1971; Holttum, 1973; Crabbe et al., 1975; Pichi Sermolli, 1977; Tryon R., Tryon A., 1982). В отличие от более ранних вариантов моей системы папоротников в настоящей работе я принимаю большее число подклассов, порядков и семейств, но не считаю возможным принять целый ряд мелких семейств, установленных Пики Сермолли (Pichi Sermolli, 1946 и др.).

Отдел *Lyginopteridophyta* (*Pteridospermophyta* других авторов) прежде

принимался мною в ранге подкласса *Pteridospermidae* типа *Gymnospermae*. Это без сомнения самая примитивная группа среди семенных растений. В начале системы лигиноптеридофитов стоит большой и разнообразный класс *Lyginopteridopsida*, который я подразделяю на подклассы *Lyginopterididae*, *Medullosidae*, *Peltaspermidae* и *Glossopterididae*. Вся классификация этого отдела носит провизорный характер и будущие палеоботанические исследования несомненно внесут в нее существенные изменения.

Далее следует самостоятельный отдел *Ginkgophyta*, который я вывожу непосредственно от класса *Lyginopteridopsida* (возможно, от *Calamopityales*). С порядком *Ginkgoales* большинство авторов сближают загадочную группу *Czekanowskiales*. Несмотря на значительные различия в строении их репродуктивных органов, они, вероятно, родственны, и я их оставляю в отделе *Ginkgophyta*.

В следующий отдел *Pinophyta* я включаю только кордаитовые и хвойные. Они, по-видимому, происходят от *Calamopityales*. В настоящее время в *Pinophyta* включаются все так называемые голосеменные растения, но эту чрезвычайно гетерогенную группу я считаю необходимым разделить на несколько самостоятельных отделов, которые по всем данным произошли независимо и гетерохронно от разных групп *Lyginopteridophyta*. Хотя классы *Cordaitopsida* и *Pinopsida* несомненно родственны, однако нет полной уверенности в том, что хвойные произошли непосредственно от кордаитовых, как предполагал Флорин (Florin, 1951), и не исключено, что оба эти класса имеют лишь общее происхождение.

За последние десятилетия (в послефлориновскую эпоху изучения хвойных) сделано так много в изучении вымерших и отчасти также современных представителей пинопсид, что систему хвойных приходится полностью пересматривать. Порядок *Voltziales* хотя и продолжает сохранять свое положение древнейшей и наиболее примитивной группы пинопсид, но прежняя реконструкция женской шишки и семязачатка *Lebachia* подверглась существенным изменениям и, в частности, она оказалась не радиально симметричной (подобно *Cordaianthus*), но тангенциально уплощенной, более сходной с семенной чешуей меловых и кайнозойских *Pinaceae* (см.: Rothwell, 1982).

Вымершие порядки *Cycadocarpidiales* и *Palissyaes* восходят непосредственно к *Voltziales*. К *Palissyaes* примыкает современное семейство *Cephalotaxaceae* (Florin, 1951; Schweitzer, 1963), образующее самостоятельный порядок *Cephalotaxales*. С *Cephalotaxales* имеет общее происхождение порядок *Podocarpaceae* — древнейшая группа среди современных хвойных, первые достоверные остатки которой известны с самого раннего триаса. Следующий далее порядок *Taxales* имеет общее происхождение с двумя предыдущими порядками, но по сравнению с ними значительно более специализирован.

Порядок *Araucariales* восходит, вероятно, к предкам типа *Cheirolepidiaceae* (порядок *Voltziales*). Сами араукариевые неизвестны из отложений древнее нижней юры или во всяком случае остатки эти сомнительны. Близкий порядок *Pinales* начинает свое развитие только в средней юре, но в репродуктивной сфере сохранил некоторые примитивные черты (свободная и более примитивная семенная чешуя).

Семейство *Sciadopityaceae* столь сильно отличается от всех нынеживущих хвойных, в том числе от *Taxodiaceae* (внешняя морфология, строение древесины, расположение архегониев, развитие зародыша, очень своеобразное строение оболочки пыльцевых зерен и пр.), что вполне заслуживает выделения в самостоятельный порядок *Sciadopityales*. Происхождение этого порядка не вполне ясно. Возможно, что *Sciadopityales* произошли непосредственно от *Voltziaceae*. Почти несомненно от *Voltziaceae* происходит порядок *Cupressales* (семейство *Taxodiaceae* особенно близко к *Voltziaceae*).

Отдел *Cycadophyta* значительно моложе пинофитов и их достоверные остатки не находили ранее нижнего триаса. Они имеют также иное происхождение, скорее всего от *Medullosidae*. Из трех классов — *Cycadopsida*, *Pentoxyllopsida* и *Cycadeoideopsida* (*Bennettitopsida*) — наименее ясны филетические связи пентоксилонсид. Лишь будущие более детальные исследования этой

загадочной юрской группы покажут, каковы их взаимоотношения с другими цикадофитами.

Система заканчивается отделом *Gnetophyta*. Каждый из входящих в него трех родов образует самостоятельные семейства, порядок и класс. Но, несмотря на различия столь высокого таксономического ранга, они имеют между собой немало общего и общее происхождение. По всей вероятности, *Gnetophyta* представляет собой сильно редуцированный и специализированный отпрыск мезозойских *Cycadeoideopsida* (Тахтаджян, 1950).

Нижеследующий список высших таксонов сосудистых растений не включает цветковые. Так как я ограничиваюсь лишь сосудистыми растениями, то в список не входят также *Bryophyta*. При семействах указаны их авторы и год публикации, а в некоторых случаях приводятся названия родов. Поиски авторов семейств оказались делом очень трудным, и я не уверен в том, что во всех случаях они указаны правильно. При этих поисках мне отчасти помог «The Fossil Record» (1967), но только отчасти, так как ряд вымерших семейств и все современные в нем отсутствуют. Другой проблемой является то обстоятельство, что немало семейств не было описано вовсе (nomina nuda) или описано неправильно. Выяснение этого вопроса и валидизация таких семейств требует специальной работы, которую мы собираемся предпринять совместно с С. Г. Жилиным.

Taxa superiora plantarum vascularum exclusus Magnoliophyta

Divisio I. *Rhyniophyta* («*Psilophyta*»*)

Classis A. *Rhyniopsida* (*Psilophytopsida*)

Ordo 1. *Rhyniales*

Rhyniaceae Kidston et Lang 1920 **

Cooksoniaceae Banks 1968

Horneophytaceae Koidzumi 1939, nomen novum (*Horneaceae* Hirmer 1927)

Taeniocradaceae Němejc 1963

Hedeiaceae Němejc 1963 (incl. *Yarraviaceae* Němejc 1963?)

Sciadophytaceae Kräusel 1938 ***

Ordo 2. *Psilophytales* (*Trimerophytales*)

Psilophytaceae Hirmer 1927 (*Trimerophytaceae* Banks 1967 ****)

(*Psilophyton*, *Trimerophyton*, *Pertica*, etc.)

Classis B. *Zosterophyllopsida*

Ordo 1. *Zosterophyllales*

Zosterophyllaceae Kräusel 1938

Ordo 2. *Barinophytales*

Barinophytaceae Kräusel et Weyland 1961

Divisio II. *Lycopodiophyta*

Classis A. *Lycopodiopsida*

Ordo 1. *Asteroxylales*

Asteroxylaceae Kidston et Lang 1920

Ordo 2. *Drepanophycales* (*Baragwanathiales*)

Drepanophycaceae Kräusel 1938

Ordo 3. *Lycopodiales*

Lycopodiaceae Mirbel 1802 (incl. *Phylloglossaceae* Kuntze 1843, *Urostachyaceae* Rothmaler 1944, *Huperziaceae* Rothmaler 1962)

Ordo 4. *Protolpidodendrales*

Protolpidodendraceae Zimmermann 1930 (Kräusel et Weyland 1949)

Sublepidodendraceae Kräusel et Weyland 1949 (Schweitzer 1965; *Lepidodendropsidaceae* Radczenko 1956)

Eleutherophyllaceae Kräusel et Weyland 1949

* Более правильным было бы название *Psilophytophyta*, но из-за двойного повторения окончания -phyta оно неприемлемо.

** Относимый к *Rhyniaceae* род *Renalia* столь сильно отличается от остальных представителей семейства (Gensel 1976), что, вероятно, заслуживает выделения в самостоятельное сем. *Renaliaceae*.

*** В отличие от остальных семейств *Rhyniales*, типовые роды которых представлены спорофитами, род *Sciadophyton* представляет собой гаметофит (Remy et al., 1980; Schweitzer, 1980), поэтому его связи с семействами, основанными на спорофитах, пока неясны.

**** Новое название *Trimerophytaceae* (и соответственно *Trimerophytales*), данное Бенксом (Banks, 1967) вместо *Psilophytaceae*, ничем не оправдано и совершенно излишне, так как оно включает тип ранее описанного сем. *Psilophytaceae*.

- Leptophloeaceae* Kräusel et Weyland 1949
Archaeosigillariaceae Kräusel et Weyland 1949
 ? *Ulodendraceae* Potonié et Gothan 1921
 Ordo 5. *Barrandeinales* (*Duisbergiales*)
Barrandeinaceae Kräusel et Weyland 1948 (*Duisbergiaceae* Nakai 1943, nomen nudum)
 (*Barrandeina*, *Duisbergia*, *Enigmophyton*, etc.)
 Classis B. *Isoëtopsida*
 Ordo 1. *Selaginellales*
Selaginellaceae Milde 1865
 Ordo 2. *Miadesmiales*
Miadesmiaceae Hirmer 1927
 Ordo 3. *Lepidodendrales*
Cyclostigmataceae Potonié et Gothan 1921
Omphalophloiaceae Nakai 1943 (?*Caenodendraceae* Radczenko 1963, *Pinakodendraceae* Chaloner 1967)
Lycopodiopsidaceae Chaloner 1967
Lepidodendraceae Endlicher 1836
Lepidocarpaceae Hirmer 1927
Bothrodendraceae Potonié 1899
Sigillariaceae Unger 1842
 Ordo 4. *Pleuromeiales*
Pleuromeiaceae Potonié 1904
 Ordo 5. *Takhtajanodoxales*
Chaloneriaceae Pigg et Rothwell 1983
Takhtajanodoxaceae Snigirevskaya 1980
 Ordo 6. *Isoëtales*
Isoëtaceae Reichenbach 1828 (incl. *Nathorstianaceae* Němejc 1963)
 Divisio III. *Psilotophyta*
 Classis A. *Psilotopsida*
 Ordo 1. *Psilotales*
Psilotaceae Kanitz 1887 (Engler 1892)
Tmesipteridaceae Nakai 1943
 Divisio IV. *Equisetophyta*
 Classis A. *Hyeniopsida* (incl. *Cladoxytopsida*)
 Ordo 1. *Iridopteridales* (*Ibykales*)
Iridopteridaceae Arnold 1940 (incl. *Arachnoxyllaceae* Arnold 1940)
 Ordo 2. *Hyeniales* (*Calamophytals*)
Hyeniaceae Kräusel et Weyland 1926 (Hirmer 1927)
Calamophytaceae Kräusel et Weyland 1926
 Ordo 3. *Cladoxylales* (incl. *Pseudosporochneales*)
Pseudosporochneaceae Hirmer 1927
Cladoxylaceae Potonié 1902
 Classis B. *Sphenophyllopsida*
 Ordo 1. *Pseudoborniales*
Pseudoborniaceae Nathorst 1902
 Ordo 2. *Sphenophyllales*
Sphenophyllaceae Potonié 1897
Tristachyaceae Lilpop 1937
Cheirostrobaceae D. Scott 1907
 Classis C. *Equisetopsida*
 Ordo 1. *Calamitales*
Archaeocalamitaceae Stur 1875 (*Asterocalamitaceae* Hirmer 1927)
Autophyllitaceae Nakai 1943 (*Autophyllaceae* Radczenko 1960)
Apocalamitaceae Radczenko 1957
Calamitaceae Unger 1842
Sorocaulaceae Radczenko 1956
Neurophyllaceae Kon'no 1941
 Ordo 2. *Equisetales*
Phyllotheaceae Nakai 1943
Equisetaceae Richard ex A. P. de Candolle 1805
 Divisio V. *Polypodiophyta*
 Classis A. *Protopteridiopsida* (*Aneurophytopsida*)
 Ordo 1. *Protopteridiales* (*Aneurophytales*)
Protopteridiaceae Kräusel 1938 (Kräusel et Weyland 1941)
Aneurophytaceae Kräusel et Weyland 1941
 ? *Svalbardiaceae* Zimmermann 1959 (Radczenko 1963)
 Ordo 2. *Rhacophytals*
Rhacophytaceae Kräusel et Weyland 1941 (Barnard et Long 1975)
 Ordo 3. *Archaeopteridales*
Archaeopteridaceae Schmalhausen (Tr. Геол. ком. 1894. Т. 8, № 3. С. 8). Typus: *Archaeopteris* Dawson
 Ordo 4. *Protopytales*
Protopytaceae Walton 1957
 Classis B. *Noeggerathiopsida*
 Ordo 1. *Noeggerathiales*
Noeggerathiaceae F. Němejc 1931

- Ordo 2. *Discinitales*
 - Discinitaceae*
- Ordo 3. *Tingiales*
 - Tingiaceae* F. Némec 1963
- Classis C. *Zygopteridopsida*
 - Ordo 1. *Zygopteridales*
 - Zygopteridaceae* P. Bertrand 1909
 - Tedeaceae* Eggert et T. Taylor 1966
 - Ordo 2. *Anachoropteridales*
 - Anachoropteridaceae* P. Bertrand 1909
 - Botryopteridaceae* Renault 1883
 - Ordo 3. *Stauropteridales*
 - Stauropteridaceae* Hirmer 1927
- Classis D. *Ophioglossopsida*
 - Ordo 1. *Ophioglossales*
 - Ophioglossaceae* Agardh 1822 (Presl 1836)
- Classis E. *Marattiopsida*
 - Ordo 1. *Marattiales*
 - Asterothecaceae* Stur 1883 (incl. *Psaroniaceae* J. Morgan 1959)
 - Marattiaceae* Bercht. et J. S. Presl 1820 (Kaulfuss 1824) (incl. *Angiopteridaceae* Bonnier 1866)
 - Danaeaceae* Agardh 1822 (incl. *Christenseniaceae* Ching 1940)
- Classis F. *Polypodiopsida*
 - Subclassis *Osmundidae*
 - Ordo 1. *Osmundales*
 - Osmundaceae* R. Brown 1810 (Berchtold et J. S. Presl 1820)
 - Ordo 2. *Plagiogyriales*
 - Plagiogyriaceae* Bower 1926
 - Subclassis *Schizaeidae*
 - Ordo 1. *Schizaeales*
 - Schizaeaceae* Kaulfuss 1827
 - Anemiaceae* Link 1833 (incl. *Mohriaceae* Reed 1948)
 - Lygodiaceae* Presl 1845
 - ? *Temskyaceae* C. B. Read et R. W. Brown 1937
 - Ordo 2. *Pteridales*
 - Pteridaceae* Reichenbach 1837 (Ching 1982) (incl. *Acrostichaceae* Frank 1877, *Actinopteridaceae* Pichi Sermolli 1962, *Cheilantheaceae* Nayar 1970, *Cryptogrammaceae* Pichi Sermolli 1963, *Hemionitidaceae* Pichi Sermolli 1966, *Negripteridaceae* Pichi Sermolli 1946, *Sinopteridaceae* Koidzumi 1934, *Taenitidaceae* Pichi Sermolli 1975)
 - Parkeriaceae* Hooker 1825 (*Ceratopteridaceae* Underwood 1900)
 - Platyzomataceae* Nakai 1950
 - Adiantaceae* Presl 1836 (Ching 1940)
 - Vittariaceae* Presl 1836 (Ching 1940) (incl. *Antrophyaceae* Ching 1978)
 - Subclassis *Marsileidae*
 - Ordo 1. *Marsileales*
 - Marsileaceae* Mirbel 1802 (incl. *Pilulariaceae* Wettstein 1903)
 - Subclassis *Gleicheniidae*
 - Ordo 1. *Gleicheniales*
 - Stromatopteridaceae* Bierhorst 1968
 - Gleicheniaceae* Presl 1825 (incl. *Dicranopteridaceae* Ching 1965)
 - Ordo 2. *Matoniales*
 - Matoniaceae* Presl 1848
 - Subclassis *Polypodiidae*
 - Ordo 1. *Polypodiales*
 - Dipteridaceae* Seward et Dale 1907
 - Cheiropleuriaceae* Nakai 1928
 - Polypodiaceae* Berchtold et J. S. Presl 1820 (R. Brown 1810) (incl. *Drynariaceae* Ching 1978, *Grammitidaceae* Ching 1940, *Loxogrammaceae* Pichi Sermolli 1975, *Platyneriaceae* Ching 1978, *Pleurosoriopsidaceae* Ching 1978)
 - Subclassis *Hymenophyllidae*
 - Ordo 1. *Hymenophyllales*
 - Hymenophyllaceae* Link 1833 (incl. *Trichomanaceae* Kunkel 1965)
 - Ordo 2. *Loxosomatales*
 - Loxosomataceae* Presl 1847
 - Ordo 3. *Hymenophyllopsidales*
 - Hymenophyllopsidaceae* C. Christensen 1938 (Pichi Sermolli 1970)
 - Ordo 4. *Dicksoniales*
 - Thyrsopteridaceae* Presl 1847
 - Culcitaceae* Pichi Sermolli 1970 (Ching 1940)
 - Dicksoniaceae* Bower 1908 (Presl 1847)
 - Lophosoriaceae* Pichi Sermolli 1970
 - Metaxyaceae* Pichi Sermolli 1970
 - Cyatheaceae* Kaulfuss 1827 (Reichenbach 1828) (incl. *Alsophilaceae* Presl 1847)
 - Dennstaedtiaceae* Pichi Sermolli 1970 (incl. *Hypolepidiaceae* Pichi Sermolli 1970, *Pteridiaceae* Ching 1975)
 - Lindsaeaceae* Pichi Sermolli 1970

- Ordo 5. *Aspidiales*
Thelypteridaceae Pichi Sermolli 1970
Aspleniaceae Frank 1877
Aspidiaceae Mettenius ex Frank 1877 (incl. *Athyriaceae* Ching 1978, *Dryopteridaceae* Herter 1949, *Onocleaceae* Pichi Sermolli 1970, *Woodsiaceae* Herter 1949)
Lomariopsidaceae Alston 1956 (incl. *Bolbitidaceae* Ching 1978, *Elaphoglossaceae* Pichi Sermolli 1968)
Oleandraceae Pichi Sermolli 1965
Davalliaceae Frank 1877 (incl. *Gymmogrammitidaceae* Ching 1966, *Nephrolepidaceae* Pichi Sermolli 1975)
Blechnaceae Copeland 1947 (incl. *Stenochlaenaceae* Ching 1978)
- Subclassis *Salviniidae*
Ordo 1. *Salviniales*
Salviniaceae Reichenbach 1828 (Dumortier 1829)
Azollaceae Wettstein 1903 (C. Christensen 1938)
- Divisio VI. *Lyginopteridophyta* (*Pteridospermophyta*)
Classis A. *Lyginopteridopsida*
Subclassis *Lyginopterididae*
Ordo 1. *Calamopityales*
Calamopityaceae Gothan 1926
Ordo 2. *Lyginopteridales* (*Lagenostomales*)
Buteoxylaceae Barnard et Long 1973
Lyginopteridaceae Potonié 1902 (*Lyginodendraceae* Gothan 1926)
Mariopteridaceae F. Němejc 1968
Tetratmemaceae F. Němejc 1968
- Subclassis *Medullosidae*
Ordo 1. *Medullosales* (*Trigonocarpaceae*)
Medullosaceae Sterzel 1896
Ordo 2. *Callistophytales*
Callistophytaceae Stidd et J. W. Hall 1970
- Subclassis *Peltaspermidae*
Ordo 1. *Trichopityales*
Trichopityaceae Němejc 1968
Ordo 2. *Peltaspermiales*
Peltaspermaceae H. Thomas 1933
Zuberiaceae Němejc 1968
Ordo 3. *Umkomiales* («*Corystospermales*»)
Cardiolepidaceae S. V. Meyen 1977 (?)
Umkomsiaceae Petriella 1981 (*Corystospermaceae* H. Thomas 1933)
Ordo 4. *Caytoniales*
Caytoniaceae H. Thomas 1925
- Subclassis *Glossopterididae*
Ordo 1. *Glossopteridales*
Glossopteridaceae Zimmermann 1930 (?)
- Divisio VII. *Ginkgophyta*
Classis A. *Ginkgoopsida*
Ordo 1. *Ginkgoales*
Ginkgoaceae Engler 1897
Ordo 2. *Czekanowskiales*
Czekanowskiaceae Harris 1951
- Divisio VIII. *Pinophyta*
Classis A. *Cordaitopsida*
Ordo 1. *Cordaitales*
Cordaitaceae Grand' Eury 1887 (Engler 1887 ?, Renault 1881 ?)
? *Vojnovskyaceae* Neuburg 1955
- Classis B. *Pinopsida*
Ordo 1. *Voltziales*
Walchiaceae Schimper 1870 (*Lebachiaceae* Florin 1938) (incl. *Buriadia* ?)
? *Carpenteriaceae* Zimmermann 1959
Voltziaceae Arnold 1947
? *Ulmanniaceae* Zimmermann 1959
Cheirolepidiaceae Takhtajan 1963 (Alvin 1982) (*Cheirolepidaceae* Hirmer et Hörnhammer 1934, *Hirmerellaceae* T. Harris 1979)
Ordo 2. *Cycadocarpidiales* (*Podozamitales*)
Cycadocarpidiaceae Chadeaud 1941 (*Podozamitaceae* Němejc ex Zimmermann 1959)
Ordo 3. *Palissyales* (*Stachyotaxales*)
Palissyaceae Florin 1958 (*Stachyotaxaceae* Němejc 1950, nomen nudum)
Ordo 4. *Cephalotaxales*
Cephalotaxaceae Neger 1907
Ordo 5. *Podocarpales*
Podocarpaceae Endlicher 1847 (incl. *Pherosphaeraceae* Nakai 1938)
Phyllocladaceae Core 19 (Nakai 1938)
Ordo 6. *Taxales*
Austroraxaceae Nakai 1938

- Taxaceae* S. F. Gray 1821
 Ordo 7. *Araucariales*
Araucariaceae Henkel et W. Hochstetter 1865
 Ordo 8. *Pinales*
Pinaceae Lindley 1836
 Ordo 9. *Sciadopityales*
Sciadopityaceae Hayata 1931
 Ordo 10. *Cupressales*
Taxodiaceae Warming 1884
Cupressaceae Bartling 1830
 Divisio IX. *Cycadophyta*
 Classis A. *Cycadopsida*
 Ordo 1. *Cycadales*
Cycadaceae Persoon 1807
Stangeriaceae L. A. S. Johnson 1959
Zamiaceae Reichenbach 1837
 Classis B. *Pentoxyllopsida*
 Ordo 1. *Pentoxylales*
Pentoxylaceae Sahni ex Zimmermann 1959 (*Pentoxyleae* Sahni 1948)
 Classis C. *Cycadeoideopsida* (*Bennettitopsida*)
 Ordo 1. *Cycadeoideales* (*Bennettitales*)
Williamsoniaceae Carruthers 1870 (Nakai 1943)
Wielandiellaceae Němejc 1968
Cycadeoideaceae Buckland 1828 (*Bennettitaceae* Engler 1892)
 Divisio X. *Gnetophyta*
 Classis A. *Ephedropsida*
 Ordo 1. *Ephedrales*
Ephedraceae Dumortier 1829
 Classis B. *Welwitschiopsida*
 Ordo 1. *Welwitschiales*
Welwitschiaceae Markgraf 1929
 Classis C. *Gnetopsida*
 Ordo 1. *Gnetales*
Gnetaceae Lindley 1839

Л и т е р а т у р а

- Тахтаджян А. Л. Филогенетические основы системы высших растений. — Ботан. журн., 1950, т. 35, с. 113—135.
 Тахтаджян А. Л. Высшие растения. Т. 1: От псилофитовых до хвойных. М.; Л., 1956. 488 с.
 Bierhorst D. W. Morphology of vascular plants. New York, 1971. XII+560 p.
 Crabbe J. A., Jermy A. C., Mickel J. T. A new generic sequence for the pteridophyte herbarium. — Fern Gaz., 1975, vol. 11, p. 141—162.
 Florin R. Evolution in Cordaites and conifers. — Acta horti berg., 1951, vol. 15, p. 285—388.
 Holttum R. E. The phylogeny and classification of the ferns. — Bot. J. Linn. Soc. London, 1973, vol. 67 (Suppl. 1), p. 1—10.
 Michel J. T. Phyletic lines in the modern ferns. — Ann. Mo. Bot. Gard., 1974, vol. 61, p. 474—482.
 Miller C. N. Current status of Palaeozoic and Mesozoic conifers. — Rev. Palaeobot. and Palynol., 1982, vol. 37, p. 99—114.
 Pichi Sermolli R. E. G. Negripteridaceae e Negripteris, nuova famiglia e nuovo genere delle Filicales. — Nuov. Giorn. Bot. Ital., 1946, ser. 2, vol. 53 (1—2), p. 129—159.
 Pichi Sermolli R. E. G. A provisional catalogus of the family names of living Pteridophytes. — Webbia, 1970, vol. 25, N 1, p. 219—297.
 Pichi Sermolli R. E. G. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. — Webbia, 1977, vol. 31, N 2, p. 313—512.
 Pichi Sermolli R. E. G. Report of the Subcommittee for family names of Pteridophyta. — Taxon, 1981, vol. 30, p. 163—168.
 Remy W., Leisman G. A., Hass H. Der Nachweis von Callipteris flabellifera (Weiss 1879) Zeiller 1898 in Kansas, USA. — Argumenta Palaeobotanica, 1980, vol. 6, p. 1—36.
 Rothwell G. W. New interpretation of the earliest conifers. — Rev. Palaeobot. and Palynol., 1982, vol. 37, p. 7—28.
 Schweitzer H.-J. Der weibliche Zapfen von Pseudovoltzia liebeana und seine Bedeutung für die phylogenie der Koniferen. — Palaeontographica, 1963, vol. 113B, p. 1—29.
 The fossil record: A symposium with documentation / Ed. W. B. Harland, C. H. Holland, M. R. House, N. F. Hughes, A. B. Reynolds, M. J. S. Rudwick, G. E. Satterthwaite, L. B. H. Tarlo, E. C. Willey. London, 1967. 827 p.
 Tryon R. M., Tryon A. F. Ferns and allied plants. New York etc., 1982. XIV+857 p.
 Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena, 1930. XI+454 p.
 Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Stuttgart, 1959. XXIV+777 p.

К ПОЗДНЕСАРМАТСКОЙ ФЛОРЕ МАНГЮСА (АРМЯНСКАЯ ССР)

Настоящая статья является продолжением публикаций, вышедших из печати в 1966—1977 гг. по результатам исследования позднесарматской флоры Мангюса, в систематическом составе которой представлена значительная часть растений, обнаруживающих в той или иной мере сходство с растениями, произрастающими в настоящее время в Средиземноморье. В статье описываются лишь некоторые формы, обнаруживающие несомненную близость с растениями, составляющими характерную средиземноморскую растительную группировку — маквис (заросли вечнозеленых кустарников). К таким растениям относятся: *Pistacia lentiscus* L., *Rhamnus alaternus* L., *Ilex aquifolium* L. s. l. Из них чаще встречается первая форма — *P. lentiscus*, представленная довольно многочисленными отпечатками листочков. У *Rh. alaternus* лишь два листа более или менее полных. В то же время имеется большое число нижних частей листьев, которые с полной уверенностью нельзя отнести к этому виду (хотя они очень похожи). *I. aquifolium* встречается довольно часто. Относительно его участия в составе маквиса необходимо иметь в виду, что у нас на Кавказе он встречается в подлеске главным образом буковых лесов различной степени сомкнутости. Однако, по свидетельству Рикли (Rickli, 1948) и Вальтера (Walter, 1976), *Ilex* встречается в составе маквисов в западном Средиземноморье. Кроме перечисленных форм маквиса во флоре присутствует еще некоторое их количество, описание которых будет в следующих публикациях. В статье описываются также *Helianthemum* sp. и *Cistus* sp. Представители этих родов довольно широко встречаются в Средиземноморье. Что касается описываемого здесь *Populus praediversifolia* Takht. et Kutuzk. sp. nov., то находка его представляет большой интерес, прежде всего богатством материала — отпечатков листьев и плодов-коробочек, раскрытых и нераскрытых. Кроме того, следует отметить необыкновенное разнообразие форм отпечатков листьев — от узколинейных до широкоовальных с почти усеченным основанием. Представлены все переходы.

Исследуемые коллекции № 975, 976, 976а хранятся в лаборатории палеоботаники БИН АН СССР.

***Populus praediversifolia* Takht. et Kutuzk. sp. nov.**

Табл. I, 1—2, 5—13, 16—18; III, I; рис. 1, 1—6

И с с л е д у е м ы й м а т е р и а л: колл. 975, обр. 28, 35, 39, 43, 44, 214, 260, 280, 287, 329, 337, 355, 356а; колл. 976, обр. 97, 133, 330; колл. 976а, обр. 1, 1а, 117, 262, 264, 318, 319, 330, 353, 359, 361, 363, 394, 399, 408, 422.

Г о л о т и п: отпечаток листа удлинненно-ланцетной формы, верхний сармат, Мангюс (Армянская ССР), колл. 976а, обр. 117.

В коллекции довольно часто встречаются отпечатки листьев или частей листьев тополя, чрезвычайно разнообразных по форме — от узких линейных или ланцетовидных до яйцевидных, широкояйцевидных, эллиптических и почти почковидных.

Листья линейной формы представлены главным образом их верхними или нижними частями. На обр. 1, колл. 976а (табл. I, 8, 9; рис. 1, 4) находится единственный полный отпечаток цельнокрайнего листа линейной формы, слегка суживающийся к верхушке и основанию; в длину он достигает 3.7 см при ширине 0.3 см. Средняя жилка довольно сильная, слегка изогнутая, как и весь лист; от нее отходят под углом 30° (у самой жилки, а затем ближе к краю 8—10°) тонкие восходящие длинные вторичные жилки. Последние идут вдоль края и соединяются друг с другом узкими угловатыми петлями.

На образцах 318 и 319, колл. 976а (табл. I, 10, 11; рис. 1, 3) расположены отпечаток и противоотпечаток части линейного листа без основания; острая верхушка сохранилась на противоотпечатке. Этот отпечаток отличается от



Рис. 1. *Populus praediversifolia* Takht. et Kutuzk.: 1 — отпечаток листа удлинненно-ланцетной формы, $\times 3$. Голотип, верхний сармат, Мангюс (Арм. ССР), колл. 976а, обр. 117; 2 — широколинейный лист, $\times 3$, колл. 976а, обр. 394; 3, 4 — линейные листья, $\times 2$, колл. 976а, обр. 319, 1; 5 — раскрытая коробочка, $\times 2.5$, колл. 975, обр. 355; 6 — нераскрытая коробочка, $\times 4$, колл. 976, обр. 133.

вышеописанного отпечатка несколько большей величиной, наличием сильно расставленных и очень мелких зубчиков и извилистыми вторичными жилками. Отпечаток линейного листа на обр. 1а, колл. 976а (табл. I, 12, 13) имеет в отличие от других отпечатков узкое, почти избегающее основание (верхушка не сохранилась).

Цельнокрайний удлинненно-ланцетной формы лист на обр. 117, колл. 976а (рис. 1, 1, 2) несколько изогнут (даже если не принимать во внимание вдавленность на левой стороне листа). В длину он достигает 4.5 см при наибольшей ширине нижней половины листа 1.4 см. Верхушка не сохранилась. Основание округло-клиновидное, слегка избегающее на черешок. Средняя жилка довольно мощная; от нее под углом 40—45° отходят 10—11 пар вторичных жилок, значительно более тонких, чем средняя. Они слегка дуговидно изогнуты и более-менее извилисты, у края с одним или несколькими ответвлениями, которые образуют ряд петель, уменьшающихся в размере ближе к краю. Имеются вставочные жилки. В многоугольниках третичной сети хорошо заметны жилки следующего порядка.

