

С.В.МЕЙЕН

**ОСНОВЫ
ПАЛЕО-
БОТАНИКИ**

С.В.МЕЙЕН

**ОСНОВЫ
ПАЛЕО-
БОТАНИКИ**



МОСКВА "НЕДРА" 1987

Мейен С. В. Основы палеоботаники. Справочное пособие.— М.: Недра, 1987, 403 с., с ил.

Рассмотрены основные методы палеоботанических исследований, приведены сведения обо всех основных группах вымерших растений как низших, так и высших. Изложены вопросы палеопалинологии и эпидермально-кутикулярных исследований. Описаны история флор Земли, их происхождение и палеофлористическое районирование для разных эпох.

Для стратиграфов, палеоботаников, палеонтологов и биологов; может быть использована преподавателями и студентами по специальностям историческая геология, палеонтология и палеоботаника.

Ил. 82, список лит.— 50 назв.

Рецензент: *И. С. Барсков*, профессор, доктор биологических наук, Московский Государственный университет им. М. В. Ломоносова

ПРЕДИСЛОВИЕ

Справочными руководствами по палеоботанике, вышедшими на русском языке в конце 60-х и начале 70-х годов, были «Палеоботаника» А. Н. Криштофовича [8] и два тома «Основ палеонтологии» [11, 12]. Палеоботанический материал, полученный в последовавшие десятилетия, не был учтен в отечественных ботанических сводках. Лишь некоторые наиболее важные данные вошли в серию книг «Жизнь растений» [2]. Между тем в палеоботанике за это время произошли существенные перемены из-за открытия новых вымерших растений, значительного повышения требований, предъявляемых к морфологическим исследованиям, и технического перевооружения (применение в широких масштабах сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии, техники серийных срезов заделанных в пластик остатков, различных мацерационные методы и др.). Все это привело к коренному пересмотру систематики проптеридофитов («псилофитов»), прогимноспермов, каллистофитовых, пельтаспермовых, лептострбовых (чекановские), древнейших покрытосеменных и других групп, что не могло не сказаться на палеофлористических представлениях:

Задача настоящего издания — обобщить материалы, накопившиеся за последние десятилетия, в особенности по систематике и палеофлористике. Выбор системы оказался трудным делом. Нельзя найти двух сводок или учебников, принимающих одну и ту же систему. Ранг одного и того же таксона, всеми понимаемого в одинаковом объеме, порой колеблется от семейства до класса (например, полушниковые). В данном издании ранг таксонов по возможности принимался низким, а объем — широким, поскольку тогда легче разместить в системе многие ископаемые растения. Таксоны выбирались из числа наиболее устоявшихся. Многие вымершие семейства, порядки и классы ранее назывались по родам, введенным для вегетативных частей (*Cordaites*, *Phyllothea* и др.). Это приводило к неразрешимым таксономическим и номенклатурным проблемам. Такие таксоны, где было можно, переименованы с соответствующими пояснениями.

Детальность изложения систематики той или иной группы определялась значением ископаемого материала для общей систематики этой группы. Если ископаемые формы лишь расширяют объем группы, не дополняя существенно ее характеристику, даваемую по современным формам, то такая группа описана сокращенно. Вымершие таксоны высокого ранга, особенно высших растений, излагаются более подробно. Сведения о низших растениях приводятся в сокращенном виде. В книге не рассматривается палеоэкология растений, так как этой теме посвящена монография В. А. Красиловой [5].

Автор исходил из того, что термины, разъясняемые в учебниках по ботанике, читателю известны. Некоторые термины поясняются при первом их употреблении. Часто используется предложенный автором термин «сателлитный род». Это род, который формально не включается в какой-либо надродовый таксон, а лишь условно сближается с ним для информационно-поисковых целей.

В книге не излагаются различные теоретические вопросы палеоботаники, в том числе касающиеся принципов систематики и номенклатуры. Читатель, незнакомый с этими принципами, должен иметь в виду, что в палеоботанике широко используется введение независимых родовых названий для разных частей (органов) растений (отдельно листьев, стеблей, семян и т. д.) даже в тех случаях, когда прижизненное сочетание этих частей известно. Независимые родовые названия могут вводиться и для одних и тех же частей растений, если они имеют существенно разную степень сохранности, соответственно допуская описание и диагностику с неодинаковой детальностью и точностью.

Текст, посвященный кайнозойским флорам, написан М. А. Ахметьевым. Все иллюстрации выполнены автором.

Многие вопросы, связанные с подготовкой книги, обсуждались с М. А. Ахметьевым, В. А. Вахрамеевым, Н. А. Волковой, А. Б. Германом, Л. В. Глухой, А. В. Гоманьковым, Г. А. Заварзиным, И. А. Игнатьевым, И. Н. Крыловым, М. А. Мейен, В. В. Меннером, Т. И. Серебряковой, Б. С. Соколовым, М. П. Соловьевой, А. Л. Тахтаджяном и др. Всем перечисленным лицам автор выражает искреннюю благодарность.