На образцах 97 и 330, колл. 976, а также на обр. 399, колл. 976а расположены отпечатки листьев тополя яйцевидной или широкояйцевидной формы, достигающих в длину от 4.5 до 5.6—6.0 см. У листьев с зубчатым краем зубцы располагаются начиная приблизительно от нижней трети листа. Зубцы направлены в стороны или вверх, довольно крупные, чаще с округлой внешней стороной, достигающей примерно 0.8 см при внутренней прямой или несколько вогнутой стороне в 0.3 см. Встречаются и равносторонние зубцы.

На табл. I, 5 изображен лист почковидной формы с почти усеченным основанием.

Кроме листьев в коллекции представлено довольно большое количество плодов — 3-створчатых раскрытых и нераскрытых коробочек (рис. 1, 5, 6) яйцевидной и продолговато-яйцевидной формы, достигающих в длину 0.9—1.0—1.3 см. У раскрытых коробочек на внутренней стороне створок хорошо заметны следы прикреплений семян в виде пунктира или точек, располагающихся посредине створки семью продольными рядами. На внешней стороне створок часто имеется углубленная бороздка, идущая от верхушки створки к основанию. У края заметно окаймление.

С р а в н е н и е. Описываемые отпечатки листьев по всем признакам, а главное, по их чрезвычайной полиморфности, обнаруживают большое сходство с листьями современного *Populus diversifolia* Schrenk. Тождественность отпечатков плодов-коробочек с таковыми у евфратских тополей подтверждает это предположение.

Из ископаемых форм тополей ближе всего широкоэллиптический лист с почти усеченным основанием *P. praeaeuphratica* Kutuzk., описанный из верхнетретичных отложений Киргизии — Кочкорской впадины (Кутузкина, 1957). Следует отметить, что *P. mutabilis* Heer, встречающийся в палеогеновых и неогеновых отложениях Зап. Европы, Кавказа, Ср. Азии и т. д. и указываемый рядом авторов как аналог современного *P. euphratica* Olivier, до некоторой степени может сближаться с описываемым здесь видом. Однако последний отличается присутствием крайних форм листьев — почковидной с усеченным основанием и узколинейных.

Ilex aquifolium L. s. l.

Табл. II, 1—12; рис. 2, 1—4

И с с л е д у е м ы й м а т е р и а л: колл. 975, обр. 1, 12, 311, 344; колл. 976, обр. 17, 32; колл. 976а, обр. 125, 132, 192.

В коллекции представлено несколько более или менее полных отпечатков листочков, а также их частей; форма листьев — яйцевидная, эллиптическая, продолговато-эллиптическая:

Один из наиболее сохранившихся отпечатков листьев на обр. 344, колл. 975 (табл. II, 3, 4) имеет продолговато-эллиптическую форму, слегка суживающуюся к верхушке и основанию; основание округло-клиновидное; край слабовыемчато-зубчатый; зубцы мелкие, неглубокие, переходящие в острие, расположены неравномерно по 3 с каждой стороны и отделены друг от друга неглубокими выемками; средняя жилка более или менее мощная и прямая, от нее под углом 50—60° отходят тонкие слабоизогнутые и малозаметные вторичные жилки, соединяющиеся друг с другом у края крупными петлями. Более мелкий лист на обр. 17, колл. 976 (табл. II, 1) по форме почти не отличается от вышеописанного отпечатка, за исключением более широкого основания. Самый мелкий лист на обр. 32, колл. 976 отличается яйцевидной формой листовой пластинки. Наиболее крупный лист на обр. 12 колл. 975 (табл. II, 5, 6); форма его листовой пластинки широкояйцевидная; верхняя часть ее широкотреугольной формы; основание округлоклиновидное.

Сравнение. По форме, краю и жилкованию описываемые отпечатки очень сходны с современным видом *I. aquifolium*. Следует отметить, что среди исследованных отпечатков совершенно отсутствуют формы листьев с частыми вторичными жилками и большим количеством зубцов. У современного вида *I. aquifolium* листья с редко расположенными зубцами встречаются на старых побегах, но мангюсские образцы отличаются от них значительно меньшими размерами.

В гербарном материале Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР по *I. aquifolium* наименьшие размеры листьев наблюдаются с 2—2.5 см длины, в то время как в мангюсском материале наибольшая длина листа 2.3 см и то лишь в одном случае; чаще (как видно из приводимого выше вывода размеров описываемых отпечатков листьев) длина листьев менее 2 см — 1.8 и 1.5 см и даже 1.3 и 1.0 см, а ведь это совершенно развившиеся цельнокрайные листья или с небольшим числом зубчиков.

Отличающийся небольшими размерами листьев *I. hyrcana* Pojark. все же крупнее описываемых из Мангюса, которые, вероятно, все же следовало бы выделить в отдельный вид.

I. aquifolium L. s. l., по свидетельству Рикли (Rickli, 1948) и Вальтера (Walter, 1976), в Средиземноморье может развиваться на обезлесенных склонах, выносит летнюю засуху и местами является компонентом характерной средиземноморской растительной группировки — маквиса.

В этом отношении описываемый падуб из Мангюса стоит ближе к европейским современным падубам, чем к кавказским, выделенным из *I. aquifolium* L. s. l. А. И. Поярковой. *I. colchica* Pojark. и *I. hyrcana*, которые, как указывают, например, А. Г. Долуханов (1980) и Л. И. Прилипко (1954), обычно растут под пологом лесов — буковых, буково-пихтовых, чаще в сочетании с другими вечнозелеными кустарниками.

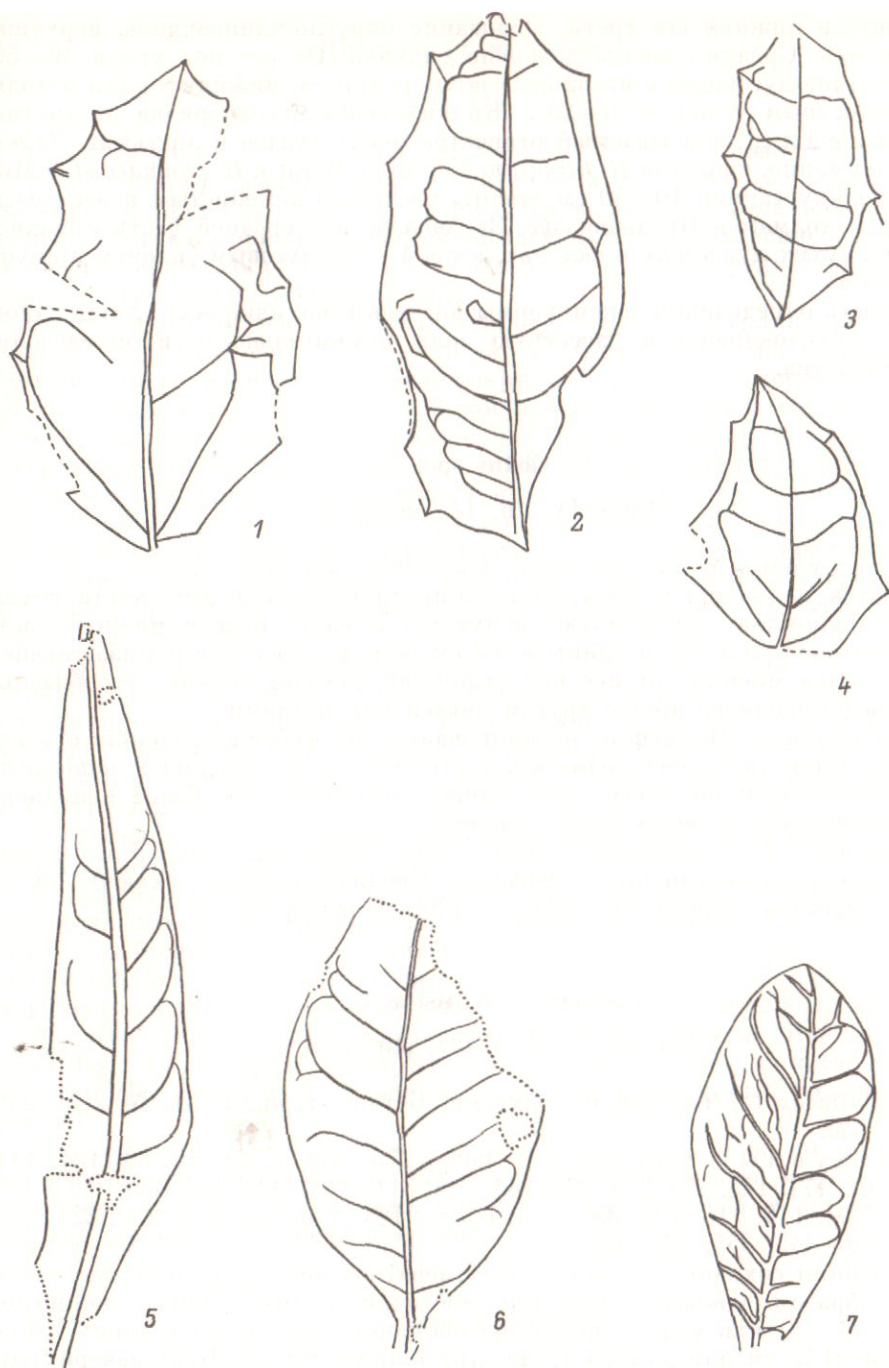


Рис. 2. Отпечатки листьев *Ilex aquifolia* L. s. l.: 1 — овальной формы, $\times 3$, колл. 975, обр. 344, 2 — удлинненно-овальной формы, $\times 5$, колл. 976, обр. 17, 3 — удлинненно-овальной формы, $\times 3$, колл. 975, обр. 1, 4 — широкояйцевидной формы, $\times 3$, колл. 975, обр. 12; *Cistus* sp.: 5 — отпечаток листа, $\times 2$, колл. 975, обр. 335; *Pistacia lentiscus* L.: 6 — лист овальной формы, $\times 3$, колл. 975, обр. 173, 7 — несимметричного листа обратноланцетной формы, $\times 3$, колл. 975, обр. 193.

Helianthemum sp.

Табл. IV, 1, 15

Исследуемый материал: колл. 976, обр. 111.

Сохранился единственный отпечаток цельнокрайнего листа удлинненно-ланцетной формы около 3.7 см длины и 0.8 см ширины. Наиболее широкая

часть листа в нижней его трети. Основание округло-клиновидное, верхушка пригнущенная. Средняя жилка довольно сильная. От нее под углом 40—50° отходят тонкие дуговидные вторичные жилки, причем нижние жилки отходят под более острым углом — 20—25°. Жилки следующего порядка незаметны.

С р а в н е н и е. Описываемый отпечаток очень сходен с листьями *Helianthemum*, а именно, с видами *H. hirsutum* (Thuill.) Merat и *H. chamaecistus* Mill. Первый полукустарник 10—40 см высоты растет по каменистым известковым и песчаным холмам в Предкавказье, Закавказье и в средней части Западной Европы на сухих лужайках и склонах, второй — по луговым склонам Мархотского хребта.

Трудность определения такой формы листьев и наличие всего лишь одного отпечатка обуславливает и известную долю сомнительности в определении такого отпечатка.

Cistus sp.

Табл. IV, 10, 11; рис. 2, 5

И с с л е д у е м ы й м а т е р и а л: колл. 975, обр. 335.

Отпечаток цельнокрайнего удлинено-продолговатой формы листа сохранился не полностью. Отсутствуют верхушка и часть правой нижней части листа. Лист около 3.5—4 см длины и 0.7 см ширины. Основание низбегающее. Средняя жилка мощная, от нее под углом 50° отходят тонкие дугообразные жилки, соединяющиеся друг с другом петлей или петлями.

С р а в н е н и е. По форме и жилкованию и особенно мощной средней жилки отпечаток листа очень близок к листьям *Cistus* и особенно *C. ladoniferus* Stokes. Однако наличие всего лишь одного отпечатка, тем более неполного, не дает полной уверенности в определении.

Современный *C. ladoniferus* — вечнозеленый кустарник до 1.5 м высоты. Область его распространения — западное Средиземноморье, включая и юг Франции. Образует заросли на горах до 1200 м над ур. м.

Pistacia cf. *lentiscus* L.

Табл. III, 2—5, 8—24; рис. 2, 6, 7

1972. *P. lentiscus* L., Тахтаджян, Гохтун, Ботан. журн., т. 57, № 2, с. 249, табл. II, 3, 3а.

И с с л е д у е м ы й м а т е р и а л: колл. 975, обр. 7, 28, 39, 59, 101, 111, 114, 115, 162, 171, 173, 178, 214, 235, 241, 248, 311, 322—323, 326, 330, 342—343; колл. 976, обр. 112, 116, 139, 332, 344; колл. 976а, обр. 208, 213, 220, 221, 223, 231, 250, 340, 345, 355, 362, 428.

В коллекции сохранилось свыше 40 отпечатков цельнокрайних листочков, главным образом боковых. Боковые листочки асимметричны, ланцетной (табл. III, 17, 18) или удлинено-ланцетной формы, достигают в длину 1.0 см при ширине 0.45 см или длиной 1.7 см при ширине 0.6 см. Край завернутый. Встречаются и яйцевидной формы листочки, один из которых представлен на табл. III, 12, 13 (колл. 976а, обр. 340). Его пластинка, суживающаяся к верхушке, не сохранилась. В длину он достигает около 2.5 см при ширине 1.2 см. Основание округло-клиновидное, слегка асимметричное, суживается книзу средней жилки, низбега по ней.

Жилкование особенно хорошо представлено на отп. 193, колл. 975 (табл. III, 16—18), где хорошо видна средняя, довольно мощная жилка, от которой отходят очередные, местами почти супротивные вторичные жилки, у края листа образующие округлые петли. Жилки следующего порядка извилистые.

С р а в н е н и е. Все признаки отпечатков листьев свидетельствуют о принадлежности их к *Pistacia lentiscus*. Следует лишь отметить несколько меньшие размеры листочков.

Исследуемый материал: колл. 975, обр. 55; колл. 976, обр. 229а.

В коллекции сохранилось два почти полных отпечатка листьев удлинненно-ланцетной и удлинненно-овальной формы. Кроме того, имеются довольно многочисленные отпечатки нижних частей листьев, на которых хорошо видна нижняя пара супротивных восходящих жилок. Однако с полной уверенностью их вряд ли можно отнести к описываемому виду.

Описываемые листья небольшие, так, отпечаток листа удлинненно-ланцетной формы (колл. 975, обр. 229а) достигает в длину 2.6 см при ширине 1.1 см. Верхушка не сохранилась, основание округло-клиновидное, черешок прямой — 0.3 см длины и 0.1 см ширины. Край расставленно зубчатый. Зубцы очень мелкие, заметные лишь при увеличении. Средняя жилка прямая, мощная, к верхушке утончается. От нее под углом 30—40° отходят 5 пар дуговидно изогнутых и у края соединяющихся друг с другом округлыми или слегка угловатыми петлями. Нижняя пара почти супротивных восходящих жилок отходит от средней под более острым углом, чем верхние. У края они доходят до половины длины листа и выше. Третичные жилки заметны при увеличении, они образуют удлинненные сегменты, внутри которых местами заметны жилки следующего порядка.

Другой полный отпечаток (колл. 975, обр. 229) достигает 3.1 см при ширине 1.1 см и имеет удлинненно-овальную форму. Верхушка округлая, основание округло-клиновидное. Жилкование аналогично вышеописанному отпечатку. Следует отметить менее заметные третичные жилки, а жилки следующего порядка при том же увеличении, что и у первого отпечатка, вообще не видны.

С р а в н е н и е. По форме, краю и жилкованию описываемые отпечатки обнаруживают сходство с *Rhamnus alaternus* L.

В ископаемом состоянии ископаемые отпечатки листьев, сближаемые с этим современным видом, встречаются редко и малодостоверны. Так, *Rh. argutidens* Sap. из палеоценовых отложений Сезанна (Франция) (Saporta, 1868) малодостоверен, т. е. присутствует лишь верхняя половина листа с восходящими вторичными жилками, а нижняя, такая характерная для этого вида, отсутствует.

Ph. alaternoides Heeg из аквитанских отложений Риваза (Heeg, 1859, p. 78, t. 124, fig. 21—23) представлен несколькими отпечатками, из которых к современному *Rh. alaternus* L. довольно близок цельнокрайный мелкий лист на фиг. 23.

Современный *Rh. alaternus* — вечнозеленый кустарник до 5 м высоты. Встречается на побережье и на островах Средиземного моря — на сухих солнечных каменистых склонах нижнего горного пояса и по побережьям, один из главных компонентов маквиса.

Л и т е р а т у р а

- Долуханов А. Г. Колхидский подлесок. Тбилиси, 1980. 261 с.
 Кугузкина Е. Ф. Материалы по верхнетретичной флоре Киргизии. — В кн.: Сб. памяти А. Н. Кристофювича. М.: Л., 1957, с. 259—275.
 Прилипко Л. И. Лесная растительность Азербайджана. Баку, 1954. 488 с.
 Тахтаджян А. Л., Голтун Н. Г. Позднесарматские растения из пахичеванских соленосных отложений. — Ботан. журн., 1972, т. 57, № 2, с. 247—250.
 Heeg O. Die tertiäre Flora der Schweiz. III. Winterthur, 1859. 378 p.
 Rickli M. Die Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. Bern, 1948, Bd 3. 000 p.
 Saporta G. Prodrome d'une flore fossile des travertins anciens. — Soc. Geol. France. Ser. 3, 1868, t. 8, N 3, S. 289—436.
 Walter H. Globale Gliederung der natürlichen terrestrischen Ökosysteme. — Morphol., Geobot., Oekophysiol., Zena, 1976, Bd 165, H. 4, p. 315—323.

ИСКОПАЕМЫЕ ДРЕВЕСИНЫ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

Ископаемые древесины из мезозойских отложений Северной Евразии являются предметом многолетних исследований, проводимых автором в лаборатории палеоботаники Ботанического института АН СССР. За это время накоплен большой материал, который в стратиграфической шкале распределяется между верхами палеозоя и низами кайнозоя, а в пространстве — между о. Шнидберген на западе и Чукотским п-овом — на востоке.

Материал собран и доставлен сотрудниками различных учреждений, как производственных, так и научных, и только из одного местонахождения — пос. Рудничный Кировской обл. — древесины собраны автором. Лучшие всего охарактеризованы отложения юры и нижнего мела, в меньшей степени — триаса. Из отложений карбона, перми и мела материал сравнительно немногочислен, но тем не менее он дает достаточно четкое представление о структурных типах древесины, существовавших в это время.

Исследованный материал дает возможность установить время появления отдельных признаков, характерных для современных представителей подкласса *Pinidae*. Кроме того, он позволяет выявить некоторые закономерности, характеризующие распространение отдельных семейств хвойных на территории Северной Евразии и изменение систематического состава их в течение указанного времени.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученные древесины представлены большим количеством образцов (около 1000) различного размера и фоссилизации. В большинстве случаев это мелкие обломки окаменелых стволов, окрашенные в различные цвета — от светло-серого до черного, и лишь иногда это крупные образцы, представляющие собой куски ствола, достигающие в диаметре 40—50 см. Сохранность древесины в целом хорошая, что можно видеть на приведенных таблицах.

Из каждого образца были изготовлены прозрачные шлифы в поперечном, радиальном и тангентальном направлениях. Исследования проводились на световом микроскопе. Микрофотографии сделаны в ЛАФОКИ Б. Т. Шапковым. Шлифы изготовлены лаборантом лаборатории Палеоботаники А. Ф. Петровым, которому автор приносит свою благодарность.

При выполнении работы автор пользовался консультациями и советами проф. А. А. Яценко-Хмелевского и ст. научных сотрудников И. А. Ильинской и Н. С. Снигиревской, за что приносит им свою глубокую благодарность.

Род *KETELEERIOXYLON* Shilk., 1960

Keteleerioxylon fokinii Shilk. sp. nov.

Табл. I, 1—5

Г о л о т и п. Колл. 680, обр. 8. Кировская обл., карьер у пос. Рудничный, гл. 12—14 м; н. мел (валанжин).

Д и а г н о з. Слои прироста имеются, узкие. Переход от ранней древесины к поздней довольно резкий. Древесина состоит из трахеид, лучевой и тяжелой паренхимы и выстилающего эпителия вертикальных смоляных ходов. Трахеиды ранней древесины тонкостенные, с крупной полостью. Поры на радиальных стенках смешанного типа, 1—2-рядные, супротивные и очередные, округлые, с округлыми включенными отверстиями. Лучи высотой от 1 до 30 слоев, однорядные, редко с 2-рядными участками. Поры на полях перекреста ранней древесины по 2—3, купрессоидные, с крупным округлым отверстием. Смоляные ходы только вертикальные, одиночные или двоянные, нормальные; клетки выстилающего эпителия тонкостенные. Отмечена скудная древесинная паренхима на границе слоев.

М а т е р и а л. Один образец окаменелой древесины, овальной формы в поперечнике, с наибольшим диаметром 10 см. Древесина повреждена моллюском.

О п и с а н и е. Годичные слои у исследованного образца четко выражены, узкие (табл. I, 1). Переход от ранней древесины к поздней довольно резкий,

так как стенки трахеид в поздней древесине значительно толще и сплюснуты в радиальном направлении, особенно это заметно на границе слоев. Поздняя древесина представлена 3—10 слоями трахеид, что составляет примерно 1/3 годичного слоя. В поздней древесине обычно расположены вертикальные смоляные ходы яйцевидной формы, одиночные или, реже, сдвоенные, очень крупные (табл. I, 1). Эпителий, выстилающий полость хода, тонкостенный, клетки его вытянуты вертикально. Смоляные ходы, по нашему мнению, нормальные, а не травматические. Горизонтальные смоляные ходы всегда отсутствуют. Трахеиды на поперечном срезе имеют многоугольные очертания, лежат плотно, без межклетников. В ранней древесине трахеиды крупные, с тонкими стенками. Ранняя древесина составляет основную массу годичного слоя. В поздней древесине трахеиды толстостенные, последние 2—3 слоя трахеид сильно сплюснуты в радиальном направлении, в результате чего граница слоев очень четкая. На стенках трахеид имеются окаймленные поры, которые располагаются только на радиальных стенках. Тип поровости — смешанный (табл. I, 3). Поры лежат в одном или 2 рядах, многочисленные, занимают всю стенку трахеиды как по ширине, так и по длине. Однорядные поры округлой формы, с округлыми включенными отверстиями, лежат свободно. 2-рядные поры как в очередном, так и супротивном расположении, тесно сближенные (табл. I, 2, 3, 5). Очередные поры неправильно 5—6-угольные, а супротивные — округло-4-угольные (табл. I, 3, 5). Крассулы не отмечены.

Древесинная паренхима диффузная, скудная, приурочена к поздней древесине. Все стенки клеток паренхимы гладкие; клетки лишены содержимого (табл. I, 3). Лучи высокие, от 1 до 30 слоев клеток, преимущественно однорядные, иногда с 2-рядными участками (табл. I, 4). Стенки клеток лучей имеют углубления, но не поры. На полях перекреста поры сохранились хуже, чем остальные детали структуры. В ранней древесине на поле перекреста отмечены относительно крупные 2 (редко 3) поры, округлые, с узким окаймлением и крупным округлым отверстием, лежащие в одном горизонтальном ряду (табл. I, 5). В краевых клетках луча поры на полях перекреста не сохранились.

С р а в н е н и е. По наличию только вертикальных смоляных ходов нормального типа исследованная древесина должна быть отнесена к роду *Keteleerioxylon* Shilk. От описанного ранее вида *K. arcticum* Shilk. (Шилкина, 1967) эта древесина отличается по типу поровости трахеид: у *K. arcticum* очередная поровость очень редкая и встречается среди супротивной поровости на одной стенке трахеиды, а у описываемого вида очередная поровость обычна и располагается отдельно от супротивной. Кроме того, у *K. arcticum* отчетливо выражены крассулы, а у нашей древесины они полностью отсутствуют. Лучи у *K. arcticum* несколько ниже, чем у исследованной древесины, а стенки лучевых клеток у первого вида пористые.

Перечисленные отличия относятся к разряду диагностических и поэтому исследованная древесина не может быть отождествлена с *K. arcticum*. Мы ее описываем как новый вид — *Keteleerioxylon fokinii* sp. n. Название вида — в память А. Д. Фокина — исследователя флоры Кировской обл., бывшего хранителя коллекций Краеведческого музея г. Кирова. Ему принадлежит инициатива исследования ископаемых древесин Кировской обл.

З а м е ч а н и я. Описываемый вид — *K. fokinii* — рассматривается нами как форма более древняя, чем *K. arcticum*, поскольку, как указано выше, у *K. fokinii* более четко выражена араукариоидная поровость стенок трахеид и отсутствуют крассулы. Связь с современным родом *Keteleeria* несомненна.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний мел. Кировская обл.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Пос. Рудничный Кировской обл., карьер, гл. 12—14 м; нижний мел (валанжин). Сборы И. А. Шилкиной, 1966 г.

Protodroxylon kryshstofovichii Shilk. sp. nov.

Табл. II, 1—5

Г о л о т и п. Колл. 680, обр. 29, БИН АН СССР. Кировская обл., пос. Рудничный, горный цех, карьер 2, продуктивная толща; н. мел (валанжин).

Д и а г н о з. Слои прироста узкие, переход от ранней древесины к поздней резкий; трахеиды многоугольные в очертании, тонкостенные в ранней древесине, толстостенные в поздней. Поры только на радиальных стенках трахеид; поровость в ранней древесине 2—3-рядная, смешанного типа, поры мелкие, тесно сомкнутые, 5-угольные в очертании, с маленьким круглым отверстием. На тангентальных стенках однорядные округлые мелкие поры. Древесная паренхима скудная, приурочена к поздней древесине, все стенки клеток гладкие, без пор. Лучи от 1 до 10 слоев клеток в высоту, однорядные, изредка с 2-рядными участками. Все стенки лучевых клеток обильно пористые. Поры на полях перекреста не сохранились. Имеются вертикальные смоляные ходы травматического происхождения.

М а т е р и а л. 2 образца окаменелой древесины.

О п и с а н и е. Годичные слои четкие, узкие, представлены 8—10 слоями трахеид. Переход от ранней древесины к поздней резкий; ранняя древесина составляет около 2/3 годичного слоя. Трахеиды ранней древесины очень крупные, тонкостенные, неправильно-многоугольной формы, с большим радиальным диаметром. В поздней древесине трахеиды значительно мельче, с утолщенными стенками, также многоугольные. На границе соседних слоев сплюснуты в радиальном направлении. Все трахеиды плотно примыкают друг к другу и межклетников не образуют. Поровость трахеид смешанного типа, но с еще четко выраженными чертами араукариоидной поровости и начальной стадией абиеитоидной поровости. Поры расположены только на радиальных стенках трахеид и только в ранней древесине. На трахеидах первых 2 слоев ранней древесины поры 3-рядные, сомкнутые, в очередном и супротивном расположении, занимают всю стенку трахеиды, мелкие, 5—6-угольные, с маленьким круглым отверстием (табл. II, 5). Трахеиды следующих слоев этого же годичного слоя несут 2-рядные сомкнутые поры, также в смешанном расположении. Этот тип поровости необычен и заслуживает особого внимания. В поздней древесине поры на радиальных стенках трахеид не видны, возможно, что они отсутствуют. На тангентальных стенках трахеид поры однорядные, свободные, мелкие, округлые, с округлыми включенными отверстиями (табл. II, 4). На табл. II, 4 видны поперечные тонкие перегородки с узелками или порами. По моему мнению, эти перегородчатые трахеиды образовались в результате поранения древесины при жизни растения. Это находит свое подтверждение и в наличии травматических смоляных ходов, о которых будет сказано ниже.

Лучи однорядные, от 1 до 10 слоев клеток в высоту. На тангентальном срезе клетки овальной или округлой формы. Лучи лежат на расстоянии 1—3 трахеид. Все стенки клеток лучей обильно пористые (табл. II, 2, 3). Краевые клетки неопределенной формы, высокие, с неровной внешней стенкой. Возможно, это начальная стадия образования лучевых трахеид. К сожалению, поры не сохранились, поэтому точно определить характер этих клеток не удастся. Лучи состоят из клеток без содержимого и заполненных темным содержимым. Тип пор на полях перекреста установить не удалось, так как они не сохранились.

В древесине почти в каждом годичном слое есть вертикальные смоляные ходы, приуроченные к поздней древесине, одиночные или двоянные (табл. II, 1). Выстилающий эпителий тонкостенный, расположен неравномерно, местами 2-слойный. Клетки эпителия гладкие или пористые. Я считаю эти смоляные ходы травматическими, что подтверждается, как было отмечено выше, и наличием перегородчатых трахеид с пористыми поперечными перекладинами (не септы!).

С р а в н е н и е. Общий характер строения древесины: тип поровости трахеид и пористые стенки лучевых клеток дают основание относить исследованную

древесину к формальному роду *Protocedroxylon* Gothan. По типу годовичных слоев эта древесина похожа на *Protocedroxylon ronkinii*, который описан ниже. Однако присутствие травматических смоляных ходов и тип пор на стенках трахеид не позволяют относить их к одному виду. Мы рассматриваем эту древесину как новый вид рода *Protocedroxylon* — *P. kryshstofovichii* sp. n. Видовое название — в память А. Н. Крештофовича.

З а м е ч а н и я. Как видно из описания и изображений, у исследованной древесины особый интерес представляют поры на стенках трахеид: мы относим их к смешанному типу, однако этот тип следует относить к самой начальной стадии возникновения смешанной поровости, которая возникла на границе триаса и перми. Поры еще многоугольные с преобладанием араукариоидного расположения над абиеитоидным. По этому признаку мы рассматриваем *P. kryshstofovichii* как древнюю форму рода *Protocedroxylon*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний мел, Кировская обл.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Пос. Рудничный Кировской обл., горный цех, карьер 2, продуктивная толща; нижний мел (валанжик).

Protocedroxylon ronkinii Shilk. sp. nov.

Табл. III, 1—7

Г о л о т и п. Колл. 730, обр. 25, БИН АН СССР. Восточная Сибирь, о. Бегичева; в. юра (в. келловей).

Д и а г н о з. Слои прироста имеются, узкие, переход от ранней древесины к поздней — резкий. В ранней древесине поры на радиальных стенках трахеид 1—3-рядные, очередные и супротивные (смешанный тип поровости); поры крупные, округло-многоугольные, сближенные или сомкнутые, с округлыми включенными отверстиями. На тангентальных стенках трахеид поры однорядные, округлые, лежат свободно. Древесинная паренхима диффузная, скудная. Лучи однорядные, с единичными 2-рядными участками, высота от 1 до 30 слоев; все стенки клеток лучей обильно пористые; поры на полях перекреста мелкие, простые, от 2 до 4 пор, в беспорядочном расположении. Смоляные ходы отсутствуют.

М а т е р и а л. 7 образцов окаменелой древесины из пяти местонахождений. Сохранность большинства древесин хорошая. Образцы представляют собою обломки стволовой древесины различного размера.

О п и с а н и е. Древесина с четко выраженными узкими слоями прироста и резким переходом от ранней древесины к поздней (табл. III, 1). В ранней древесине трахеиды очень крупные, тонкостенные, прямоугольные в поперечном очертании, вытянуты по радиусу. В поздней древесине, напротив, трахеиды относительно мелкие, очень толстостенные, тоже прямоугольные, но с большим тангентальным диаметром. Радиальная поровость трахеид 1—3-рядная в ранней древесине и только однорядная — в поздней. В ранней древесине первый слой трахеид, а это самые крупные трахеиды, как правило имеет 3-рядную араукариоидную поровость, при этом поры сближены, в очередном расположении, занимают всю стенку трахеиды как в вертикальном, так и горизонтальном направлении. Этот признак прекрасно выражен у типового образца, тогда как у других древесин этого же вида такой четкости в расположении пор не наблюдается. Затем идет 2-рядная поровость, очередная и смешанная (табл. III, 2, 6), и, наконец, в последних слоях ранней древесины поровость однорядная. При однорядной поровости поры большей частью сближены и даже иногда сомкнуты и тогда имеют угловато-округлую форму. Но иногда, как это наблюдается у обр. 57у колл. 725, встречаются и свободные однорядные поры округлой формы. В поздней древесине радиальная поровость только однорядная, причем поры видны не всегда отчетливо, так как стенки многих трахеид растрескались, образуя грубую штриховатость. Все трещины имеют наклон в одну сторону. На некоторых участках их даже можно ошибочно принять за толстые спирали, огибающие поры. Подобные образования наблюдаются в древесине, описанной Грегусшем (Greguss, 1961), которую указанный автор принял за спиралеподобные образования и рассматривает их как структуры, имеющие диагностическое зна-

чение. На тангентальных стенках трахеид также встречаются поры. Они, как правило, приурочены к зоне поздней древесины, поры мелкие, округлые, лежат свободно в одном вертикальном ряду. Наиболее обильны поры у обр. 57у. Граница слоев прироста четкая, прямая. Слои, как правило, узкие, а иногда и очень узкие, до 5—8 слоев трахеид (табл. I, 1, 5). Характерной особенностью этого вида является очень резкий переход от ранней древесины к поздней. Ранняя древесина представлена, как правило, 2—3 слоями очень крупных трахеид, но это составляет примерно половину годичного слоя, тогда как поздняя древесина, составляющая вторую половину слоя, представлена вдвое большим числом слоев трахеид.