ТИПЫ СОХРАННОСТИ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

Различают три основных способа сохранения ископаемых растений: отпечатки, фитолеймы и петрификации. В первом случае растительный остаток полностью истлевет, оставляя на породе свой оттиск. Это не просто механический оттиск растения на еще не затвердевшем осадке, а результат сложного физико-химического процесса. Остаток выделяет в окружающую его минеральную среду (матрицу) продукты разложения и создает вокруг себя своеобразную геохимическую обстановку. Отпечатки на грубом песчанике часто покрываются тонкой минеральной корочкой, передающей мельчайшие детали. Нередко отпечаткам противопоставляются полости, оставленные объемными остатками, слепки и каменные ядра. В действительности это — разные выражения одного и того же типа сохранности с исчезновением вещества растения. Отпечаток листа представляет собой сильно уплощенную полость, а слепок (каменное ядро) — отпечаток определенной внутренней поверхности остатка.

Фитолеймами (*compression* в англоязычной литературе) называют обугленные остатки растений, в разной мере сплюснутые и обычно ассоциирующие с отпечатком, если они не образуют прослой углей. В кутикулярном мешке чаще заключен бесструктурный уголь, иногда сохраняются отдельные ткани (проводящая, механическая). При выщелачивании угля в кутикулярном мешке может остаться полное жилкование. В ходе преобразования органического вещества и выноса его компонентов могут образоваться вторичные структуры (окаймление толстых перышек, возникновение складок, системы тонких трещин и т. д.), которые порой принимались за прижизненные признаки растений. К фитолеймам принадлежат остатки любого размера, в том числе споры и пыльца.

Петрификациями (истинными окаменелостями) называют остатки, ткани которых полностью или частично замещаются минеральным веществом с сохранением клеточной структуры («клеточная минерализация»). Это окаменевшие стволы с сохранившимся строением древесины, остатки в угольных почках (карбонатные конкреции в угольных пластах), вулканогенных породах, известковистых песчаниках и др. Процессы замещения клеток минеральными веществами (кварцем, кальцитом, пиритом и др.) пока еще плохо понятны с физико-химической точки зрения, особенно если окаменение захватывает легко разлагающиеся компоненты цитоплазмы, включая

хлоропласты и, возможно, хромосомы. Фоссилизация сохраняет многие биохимические компоненты растений, изучаемые палеобиохимией [33].

Перечисленные типы сохранности в разных комбинациях совмещаются в одном остатке. Что-то в нем просто отпечаталось на матрице, что-то превратилось в фитолейму, а что-то петрифицировалось. Обычны частичные псевдоморфозы (известны даже у мнеспор), т. е. замещение части органического вещества минеральным.

Д. М. Шопф предложил различать еще дурипартическую сохранность (сохранение твердых частей), при которой некоторые ткани организма противостоят окислению и другим физическим изменениям. Сюда относятся кремневые и известковые скелеты водорослей, если они не подверглись перекристаллизации. К частным типам сохранности относятся полости, оставленные корнями или сверлящими водорослями, следы активности бактерий и грибов (они обычны в оболочках мнеспор и акритарх, в кутикуле растений, цистах динофлагеллят и др.).

Тип сохранности предопределяет технику исследования. Отпечатки изучаются в отраженном свете, причем, если есть и фитолейма, очень эффективным может быть смачивание образцов спиртом или ксилолом и использование скрещенных поляризационных фильтров (перед объективом бинокля и на осветителе). Микроструктура поверхности отпечатков может также изучаться с помощью прозрачных пленочных оттисков (реплик) или непрозрачных слепков (например, из силиконовой резины), которые можно поместить на столик сканирующего микроскопа. Реплики изучаются в косом проходящем свете. С оставленных растениями глубоких полостей можно получить слепки из различных материалов (парафин, силиконовая резина и др.). Изучение поверхности отпечатка может потребовать удаления фитолеймы, которую сжигают, прокаливая образец в муфельной печи.

Главные методы изучения фитолейм — мацерация в окислительных смесях и изготовление трансфер-препаратов. Для мацерации чаще всего используется смесь Шульце из концентрированной азотной кислоты и бертолетовой соли. В ней происходит окисление угля до гуминовых кислот, которые затем удаляются щелочью (нашатырный спирт, едкое кали). При этом остаются кутикулярные мембраны, оболочки спор и пыльцы, смоляные ходы и вместилища, реже механические и проводящие ткани. Промытые продукты мацерации заделываются в прозрачные среды (глицерин-желатин, канадский бальзам, различные пластики и др.) для изучения в проходящем свете. Их можно также резать на микротоме или изучать их поверхности в сканирующем микроскопе. Если мацерируется целый штафф породы, из которого в результате его разрушения извлекаются растительные остатки, то такой метод называется

объемной (комплексной) мацерацией (bulk-maceration в англоязычной литературе).

Трансфер-препараты — это фитолеймы, перенесенные с породы на пленку, стекло или пластик для изучения со стороны, ранее закрытой породой. Для этого остаток, лежащий на породе, закрывается пленкой или прозрачной смолой (пластиком), порода с тыльной стороны образца растворяется в подходящей кислоте, а нерастворившаяся ее часть удаляется механически. Дальше очищенные от породы остатки можно мацерировать, резать и т. п.

Если фитолейма слишком хрупкая и трансфер-препарат не получается, приходится прослеживать скрытые в породе части растения (например, сложно ветвящиеся оси) с помощью «микрораскопок». Эта техника эффективна, но трудоемка, так как все стадии работы надо фиксировать на фотографиях и рисунках. С той же целью делают серию шлифовок, фотографируя и зарисовывая последовательные срезы остатка.

При извлечении микрофоссилий используется различная сепарационная и обогатительная техника. Так, при извлечении диатомовых водорослей карбонаты удаляются с помощью уксусной, муравьиной или соляной кислот. Для сепарации палиноморф (миоспор, акритарх и других микрофоссилий с органической оболочкой) дезинтегрированная порода центрифугируется в тяжелых жидкостях с таким удельным весом, чтобы минеральные частицы осели, а палиноморфы всплыли. Используя разницу микрофоссилий в удельном весе, удается разделить центрифугированием даже определенные виды.

Петрификации изучаются с помощью полированных или травленных шлифовок, прозрачных шлифов и пленочных оттисков. Пришлифовки особенно эффективны при изучении пиритизированных и сильно обугленных остатков. Прозрачные шлифы широко применяются при изучении известковых водорослей и древесины. Петрификации в угольных почках, туфогенных и карбонатных породах сейчас чаще всего изучаются без изготовления шлифов, заменяемых пленочными оттисками. Образец распиливается на блоки, поверхность которых шлифовывается и травится кислотой, растворяющей матрицу. После короткого травления оболочки клеток выступают из матрицы. На поверхность распила наливается растворитель целлюлозной пленки, а сверху на еще мокрую поверхность накладывается сама пленка. Обращенный к образцу тонкий слой пленки растворяется в растворителе и облекает выступившие стенки клеток. Высохшую пленку снимают и она уносит на себе тонкий срез остатка, так что клеточную структуру можно изучать в проходящем свете в тончайших деталях. Нужные участки пленки можно снова растворить и освободить захваченные ею фрагменты (миоспоры, трахеиды и др.), чтобы рассмотреть их в сканирующем или трансмиссионном микро-

скопе. Если петрификация лежит на поверхности штуфа и изготовление срезов затруднено, то остаток закрывается прозрачной смолой, после чего можно делать распилы, шлифовки, снимать пленочные оттиски и т. д. Для изучения клеточных структур растений в высокометаморфизованных углях очень эффективен метод ионного травления полированных аншлифов (Л. Я. Кизильштейн, А. Л. Шпицглюз).

Из-за совмещения разных типов сохранности в одном остатке часто приходится комбинировать методы. Применение любого технического приема всегда связано с риском испортить образец. Поэтому обычно не допускается обработка экземпляров, уже ставших номенклатурными типами или просто оригиналами.

СИСТЕМАТИКА ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ**I. ПРОКАРИОТЫ**

Из прокариот ниже будут рассмотрены только бактерии и цианобактерии (синезеленые водоросли). Для систематики современных прокариот используются такие признаки как форма клеток (цилиндрическая, спиральная, сферическая и т. д.) и способы их объединения, подвижность, размеры, отношение к кислороду, способы питания и др. При этом такой признак, как цилиндрическая форма клетки, может сочетаться с любыми прочими признаками. Свободно сочетаются и многие другие признаки. Поэтому система прокариот, по выражению Г. А. Заварзина, приобретает характер многомерной решетки. Узлы решетки отвечают таксонам, каждый из которых характеризуется определенным сочетанием признаков. Из-за того, что некоторые сочетания запрещены, в решетке образуются пробелы. Но остающиеся участки решетки не образуют структуру, которую можно было бы интерпретировать как филогенетическое дерево. Построение системы прокариот на филогенетической основе Г. А. Заварзин считает принципиально невозможным.