Древесинная паренхима скудная, диффузная, разбросана в беспорядке по всему годичному слою. Все стенки клеток паренхимы гладкие, лишены пор. Лучи однорядные (табл. III, 4, 7), с единичными 2-рядными участками в 1—2 слоя. Высота лучей обычно от 1 до 20 слоев, но иногда встречаются лучи и до 30 слоев клеток. На тангентальном срезе клетки в очертании округло-овальные. Все стенки лучевых клеток обильно пористые, что является характерным признаком для рода *Protocedroxylon*. Поры на полях перекреста мелкие, простые, округлые, от 2 до 4 пор в беспорядочном расположении.

С р а в н е н и е. Как видно из описания, к характерным особенностям строения древесины относятся очень резкий переход от ранней древесины к поздней, 1—3-рядная смешанная поровость трахеид и тип пор на полях перекреста. Среди видов рода *Protocedroxylon* нет вида с сочетанием подобных признаков (в особенности это касается очень характерного строения слоев прироста у данного вида), хотя по некоторым признакам он сходен с отдельными видами, описанными ранее. Так, 3-рядная поровость отмечена у *P. bojarense* Shilk. et Bloch. (Блохина, 1975), но у него иного типа слои прироста и поры на полях перекреста, кроме того, у *P. bojarense* 3-рядные поры приурочены только к определенным частям стенки трахеиды, тогда как у описываемого вида они занимают всю стенку трахеиды. Все остальные известные нам виды *Protocedroxylon* имеют очень резкие отличия по всем диагностическим признакам. Поэтому исследованная древесина рассматривается как новый вид рода *Protocedroxylon*, стоящий примерно в средней части этой ветви развития хвойных.

Видовое название — в честь геолога З. З. Ронкиной.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средняя юра—нижний мел. Восточная Сибирь.

М е с т о н а х о ж д е н и я. О. Бегичева; в. юра, в. келловей. Сборы З. З. Ронкиной, 1959 г. Западный берег Анабарской губы; средняя юра, тоарский ярус. Сборы В. Н. Сакса, 1958 г. Бассейн р. Оленек, обн. 629, 707, 1092; нижний мел, Лукумайская и Укинская свиты. Сборы А. И. Гусева и Д. С. Гантмана, 1938 г. Бассейн р. Оленек, Чайтумусское месторождение, Булкурская протока, р. Ыгыхайя-юра, обн. 796; нижний мел. Сборы П. И. Глушинского, 1957 г.

XENOXYLON Gothan, 1905

Xenoxylon jakutiense Shilk. sp. nov.

Табл. IV, 1—4

Г о л о т и п. Колл. 691, обр. 1/335, БИН АН СССР. Восточная Сибирь, р. Буолкалах, левый приток р. Оленек; нижний мел, мент-юряхская свита.

Д и а г н о з. Слои прироста выражены отчетливо. Трахеиды тонкостенные, полигональные в поперечном сечении; поры на радиальных и иногда на тангентальных стенках трахеид; радиальная поровость только однорядная; поры в ранней древесине крупные, овально вытянутые, слегка уплощенные, сближены, редко сомкнуты по 2 поры, обычно разделены крассулами; в поздней древесине поры редкие, округлые, лежат свободно. Полости трахеид заполнены тиллами. Лучи однорядные, с 2-рядными участками; высота лучей от 1 до 70 слоев клеток (обычно 10—30), все стенки клеток лучей гладкие; поры на полях перекреста оконцевые, по одной поре на поле. Древесинная паренхима отсутствует.

М а т е р и а л. 8 образцов окаменелой ископаемой древесины из двух местонахождений.

О п и с а н и е. Годичные слои четкие, граница слоев прямая. Переход от ранней древесины к поздней постепенный и состоит в незначительном утолщении стенок трахеид и уменьшении радиального диаметра их (табл. IV, 1). Граница слоев представлена 3—5 слоями сплюснутых в радиальном направлении трахеид. Трахеиды ранней древесины многоугольные, крупные, тонкостенные, межклетников не образуют. Поры располагаются на радиальных и тангентальных стенках трахеид. Радиальная поровость у всех исследованных образцов древесины только однорядная. В ранней древесине поры многочисленные, крупные, занимают всю ширину стенки, овально вытянутые горизонтально, иногда несколько уплощенные в вертикальном направлении, обычно сближенные, иногда слитые по 2, между порами встречаются кращулы (табл. IV, 3). В поздней древесине поры круглые, лежат свободно. На тангентальных стенках трахеид поры встречаются спорадически, они одиночные, мелкие, округлые в очертании. Древесинная паренхима полностью отсутствует. Лучи умеренно многочисленные, однорядные, высокие, от 1 до 70 слоев клеток в высоту, но обычно 20—30 слоев (табл. IV, 4). В поперечном сечении клетки лучей овальные, узкие, сильно вытянутые в вертикальном направлении. Поля перекреста прямоугольные, вытянутые горизонтально (лежащие). Поры на полях перекреста оконцевые, занимают все поле перекреста в ранней древесине и имеют овально-прямоугольные очертания (табл. IV, 2); в поздней древесине поры округлые. Обычно на поле перекреста одна пора, а если поле разделено тангентальной стенкой лучевой клетки, то тогда на поле будет 2 поры.

С р а в н е н и е. Исследованная древесина по типу поровости трахеид и типу пор на полях перекреста без сомнения относится к роду *Xenoxylon* Gothan. Наибольшее сходство из описанных видов этого рода, в особенности по наличию кращул, наша древесина имеет с *Xenoxylon hopeiense* Chang из нижнего мела Китая (Chang, 1929). Однако между ними есть существенные различия — отсутствие древесинной паренхимы и 2-рядных пор на стенках трахеид у описанного нами вида. От других видов *Xenoxylon* наша древесина отличается либо по высоте лучей, либо по наличию кращул. Поэтому мы считаем, что эта древесина должна быть описана как новый вид — *Xenoxylon jakutiense* sp. n. Название вида — по местонахождению в Якутии.

Этот вид, как и *X. hopeiense*, мы считаем подвинутым. Основной признак подвинутости — наличие кращул и свободных, не сомкнутых пор на стенках трахеид. Пока этот вид обнаружен только в отложениях нижнего мела.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний мел (менг-юряхская свита), Восточная Сибирь (Якутия).

М е с т о н а х о ж д е н и е. Р. Буолкалах, левый приток р. Оленек; н. мел, менг-юряхская свита. Сборы П. И. Глушинского, 1961 г. Левый берег реки Зырянки, обн. 32 и 27; нижний мел (апт—альб). Сборы Г. Г. Попова и В. А. Самылиной, 1960 г.

Л и т е р а т у р а

- Блохина Н. И. Новые виды хвойных из юры северной Сибири (по древесинам). — В кн.: Ископаемые флоры Дальнего Востока. Владивосток, 1975, с. 47—54. (Тр. Биол.-почв. ин-та. Нов. сер.; Т. 27(130).
- Шилкина И. А. Ископаемые древесины Земли Франца-Иосифа. — Палеоботаника, 1967, вып. 6, с. 31—50.
- Chang C. Y. A new *Xenoxylon* from North China. — Bull. Geol. Soc. China, 1929, vol. 8, S. 243—255.
- Greguss P. Permische fossile Hölzer aus Ungarn. — Palaeontographica, 1961, Bd 109, Abt. B, S. 131—146.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ОСТАТКИ ИЗ ЭОЦЕНОВЫХ ЖЕЛЕЗИСТЫХ ПЕСЧАНИКОВ ЮЖНОГО УРАЛА

Данная статья была написана А. Н. Криштофовичем в 1935 г., в самом начале периода интенсивного геологического и палеоботанического исследования Урала, Мугоджар и всей огромной территории Казахстана. За истекшие с тех пор почти пятьдесят лет накоплен большой и разнообразный материал, а также проведены многочисленные работы по стратиграфии и изучению ископаемых флор этих областей. Тем не менее небольшая заметка об эоценовой флоре железистых песчаников Романкуля не потеряла своего значения и в настоящее время. Правда, некоторые высказывания А. Н. Криштофовича являются спорными, и это в первую очередь относится к интерпретации систематического положения растений. Однако его выводы о геологическом возрасте флор различного типа, сопоставление их между собой, установление экологических особенностей палеоэоценовых и эоценовых растительных комплексов и сейчас имеют большое значение, хотя здесь они строились на весьма ограниченном материале, часто недостаточной сохранности, а иногда лишь на предварительном изучении. Следует также указать на то, что именно эоценовые флоры Урала и Казахстана все еще слабо изучены, и хотелось бы, чтобы опубликование статьи А. Н. Криштофовича послужило толчком для углубленного исследования этих весьма своеобразных и интересных растительных группировок. Наконец, данная статья проливает свет на некоторые малоизвестные или забытые обстоятельства истории изучения геологии и ископаемых флор Урала.

В течение долгой истории изучения и эксплуатации горных богатств Урала не обнаруживалось никаких признаков нахождения там растительных остатков третичного периода, и потому все сведения о третичной флоре заканчивались на берегах Волги, с тем чтобы затем снова появиться уже на берегах Аральского моря. Таким образом, между областями распространения третичной флоры в Европе и Азии существовал громадный пробел.

С 1925—1926 гг. на Урале по обоим его склонам начинают обнаруживаться третичные флоры различного возраста. По-видимому, инициатива в этом отношении была сделана группой, работавшей первоначально под руководством проф. М. Э. Ноинского, а именно — В. А. Вахрушевым и его сотрудниками, в частности А. П. Тяжевой и некоторыми другими. Им удалось обнаружить в районе Стерлитамака остатки, по-видимому, двух флор, одной более поздней, вероятно нижнемиеоценовой (если не верхнеолигоценовой), у дер. Ромодановки (Осиновой) на правом берегу р. Карташлы, впадающей в р. Тор, и у дер. Кинзябаевой (Казармы) на ключе Земляном, впадающем в р. Суракай. Другая флора, происходящая из белых сахаристых песчаников, состоящая из более древних и теплолюбивых вечнозеленых форм, была собрана в нескольких местах в Стерлитамакском же районе. Не меньший интерес представляют находки третичной флоры на восточном склоне Урала. Здесь растительные остатки были обнаружены в бассейне р. Таналыка. В Южном Урале прекрасные отпечатки палеоэоценовых растений одновременно были найдены Г. И. Водорезовым и А. А. Петренко собрал там же из железистых песчаников у Романкуля отпечатки листьев несколько иного типа, хотя также принадлежащие вечнозеленым растениям, описываемым в настоящей работе. Западнее, в басс. р. Таналыка близ пос. Баки в 1933 г. А. Л. Яншину, а в 1934 г. Б. В. Наливкину удалось обнаружить и собрать большое количество отпечатков прекрасно сохранившихся вечнозеленых растений, среди которых найдена была даже пальма *Sabal*,

* Публикация и примечания Т. П. Байковской.

столь типичная для палеогеновой флоры полтавских песчаников Украины (Криштофович, 1935а). Эти чрезвычайно ценные находки проливают яркий свет на историю третичной флоры Урала и Приуралья, не только устанавливая связь между этапами развития флоры в Европе и Азии (Криштофович, 1935б), но и намечая здесь последовательность нескольких этапов развития растительности. Следы верхнемеловой флоры, характеризующей дотретичную стадию развития растительности на Урале, найдены были вдоль всего восточного склона хребта также только начиная с 1929 г. Небогатая палеоценовая флора с остатками *Oxycarpia bifaria* Trautschold была обнаружена у Челябинска.

В настоящей статье я коснусь только материалов по флоре железистого песчаника, найденной А. А. Петренко в районе Романкуля.

Растения находятся на красновато-коричневом, часто почти оруденелом песчанике, будучи сохранены исключительно в виде отпечатков или частью железистых выделений более массивных частей (веточки хвойных), без каких бы то ни было следов углистого вещества. Отпечатки в значительной степени образованы не самими песчинками песчаника, а той железистой корочкой, которая, по-видимому, с самого начала дала тонкий слепок с поверхностей листьев. Тем не менее вследствие своей кожистой консистенции большинство листьев не сохранило очень тонких деталей жилкования. Не исключено, что они были затемнены дальнейшими движениями железистых растворов в породе после исчезновения углистой пластинки листа. Определения большей частью сделаны только приблизительно, но все же они дают достаточное представление о габитусе растений эоцена Южного Урала и отсюда об условиях климата в начале третичного периода.

ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА

1. *Glyptostrobites parisiensis* Brongn.*

Рис. 1, 1, 2

1849. Brongniart, Tableaux des végétaux fossiles, p. 118.

1866. Watelet, Description des plantes fossiles. . . , p. 116, tab. XXXI, fig. 3.

Среди материала с Романкуля нашлось до 6 образцов с мелкими отпечатками участков веточек хвойного с ромбическими, плотно прижатыми к побегу листьями, совершенно сходных с изображениями, даваемыми Броньяром и Ватле.

Из изображенных в русской литературе отпечатков наши образцы можно сравнить с экземплярами *Sequoia coulttsiae* var. *robusta* Schmalh. из песчаников Екатеринополя и Могильно, приведенными в работе Шмальгаузена (1884) на табл. IX, фиг. 5, 6. Однако среди образцов обоих месторождений Украины встречается наряду с веточками с прижатыми листьями немало других, на которых листья более длинные и отстают от побега, чего не замечается среди немногих образцов с Романкуля.

G. parisiensis был описан из эоцена; сходные остатки *S. coulttsiae* var. *robusta* также, вероятно, из эоцена и нижнего олигоцена.

2. *Dryophyllum dewalquei* Sap. et Mar.

Рис. 1, 3, 4

1873. Saporta et Marion, Essai sur. . . la végét. . . de Gelinden, p. 37, tab. II, fig. 1—6; tab. III, fig. 1—4; tab. IV, fig. 1—4.

1884. *D. furcinerve* Schmalh., Шмальгаузен, Матер. к трет. фл. юго-зап. России, с. 54—57, табл. VI, фиг. 4, 7.

Этот вид представлен в коллекции несколькими отпечатками. Среди них два хорошо сохранившихся образца. Первый — почти цельный небольшой лист,

* Данное хвойное целесообразнее относить к *Chamaecyparis belgica* Sap. et Mar.

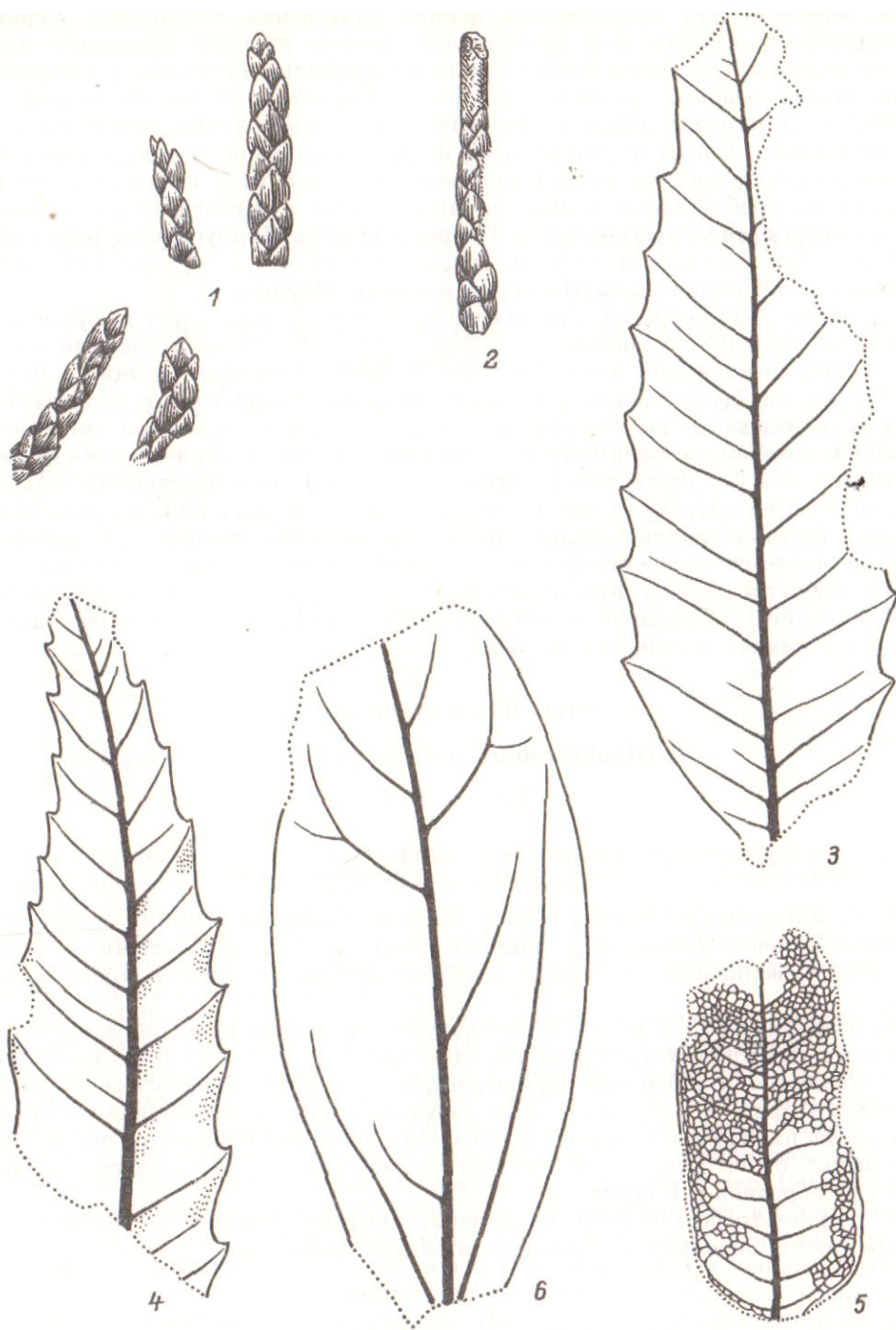


Рис. 1. 1 — *Glyptostrobites parisiensis* Brongn., отпечатки нескольких окончаний тонких олиственных побегов, 2 — то же, отпечаток одной тонкой веточки; 3 — *Dryophyllum dewalquei* Sap. et Mar., отпечаток почти полного листа, 4 — то же, верхняя часть листа; 5 — *Laurus omalii* Sap. et Mar.?, отпечаток нижней части листа с заметной сеточкой жилок; 6 — *Cinnamomum* sp., отпечаток почти полного листа. Увел. 2.

до 7 см дл. и 1.8 см шир. в расширенной нижней части. Основание листа ширококлиновидное, жилок до 12 (рис. 1, 3). На втором образце (рис. 1, 4), представляющем только верхнюю часть такого же листа, хорошо видна оттянутая верхушка, все же поврежденная в самом верху. Остальные отпечатки представляют остатки таких же листьев, не имеющих намека на более крупные размеры. Надо отметить большое сходство наших отпечатков с Романкуля с отпечатками того же вида из Екатеринопольских копей.

3. *Laurus omalii* Sap. et Mar.?

Рис. 1, 5

1873. *Laurus omalii*, Saporta et Marion, Essai sur... la végét. ... de Gelinden, p. 49, tab. IV, fig. 1.

В коллекции находится отпечаток только части листа с камптодромным или брохиодромным окончанием жилок. Этот экземпляр очень сходен с описанным из Гелиндена *L. omalii*. Как вообще у лавров, жилкование на нашем отпечатке резкое, но ввиду фрагментарности и недостаточного сохранения наше определение является, скорее, только сравнением двух морфологически сходных листьев.

4. *Cinnamomum* sp.

Рис. 1, 6

Отпечаток довольно крупного, эллиптического, цельнокрайнего, кожистого листа с ясно заметными базальными жилками и вторичными жилками, начинающимися выше его середины, может быть отнесен к *Cinnamotum*. Длина его 6 см, ширина 2.2 см. Присутствие этого листа, определение которого в видовом отношении невозможно, дает только дополнительную черту к облику флоры, характерной своими узкими кожистыми вечнозелеными листьями, хотя принадлежность его к указанному роду лишь вероятна.

5. *Celastrphyllum benedenii* Sap. et Mar.

Рис. 2, 1

1873. Saporta et Marion, Essai sur... la végét. ... de Gelinden, p. 66, tab. XII, fig. 1—2.

Отпечаток нижней части по-видимому толстого листа без самого основания, в ширину он достигает 3 см; край с редкими прижато-пильчатыми зубчиками. Сеть жилок неправильная; вторичные жилки в ней не выделяются резко. Очень похожие листья описаны были из палеоценовой флоры Гелиндена, но нельзя быть уверенным в видовой тождественности при данной степени сохранения образца и недостаточной изученности нашей флоры.

6. *Celastrphyllum* sp.

Рис. 2, 2

Отпечаток мелкого широкоэллиптического листа кожистой консистенции с прижатыми отдаленными пильчатыми зубчиками края. Степень сохранности не позволяет точнее определить данную форму, и можно лишь только указать на внешнее сходство листа с такими формами, как *Evonymus rotundatus* Sap., *Celastrus cassinaefolius* Ung., *C. naticus* Ung. или с некоторыми *Ilex*.

7. *Andromeda* cf. *protogaea* Ung.

Рис. 2, 3, 4

1850. *Andromeda protogaea*, Unger, Flora von Sotzka, p. 43, tab. XX, fig. 2.

Обнаружен ряд отпечатков цельных листьев или иногда их участков несомненно кожистой консистенции с малозаметными жилками, хотя вторичные и выступают местами достаточно ясно. Этот тип листьев особенно сближает данную флору с типичными палеогеновыми флорами Западной Европы и Украины.

8. *Aralia transversinervis* Sap. et Mar.?^{*}

Рис. 2, 5

1878. Saporta et Marion, Révision. . . , p. 79, tab. XII, fig. 4; tab. XIV, fig. 1.

Плохо сохранившийся отпечаток участка нижней половины листа по-видимому обратнойцевидной формы, с очень тонкими и почти перпендикулярными к главному нерву жилками и с цельным краем. Лист того же типа, что и *Aralia demersa* Sap. и Mar. из Гелиндена же.

При всей фрагментарности и этот лист также подтверждает связь флоры Южного Урала с вечнозелеными флорами европейского палеогена.

9. *Phyllites* sp.

Рис. 2, 6a, 6б

В коллекции находятся по крайней мере два отпечатка небольших узкоэллиптических или широколанцетных листьев, суженных к обоим концам, кожистых, с недостаточно выраженным жилкованием. Эти листья принадлежат к типам отпечатков, определяемых как *Apocynophyllum*, *Sideroxylon* и т. п. из европейских вечнозеленых палеогеновых флор.

Выводы

Флора железистых песчаников не отличается разнообразием по крайней мере в той маленькой коллекции, которая была собрана А. А. Петренко на Романкуле. Всего оттуда были определены:

Glyptostrobus parisiensis Brongn.
Dryophyllum dewalquei Sap. et Mar.
Laurus omalii Sap. et Mar.
Cinnamomum sp.
Celastrophyllum benedenii Sap. et Mar.
Celastrophyllum sp.
Andromeda cf. *protogaea* Ung.
Aralia transversinervis Sap. et Mar.?
Phyllites sp.

Из 9 единиц, таким образом, мы имеем 6 определенных в видовом отношении, хотя бы и со знаком вопроса, 2 определены с точностью до рода или даже менее точно, а один остался по существу лишь указателем присутствия каких-то двудольных растений, только с характерными морфологическими признаками.

^{*} Данное определение формально, так как листья у *Aralia* всегда сложные. Здесь же приводится участок простого листа. Тем не менее рассматриваемый экземпляр заслуживает внимания, ввиду того что сопоставляется автором с отпечатками из палеоценовой флоры Гелиндена, отнесенными Сапортой и Марионом к *Aralia*.

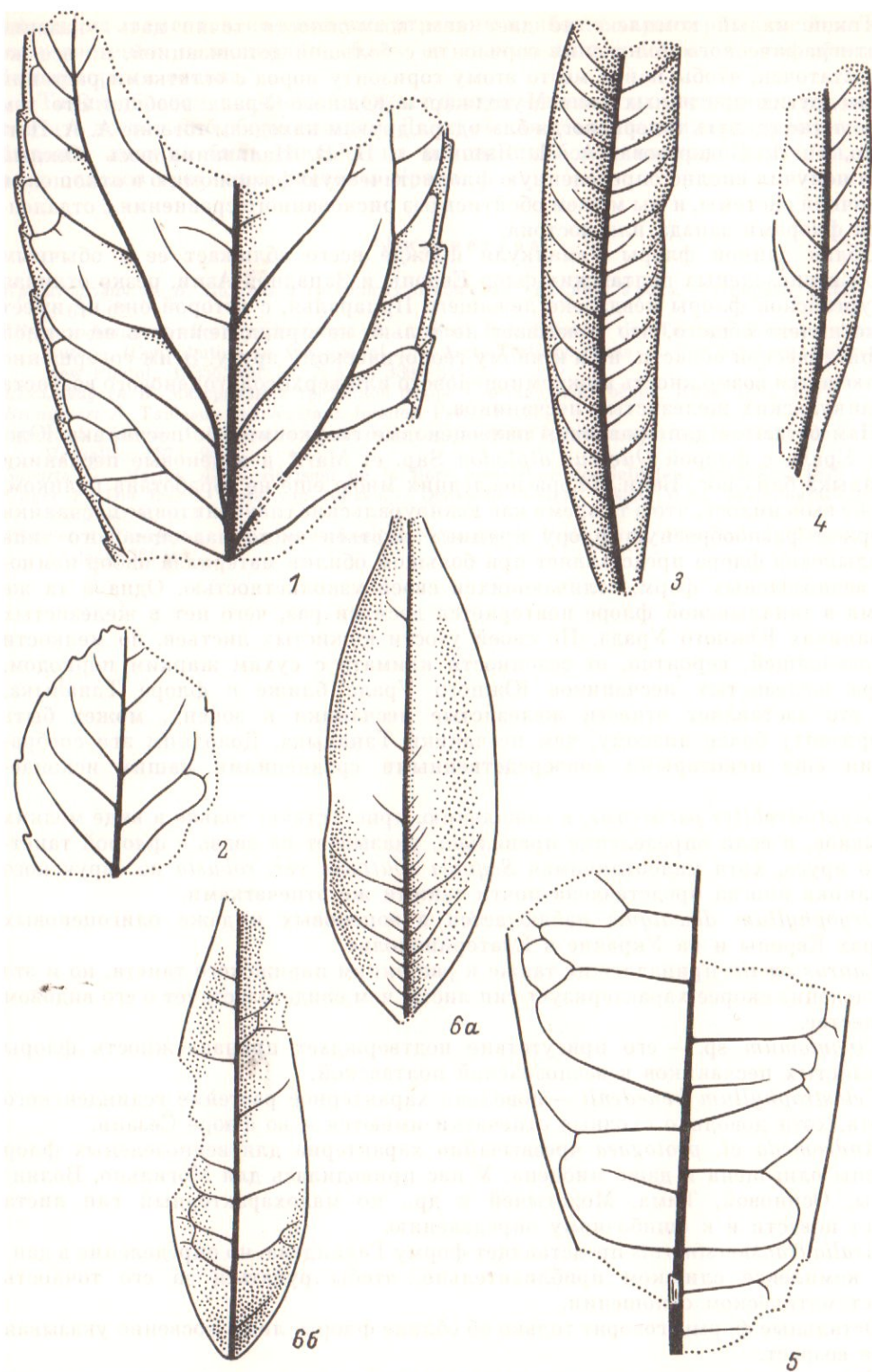


Рис. 2. 1 — *Celastrorhynchium benedenii* Sap. et Mar., отпечаток нижней половины листа с заметной неправильной сеточкой жилок; 2 — *Celastrorhynchium* sp., отпечаток почти цельного листа; 3 — *Andromeda* cf. *protogaea* Ung., отпечаток узкого, почти полного листа без верхушки; 4 — *Andromeda* cf. *protogaea* Ung., отпечаток нижней половины листа; 5 — *Aralia transversinervis* Sap. et Mar.?, часть отпечатка листа со слабо намеченным жилкованием; 6a, 6b — *Phyllites* sp., отпечатки почти цельных листьев с незаметным жилкованием. Увел. 2.

Такой малый комплекс не дает нам возможности точно дать указание стратиграфического положения горизонта с большой детализацией, но все же он достаточен, чтобы найти место этому горизонту пород с остатками растений среди других третичных свит Мугоджар и Южного Урала вообще. Это тем более легко сделать теперь, когда благодаря другим находкам того же А. А. Петренко, Г. И. Водорезова, А. Л. Яншина и Б. В. Наливкина весь Южный Урал получил вполне определенную флористическую физиономию в отношении третичной системы, и мы можем обойтись без рискованного сравнения с отдаленными флорами запада или востока.

Облик данной флоры Романкуля прежде всего сближает ее с обычным типом вечнозеленых полтавских флор Европы и Западной Азии, резко отличая от тургайской флоры недалеке лежащего Приаралья, с которой она не имеет ровно ничего общего, что указывает не только на принадлежность ее к иной флористической области, но и к иному геологическому ярусу. Этим совершенно исключается возможность нижнемиоценового или верхнеолигоценового возраста Романкульских железистых песчаников.

Нам остаются для сравнения палеоценовые глауконитовые песчаники Южного Урала с флорой *Quercus dipledon* Sap. et Mar.* и эоценовые песчаники Таналыка близ пос. Баки. Флора последних мною еще не обработана целиком, но уже выяснилось, что в то время как южноуральские глауконитовые песчаники содержат разнообразную флору крупных листьев чисто палеоценового типа таналыкская флора представляет при большом обилии материала набор немногих вечнозеленых форм, отличающихся своей узколиственностью. Одна и та же форма в таналыкской флоре повторяется десятки раз, чего нет в железистых песчаниках Южного Урала. По своей узости кожистых листьев, по мелкости их, зависящей, вероятно, от сезонности климата с сухим жарким периодом, флора железистых песчаников Южного Урала ближе к флоре Таналыка. Все это заставляет отнести железистые песчаники к эоцену, может быть к горизонту более низкому, чем песчаники Таналыка. Дополним эти соображения еще некоторыми непосредственными сравнениями наших ископаемых.

Glyptostrobites parisiensis, к сожалению, присутствует только в виде мелких обрывков, и если определение правильно, указывает на связь с флорой танетского яруса, хотя малоотличимая *Sequoia couttsiae* var. *robusta* из овручского песчаника иногда представлена почти такими же отпечатками.

Dryophyllum dewalquei наблюдается в эоценовых и даже олигоценовых флорах Европы и на Украине в Екатеринополе.

Laurus omalii принадлежит также к растениям парижского танета, но и это определение скорее характеризует тип листа, чем свидетельствует о его видовом тождестве.

Cinamomum sp. — его присутствие подтверждает принадлежность флоры железистых песчаников к вечнозеленой полтавской.

Celastrophyllum benedenii — довольно характерное растение гелинденского танета, хотя довольно сходные отпечатки имеются и во флоре Сезани.

Andromeda cf. *protogaea* чрезвычайно характерна для вечнозеленых флор Европы олигоцена и даже миоцена. У нас приводилась для Могильно, Воляницы, Осиновой, Тима, Молотычей и др., но малохарактерный тип листа может повести и к ошибочному определению.

Aralia transversinervis представляет форму Гелиндена, но определение в данном комплексе слишком приблизительно, чтобы ручаться за его точность в систематическом отношении.

Остальные формы говорят только об облике флоры, лишь косвенно указывая на ее возраст.

Все эти данные довольно последовательно указывают на некоторую связь рассматриваемой флоры Романкуля с палеоценовой флорой. От нее еще сохра-

* В палеоценовой флоре Южного Урала (Романкульсай) и Камышина на Волге распространен не гелинденский *Quercus dipledon*, а близкий к нему *Q. kamischinensis* (Goerpp.) Ung.

нился ряд элементов, но в ней уже утрачены наиболее характерные господствующие растения палеоцена и облик ее значительно изменился, что сближает ее с флорами эоцена.

Таким образом, эоценовый возраст флоры железистых песчаников мы можем считать достаточно обоснованным. Дальнейшая детализация стратиграфических выводов должна быть сделана на основании более полного изучения флор всех отделов третичной системы Урала.

Л и т е р а т у р а

- Криштофович А. Н. Пальмы в третичных отложениях Южного Урала. — Природа, 1935а, № 2, с. 61—62.
- (Криштофович А. Н.) Kryshstofovich A. A final link between the Tertiary floras of Asia and Europe (Contribution to the age of the Arcto-Tertiary floras of the Northern Holarctis. — New Phytol., 1935b, vol. 34, N 4, p. 339—344.
- Шмальгаузен И. Материалы к третичной флоре юго-западной России. Киев, 1884. 144 с.
- Brongniart A. Tableaux des végétaux fossiles. Paris, 1849.
- Saporta G., Marion A. F. Essai sur l'état de la végétation à l'époque des marnes heersiennes de Gelinden. Bruxelles, 1873. 94 p.
- Saporta G., Marion A. F. Révision de la flore heersienne de Gelinden. Bruxelles, 1878. 112 p.
- Unger F. Die fossile Flora von Sotzka. — Denkschr. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl., 1850, vol. 2, p. 1—67.
- Watelet A. Description des plantes fossiles du bassin de Paris. Paris, 1866, vol. 1 (Texte), vol. 2. (Atlas). 264 p.

Подписи к таблицам к ст. Т. Н. Байковской

Т а б л и ц а I

1—4 — *Spatholobus borealis* Baik. sp. n., обр. 8, 8a, 9₁, 10₁, различные части листочков; 1a — обр. 8a, противоотпечаток нижней половины экземпляра 8; 4 — обр. 8a, $\times 4$, детали жилкования. 5, 6, 8 — *S. pulcher* Dunn, листочки современного вида, близкого к ископаемому; 5 — часть листочка на 8, $\times 4$. 7 — *Flemingia strobilifera* R. Br., молодой конечный листочек современного вида, сходный с листочком *Spatholobus borealis* на 3.

Т а б л и ц а II

1, 2 — *Erythrina* sp., обр. 7, часть конечного листочка; 2 — $\times 2$. 3 — *E. indica* Lam., часть конечного листочка современного вида, близкого к *Erythrina* sp. 4, 5 — *Spatholobus borealis* sp. n., обр. 10₂, 9₂; 4 — верхняя часть конечного листочка; 5 — нижняя половина бокового листочка. 6 — *S. suberectus* Dunn, часть конечного листочка с заостренной верхушкой; форма, аналогичная экземпляру *S. borealis* на 4. 7 — *Dalbergia* sp.?, обр. 1, цельный односемянный боб. 8 — *D. microcarpa* Taub., мелкий односемянный боб современного вида, близкого к ископаемому. 9 — *D. millettii* Benth., мелкий односемянный боб современного вида, близкого к ископаемому. 10 — *Cercis* sp., обр. 2, небольшой цельный боб с поперечной сетью жилок.

Т а б л и ц а III

1, 2 — *Cercis* sp., обр. 3, 4, бобы с сетью поперечных жилок на створках. 3 — *C. chinensis* Bge, боб современного вида, близкого к ископаемому. 4—9 — *Mallotus macarangioides* sp. n., обр. 1—4a, 6, листья различной величины; 7a — ув. 2 экз. на 7; 9a — $\times 5$ нижней части экземпляра на 9; хорошо видны железки у основания листа. 10, 11 — *M. cochinchinensis* Lour., листья современного вида, близкого к *M. macarangioides*: 10 — взрослый экземпляр с хорошо заметными железками в основании листа у главной жилки, 11 — молодой лист, очень близкий к экземплярам на 7, 8, 9.

Подписи к таблицам к ст. М. А. Барановой

Т а б л и ц а I

1 — *Sarcandra glabra*, латероцитный устьичный аппарат, 2 — *Chloranthus japonicus*, латероцитный устьичный аппарат, 3 — *Ascarina solmsiana*, энциклоцитный устьичный аппарат с массивным двойным внешним устьичным выступом и перистоматическим кольцом, 4 — *Ascarinopsis coursii*, устьице, промежуточное между энциклоцитным и аномоцитным с массивным двойным внешним устьичным выступом и перистоматическим кольцом, 5 — *Saururus cernuus*, устьице, окруженное розеткой, составленной более или менее выраженными побочными клетками, 6 — *Peperomia obtusifolia*, анизоцитный устьичный аппарат. $\times 400$.

Т а б л и ц а II

Нижняя поверхность листа у видов *Chloranthus* (сканирующий электронный микроскоп): 1 — *Ch. angustifolius*, латероцитный устьичный аппарат, побочные клетки и клетки эпидермы с кутикулярными складками, $\times 780$, 2 — *Ch. serratus*, латероцитный устьичный аппарат, побочные клетки и клетки эпидермы с кутикулярными складками, $\times 600$.

Т а б л и ц а III

Нижняя эпидерма у видов *Sarcandra* (сканирующий электронный микроскоп): 1 — *S. glabra*, латероцитный устьичный аппарат, $\times 940$, 2 — *S. hainanensis*, латероцитный устьичный аппарат, $\times 720$.

Т а б л и ц а IV

Нижняя эпидерма у *Saururus* и *Anemopsis* (сканирующий электронный микроскоп): 1 — *S. cernuus*, энцислотный устьичный аппарат, $\times 940$, 2 — *A. californica*, устьице, окруженное розеткой из более или менее выраженных побочных клеток, $\times 860$.

Подписи к таблицам к ст. Л. Ю. Буданцева, Е. Р. Мохова

Т а б л и ц а I

Trochodendroides arctica (Heer) Berry: 1—6 — «*cocculifolia*», обр. 2075, 2065, 2079, 2038, 33, 71.

Т а б л и ц а II

Trochodendroides arctica (Heer) Berry: 1—3 — «*cocculifolia*», обр. 106, 2038, 159, 4—6 — «*ziziphifolia*», обр. 2057, 2041, 170.

Т а б л и ц а III

Trochodendroides arctica (Heer) Berry: 1—6 — «*populifolia*», обр. 167, 45, 30, 46, 161, 31; 4 — $\times 5$.

Т а б л и ц а IV

Trochodendroides arctica (Heer) Berry: 1—6 — «*cercidifolia*», обр. 1982, 81, 1975, 2019, 158.

Т а б л и ц а V

Trochodendroides arctica (Heer) Berry: 1 — «*ziziphifolia*», обр. 2053, 2—5 — «*cercidifolia*», обр. 19786, 163, 191, 29.

Т а б л и ц а VI

Trochodendroides arctica (Heer) Berry: 1—4 — «*tetracentrifolia*», обр. 1981, 1985, 160, 54; 4 — $\times 5$.

Т а б л и ц а VII

Trochodendroides arctica (Heer) Berry: 1—7 — «*cocculifolia*» (уклоняющаяся форма), обр. 129а, 129в, 127г, 128, 127а, б, 127а; 4, 7 — $\times 5$.

Т а б л и ц а I

1, 2 — *Padina evelinae* Vikulin sp. nov.: 1 — отпечаток слоевища покрыт аморфной фитолеммой без признаков анатомического строения, обр. 1/1397, БИН, н. миоцен, Вако-Жилье, Северный Кавказ, ум. 0.7; 2 — фрагмент поверхности отпечатка слоевища с концентрическими полосами и вертикальной исчерченностью, обр. 1/1397, БИН, $\times 5$. 3, 4 — *P. pavonica* (L.) Lamour., современная водоросль: 3 — характерное веерообразное слоевище с подошвой в виде ножки (у ископаемой водоросли подошва не сохранилась), окрестности п. Джубга, сублитораль (глуб. 2 м), на камнях, Черное море, сборы автора, нат. вел.; 4 — фрагмент поверхности слоевища (3) с концентрическими полосами и вертикальной исчерченностью, сборы автора, $\times 5$.

Подписи к таблицам к ст. Н. В. Гурьева

Т а б л и ц а I

Cinnamotum japonicum Siebold — современный вид (1, 2) и *C. takhtajanii* — ископаемый (3–6): 1 — лист наст. вел., 2 — то же, $\times 2.6$, 3 — обр. 1004, 4 — обр. 322, 5 — обр. 784, 6 — обр. 714, $\times 2$.

Т а б л и ц а II

Cinnamotum daphnoides Siebold et Zucc. — современный (1, 2, 13, 14) и *C. takhtajanii* Guryev sp. nov. (3–12): 1 — в. эпидерма, $\times 170$, 2 — н. эпидерма, $\times 170$, 3 — обр. 805, в. эпидерма, $\times 170$, 4 — обр. 811, н. эпидерма, $\times 170$, 5 — обр. 830, н. эпидерма, $\times 420$, 6 — обр. 832, н. эпидерма, $\times 420$, 7 — обр. 817, н. эпидерма, $\times 420$, 8 — обр. 817, в. эпидерма, $\times 420$, 9 — обр. 822, н. эпидерма, устьица, $\times 500$, 10 — обр. 832, н. эпидерма, устьица, $\times 500$, 11 — обр. 832, в. эпидерма, $\times 850$, 12 — обр. 832, н. эпидерма, устьица и осн. волоска, $\times 1650$, 13 — $\times 850$, 14 — $\times 850$. 9–14 — JSM-35C.

Подписи к таблицам

к ст. Г. В. Делле, М. П. Долуденко, В. А. Красиловой

Т а б л и ц а I

Angiopteris iberica Delle et Dolud. sp. nov., Грузия, окр. с. Цеси, р. Барула, келловей, колл. 3326 (ГИН АН СССР), обр. 10-67 (4–6 — сканирующий электронный микроскоп «JEOL», Япония): 1 — общий вид фертильного перышка, голотип, нат. вел., 2 — то же, $\times 10$, 3 — сорусы, $\times 20$ (деталь 1), 4 — сорусы, $\times 80$, 5 — спорангий, $\times 300$ (деталь 4), 6 — часть спорангия с невысыпавшимися спорами, $\times 120$.

Т а б л и ц а II

Angiopteris iberica Delle et Dolud. sp. nov., Грузия, окр. с. Цеси, р. Барула, келловей, колл. 3326 (ГИН АН СССР), обр. 10-67 (1–4 — сканирующий электронный микроскоп «JEOL», Япония): 1 — спорангий; видны продолговатые клетки наружного слоя стенки, утолщенные клетки верхушечного «кольца» и споры, $\times 300$, 2 — верхняя часть спорангия, $\times 700$ (деталь 1), 3 — споры, $\times 3000$, 4 — споры; отчетливо видна скульптура экзины, $\times 5000$.

Т а б л и ц а III

Angiopteris iberica Delle et Dolud. sp. nov., Грузия, окр. с. Цеси, р. Барула, келловей, колл. 3326 (ГИН АН СССР), обр. 10—67 (1—4 — сканирующий электронный микроскоп «JEOL», Япония): 1 — верхушка спорангия, отчетливо видны щель и верхушечная группа вздутых клеток, $\times 550$, 2 — нижняя часть спорангия со спорами; видны клетки наружного слоя стенки (темная часть фото внизу справа) и на краю щели 3 ребра, отвечающие 3 слоям, из которых состоит стенка, $\times 1800$, 3 — фрагмент соруса, видны 2 сросшихся (?), имеющих общую стенку спорангия с невысыпавшимися спорами, $\times 800$, 4 — фрагмент спорангия; видны споры и ряды клеток наружной стенки, внутри щели — поверхность тапетума с бугорками, $\times 1900$.

Т а б л и ц а IV

Angiopteris angustifolia Presl, Филиппины (3—5 — сканирующий электронный микроскоп «CWIKSCAN/100», США): 1 — общий вид фертильного перышка, нат. вел., 2 — верхняя часть перышка, $\times 5$ (деталь 1), 3 — раскрывающийся спорангий со спорами, $\times 200$, 4 — спора, $\times 2500$, 5 — скульптура экины, $\times 6000$ (деталь 4), 6 — *Angiopteris* sp., Вьетнам (оранжереи БИН АН СССР) — участок стерильного перышка; отчетливо виден характер жилкования, $\times 3$.

Т а б л и ц а V

Angiopteris evecta (Forst.) Hoffm., Австралия (4, 5 — сканирующий электронный микроскоп «CWIKSCAN/100», США): 1 — общий вид мелкого верхушечного фертильного перышка, нат. вел., 2 — фертильное перышко с раздвоенной верхушкой, нат. вел., 3 — общий вид фертильного перышка обычных размеров, нат. вел., 4 — средняя часть перышка; отчетливо видны характер жилкования и расположения сорусов, $\times 5$ (деталь 3), 5 — раскрывшийся спорангий со спорами, $\times 150$, 6 — спора, $\times 2500$.

Подписи к таблицам к ст. П. И. Дорофеева

Т а б л и ц а I

Мегаспоры, $\times 45$: 1—10 — *Selaginella reticulata* Dorof. et Welicz., 11—19 — *S. borysthenica* Dorof. et Welicz., 20—23 — *Salvinia aphtosa* Welicz., 24—27 — *S. tuberculata* Nikit.

Т а б л и ц а II

Плоды (1—25, $\times 12$, 26—28, $\times 26$): 1—4 — *Scirpus liratus* Dorof., 5—16 — *S. atroviroides* Dorof., 17—25 — *Eleocharis praemaximowiczii* Dorof., 26—28 — *Luronium praenatans* Dorof. и семена, $\times 20$: 29—32 — *Najas major-pliocenica* Dorof.

Т а б л и ц а III

Семена (1—3, $\times 6$, 4—9, $\times 19$, 10—13, $\times 12$): 1—3 — *Iris kryshstofovichii* Dorof., 4—9 — *Nymphaea pallida* Dorof., 10—13 — *Nuphar adveniformis* Dorof.

Т а б л и ц а IV

Эндокарпы, $\times 14$: 1—2 — *Sparganium crassum* Nikit., 3—10 — *S. fusicarpum* Dorof. и плоды, $\times 12$: 11—20 — *Carex blysmoides* Dorof., 21—24 — *C. paucifloroides* Welicz.

Т а б л и ц а V

Плоды (1—13, $\times 27$, 14—19, $\times 18$): 1—13 — *Ranunculus pusillus* Dorof., 14—19 — *Thalictrum pliocenicum* Dorof.

Т а б л и ц а VI

Пятилистовки, $\times 9$: 1—8 — *Spiraea gomeliana* Dorof., эндокарпы, $\times 9$: 9—14 — *Crataegus* cf. *rivularis* Nutt., эндокарп с 2 сторон, $\times 9$: 15, 16 — *Prunus* cf. *spinosa* L.

Т а б л и ц а VII

Плоды, $\times 7.3$: 1—8 — *Tilia tenuicarpa* Dorof. и эндокарпы, $\times 20$: 9—13 — *Sparganium goretzkyi* Dorof., 14 — *Acer* cf. *tataricum* L.

Т а б л и ц а VIII

Семена, $\times 30$: 1—14 — *Elatine pseudoalsinastrum* Dorof. et Welicz., 15—25 — *E. hydropiperoides* Dorof. et Welicz., 26—39 — *Hypericum foveolatum* Dorof.

Подписи к таблицам к ст. С. Г. Жилина

Т а б л и ц а I

1 — *Arecaceae* gen. indet., сборы С. Г. Жилина, 1983 г., ср. эоцен, Рыжаны, Житомирская обл., $\times 0.5$; 2—4 — *Doliosrobis certus* Bůžek, Holý et Kvaček, сборы С. В. Викулина и С. Г. Жилина, 1983 г., ср. эоцен, Полесское (Могильно), Житомирская обл.: 2, 4 — нат. вел., 3 — $\times 3$, фрагмент.

Т а б л и ц а II

1, 2 — sub nom. «*Banksia helvetica*» Neeg, обр. 14/59, БИН, сборы А. Иванова, ср. эоцен, Рыжаны, Житомирская обл.: 1 — нат. вел., 2 — $\times 2$; 3—5 — *Comptonia dryandriifolia* Brongn., сборы С. В. Викулина, С. Г. Жилина и В. П. Семенова, 1982 г., ср. эоцен, Вислое-II, Белгородская обл.; 3 — $\times 3$, 4 — нат. вел., 5 — то же, $\times 6$; 6, 7 — *C. acutifolia* Brongn., сборы С. Г. Жилина, 1983 г., ср. эоцен, Полесское (Могильно), Житомирская обл.: 6 — нат. вел., 7 — $\times 2$.

Т а б л и ц а III

1, 2 — *Myrsine sinuata* Baik. sp. nov., голотип, обр. 14/1641, БИН, ср. эоцен, Шевелево, Курская обл.: 1 — нат. вел., 2 — $\times 3$, фрагмент (Байковская, Коваль, 1968, табл. II, 5); 3—5 — *Leptospermis spicatus* Schmalh., сборы С. В. Викулина и С. Г. Жилина, 1983 г., ср. эоцен, Полесское (Могильно), Житомирская обл.: 3 — нат. вел., 4 — $\times 2.5$, 5 — $\times 5$; 6, 7 — *Doliosrobis certus* Bůžek, Holý et Kvaček, сборы С. В. Викулина и С. Г. Жилина, 1983 г., ср. эоцен, Полесское (Могильно), Житомирская обл.: 6 — нат. вел., 7 — $\times 3$; 8, 9 — *Alnus* sp., мужская сережка, сборы С. Г. Жилина и В. И. Сиренко, 1972 г., в. олигоцен, Змиев, Харьковская обл.: 8 — $\times 6$, 9 — $\times 13$.

Т а б л и ц а IV

1—4 — *Pterocarya paradisiaca* (Ung.) Pjinskaja, сборы С. Г. Жилина и В. И. Сиренко, 1972 г., в. олигоцен, Змиев, Харьковская обл.: 1 — нат. вел., 2 — $\times 2$, 3 — $\times 5$, фрагмент, 4 — $\times 16$, фрагмент.

Т а б л и ц а V

1—7 — *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer, сборы С. Г. Жилина и В. И. Сиренко, 1972 г., в. олигоцен, Змиев, Харьковская обл.: 1, 4, 6 — нат. вел., 2, 7 — $\times 3$, 3 — $\times 6$, 5 — $\times 3.5$.

Т а б л и ц а VI

1—7 — *Aprocynophyllum helveticum* Heer, сборы С. Г. Жилина и В. И. Сиренко, 1972 г., в. олигоцен, Змиев, Харьковская обл.: 1 — нат. вел., 2 — то же, $\times 2$, 3 — $\times 3$, фрагмент, 4 — $\times 4$, фрагмент, 5—7 — $\times 3$, фрагменты.

Т а б л и ц а VII

1—3 — *Zelkova zelkovifolia* (Ung.) Bůžek et Kotlaba, сборы С. Г. Жилина и В. И. Сиренко, 1972 г., в. олигоцен, Змиев, Харьковская обл.: 1 — нат. вел., 2 — $\times 3$, 3 — $\times 5$; 4—7 — *Strelitzia* sp., сборы С. Г. Жилина и В. И. Сиренко, 1972 г., в. олигоцен, Змиев, Харьковская обл.: 4 — обр. Z-2(1), нат. вел., 5 — то же, $\times 3$, фрагмент, 6 — то же, $\times 12$, фрагмент, 7 — обр. Z-2(2), $\times 4$; 8 — ? *Strelitzia* sp., сборы С. Г. Жилина и В. И. Сиренко, 1972 г., в. олигоцен, Змиев, Харьковская обл., обр. Z-1(1), $\times 12$.

Подписи к таблицам к ст. Г. П. Пнёвой

Т а б л и ц а I

1 — *Magnolia hypoleuca* Siebold et Zucc., современный лист, близкий к ископаемому, ум. 0.7; 2 — *M. takhtajanii* sp. n., голотип, почти целый крупный лист, отп. 41, колл. 500.

Т а б л и ц а II

1—3 — *Magnolia takhtajanii* sp. n., детали жилкования, $\times 3$, отп. 140, колл. 499; отп. 41, колл. 500; отп. 206, колл. 1709; 4 — *M. hypoleuca* Siebold et Zucc., деталь жилкования, $\times 3$.

Подписи к таблицам к ст. В. А. Самылиной

Т а б л и ц а I

1 — *Ginkgo biloba* L., устье, вид снаружи, $\times 750$. Парк БИН (Ленинград); 2 — *G. tzagajanica* Samyl., устье, вид снаружи, $\times 500$. Р. Буря, в 30 км от устья, поздний мел (даний), из колл. к работе: Константов, 1914; Музей им. Чернышева, колл. 370, обр. 18 (голотип); 3, 4 — *Sphenobaiera spectabilis* (Nath.) Florin (типовой вид), устье, вид снаружи, $\times 500$. Южная Швеция, поздний триас. Из колл. к работе: Nathorst, 1906; 5 — *S. czekanowskiana* (Heer) Florin, устье, вид снаружи, $\times 500$. Иркутский бассейн, Усть-Балей, ранняя юра. Из колл. к работе: Долуденко, Рассказова, 1972; ГИН, колл. 3342, обр. 119; 6 — *Eretmophyllum* sp., устье, вид изнутри, $\times 750$. Восточная Сибирь, р. Вилюй, ранний мел. Из колл. А. И. Киричковой; 7 — *Czekanowskia rigida* Heer (типовой вид), устье, вид снаружи, $\times 500$. Иркутский угольный бассейн, Усть-Балей, скв. 197, гл. 91.6—96.9 м, ранняя юра. Из колл. к работе: Долуденко, Рассказова, 1972; ГИН, колл. 3342, обр. 101; 8 — *C. vachrameevii* Kiritch. et Samyl., устье, вид снаружи, $\times 500$. Забайкалье, р. Витим, ранний мел. Из колл. к работе: Киричкова, Самылина, 1984; ВНИГРИ, колл. 815, обр. 32 (голотип); 9 — *Leptotoma kryshstofovichii* Srebrod. et Samyl., устье, вид снаружи, $\times 500$.

Забайкалье, Алтано-Кириная впадина, скв. 35, гл. 38 м, ранний мел. Из колл. к работе: Сребродольская, Самылина, 1984; Музей им. Чернышева, колл. 12168, обр. 4 (голотип); 10 — *Phoenicopsis angustifolia* Heer (типовой вид), устье, вид снаружи, $\times 500$. Иркутский угольный бассейн, с. Максимовщина, ранняя юра. Из колл. к работе: Долуденко, Рассказова, 1972; ГИН, колл. 3342, обр. 85; 11 — *Ph. enissejensis* Samyl., устье, вид снаружи, $\times 500$. Зап. Сибирь, окр. Красноярска, средняя юра. Из колл. к работе: Самылина, 1972; БИН, колл. 503, обр. 3 (изотип); 12 — *Ph. lebedevii* Samyl., устье, вид снаружи, $\times 500$. Р. Бурей, Азановская протока, поздняя юра. Из колл. к работе: Самылина, 1972; БИН, колл. 520, обр. 3 (голотип).

Т а б л и ц а II

1 — *Czekanowskia rigida* Heer (типовой вид), устье, вид изнутри, $\times 1000$. Иркутский бассейн, Усть-Балей, ранняя юра. Из колл. к работе: Долуденко, Рассказова, 1972; ГИН, колл. 3326, обр. 163; 2 — *C. ex gr. latifolia* Tur.-Ket., устьичный комплекс, вид изнутри, $\times 1000$. Южный Казахстан, Пак-Пак, скв. 38, гл. 27.8—32.5 м, юра. Из колл. к работе: Турутанова-Кетова, 1936; 3 — *C. yachrameevii* Kiritch. et Samyl., устьичный комплекс, вид изнутри, $\times 1000$. Забайкалье, р. Витим, ранний мел. Из колл. к работе: Киричкова, Самылина, 1984; ВНИГРИ, колл. 815, обр. 32 (голотип); 4 — *C. ex gr. rigida* Heer, устьичный комплекс с сохранившейся внутренней стенкой замыкающих клеток, $\times 1000$. Окр. Красноярска, с. Подсопки, средняя юра. Из колл. к работе: Тесленко, 1962; СНИИГИМС, обр. М/1295.

Т а б л и ц а III

1 — *Phoenicopsis doludenkoe* Samyl., устьичный комплекс, вид изнутри, $\times 1000$. Р. Зея, поздняя юра. Из колл. к работе: Лебедев, 1965; ГИН, колл. 19, обр. 52; 2 — *Ph. mirabilis* (Florin) Samyl., устьичный комплекс, вид изнутри, $\times 600$. Восточная Сибирь, р. Алдан. Из колл. к работе: Самылина, 1963; БИН, колл. 501, обр. 511; 3, 4 — *Ph. densinervis* Samyl., устьичный комплекс, вид изнутри, $\times 500$; 4 — сохранилась внутренняя стенка замыкающих клеток. Урал, окр. г. Туранска, скв. 1-Р, гл. 1001-1007 м, ранний мел. Из колл. к работе: Самылина, 1972; БИН, колл. 520, обр. 4 (голотип); 6 — *Ph. lebedevii* Samyl., устьичный комплекс, вид изнутри, $\times 500$. Р. Бурей, поздняя юра. Из колл. к работе: Самылина, 1972; БИН, колл. 520, обр. 3 (голотип); 6 — *Ph. vassilevskiana* Samyl., устьичный комплекс, вид изнутри, $\times 500$. Восточная Сибирь, р. Алдан, ранний мел. Из колл. к работе: Самылина, 1963; БИН, колл. 501, обр. 424 (голотип).

Т а б л и ц а IV

1, 2 — *Ginkgo biloba* L., устье, вид изнутри, 1 — $\times 1500$, 2 — $\times 750$. Батумский ботанический сад и парк БИН (Ленинград); 3 — *G. pilifera* Samyl., устье, вид изнутри, $\times 1000$. О. Новая Сибирь, поздний мел (сенон). Из колл. к работе: Василевская, 1958; НИИГА, обр. 4008; 4, 5 — *G. tzagajanica* Samyl., устье с утраченной (3) и сохранившейся (4) внутренней стенкой замыкающих клеток, вид изнутри, $\times 900$. Р. Бурей, в 30 км от устья, поздний мел (дань). Из колл. к работе: Константов, 1914; Музей им. Чернышева, колл. 370, обр. 18; 6 — *Ginkgo* sp., устье, вид изнутри, $\times 1000$. Басс. р. Печоры, скв. 202, гл. 464.5—477.5 м, поздний триас. Из колл. к работе: Храмова, 1977; ВНИГРИ, колл. 728, обр. 148; 7 — *G. huttonii* (Sternb.) Heer, устье, вид изнутри, $\times 750$. Йоркшир, Англия, средняя юра. Из колл. к работе: Долуденко, Лебедев, 1972; ГИН, колл. 3335, обр. 24.

Т а б л и ц а V

1 — *Eretmophyllum boroldaicum* Orlovsk., устье, вид изнутри, $\times 500$. Южный Казахстан, хр. Кара-Тау, Боролдай, средняя юра. Из колл. к работе:

Долуденко, Орловская, 1976; Ин-т зоологии АН КазССР, колл. 273, обр. 736; 2 — *Eretmophyllum* sp., устье, вид изнутри, $\times 1000$. Зап. Сибирь, Канско-Ачинский бассейн, средняя юра. БИН, колл. 541, обр. 1; 3, 4 — *Leptotoma vilujensis* Kiritsch. et Samyl., устье с утраченной (3) и сохранившейся (4) внутренней стенкой замыкающих клеток, вид изнутри, $\times 1000$. Вост. Сибирь, р. Марха (басс. р. Лены), ранний мел. Из колл. к работе: Киричкова, Самылина, 1979; ВНИГРИ, колл. 815, обр. 74 (голотип); 5 — *L. kryshstofovichii* Srebrod. et Samyl., устьичный комплекс, вид изнутри, $\times 1000$. Восточное Забайкалье, Алтано-Кыринская впадина, скв. 35, гл. 38 м, ранний мел. Из колл. к работе: Сребродольская, Самылина, 1984; Музей им. Чернышева, колл. 12168, обр. 4 (голотип); 6 — *Baiera* ex gr. *ahnertii* Kryshst., устьичный комплекс, вид изнутри, $\times 1000$. Зап. Сибирь, Канско-Ачинский бассейн, средняя юра, БИН, колл. 541, обр. 2.

Таблица VI

1, 2 — *Sphenobaiera spectabilis* (Nath.) Florin, устьичный комплекс, вид изнутри, $\times 1000$ (1) и 500 (2). Южная Швеция, поздний триас. Из колл. к работе: Nathorst, 1906; 3 — *S. ex gr. angustiloba* (Heer) Florin, устье, вид изнутри, $\times 900$. Восточная Сибирь, р. Алдан, ранний мел. Из колл. к работе: Самылина, 1963; БИН, колл. 501, обр. 141; 4 — *S. uninervis* Samyl., устье, вид изнутри, $\times 1000$. Восточная Сибирь, р. Алдан, ранний мел. Из колл. к работе: Самылина, 1963; БИН, колл. 501, обр. 134; 5 — *Kalantarium* sp., устьичный комплекс, вид изнутри, $\times 500$. Басс. р. Печоры, средний-верхний триас. Из колл. С. Н. Храмовой.

Подписи к таблицам к ст. Н. С. Снигиревой

Таблица I

1 — *Paurodendron fraipontii* (Leclercq) Fry. Фрагмент поперечного среза ризоморфы с звездчатой ксилемой и 10 группами протоксилемы. Препарат № 861/147/1а, верхняя часть угольного пласта I₃, шахта 12 Ольховатка, $\times 30$. 2 — участок среза окаменелого торфа, переполненного остатками медуллоз. Препарат № 861/102/2а, угольный пласт I₃, шахта Чайкино Южная, $\times 6$.

Таблица II

1 — *Lepidodendron vasculare* Binney. Угольный пласт k₈, шахта Первомайская. Продольный срез лигулы внутри листовой подушки; видны клетки трансфузионной паренхимы, которые подходят к основанию лигулы, а также мелко-клеточная ткань лигулы, клетки которой сохранили содержимое. Препарат № 450/15/5в, $\times 300$. 2—5 — *Amyelon radicans* (Will.) Will. Угольный пласт I₃, шахта Кантарная: 2 — поперечный срез корня, препарат 861/339/2с, $\times 8$; 3 — участок поперечного среза древесины и первичной ксилемы, препарат тот же, $\times 110$; 4 — фрагмент радиальной стенки трахеиды с точечной поровостью, препарат № 861/339/3с, $\times 450$; 5 — несколько скошенный тангентальный срез древесины; видны низкие однорядные лучи, препарат тот же, $\times 110$.

Подписи к таблицам к ст. А. Л. Тахтаджяна, Е. Ф. Кутузкиной

Таблица I

Populus praediversifolia Takht. et Kutuzk. sp. nov., в. сармат, Мангюс (Арм. ССР): 1, 5, 6, 8, 10, 12 — отпечатки листьев различной формы, 7, 9, 11 — то же, $\times 2$, 2, 13 — то же, $\times 3$; *P. diversifolia* Schrenk: 3 — лист гербария (Армения), 4 — то же, $\times 2$, 14 — лист линейной формы, 15 — то же, $\times 00$, 16 — раскрытая коробочка, 17 — то же, $\times 3$, 18 — нераскрытая коробочка.

Т а б л и ц а II

Ilex aquifolium L. s. l.: 1, 3, 5, 7, 9, 11 — отпечатки листочков и их частей, 2, 4, 6, 8, 10, 12 — то же, $\times 5$, $\times 2$, $\times 3.5$, $\times 3.5$, $\times 3$, $\times 3$, 13 — листья гербария, Ленкорань, близ сел. Веля-чюля (Азербайджан), 14, 16, 18 — листья гербария, Ленкорань, близ р. Билазар (Азербайджан), 15, 17 — то же, $\times 2$.

Т а б л и ц а III

Populus praediversifolia Takht. et Kutuzk.: 1 — отпечаток правой половины листа, 2, 4, 8, 10 — раскрытые и закрытые коробочки, 3, 5, 9, 11 — то же, $\times 3$; *P. diversifolia* Schrenk: 6 — раскрытая коробочка, гербарий (Армения), 7 — то же, $\times 3$; *Pistacia lentiscus* L.: 12, 14, 16, 18, 20, 22, 24 — отпечатки листочков различной формы, 13, 15, 17, 19, 21, 23 — то же, $\times 2.5$, $\times 3$, $\times 4$, 25 — лист гербария, 26, 27 — листочки того же листа.