Классификация ископаемых прокариот чрезвычайно трудна. Помимо того, что можно видеть у остатков прокариот лишь их форму и размеры, а прочие признаки, наиболее важные для систематики, остаются как правило недоступными, у нас нет возможности реконструировать несохранившиеся признаки по сохранившимся. Более того, само отнесение ископаемых форм к прокариотам чревато ошибками, поскольку не существует надежного способа отличать прокариот от внешне сходных с ними эвкариот. Например, актиномицеты, цианобактерии, различные водоросли и грибы, ризоиды мхов могут давать сходные по облику нити с перегородками или полые внутри. Приходится учитывать, что в геологическом прошлом могли существовать вымершие группы, остатки которых внешне похожи на прокариот. За остатки прокариот можно легко принять и неорганические образования.

**ОТДЕЛ ВАСТЕРИОРНУТА (ВАСТЕРИАЕ).
БАКТЕРИИ**

Отдел бактерий понимается здесь достаточно широко с включением в него помимо собственно бактерий, еще и археобактерий, микоплазм (бактерий без оболочки), актиномицетов,

миксобактерий и спирохет. Некоторые бактерии, возможно, произошли от сходных с ними цианобактерий путем утраты пигментной системы.

Бактерии — микроскопические организмы. Размер их клеток обычно не превышает 10 мкм. Одноклеточные бактерии могут быть округлыми (кокки) или вытянутыми, в последнем случае — прямыми (палочки), изогнутыми или винтообразно закрученными. Клетки некоторых бактерий ветвятся. Нитчатые формы состоят из одного ряда клеток. Скопления бактерий образуют пленки и налеты, видимые невооруженным глазом. Оболочка клетки многих бактерий достаточно прочная, чтобы придать им более или менее постоянную форму и дать им возможность сохраняться в ископаемом состоянии.

Древнейшие микрофоссилии, отнесенные к бактериям, были обнаружены в докембрийских отложениях, в кремнях серии Фиг Три (Южная Африка) возрастом примерно 3,2 млрд. лет. С травленных шлифовок из этих кремней снимались реплики, которые изучались с помощью электронного микроскопа. Найденные палочковидные тельца длиной менее микрона с органической оболочкой, были отнесены к роду *Eobacterium*. В кремнях железорудной серии Ганфлинт в Канаде возрастом 1,9 млрд. лет тем же методом были изучены сходные тельца, собранные в беспорядочные группы и короткие цепочки. В тонких петрографических шлифах, приготовленных из окремненных строматолитов этой же серии, наблюдались звездообразные микрофоссилии, описанные как особый род *Eoastrion* (рис. 1, н), но внешне неотличимые от современной микоплазмы *Metallogenium*, способствующей осаждению марганца и железа в водоемах. *Eoastrion* может относиться и к актиномицетам. Сходные микрофоссилии известны и в более молодых отложениях. В докембрийских отложениях встречаются и очень тонкие нити, которые рассматриваются некоторыми исследователями как нитчатые бактерии.

Микрофоссилии, сходные с кокками, палочками, нитчатыми и винтообразно («спирально») закрученными бактериями, известны из отложений разных геологических периодов. Описывались и различного типа колонии. Принадлежность этих микрофоссилий к бактериям обосновывалась не только их внешним видом. Они встречались в ископаемых костях и растительных остатках именно там, где отмечалось патологическое поражение тканей. В копролитах известны бактерии, сходные с кишечной флорой. Микрофоссилии, сходные с железобактериями, приурочены к докембрийским и фанерозойским железным рудам. Нитчатые формы, напоминающие современную серобактерию *Beggiatoa*, найдены в породах, богатых сульфидами.

Роль бактерий в становлении и эволюции биосферы Земли огромна. Наблюдения над современными осадками показывают, что бактериальная активность приводит к накоплению карбо-