Т а б л и ц а IV

Rhamnus cf. *alaternus* L.: 1, 4 — отпечатки листьев, 2, 5 — то же, $\times 3$, 3 — то же, $\times 4$; *Rh. alaternus* L.: 6—9 — листья гербария, Алжир, La Calla; *Cistus* sp.: 10, 11 — отпечаток листа, нат. вел. и $\times 3$, 12, 13 — *C. ladoniferus* L., лист гербария, Испания; *Helianthemum* sp.: 14, 15 — отпечаток листа, нат. вел. и $\times 3$, 16, 17 — *H. chamaecistus* (Mill.) var. *hirsuta* Gross., вершина Маркхотского хребта (Краснодарский край).

Подписи к таблицам к ст. И. А. Шилкиной

Т а б л и ц а I

1—5 — *Keteleeriaoxylon fokinii* Shilk., sp. nov., голотип, колл. 680, обр. 8, пос. Рудничный, Кировская обл., нижн. мел (валанджин): 1 — поперечный срез, $\times 210$, 2 — радиальный срез, очередная поровость на стенках трахеид, $\times 450$, 3 — радиальный срез: граница годичных слоев, тяж древесинной паренхимы и супротивная и очередная поровость на стенках трахеид, $\times 210$, 4 — тангентальный срез: лучи и вертикальный смоляной ход, $\times 210$, 5 — радиальный срез: поры на полях перекреста, $\times 450$.

Т а б л и ц а II

1—5 — *Protocedroxylon kryshstofovichii* Shilk., sp. nov., голотип, колл. 680, обр. 29, пос. Рудничный, н. мел: 1 — поперечный срез, $\times 110$, 2 — радиальный срез, видна древесная паренхима на границе слоев, $\times 240$, 3 — радиальный срез: краевая клетка луча (лучевая трахеида?) и пористые стенки лучевых клеток, $\times 450$, 4 — тангентальный срез: видны перегородчатые трахеиды с узелками на перегородках, $\times 240$, 5 — радиальный срез, $\times 240$.

Т а б л и ц а III

1—7 — *Protocedroxylon ronkinii* Shilk., sp. nov., 1—4 — голотип, колл. 730, обр. 25. О. Бегичева, в. юра (в. келловей): 1 — поперечный срез: узкие годичные слои, $\times 110$, 2, 3 — радиальный срез: типы поровости трахеид, $\times 240$, 4 — тангентальный срез, $\times 110$; 5—7 — колл. 725, обр. 1/57у. Зап. берег Анабарской губы, ср. юра (тоарский ярус). Сборы В. Н. Сакса: 5 — поперечный срез, $\times 110$, 6 — радиальный срез: поровость трахеид, $\times 450$, 7 — тангентальный срез, $\times 110$.

Т а б л и ц а IV

1—4 — *Xenoxylon jakutiense* Shilk., sp. nov., голотип, колл. 691, обр. 1/335. Р. Буолкалах, левый приток р. Оленек; н. мел: 1 — поперечный срез, $\times 120$, 2 — радиальный срез, поры на полях перекреста, $\times 400$, 3 — радиальный срез: поровость трахеид, $\times 400$, 4 — тангентальный срез, $\times 120$.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Байковская Т. Н. Новые виды растений из нижнетретичных отложений Райчихинска Амурской обл.	5
Баранова М. А. Сравнительно-стоматографическое исследование сем. <i>Chloranthaceae</i> . . .	12
Буданцев Л. Ю., Мохов Е. Р. Морфологическая изменчивость листьев и таксономия рода <i>Trochodenroides</i> в раннеэоценовой флоре западной Камчатки	19
Викулин С. В. Находка бурой водоросли <i>Padina</i> в нижнемиоценовых отложениях Северного Кавказа	27
Гурьев Н. В. Остатки циннамомоидных листьев из среднесарматских отложений окрестностей г. Крымска (Северный Кавказ)	29
Делле Г. В., Долуденко М. П., Красилов В. А. Первая находка в СССР юрского <i>Angiopteris Hoffmanni</i> (<i>Marattiaceae</i>)	38
Дорофеев П. И. О плиоценовой флоре дер. Дворец на Днепре	44
Жилин С. Г. Смена экологических типов флоры на Украине и юге Среднерусской возвышенности в конце палеогена—начале неогена	72
Ильинская И. А. Изменение флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен	84
Пиёва Г. П. Новый вид магнолии из позднеолигоценовой флоры Аштутаса (Вост. Казахстан)	112
Самылина В. А. Сравнительно-стоматографическое изучение гипнковых и чекановскиевых: первые итоги применения электронного сканирующего микроскопа	119
Снигиревская Н. С. История и значение палеоботанического исследования окаменелых торфов в угольных пластах Донецкого бассейна	126
Тахтаджян А. Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые	135
Тахтаджян А. Л., Кутузкина Е. Ф. К позднесарматской флоре Мангюся (Армянская ССР)	143
Щакина И. А. Ископаемые древесины Северной Евразии	150
Из научного наследия А. Н. Криштофовича. Растительные остатки из эоценовых железистых песчаников южного Урала	156
Подписи к таблицам	164

УДК 561:551.781(571.61)

Байковская Т. Н. Новые виды растений из нижнетретичных отложений Райчихинска Амурской обл. — В кн.: Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986, с. 5—12.

Описаны эоценовые растения из Райчихинска, среди которых новыми видами являются *Spatholobus borealis* Baik. (отпечатки листочков) и *Mallotus macarangioides* Baik. (отпечатки листьев). Интересны также находки *Cercis* sp. (отпечатки бобов), *Dalbergia* sp.? (отпечаток боба), *Erythrina* sp. (отпечаток листочка). Библиогр. 5 назв. Ил. 3 (табл.-вкл.).

УДК 581.6/9

Баранова М. А. Сравнительно-стоматографическое исследование сем. *Chloranthaceae*. — В кн.: Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986, с. 12—19.

На основании исследования 22 видов сем. *Chloranthaceae*, представляющих все роды семейства, дана его стоматографическая характеристика. Рассмотрены стоматографические признаки представителей семейств *Piperaceae*, *Saururaceae* и *Trimeniaceae*. В сем. *Chloranthaceae* установлены латероцитный тип устьичного аппарата, который отсутствует в семействах *Piperaceae*, *Saururaceae*, *Trimeniaceae*. Библиогр. 40 назв. Ил. 4 (табл.-вкл.).

УДК 561:551.781.4 (571.66)

Буданцев Л. Ю., Мохов Е. Р. Морфологическая изменчивость листьев и таксономия рода *Trochodendroides* в раннеэоценовой флоре западной Камчатки. — В кн.: Проблемы палеоботаники. — Л.: Наука, 1986, с. 19—27.

Значительная морфологическая изменчивость листьев р. *Trochodendroides* сильно затрудняет таксономическую дифференциацию рода. Изучение и анализ формы и жилкования листьев из захоронения на р. Анадырка (около 100 экз.) позволил в качестве классификационной основы подразделить выборку листьев на морфотипы, внешне сходные с современными таксонами: «*cocculifolia*», «*cercidifolia*», «*populifolia*», «*ziziphifolia*», «*tetracentrifolia*» и т. д. Библиогр. 19 назв. Ил. 7 (табл.-вкл.).

УДК 561.273:551.782.1 (470.6)

Викulin С. В. Находка бурой водоросли *Padina* в нижнемiocеновых отложениях Северного Кавказа. — В кн.: Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986, с. 27—29.

В статье описывается отпечаток слоевища водоросли, отнесенный автором к новому виду *Padina evelinae* Vikulin sp. nov. из верхнемайкопских отложений Северного Кавказа и сближаемый с современными видами бурых водорослей порядка диктиотовых — *P. pavonica* (L.) Lamour. и *P. arborescens* Holmes. В ископаемом состоянии представители рода *Padina* Adanson еще не описывались в литературе. Присутствие представителей диктиотовых в раннем миоцене Северного Кавказа свидетельствует о экологической обстановке тепловодного морского палеобассейна. Библиогр. 5 назв. Ил. 1 (табл.-вкл.).

УДК 561:551.782.13 (470.6)

Гурьев Н. В. Остатки циннамомоидных листьев из среднесарматских отложений окрестностей г. Крымска (Северный Кавказ). — В кн.: Проблемы палеоботаники. — Л.: Наука, 1986, с. 29—38.

Описан новый вид *Cinnamotum takhtajanii*. Кутикулы прекрасной сохранности позволили получить детальные данные световой и электронной микроскопии о чертах сходства и различия с европейскими и кавказскими видами *Daphnogene* Unger и *Cinnamotophyllum* Kräusel et Weyland и современными видами *Cinnamotum*. Библиогр. 23 назв. Ил. 5 (3 рис. + 2 табл.-вкл.). Табл. 1.

Делле Г. В., Долуденко М. П., Красилов В. А. Первая находка в СССР юрского *Angiopteris Hoffmann* (*Marattiaceae*). — В кн.: Проблемы палеоботаники. — Л.: Наука, 1986, с. 38—44.

Впервые в ископаемых флорах Советского Союза найден папоротник из рода *Angiopteris Hoffm.* — современного обитателя тропиков восточного полушария, представителя древнейшей группы эвспораангиатных мараттиевых папоротников. Описан новый вид *A. iberica Delle et Dolud. sp. nov.* из нижнеюрских, келловейских, песчаных глин по р. Барула, окрестности с. Цеси (Грузия). Полученные данные позволяют считать род *Angiopteris Hoffm.* наряду с *Ginkgo L.* и *Marattia Swartz* еще одним «живым ископаемым», примером длительного эволюционного консерватизма. Библиогр. 32 назв. Ил. 5 (табл.-вкл.).

УДК 561:551.782.2 (477)

Дорофеев П. И. О плиоценовой флоре дер. Дворец на Днепре. — В кн.: Проблемы палеоботаники. — Л.: Наука, 1986, с. 44—72.

Излагаются результаты многолетнего изучения позднеплиоценовой лесной флоры дер. Дворец Гомельской области, насчитывающей 126 таксонов. Анализируется состав дворцовой флоры в связи с историей флоры плиоцена и его стратиграфией. Описаны 32 новых вида. Библиогр. 14 назв. Ил. 15 (7 рис.+8 табл.-вкл.).

УДК 561:551.78 (477)

Жилин С. Г. Смена экологических типов флоры на Украине и юге Среднерусской возвышенности в конце палеогена—начале неогена. — В кн.: Проблемы палеоботаники. — Л.: Наука, 1986, с. 72—84.

Рассмотрение палеоботанических и стратиграфических материалов показало, что процесс преобразования субтропической флоры волинского типа в теплоумеренную флору тургайского типа был не резким, как считалось ранее, но постепенным. Применение термина «полтавская» флора А. Н. Кристофовича приводит к путанице в стратиграфических и палеофитогеографических понятиях. Предлагается использовать вместо «полтавской» флоры термин «флора волинского экологического типа» (кратко «волинская флора»), а вместо «Полтавской ботанико-географической области» — «Тетисовая область среднего—позднего эоцена». Библиогр. 91 назв. Ил. 7 (табл.-вкл.).

УДК 561:551.763.3/.782.1 (479.25)

Ильинская И. А. Изменение флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен. — В кн.: Проблемы палеоботаники. — Л.: Наука, 1986, с. 84—112.

Проверкой по коллекциям всех определений из позднего мела—миоцена Зайсанской впадины установлено 290 форм ископаемых растений, из которых 213 определены до вида; их распространение дано в сводной таблице. Впадина в позднем мелу входила в теплоумеренную гренландскую, в эоцене — в субтропическую полтавскую, а в позднем олигоцене — в теплоумеренную тургайскую флористические области. Библиогр. 43 назв. Ил. 2. Табл. 1.

УДК 561:551.781.5 (574.4)

Пнёва Г. П. Новый вид магнолии из позднеолигоценовой флоры Ашутаса (Вост. Казахстан). — В кн.: Проблемы палеоботаники. — Л.: Наука, 1986, с. 112—119.

Описан новый вид крупнолистной магнолии. Изучение коллекций, собранных В. К. Василенко, и ревизия старого материала позволили получить полную характеристику *M. takhtajanii* во флоре Ашутаса и установить, что она представлена в ней одним видом, близким к современному японскому виду *M. hypoleuca Siebold et Zucc.* (= *M. obovata* Thunb.) из секции *Rytidospermum*. Библиогр. 9 назв. Ил. 6 (4 рис.+2 табл.-вкл.).

УДК 561.46:537.533.35

Самылина В. А. Сравнительно-стоматографическое изучение гинкговых и чекановскиевых: первые итоги применения электронного сканирующего микроскопа. — В кн.: Проблемы палеоботаники. — Л.: Наука, 1986, с. 119—126.

Определены основные признаки устьиц и устьичных комплексов, которые могут быть использованы в качестве таксономических (родов и надродовых таксонов). Показано своеобразие устьиц листьев чекановскиевых, что лишний раз убеждает в самостоятельности этой группы голосеменных. Устьица листьев растений, относимых ныне к гинкговым, неоднородны. Среди них можно выделить по крайней мере три типа. Возможно, они соответствуют таксонам в ранге семейства — *Ginkgoaceae*, *Sphenobaieraceae* и *Pseudotoreliaceae*. Библиогр. 37 назв. Ил. 9 (3 рис.+6 табл.-вкл.).

Снигиревская И. С. История и значение палеоботанического исследования окаменелых торфов в угольных пластах Донецкого бассейна. — В кн.: Проблемы палеоботаники. — Л.: Наука, 1986, с. 126—135.

Излагается история изучения окаменелых торфов, известных под названием угольных почек, в каменных углях Донбасса. Показано значение работ М. Д. Залесского и интерпретации исходного растительного материала углей и характера растительности болот среднего карбона Донбасса. Дан краткий обзор результатов палеоботанического исследования окаменелых торфов в некоторых каменных углях бассейна. Библиогр. 64 назв. Ил. 2 (табл.-вкл.).

УДК 581.4/5

Тахтаджян А. Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые. — В кн.: Проблемы палеоботаники. — Л.: Наука, 1986, с. 135—143.

Предложен новый вариант системы сосудистых растений (исключая цветковые), доведенный до семейств. Учтены все высшие таксоны, основанные на вымерших растениях. Система значительно отличается от прежних построений автора. Библиогр. 19 назв.

УДК 561:551.782.13 (479.25)

Тахтаджян А. Л., Кутузкина Е. Ф. К позднесарматской флоре Мангюса (Армянская ССР). — В кн.: Проблемы палеоботаники. — Л.: Наука, 1986, с. 143—150.

Настоящая статья посвящена описанию растительных форм, являющихся элементами различных растительных сообществ, которые были распространены в Мангюсе в позднем сармате: *Pistacia lentiscus*, *Rhamnus alaternus*, *Ilex acutifolium* и *Cistus* sp. Интересна находка *Populus praediversifolia* разнообразием форм отпечатков листьев и большим числом плодов-коробочек. Библиогр. 8 назв. Ил. 6 (2 рис.+4 табл.-вкл.).

УДК 561

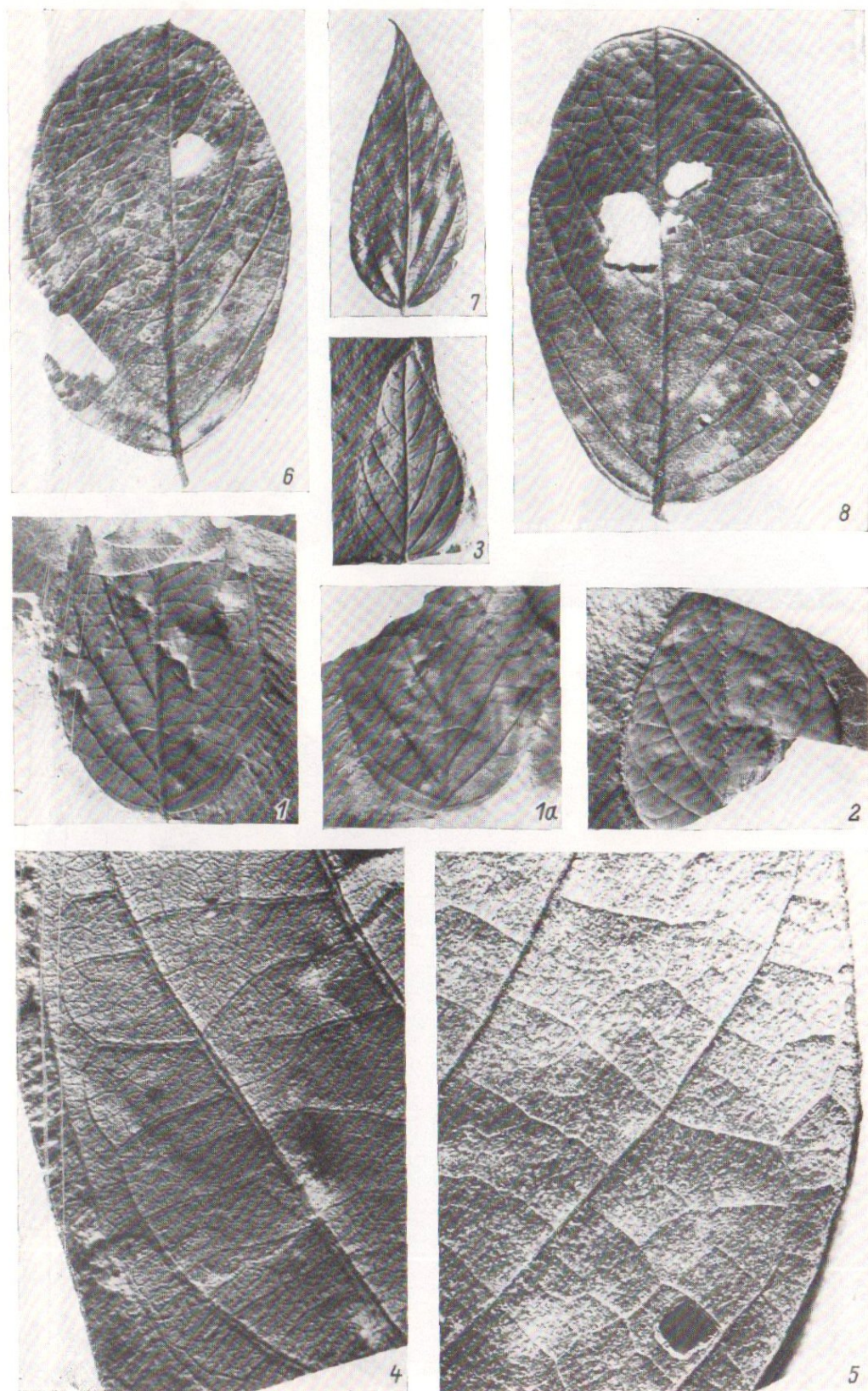
Шилкина И. А. Ископаемые древесины Северной Евразии. — В кн.: Проблемы палеоботаники. — Л.: Наука, 1986, с. 150—155.

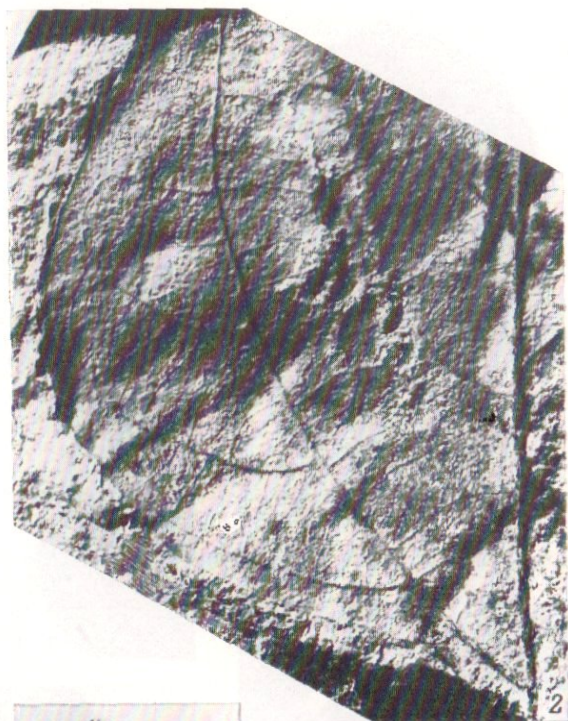
Описаны 4 новых вида ископаемых древесины: *Keteleerioxylon fokinii*, *Protocedroxylon kryshfovichii*, *P. ronkinii*, *Xenoxylon jakutiense* из мезозоя Северной Евразии. Библиогр. 4 назв. Ил. 4 (табл.-вкл.).

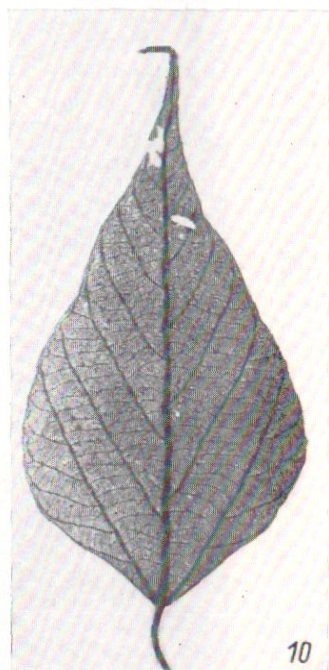
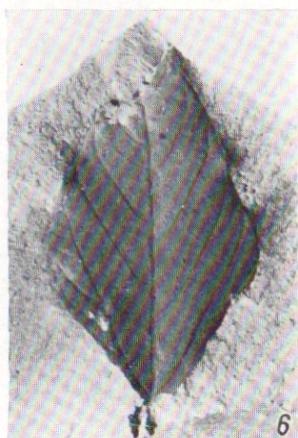
УДК 561:551.781.4 (470.5)

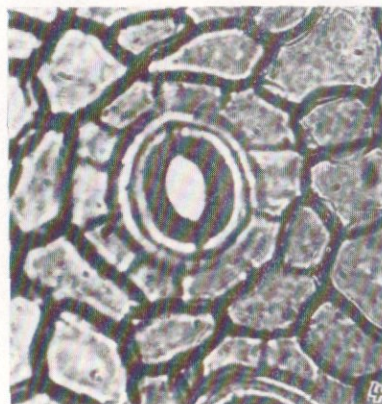
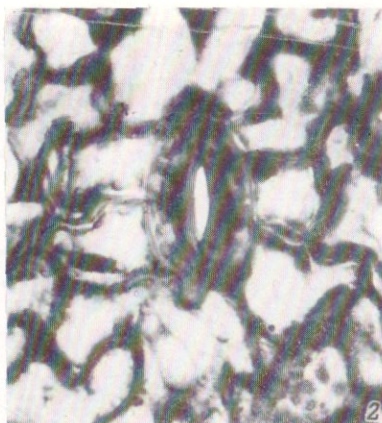
Криштофович А. Н. Растительные остатки из эоценовых железистых песчаников южного Урала. — В кн.: Проблемы палеоботаники. — Л.: Наука, 1986, с. 156—163.

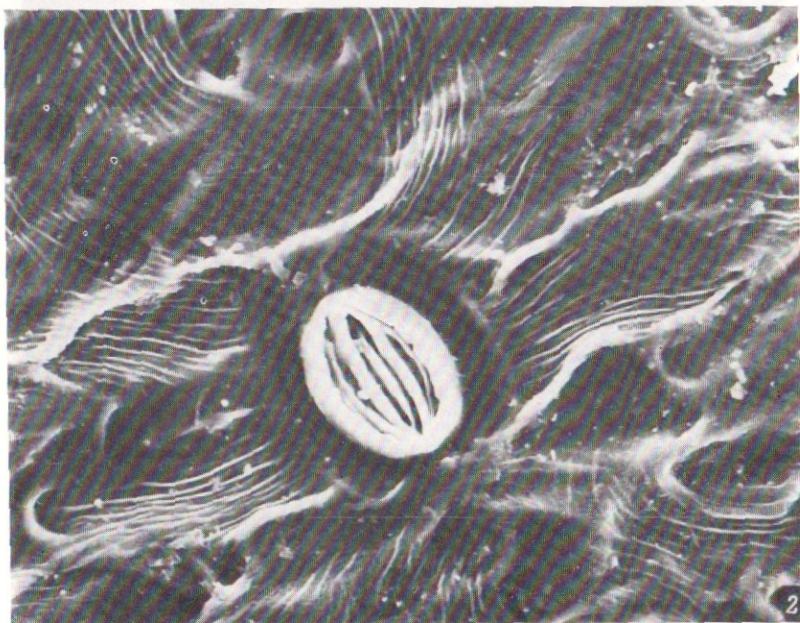
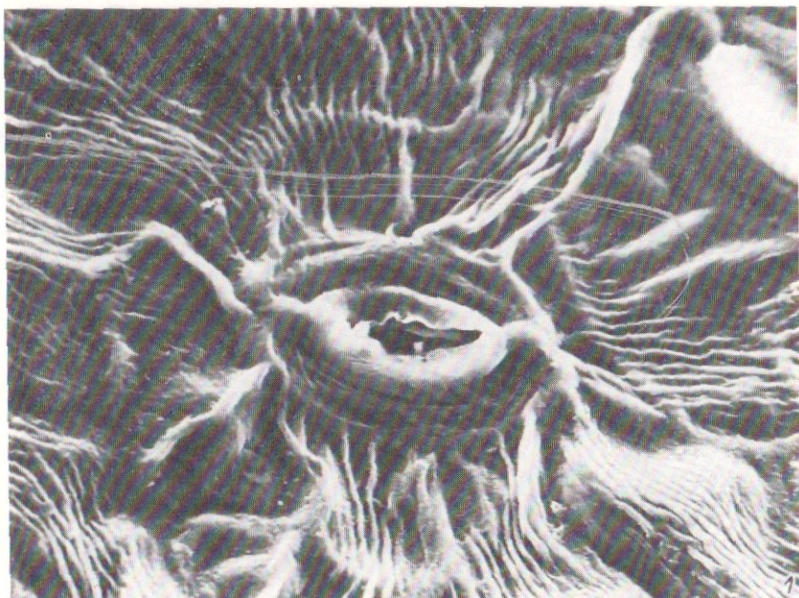
Описывается небольшая эоценовая флора из района Романкуля по сборам А. А. Петренко. Отпечатки листьев двудольных и выподнения веточек хвойных сохранились в красновато-коричневом плотном песчанике без каких бы то ни было следов углистого вещества. Несомненно эоценовая флора, состоящая из вечнозеленых растений и имеющая связи с палеоценовой. Библиогр. 8 назв. Ил. 2.

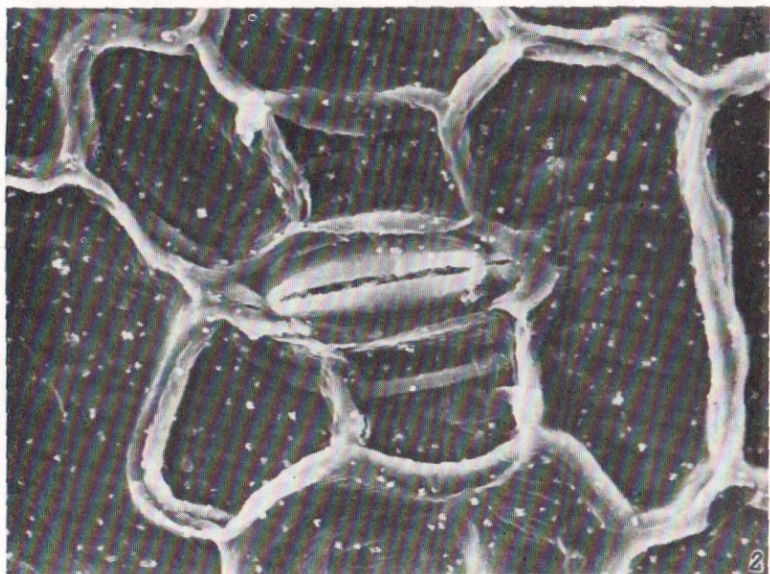
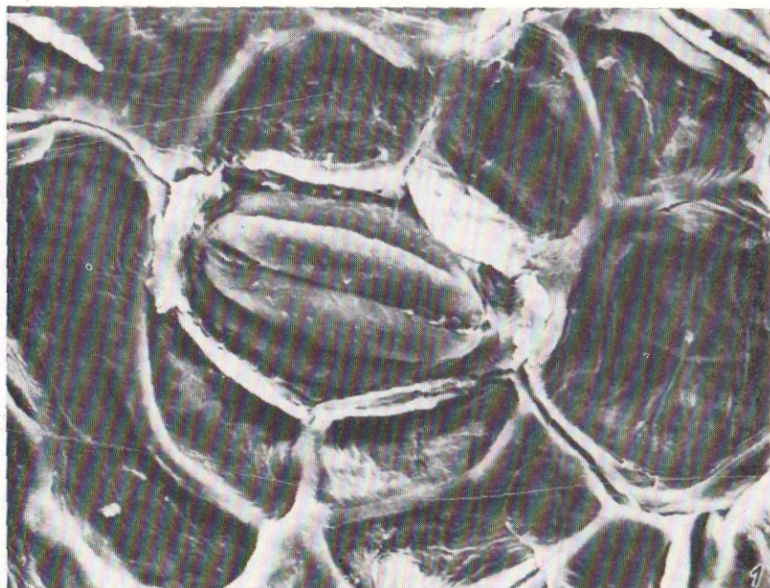


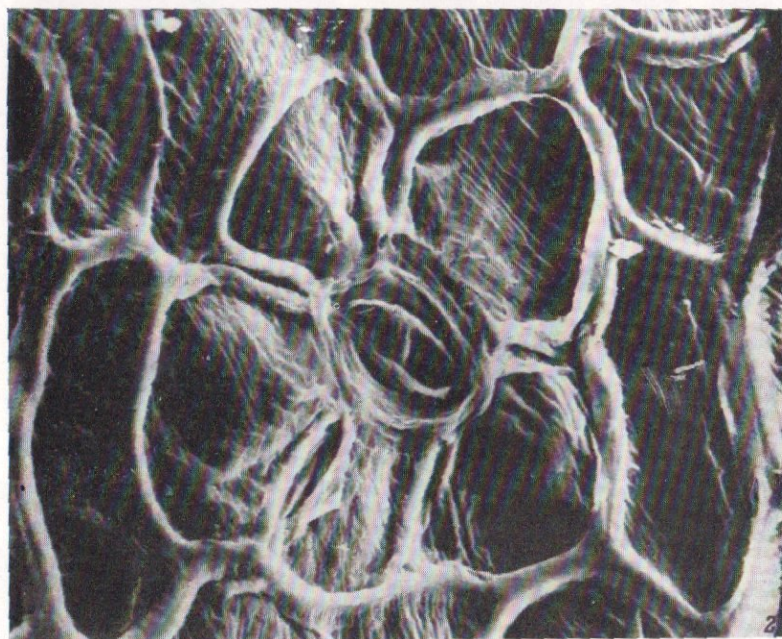
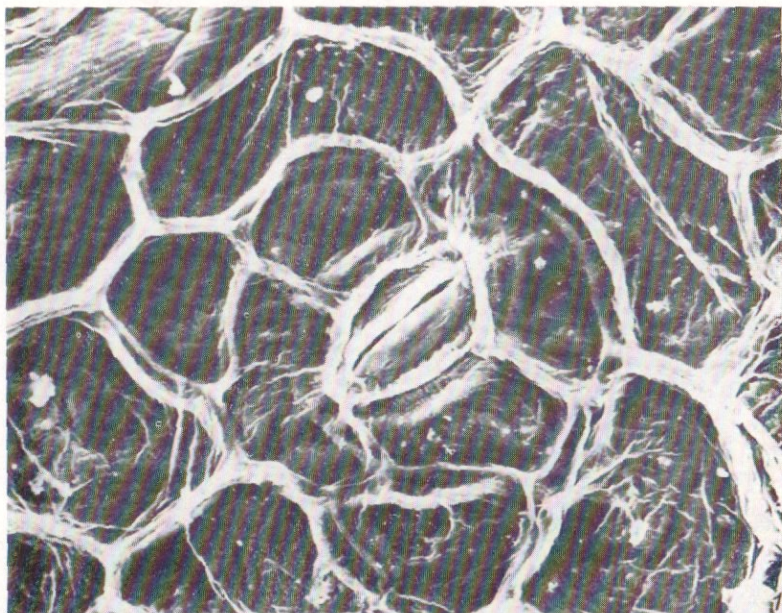