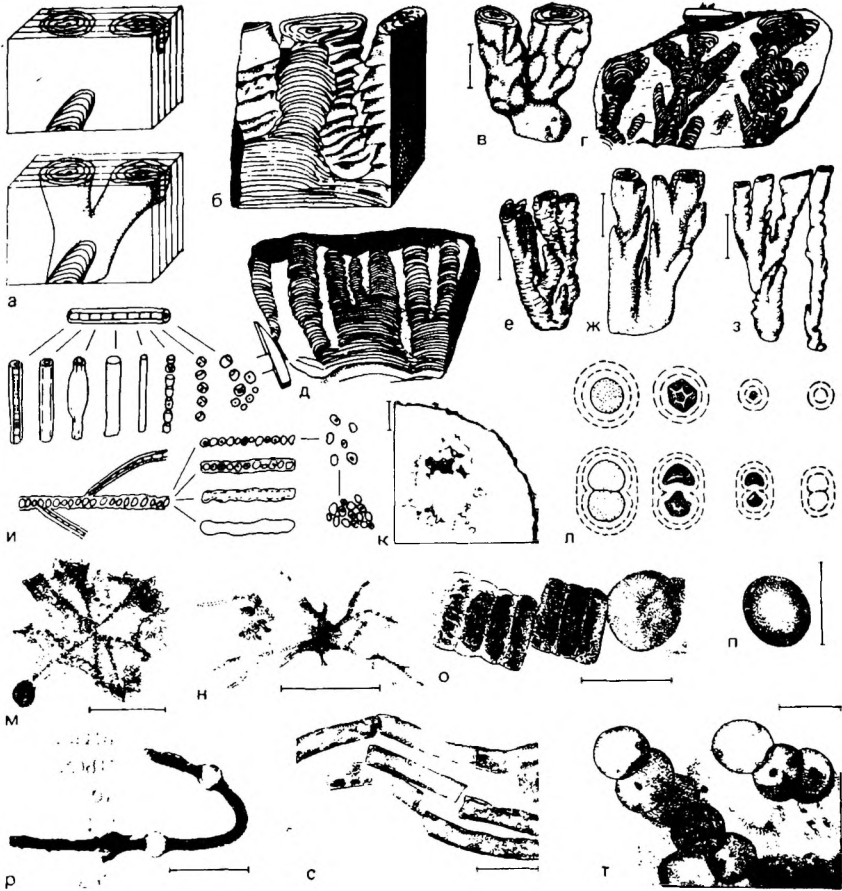


Рис. 1. Прокариоты и продукты их жизнедеятельности

Нижний протерозой (м, н, п, р), рифей (б—ж, к, о, с, т), венд (з); Южный Урал (б—г, ж), Восточная Сибирь (д), Тянь-Шань (е), Казахстан (з), Австралия (к, о, с, т), Северная Америка (м, н, п, р); а — восстановление формы строматолитовых столбиков; б, в — реконструкции *Kussiella kussiensis* (M a s l.) K g y l. (б) и *Baicalia baicalica* (M a s l.) K g y l. (в); г, д — полевые зарисовки *Jacutophyton* (г) и *Kussiella* (д); е—з — *Inzeria toctogulii* K g y l. (е), *Gymnosolen ramsayi* S t e i n m. (ж) и *Patomia ossica* K g y l. (з); и — формы сохранности цианобактерий в водорослево-бактериальных пленках, наверху — гормогониевые, внизу — мастигокладусы; к — разрез *Glenobotrydion aenigmatis* J. W. S c h o r f, снаружи — преобразованный слизистый чехол, внутри — коллапсировавшее содержимое клетки; л — схема разложения клетки и слизистого чехла (пунктирная линия) коккоидной цианобактерии; м—т — микрофоссилии в окремнелых участках строматолитов, *Kakabekia umbellata* B a r g h. (м), *Eoastrion* (al. *Metallogenium*) *bifurcatum* B a r g h. (н), *Palaeolyngbya barghoorniana* J. W. S c h o r f, частично распавшаяся нить (о), *Huroniospora* (п), *Gunflintia minuta* B a r g h. с участками, напоминающими гетероцисты (р), *Eomycetopsis filiformis* J. W. S c h o r f (с), *Glenobotrydion aenigmatis* J. W. S c h o r f, черные пятна — коллапсировавшее содержимое клеток, имитирующее ядро (г; см. «к» и «л»); линейка 3 см (в, е—з), 10 мкм (м—т), 1 мкм (к)

натов, железных руд, сульфидов, кремней, фосфоритов, бокситов. Сейчас бактерии перерабатывают ежедневно примерно 5 млн. т сульфатов, производя около 1,5 млн. т сероводорода, вместе с синезелеными водорослями участвуют в отложении

известны (например, в строматолитах). Роль бактерий в разложении органических остатков общеизвестна, следы деятельности их можно видеть даже на наиболее устойчивых к разложению остатках. Таковы кутикулы растений и спорополленинные оболочки миоспор. На них можно встретить участки, сплошь покрытые отпечатками кокков, которые иногда ошибочно принимались за собственные микроструктурные признаки пораженных оболочек. В раннем диагенезе осадков один из главных источников энергии — бактерии, разлагающие органическое вещество.

ОТДЕЛ СУАНОРНУТА. ЦИАНОБАКТЕРИИ

Употребляемый ниже термин «цианобактерии» вытеснил термин «синезеленые водоросли», который постепенно становится жаргонным. Клетки (кроме цианелл, живущих внутри разных водорослей) имеют оболочку достаточно устойчивой формы. Они округлые, эллиптические, цилиндрические, бочковидные, яйцевидные или иные, могут оставаться одиночными, объединяться в колонии или образовывать многоклеточные нити, обычно выделяют слизь в виде толстого чехла, окружающего у некоторых форм плотной оболочкой (влагалищем). У колониальных форм клетки делятся, но остаются объединенными слизью. Образуется слоевище. Общий слизистый чехол может объединять и нитчатые формы. У некоторых форм нити ветвятся и местами образуют многорядные слоевища. У нитчатых форм помимо обычных клеток имеются гетероцисты. Это клетки с утолщенными стенками и иногда более крупные. Они фиксируют азот и снабжают азотистым питанием прочие клетки нити. Вблизи гетероцист часто происходит ветвление или деление нитей.