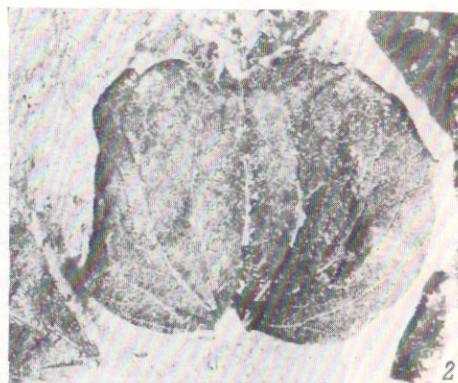


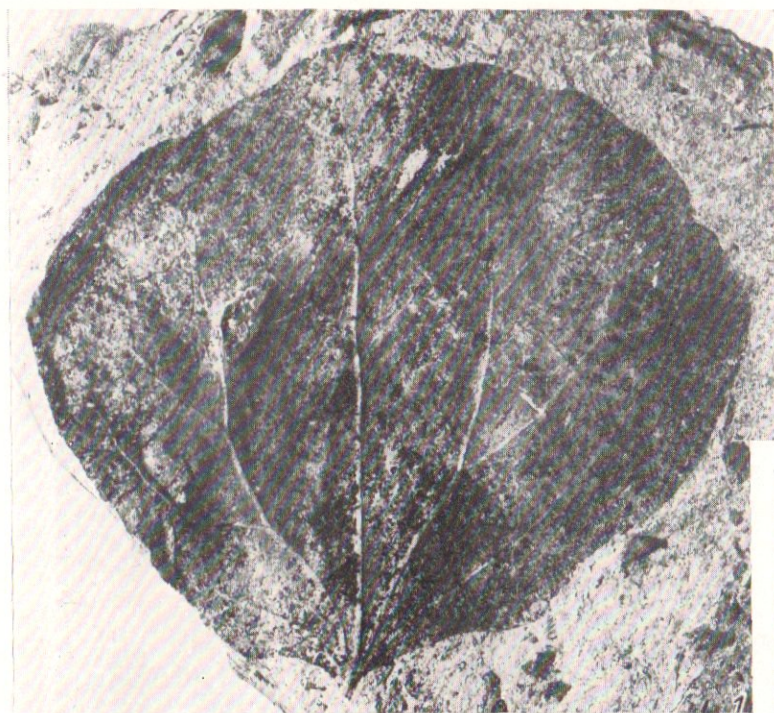


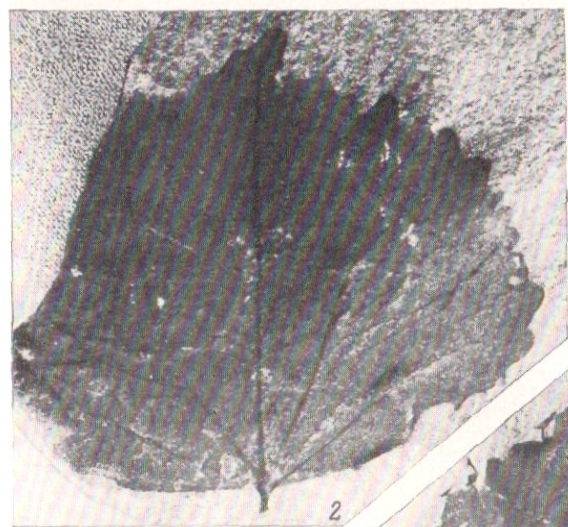
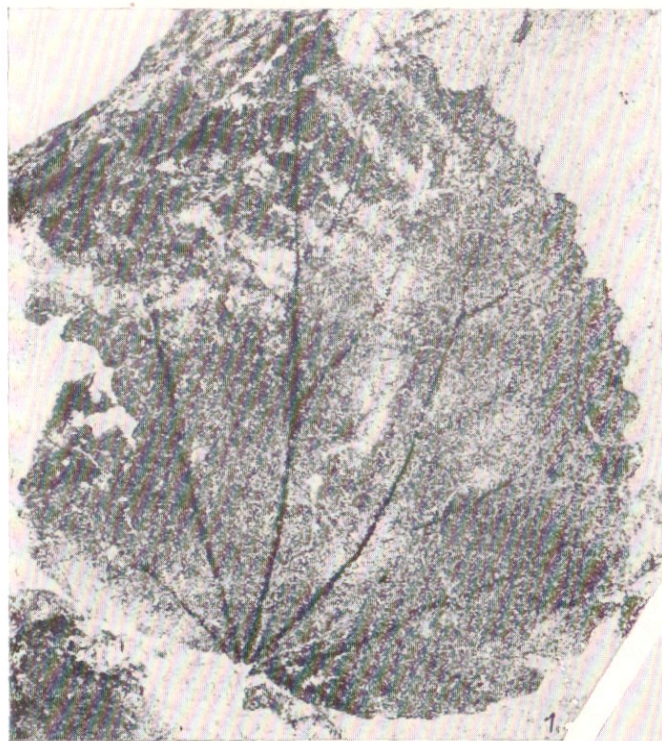


















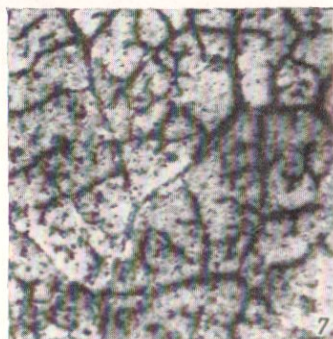
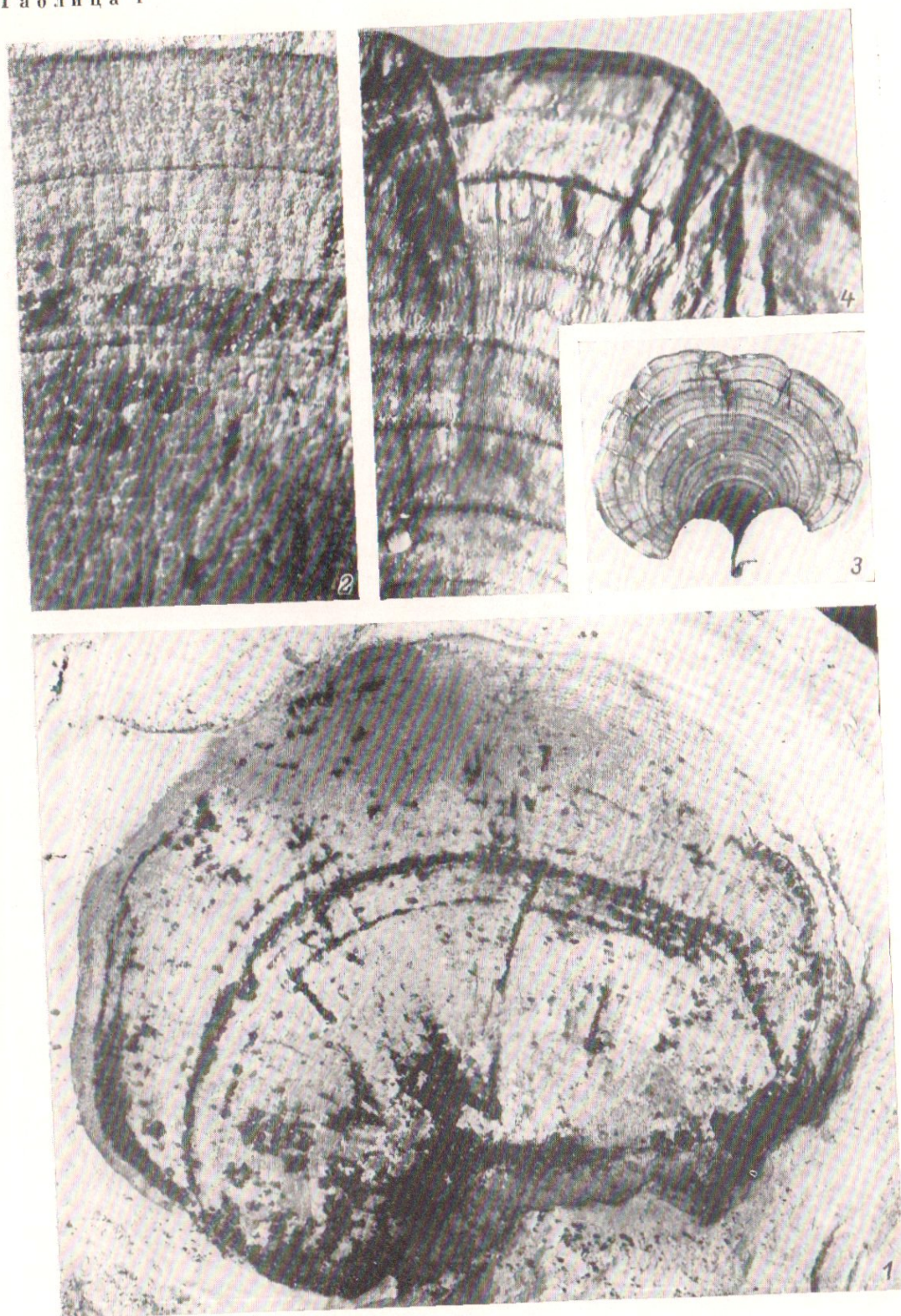
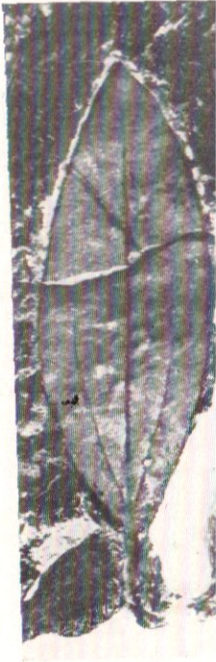
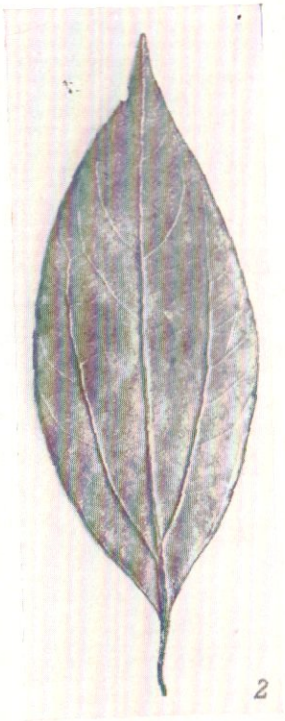
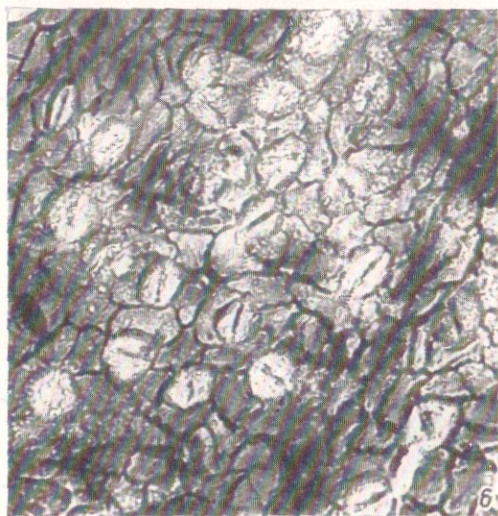
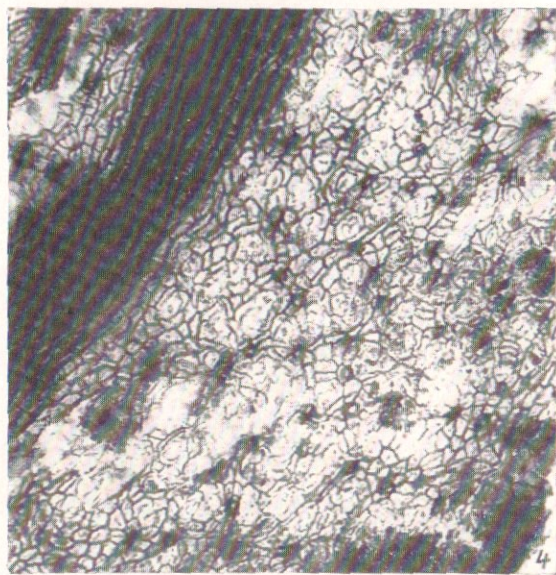
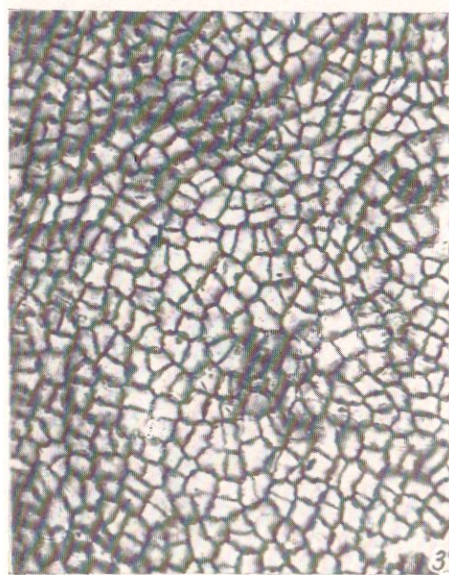
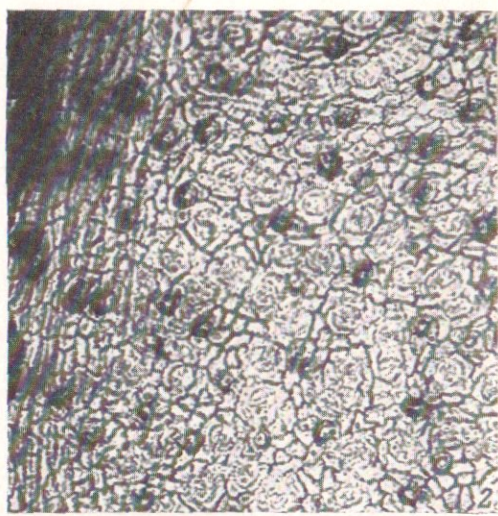
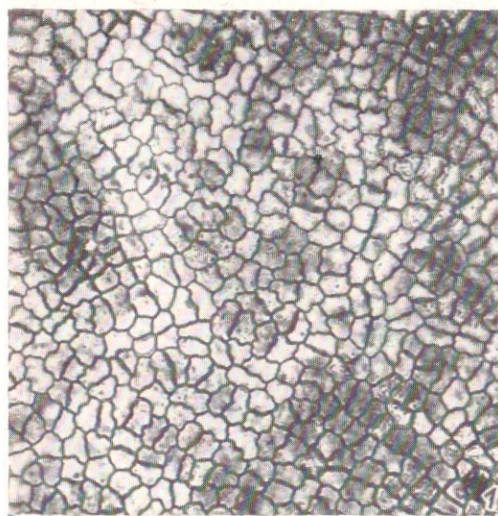
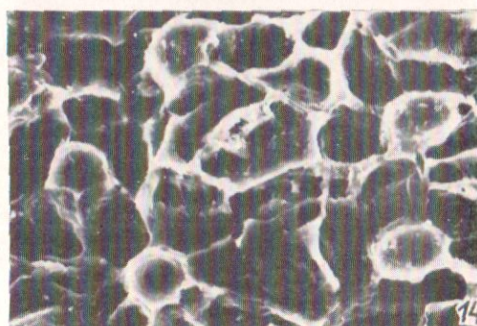
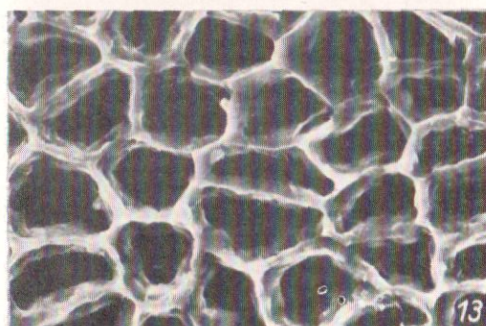
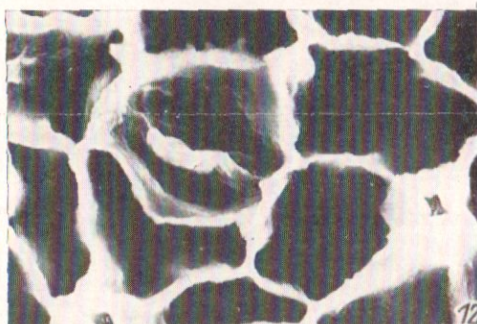
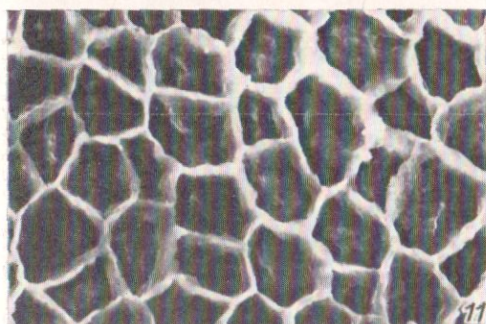
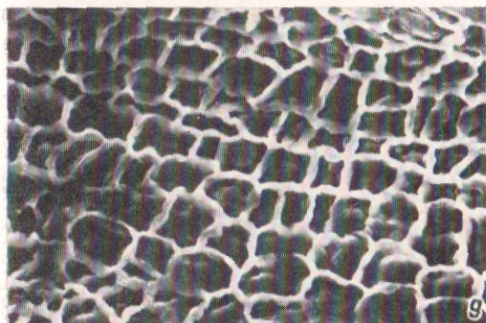
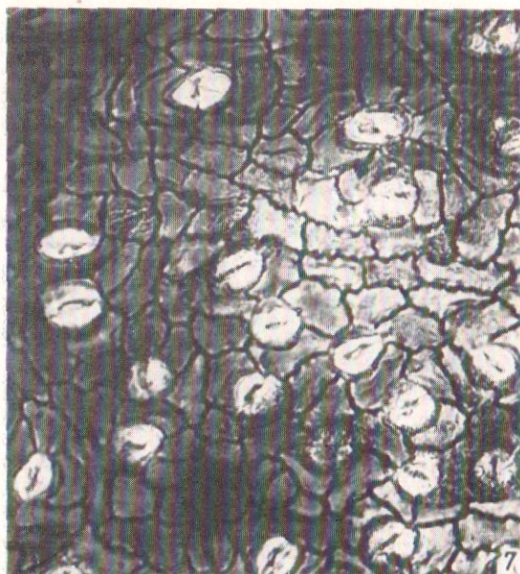


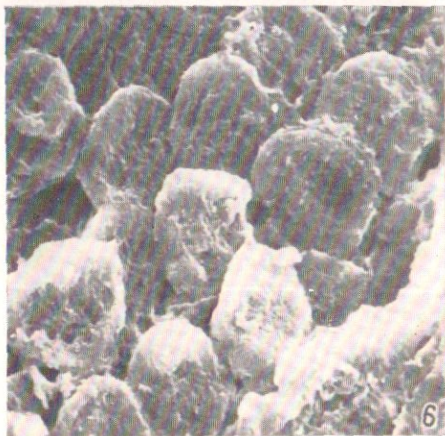
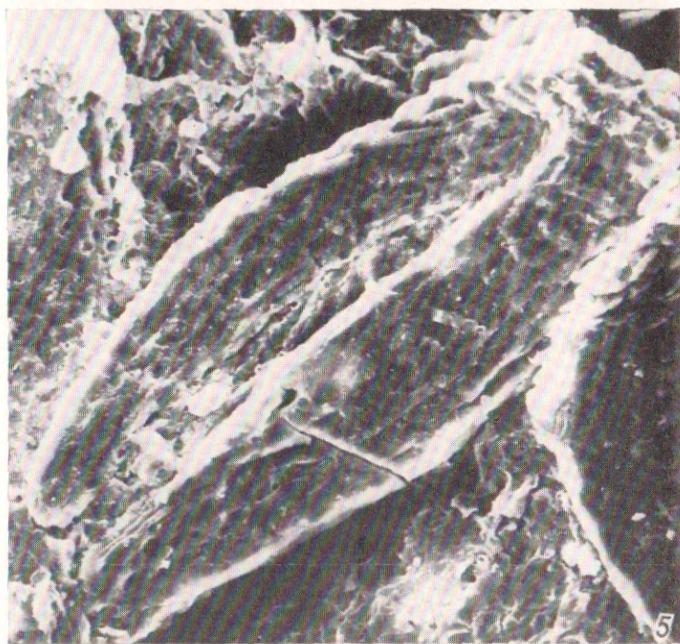
Таблица 1

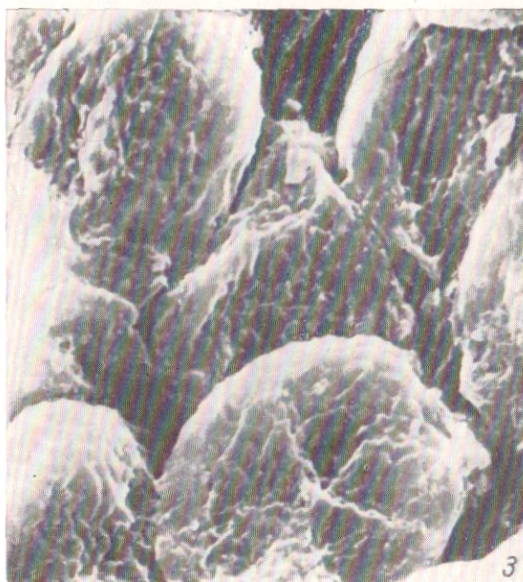
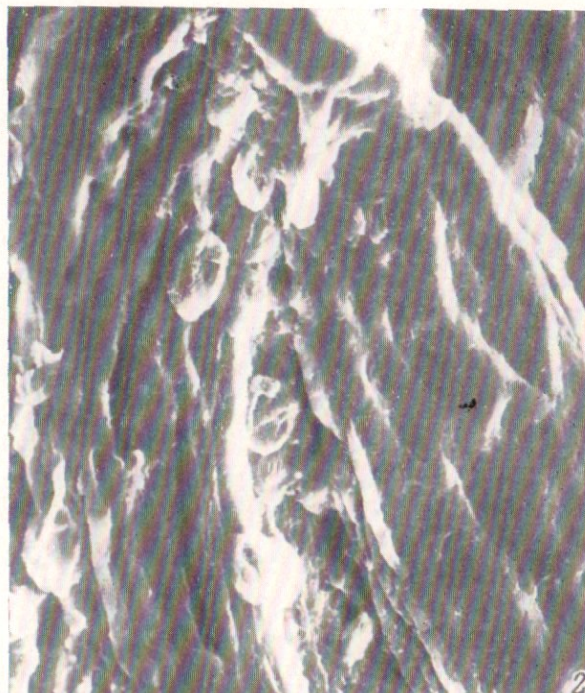


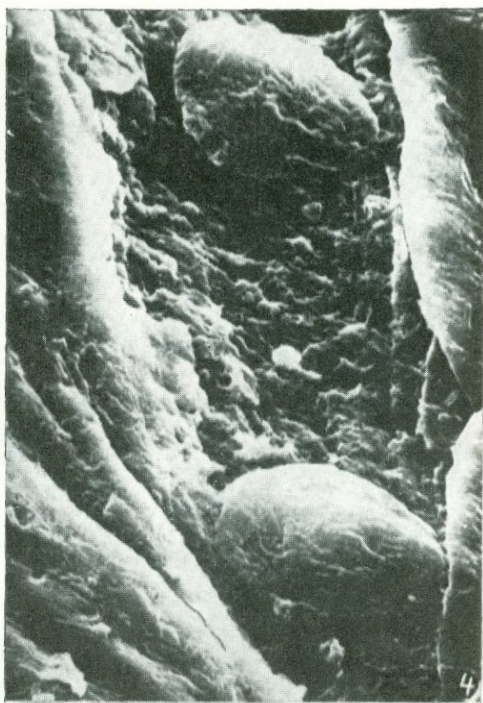
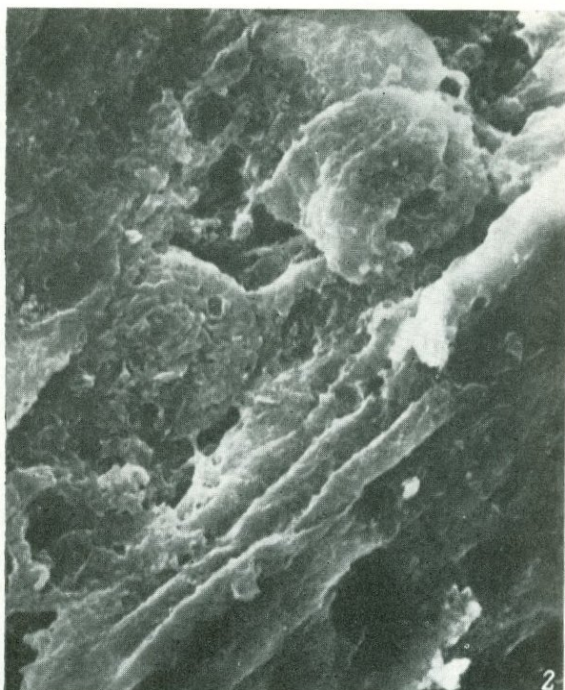
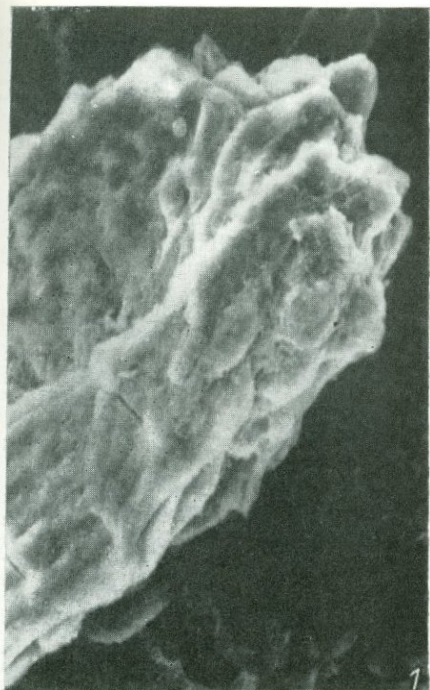


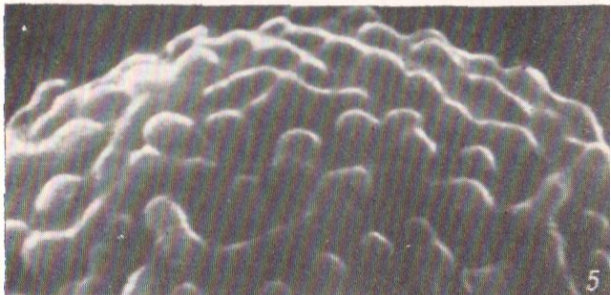
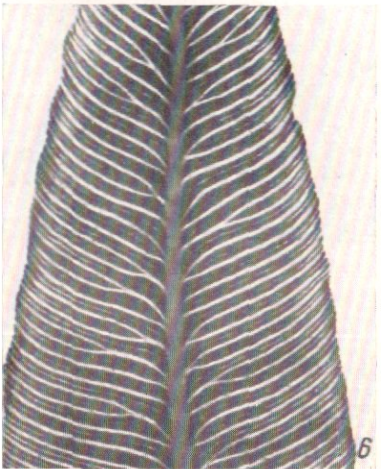
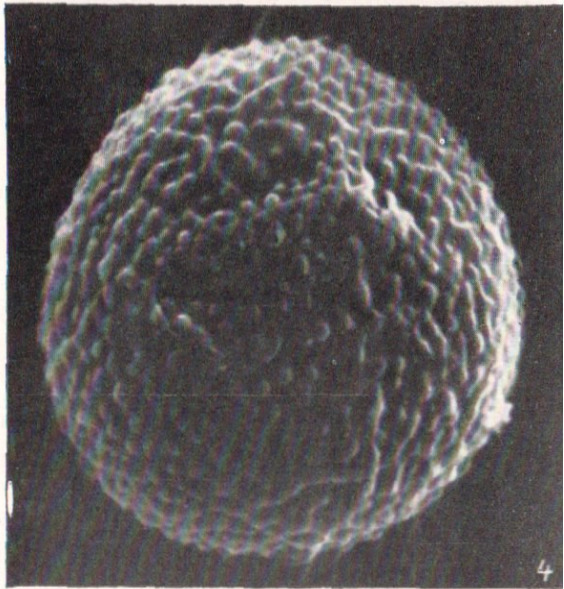
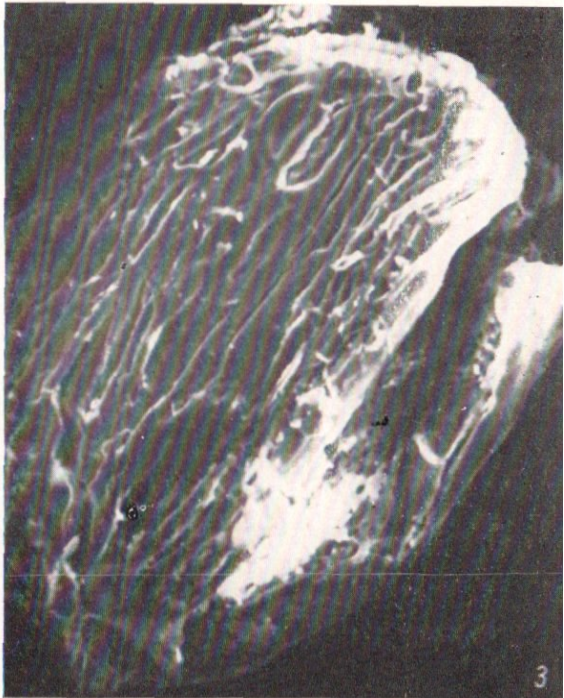
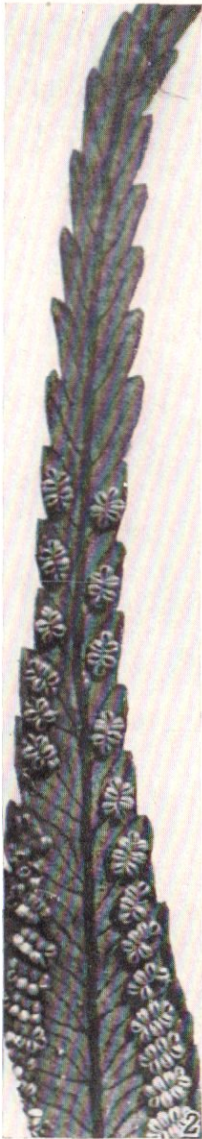


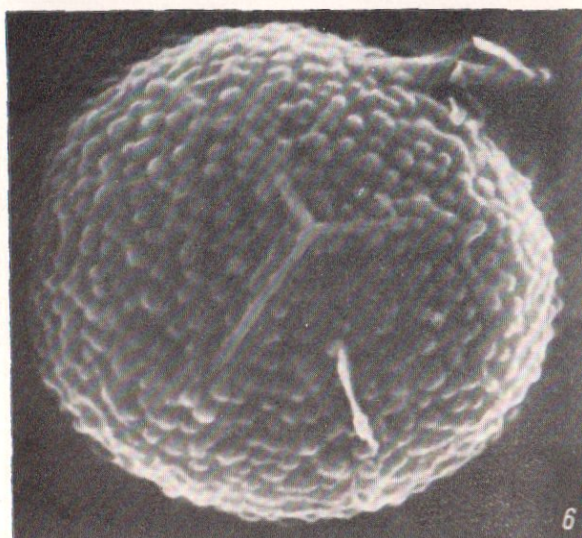
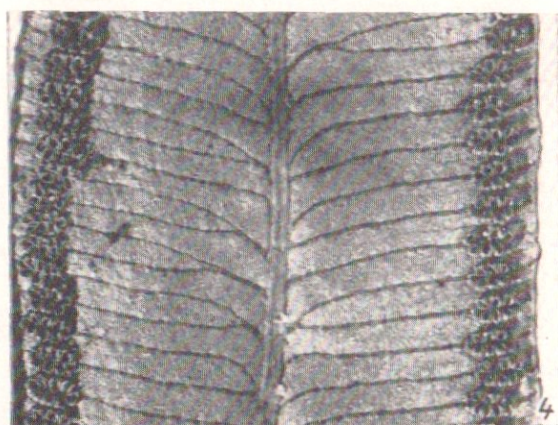
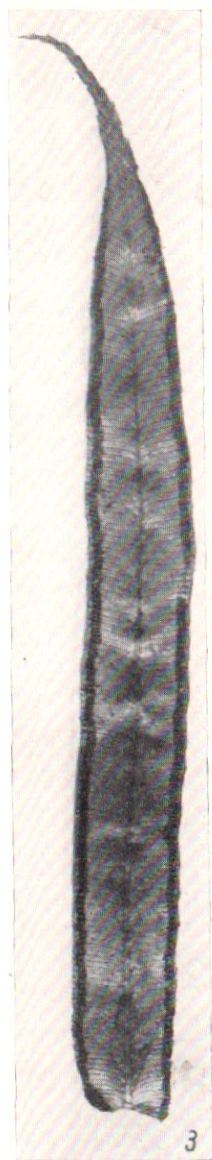


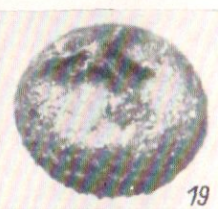
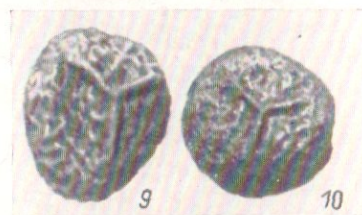
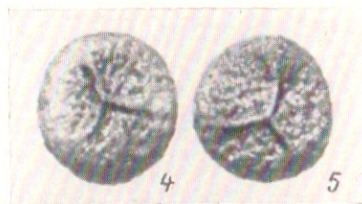


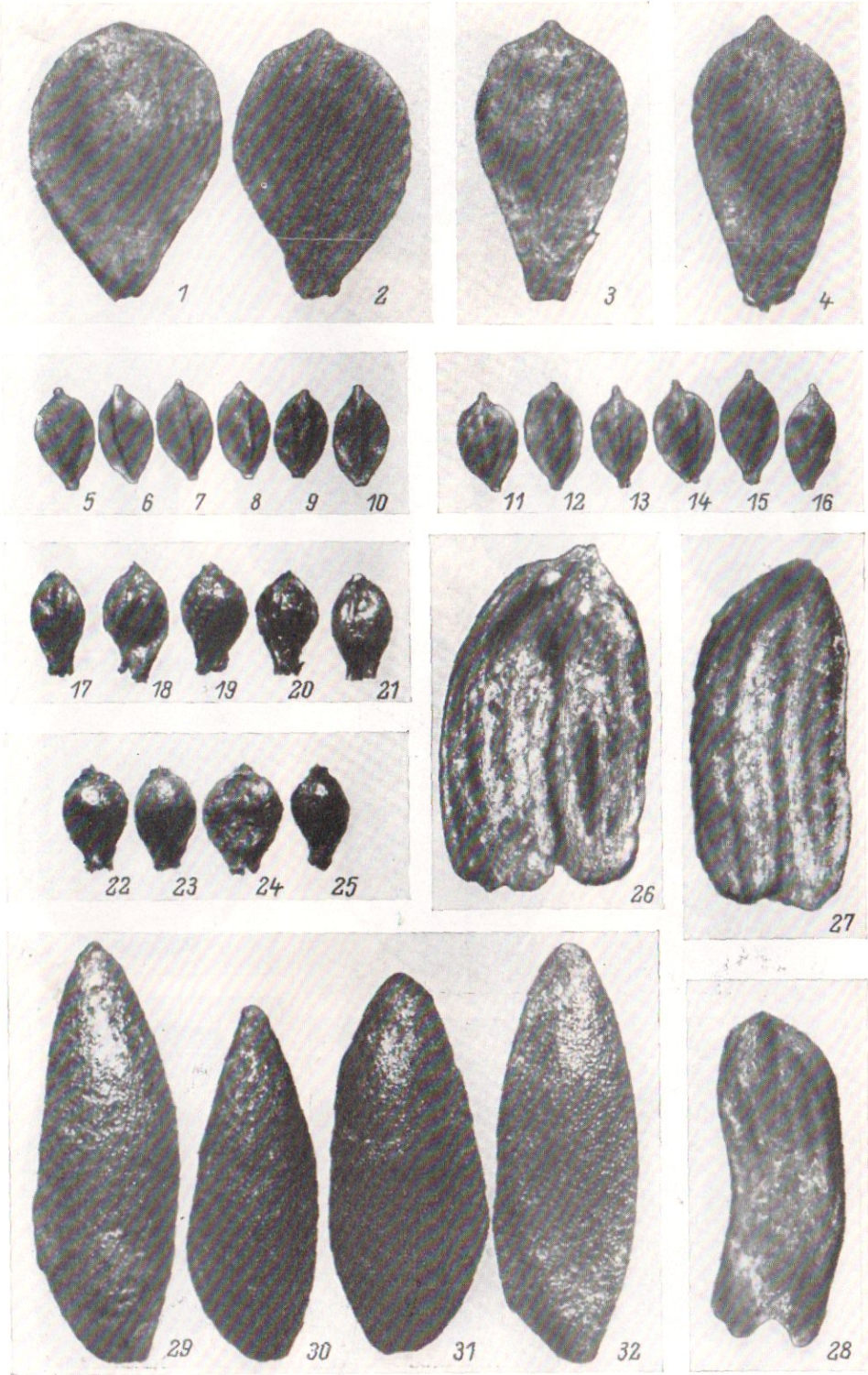




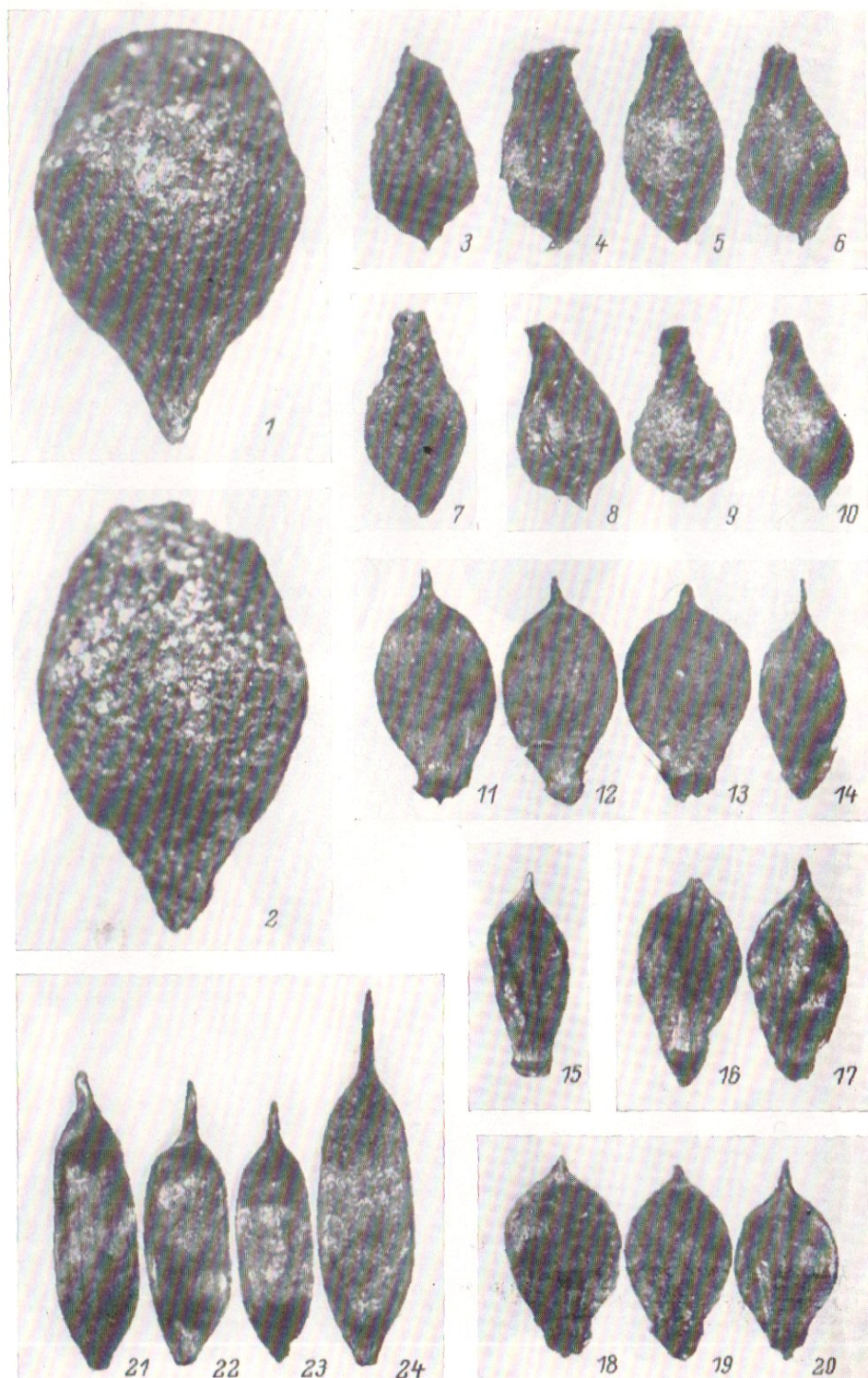


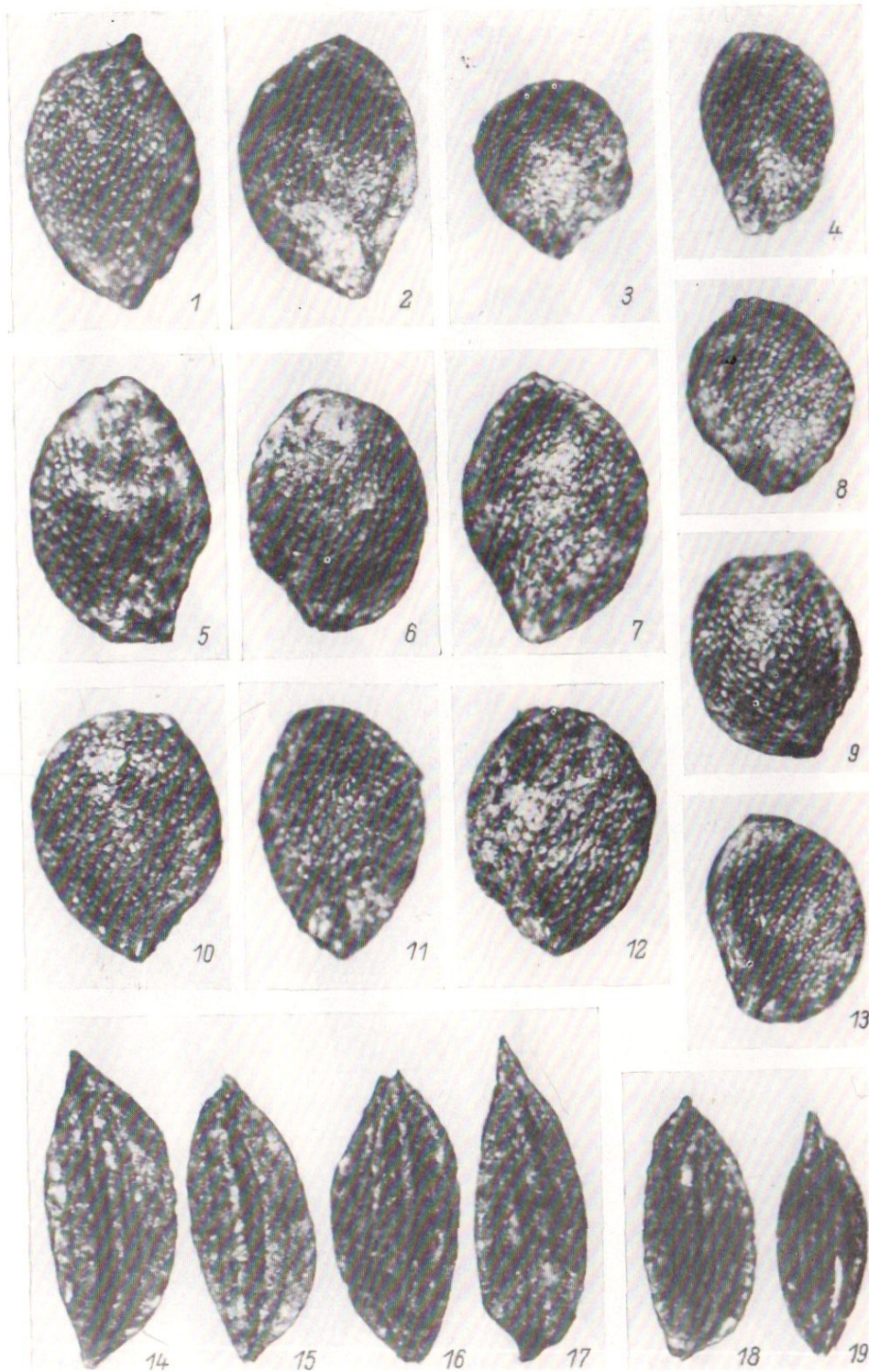


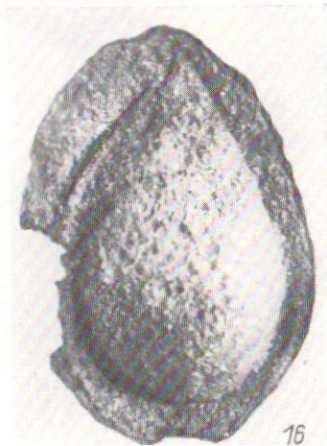
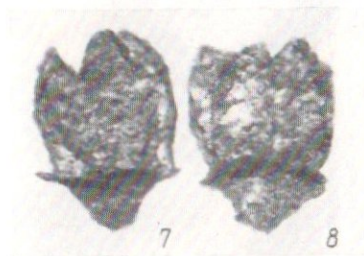
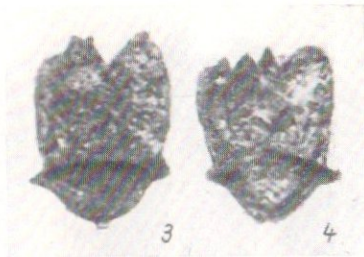


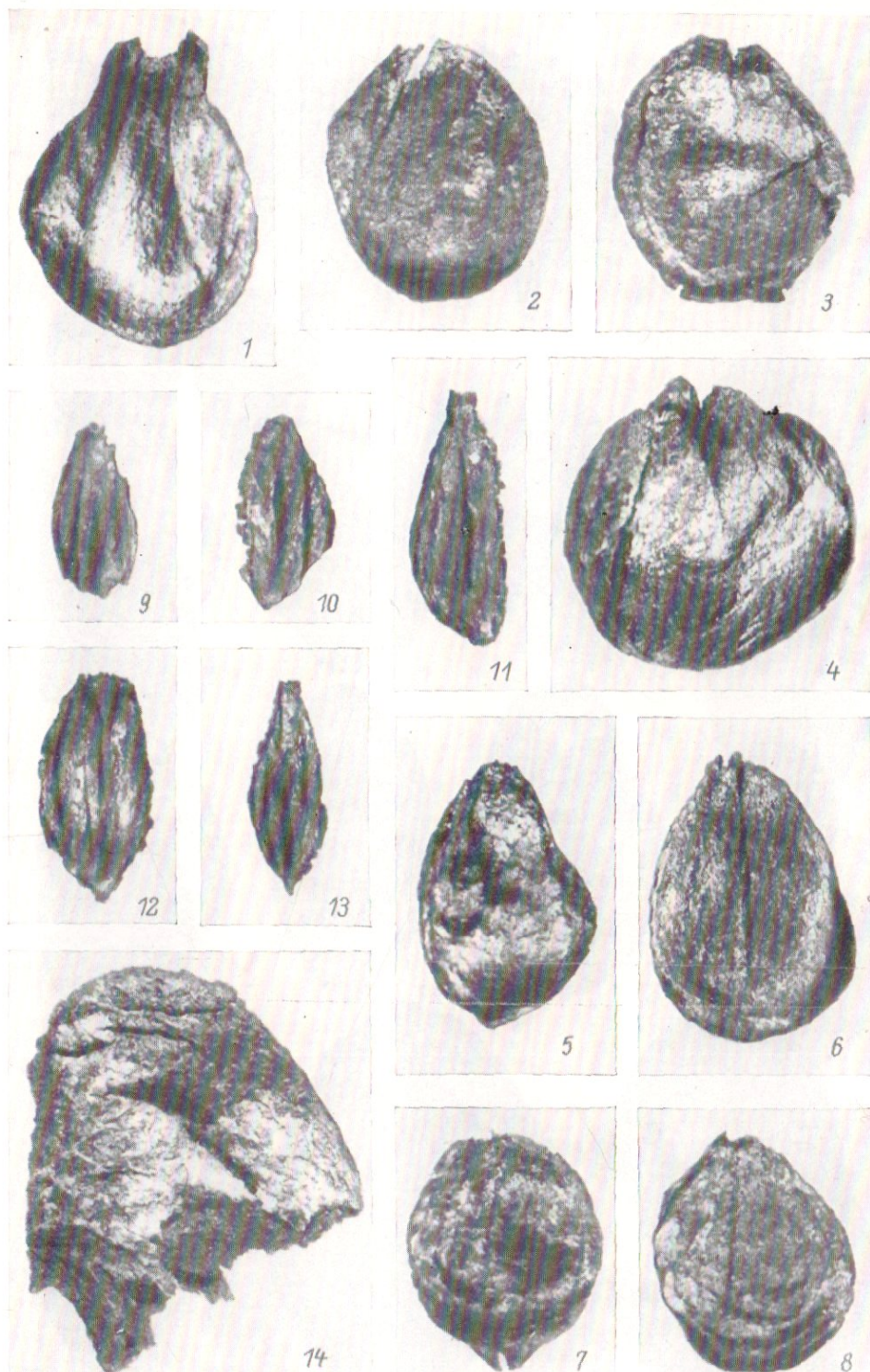


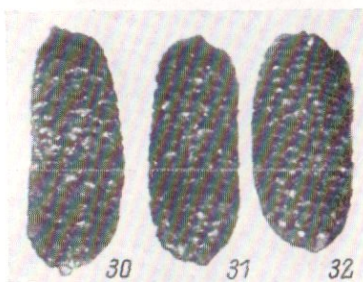
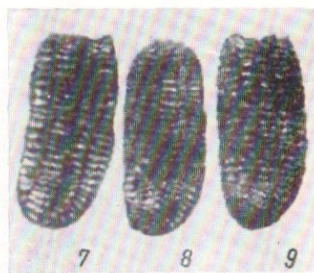


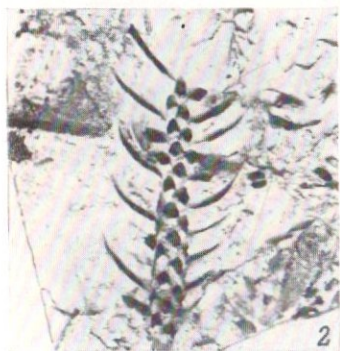


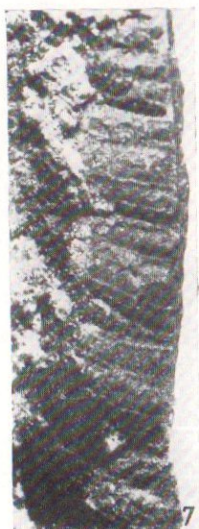








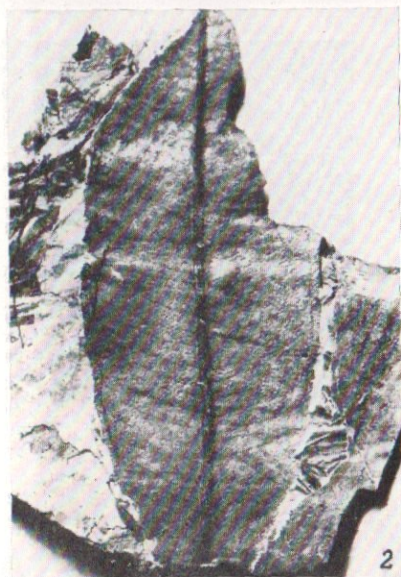
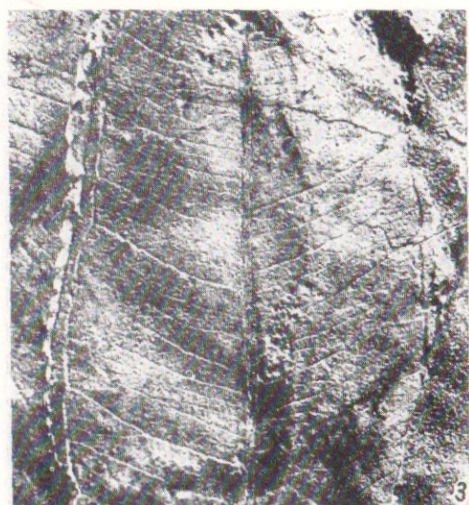


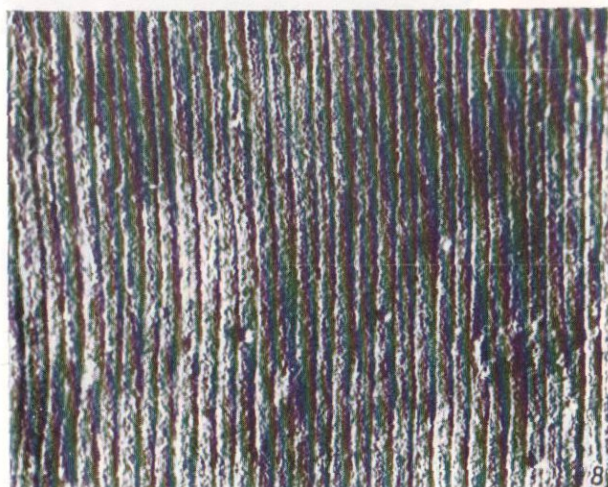


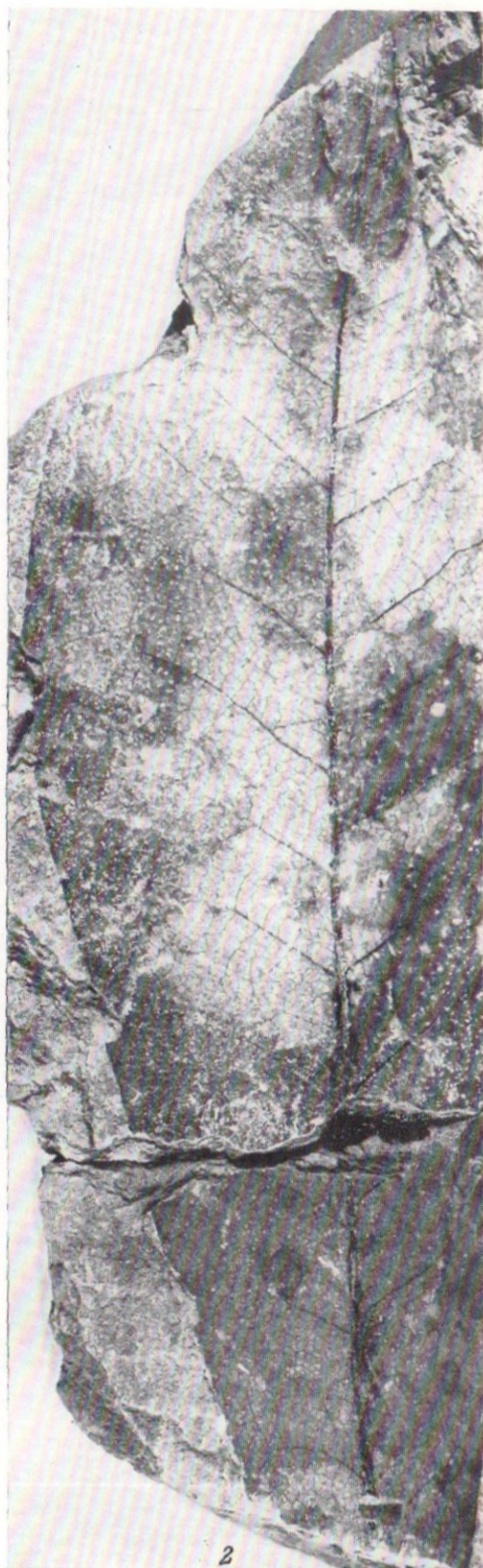




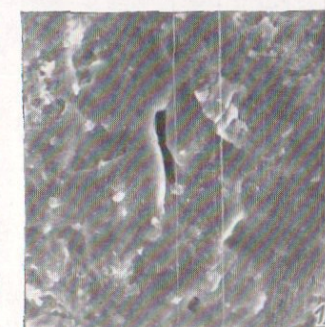
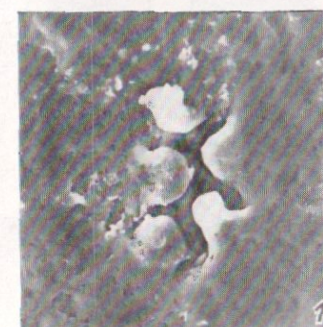
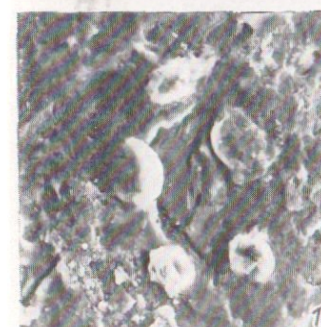
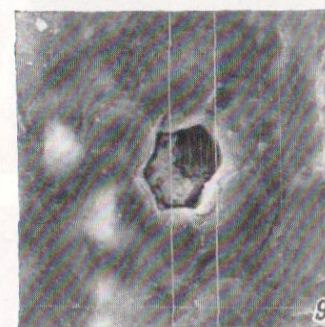
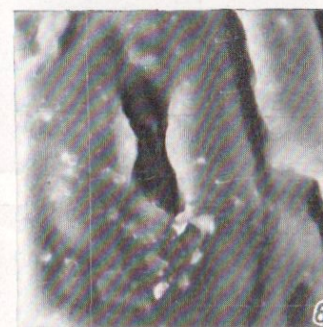
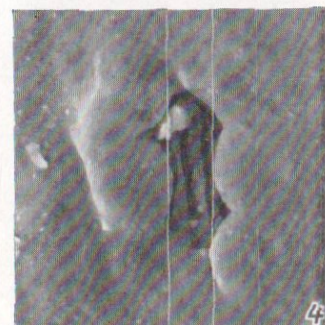
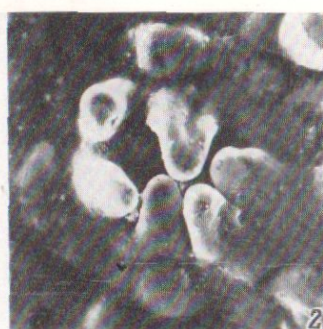
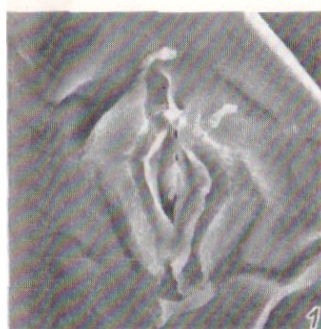




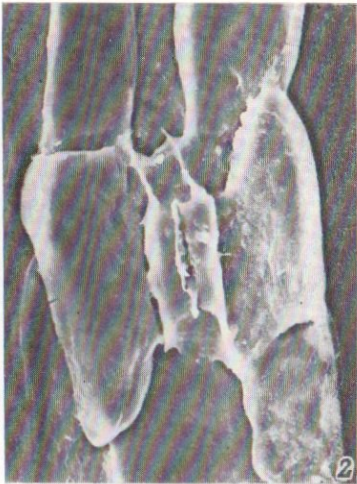
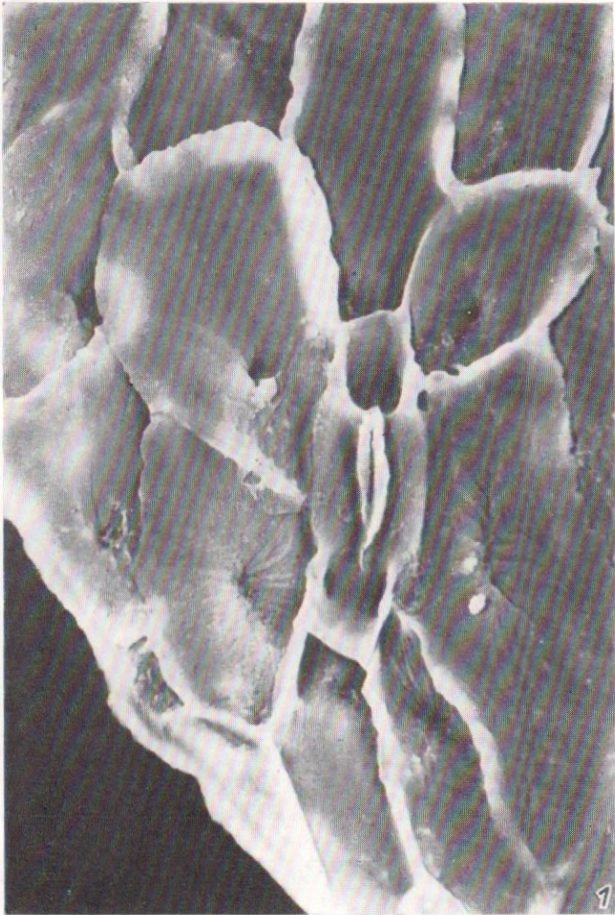


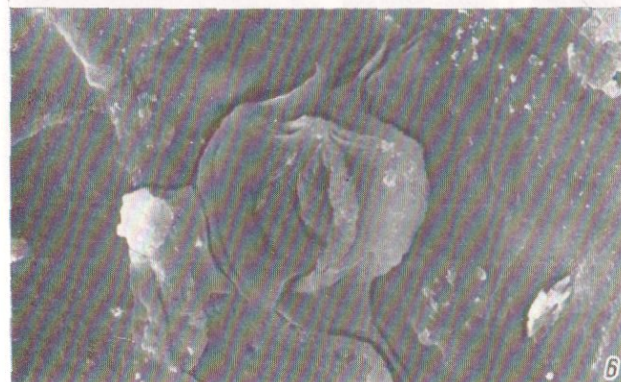
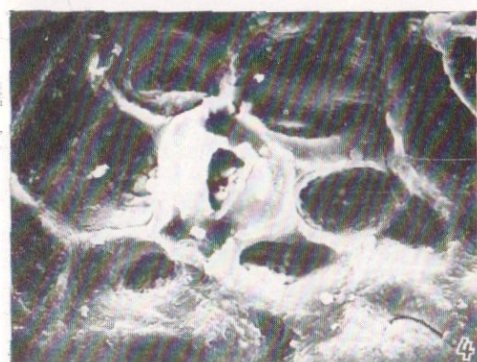
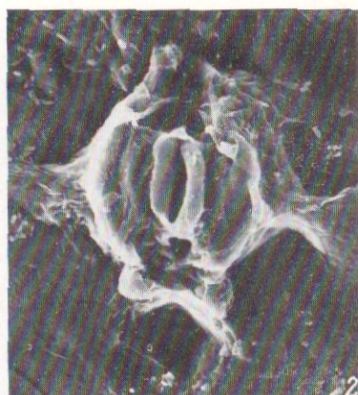


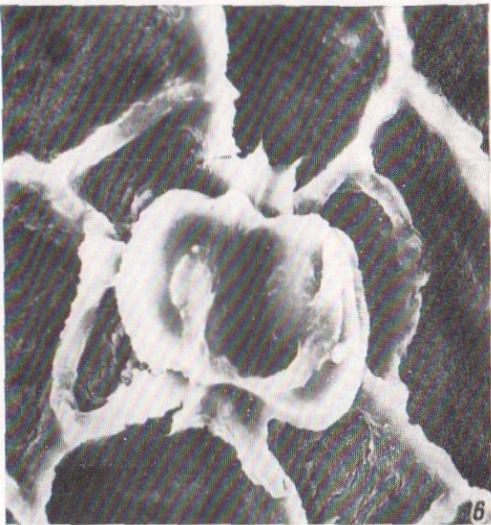
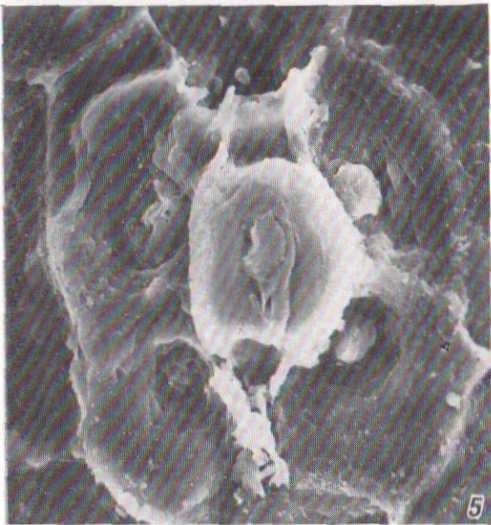
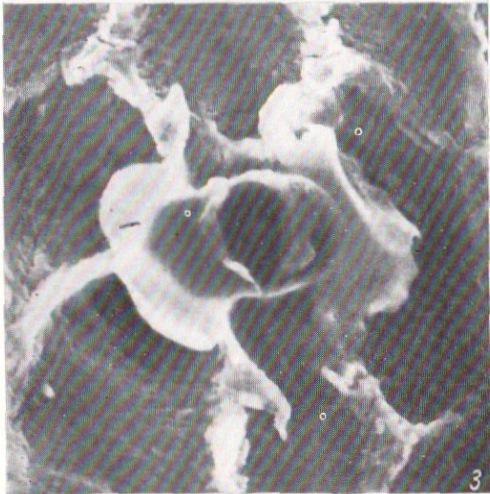
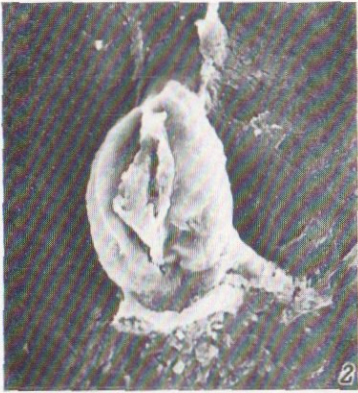
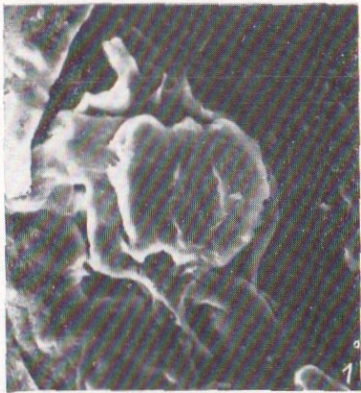