Диапазон условий, в которых могут обитать современные формы, очень велик. Основная масса видов населяет пресноводные бассейны и лишь немногие живут в морях, преимущественно в приливно-отливной зоне и в опресненных участках. На суше они живут в почве, образуют налеты на камнях и коре деревьев. Некоторые цианобактерии способны и к аэробному, и к анаэробному метаболизму. Поэтому они могут заселять участки, где обстановка непрерывно меняется и бывает попеременно аэробной и анаэробной (например, заиленные участки приливно-отливной зоны), где другие организмы существовать не могут. Цианобактерии способны жить в условиях резких колебаний солености вод и в огромном диапазоне температур. Некоторые цианобактерии известны выделяющие (например, формы, образующие вместе с бактериями строматолиты). Имеются и формы, окисляющие сероводород до элементарной серы, которая откладывается на поверхности клеток.

Современные цианобактерии классифицируются по форме клеток, колоний и нитей, набору пигментов, способам размножения и другим признакам. Распределение ископаемых остат-

ков по группам весьма условно, хотя нередко одноклеточные формы относят к хроококковым, а нитчатые — к гормогониевым (осцилляториевым). В геологическом прошлом могли существовать группы, лишь внешне сходные с упомянутыми современными таксонами. На возможность существования таких групп косвенно указывает недавнее открытие зеленых прокариот, выделяемых в группу Prochlorophyta и отличающихся от цианобактерий составом пигментов. Однако пока неясно, следует ли исключить эти организмы из цианобактерий.

В ископаемом состоянии цианобактерии представлены остатками трех типов. Это, во-первых, одиночные клетки и нити с сохранившейся органической оболочкой и (или) чехлом. Второй тип — это псевдоморфозы кремнезема по органическим структурам. В шлифах они выглядят как сохранившие объем клетки и их агрегаты. Третий тип включает известьевыделяющие формы. От них остаются лишь известковые чехлы, при растворении которых иногда удается выделить остатки органической оболочки (или чехла). Отнесение многих остатков всех трех типов к цианобактериям остается дискуссионным. Известковые фоссилии, нередко относимые к цианобактериям, рассмотрены в разделе «Известковые фоссилии водорослевого происхождения». Хорошо сохранились сферические и нитчатые микрофоссилии, представленные кремневыми псевдоморфозами (рис. 1, к, о—т). Некоторые микрофоссилии, описанные как разные таксоны, в действительности могут быть фоссилизированными разными стадиями посмертного разложения клеток, одинаковых при жизни. Нередко сохраняется слизистый чехол клетки, он имитирует ее оболочку, а содержимое клетки коллапсирует и выглядит как ядро (рис. 1, л, т). Такие микрофоссилии ошибочно относили к эвкариотным водорослям и по их появлению судили о времени возникновения эвкариот. При посмертном изменении нитчатых форм отдельные их клетки увеличиваются в объеме и лопаются, имитируя гетероцисты. Детальные исследования посмертных изменений современных осцилляториевых показали (Л. М. Герасименко, И. Н. Крылов), что один вид может дать множество типов остатков, каждый из которых мог бы выделяться как особый таксон микрофоссилий (рис. 1, и). При этом нити легко распадаются на отдельные клетки (имитируя коккоидные), которые собираются во вторичные агрегаты, отдельно захороняются нити с чехлами и изолированные чехлы.

Выделено довольно много нитчатых и коккоидных родов, отличающихся размерами и формой клеток и нитей, толщиной стенки и другими признаками (рис. 1, о — т).

Докембрийские цианобактерии встречаются в микробиотах окремнелых строматолитов (известны микробиоты серии Ган-Флинт в Канаде возрастом 1,9 млрд. лет и серии Биттер Спрингс в Австралии возрастом около 1 млрд. лет). Цианобактерии обнаружены и в более молодых отложениях.

ИЗВЕСТКОВЫЕ ФОССИЛИИ ВОДОРΟΣЛЕВОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Выделение извести характерно для бактерий, цианобактерий, разных эвкариотических водорослей. В одних случаях известь активно секретруется организмом и откладывается в его тканях, на поверхности тела или в окружающем его слизистом чехле. В других случаях выделение извести пассивное. Считается, что растение выщепляет CO_2 из растворенного в воде бикарбоната кальция. В результате образующийся кальцит осажается на поверхности тела. Выпадение извести может происходить и из-за изменения водородными рН среды. Возможно, что пассивное выделение извести происходит с участием известьвыделяющих бактерий. Остатки чехлов или обызвествленных частей, получающихся в результате этих процессов, встречаются в осадочных толщах самого разного возраста и обычно называются «известковыми водорослями». Они наиболее характерны для морских карбонатных отложений, но нередко встречаются и в породах, образовавшихся в пресных водах, в почве, у выходов подземных источников.

Ниже рассматриваются только те известковые водоросли, которые трудно сопоставить с современными таксонами. Само по себе обызвествление еще ничего не говорит о систематическом положении остатка. Сходные обызвествленные чехлы или ткани могут принадлежать нескольким группам, например, трубчатые чехлы — нитчатым формам цианобактерий, зеленых (сцеплянки), красных и желтозеленых водорослей. В прошлом могли существовать и другие известьвыделяющие нитчатые формы. Для таких остатков водорослей используются формальные классификации. К известковым постройкам, в которых совсем не сохраняются остатки материнских водорослей относятся большинство строматолитов и онколитов. Остатки водорослей в них различимы лишь в редких случаях.

При описании известковых водорослей неопределенного систематического положения нередко сближают эти фоссилии с той или иной группой современных водорослей. Иногда диапазон разногласий весьма значителен. Например, род *Eriphyton*, введенный для ветвящихся ярусами обызвествленных нитей, образующих кустистые скопления, относили к цианобактериям, зеленым или красным водорослям. При разногласиях такого диапазона лучше обращаться к формальным группам, как это делается при систематизации акритарх и дисперсных миоспор (см. главу 3) и как уже предлагал Ю. Пиа. Так, выделенная им группа *Spongiostromata* охватывает известковые постройки, сохраняющие зоны нарастания, но не собственно органические структуры (чехлы водорослей и т. п.). Сюда относятся строматолиты и онколиты. Группа *Porostromata* (здесь не рассматривается) включает трубчатые известковые чехлы различных водорослей, иногда собранные в желваки или

прослой. Исчерпывающей классификации для всех продуктов деятельности известывыделяющих водорослей пока не существует.

Строматолиты (Stromatolithi). Строматолитами называют тонкослойные, часто скорлуповатые, преимущественно карбонатные постройки пластообразной, желваковой или столбчатой формы. Эти постройки образовывались в результате жизнедеятельности сообществ цианобактерий, бактерий и других микроорганизмов. История их изучения, а также структура, происхождение и классификации подробно изложены в литературе [9, 11, 26]. Обычно в них не сохраняются остатки материнских организмов. Поэтому существует тенденция вообще не относить к строматолитам тела, в которых такие остатки (например, трубочки *Girvanella*) хорошо различимы. В этом случае говорят о водорослевых желваках или прослоях. В то же время докембрийские слоистые тела с окремнелыми участками, сохранившими оболочки цианобактерий и проблематичных микроорганизмов, неизменно относят к строматолитам. Противоречивость такого подхода очевидна [9]. Формы с сохранившимся остатками их образователей можно называть «интактными» (неповрежденными), а без таковых — «маскированными». Соответственно следует изменить и характеристику групп.

Сначала к строматолитам применялась обычная бинарная номенклатура. Это не вызывало нареканий, пока допускалась их принадлежность к животным. Когда же выяснилось, что это не целостные особи, а продукт жизнедеятельности множества организмов, появились предложения не вводить для них латинских названий, а использовать для разных форм буквенные символы. Однако бинарная номенклатура используется гораздо шире. При выделении видов, родов и надродовых таксонов (типов, групп) учитываются общий облик постройки, текстура и тонкая структура слоев, если строматолит столбчатый, — то форма столбиков, тип их ветвления, характер их боковой стенки и другие признаки. Изучение современных строматолитообразующих сообществ показывает, что микроструктура тел образуется за счет деятельности бактерий, разлагающих отмершие цианобактерии. Микроструктура может быть ленточной, струйчатой, сгустковой, пятнистой и др. Она изучается в шлифах и пришлифовках, а общая конструкция постройки — методом графического препарирования, который можно назвать «методом Крылова». В 1959 г. И. Н. Крылов предложил распиливать строматолиты на серию тонких пластинок, проследить изменения контуров от одной пластинки к другой и восстанавливать скрытую в породе форму постройки и изменение слоистости в пределах одной постройки (рис. 1, а). Благодаря применению «метода Крылова» выяснилась изменчивость текстурных и структурных признаков в разных местах единого биогерма. Оказалось, что формы, описанные в качестве самостоятельных родов, могут сочетаться в пределах