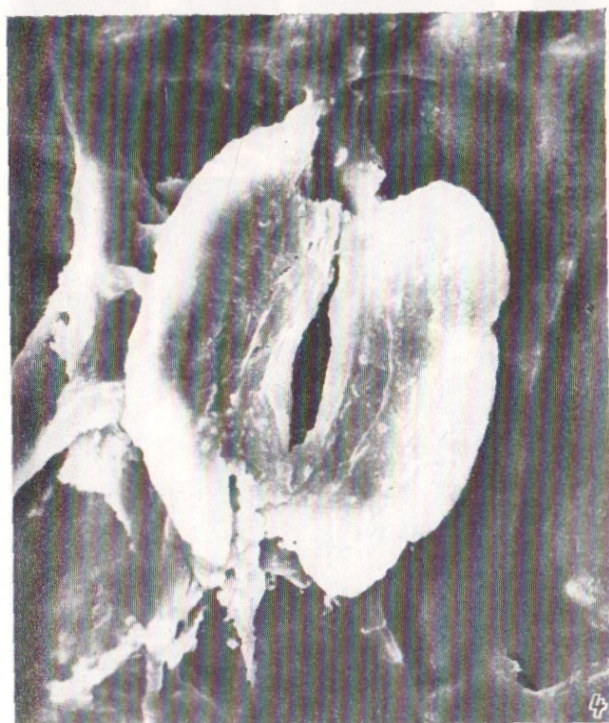
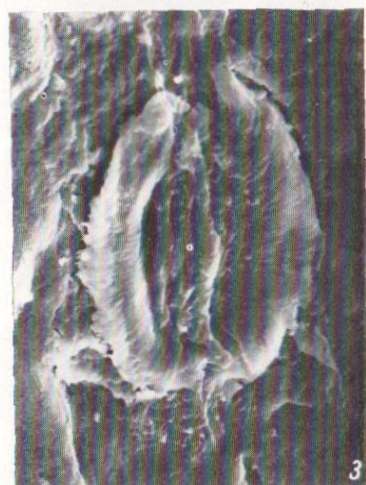
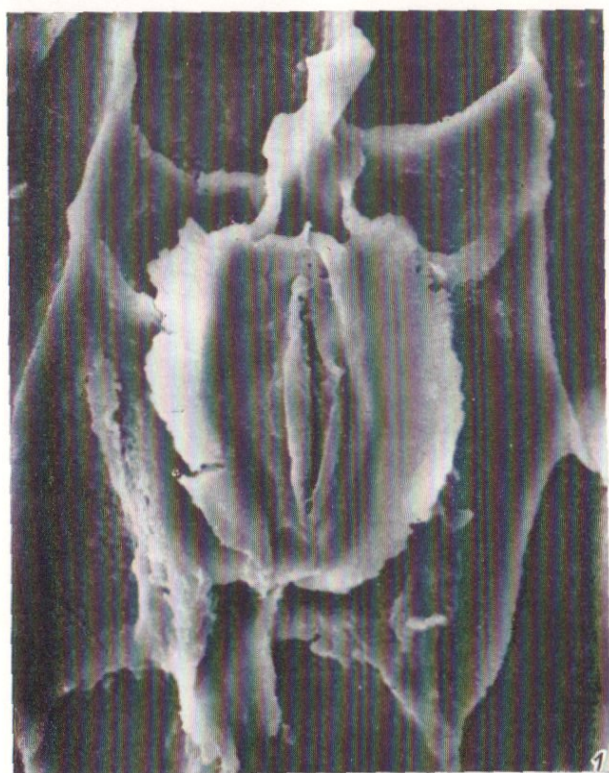


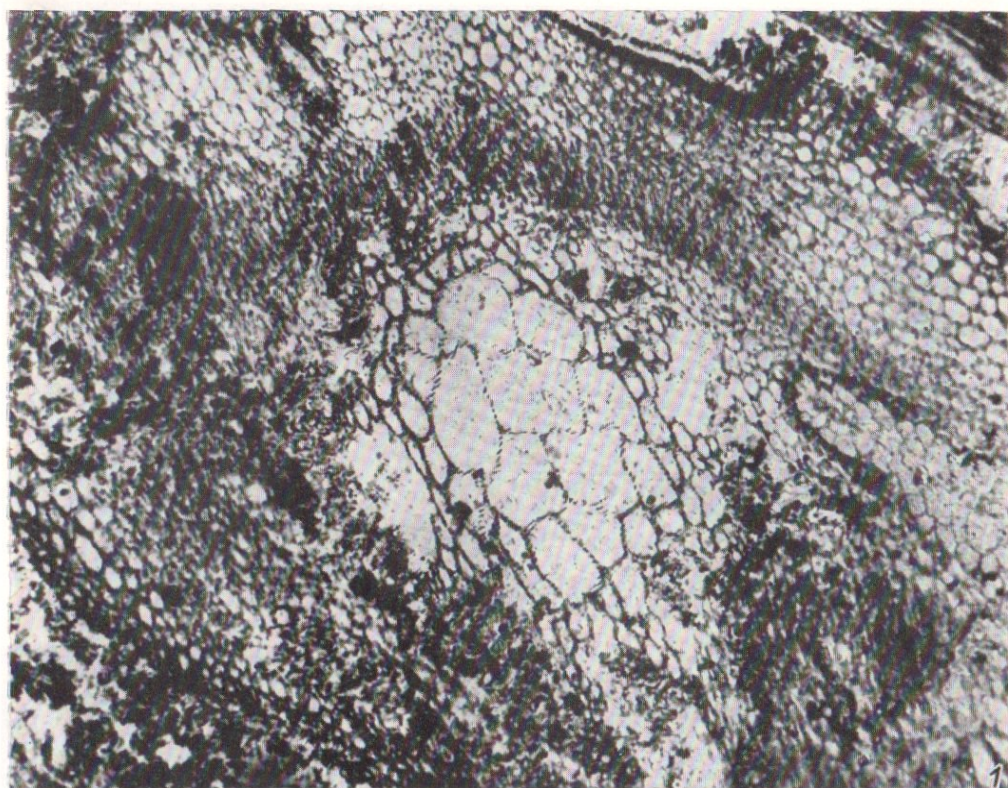


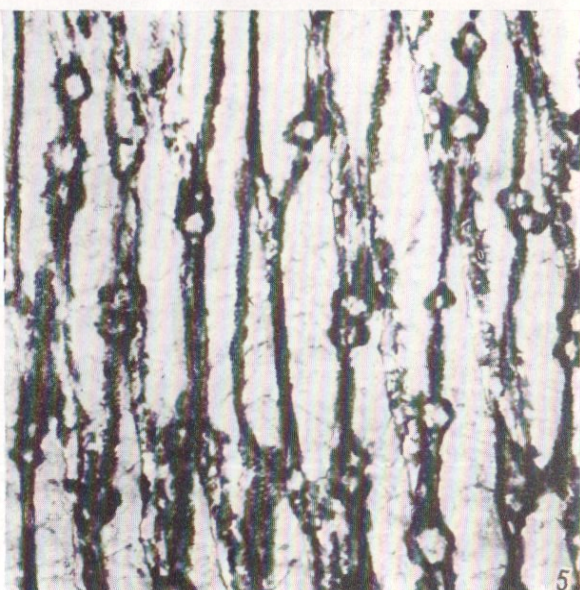
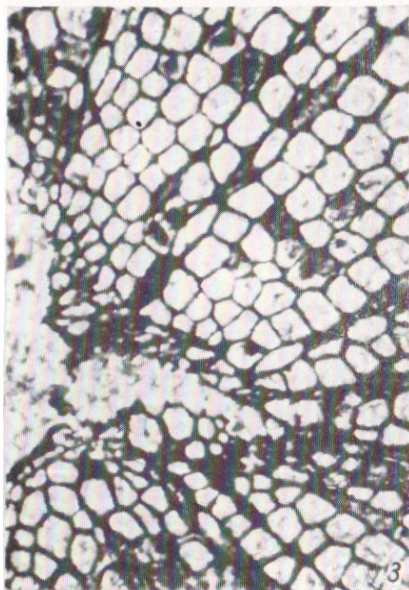
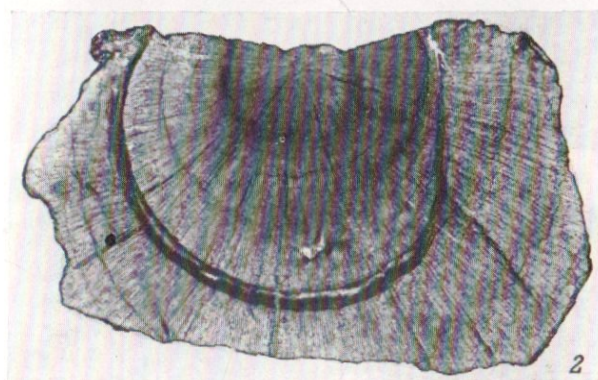
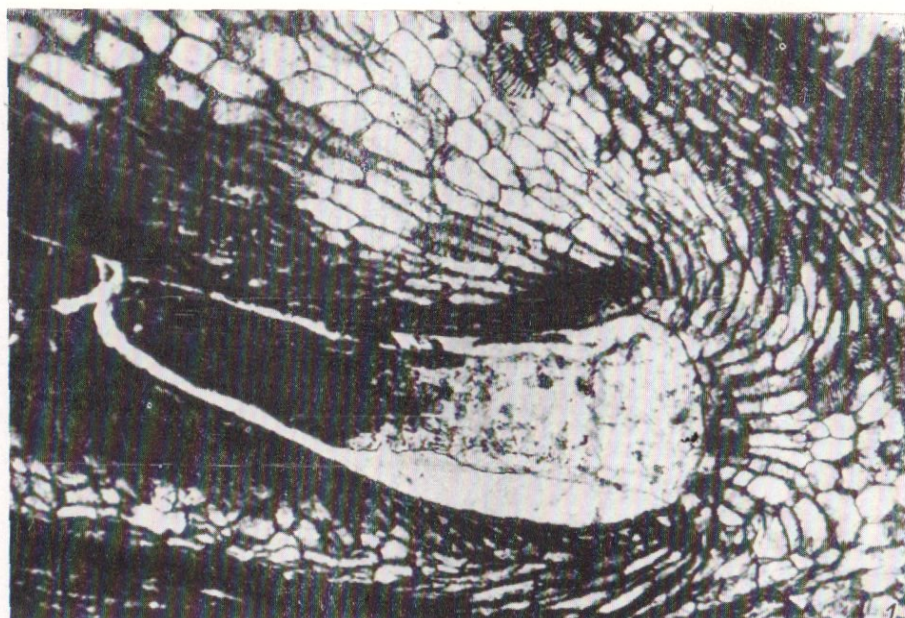




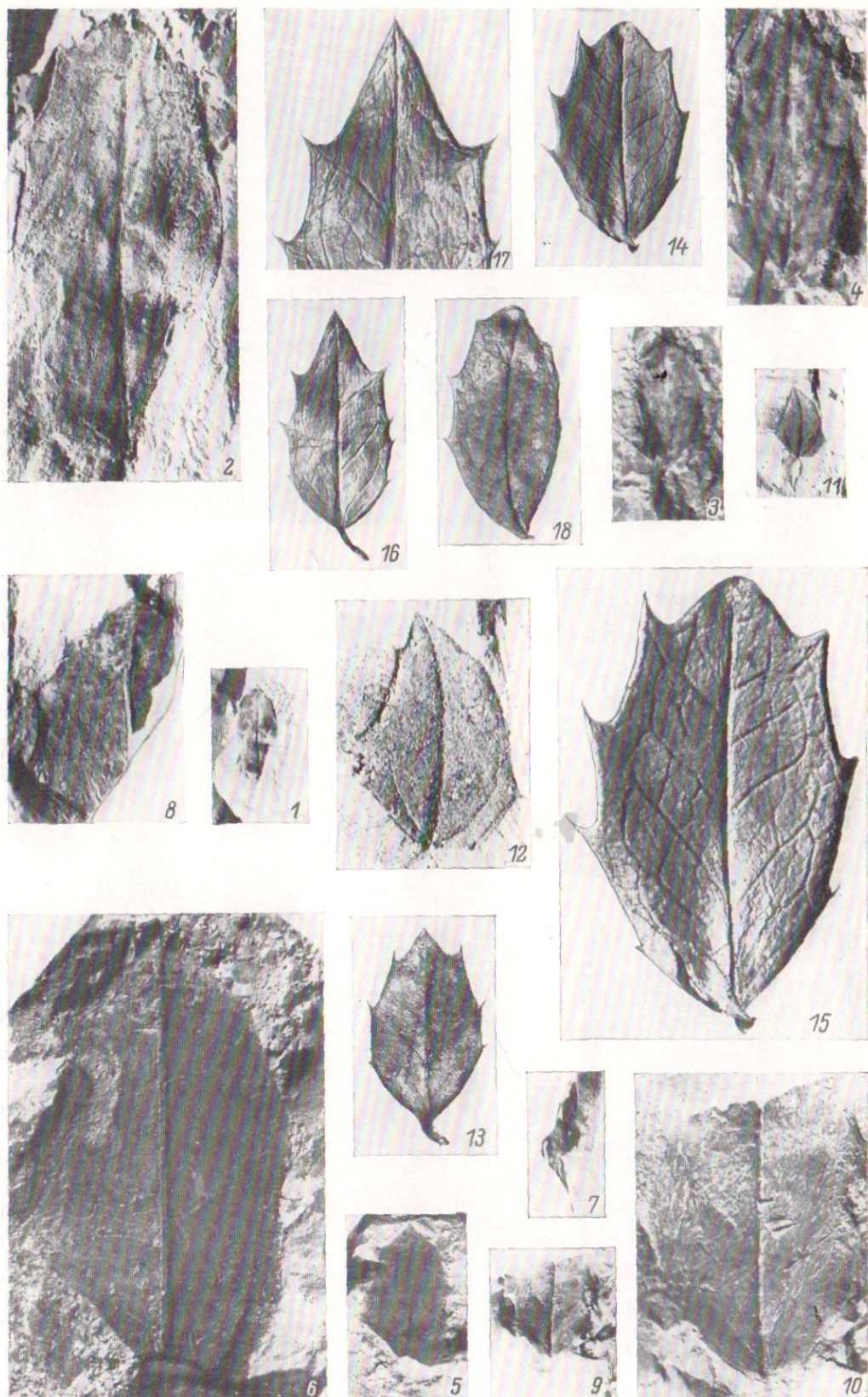




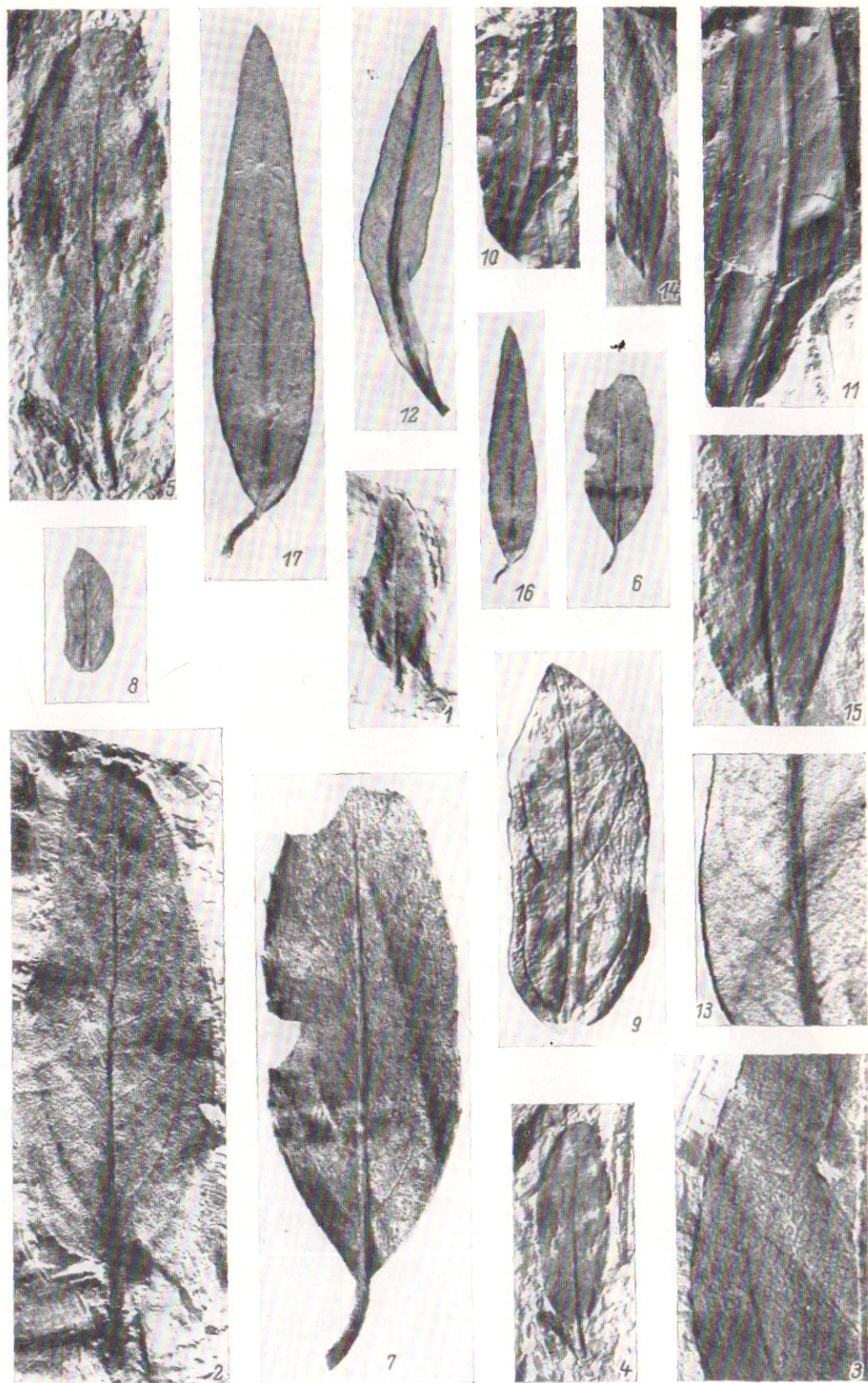


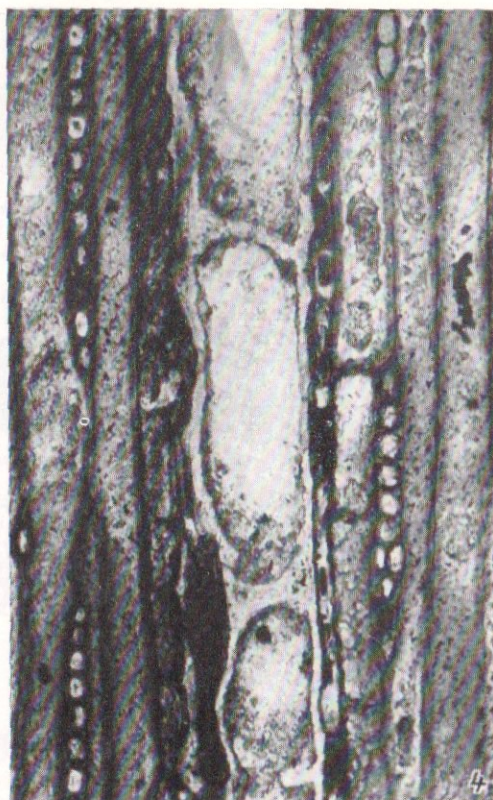
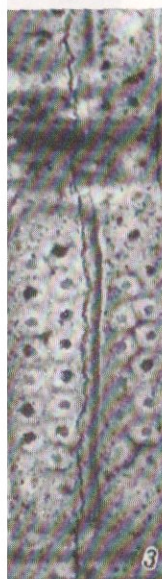


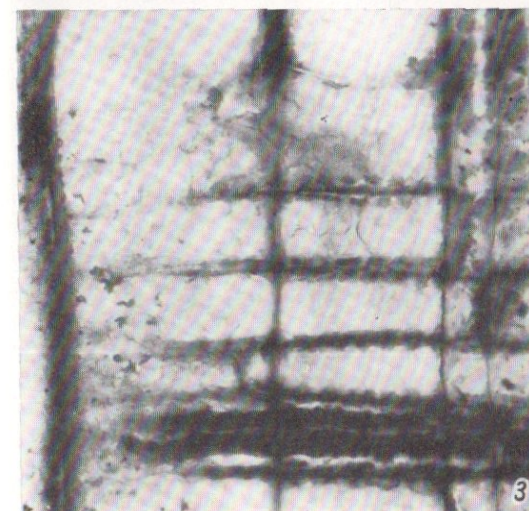
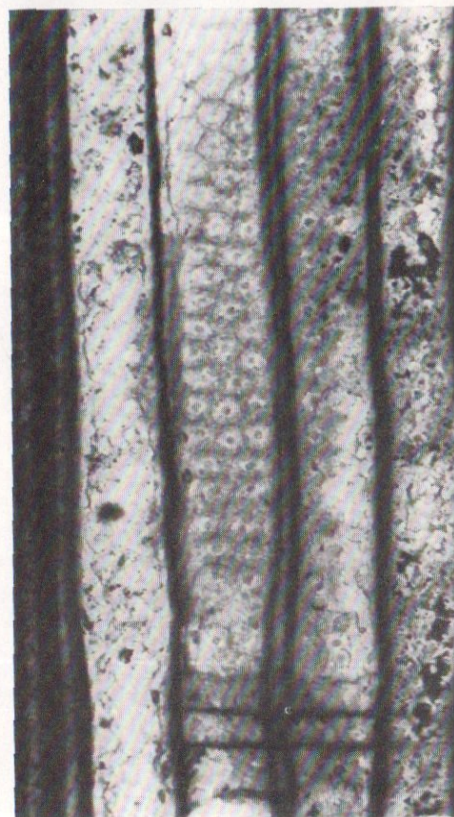
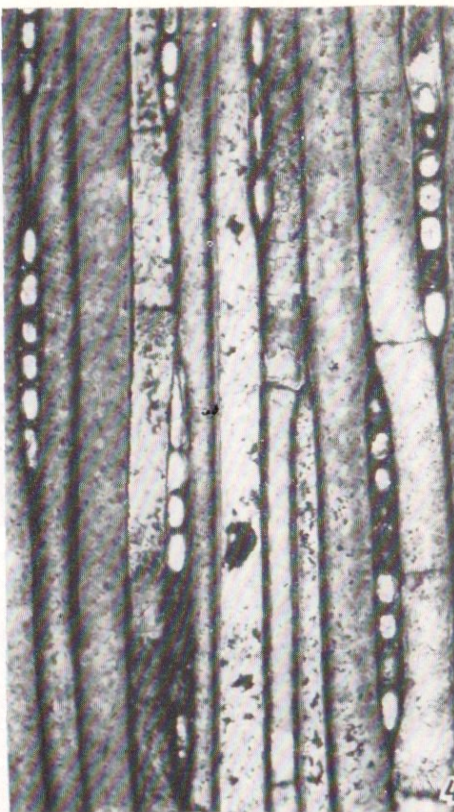
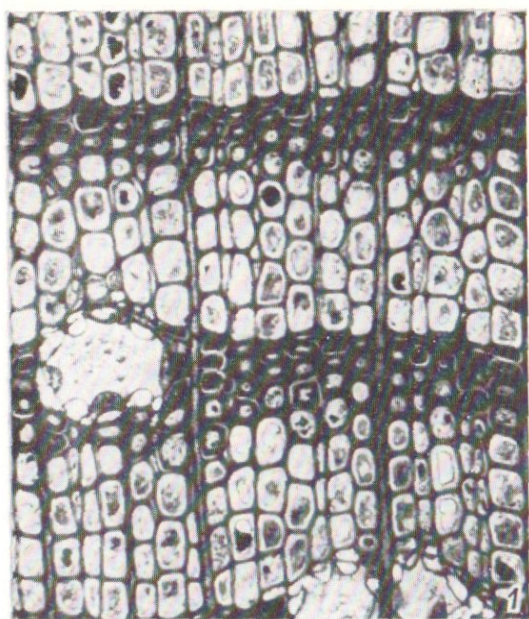


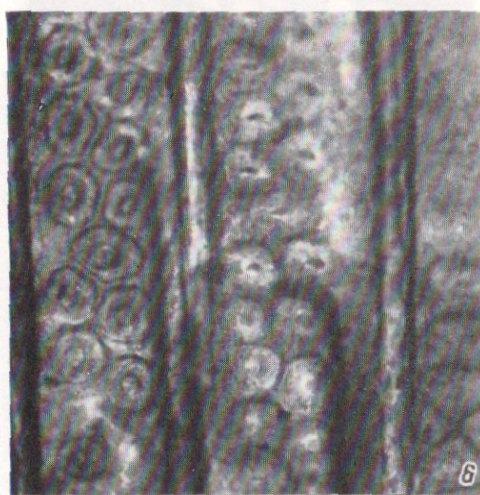
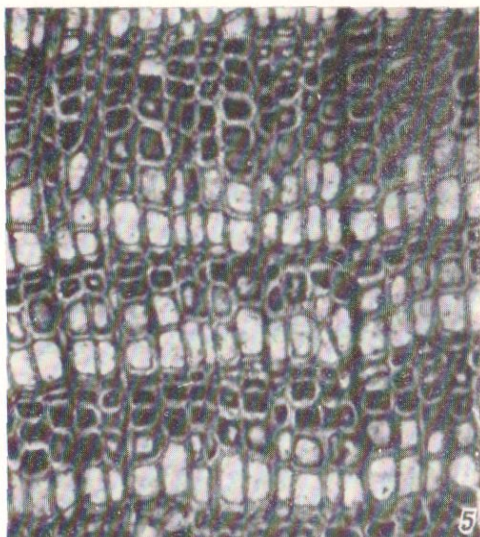
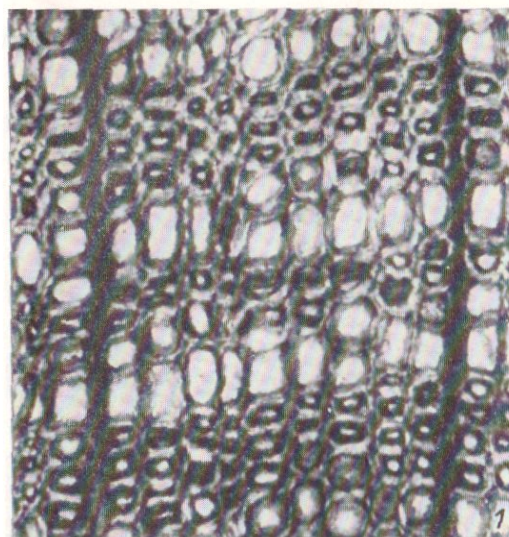


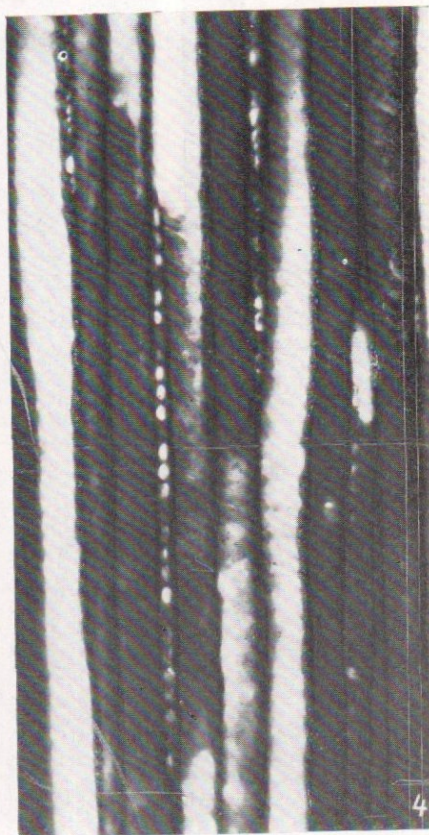
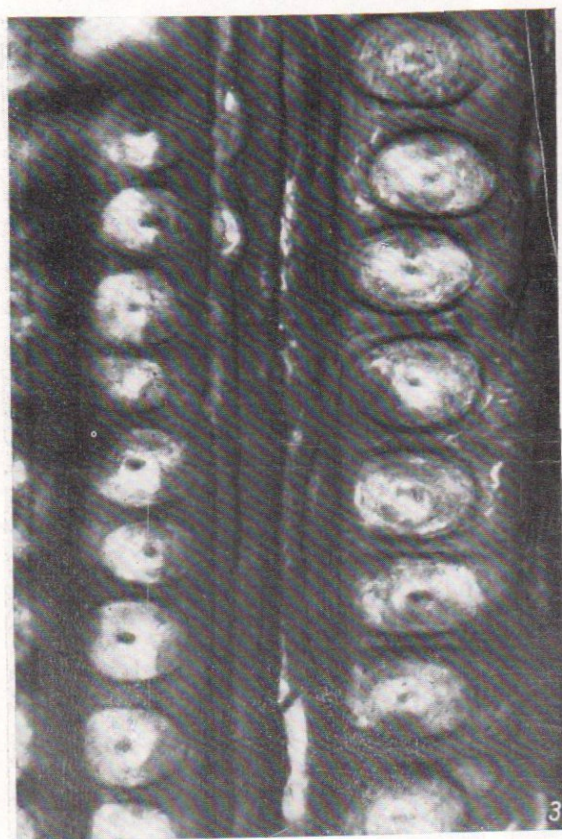
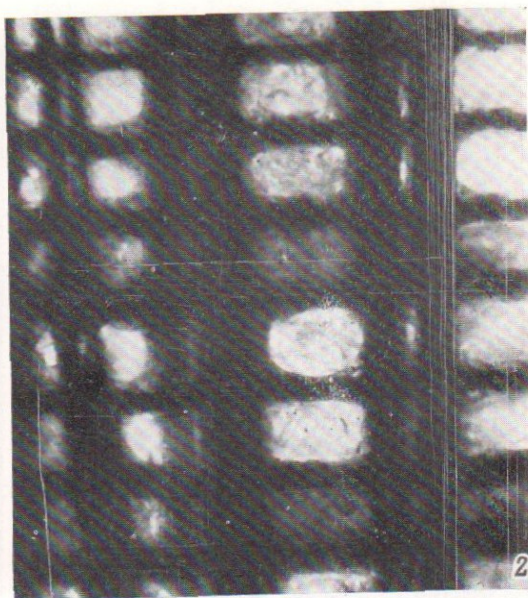
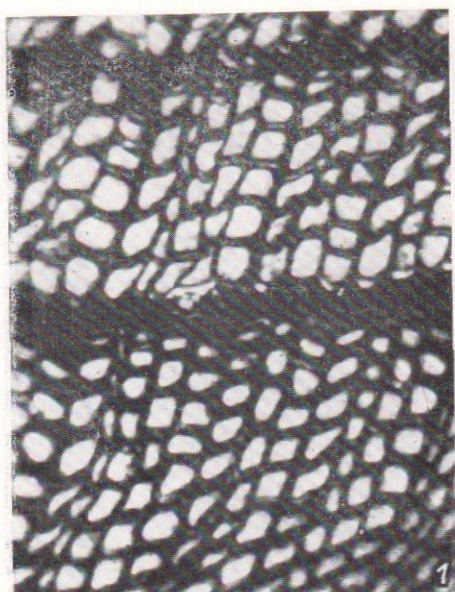












4796

3 р. 80 к.



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