одной постройке. Это послужило дополнительным аргументом против использования бинарной латинской номенклатуры. Однако в качестве контраргумента был приведен опыт палеоботанической таксономии и номенклатуры, где допускается выделение самостоятельных родов для дисперсных частей даже в том случае, если известно прижизненное сочетание этих частей. Поэтому допустимо сохранение, скажем, рода *Jacutophyton* (рис. 1, г), хотя отдельные части постройки, носящей это название, соответствуют родам *Baicalia* (рис. 1, в) и *Conophyton*. Такой набор родов, образующих одну постройку, называют «биогермным рядом». Постройки сходные макроскопически, имеют разную микроструктуру и наоборот. Предлагалось условиться о приоритете одних признаков перед другими во всех случаях (например, роды всегда основывать на общей конструкции постройки, а виды — на микроструктуре). Однако отразить все многообразие ситуаций таким способом нельзя из-за изменчивости признаков в пределах построек. Приходится учитывать и то, что микроструктура может искажаться вторичными процессами (перекристаллизацией, метаморфизмом и др.). При классификации макрофоссилий часто вводят разные роды для остатков в зависимости от того, известна или нет у них микроструктура. Так же можно поступать и в случае строматолитов.

В литературе предложено более 20 классификаций строматолитов. Для общего знакомства с ними можно принять следующую упрощенную классификацию. По форме постройки различают пластовые, желваковые и столбчатые строматолиты, а также переходные формы между ними и комбинированные типы (столбчато-пластовые и столбчато-желваковые). Лучше всего изучены и полнее расклассифицированы столбчатые строматолиты. Они охарактеризованы большим набором признаков и более уверенно разделяются на роды и виды. Их классифицируют по форме столбиков (они могут быть выдержанными цилиндрическими или неправильными по форме, клубнеобразными), типу их ветвления и по признакам боковой поверхности столбиков (с облекающими столбик слоями, или без обложения; поверхность может быть ровной, бугристой, с карнизами и козырьками). Микроструктура чаще всего служит для выделения видов. Некоторые роды, выделяемые при таком подходе, показаны на рис. 1, б — з.

Без изучения комплексов строматолитов не было бы современной стратиграфии протерозоя, в частности расчленения рифея. В 60-х годах И. Н. Крыловым, С. В. Нужновым, М. А. Семихатовым, М. Е. Раабен, В. А. Комаром была сначала установлена выдержанность комплексов в пределах крупных регионов (Сибирь, Урал), а затем и одинаковый порядок комплексов в разных регионах. Радиоизотопные датировки подтвердили примерную разновозрастность однотипных комплексов на огромных расстояниях в пределах СССР. Позже примерно те

же комплексы были прослежены в Северной Америке, Индии, Австралии, Африке. Сходство в последовательности стратиграфических комплексов в удаленных регионах, пространственная выдержанность этих комплексов — эмпирическое обобщение, не вполне понятное с биологической точки зрения. В самом деле, известно, что строматолиты — продукты жизнедеятельности микроорганизмов. Изучение современных строматолитов убеждает, что форма построек очень сильно зависит от гидродинамической обстановки и других экологических факторов. Поэтому разумно предположение, что комплексы их могут использоваться только для литолого-фациальных реконструкций, а не для стратиграфических целей. О том же, казалось бы, свидетельствовали и факты сосуществования в одной постройке форм, обычно относимых к разным родам. Со временем выявляется более широкое распространение в разрезе тех или иных родов. Тем не менее, хотя картина распределения таксонов в разрезе с каждым годом все больше усложняется, это не означает дискредитации стратиграфического значения строматолитов. Более того, изучение фанерозойских форм, большей частью интактных, позволило установить и их стратиграфическое значение и не только при эколого-стратиграфических исследованиях, но и в качестве руководящих ископаемых. Правда, основное значение фанерозойские строматолиты имеют для литолого-фациальных исследований. Поскольку строматолиты формировались фотосинтезирующими организмами они могли образовываться на глубинах, едва ли превышавших 100 м. Замечено, что строматолиты фанерозоя приурочены к фациям, обедненным другими органическими остатками. Они характерны для толщ, накапливавшихся в бассейнах с неустойчивой соленостью (см. выше о разных типах метаболизма цианобактерий). Именно в таких бассейнах они образуются и сейчас. Насколько эти фациальные характеристики современных и фанерозойских строматолитов приложимы к докембрийским, пока неясно. Предполагают, что в докембрии условия их формирования были более разнообразными, а затем строматолитообразователи были потеснены другими организмами.

Онколиты (Oncolithi). Под онколитами в широком смысле этого слова первоначально понимали желваки со слоистостью примерно того же типа, что и у строматолитов, но облекающей желвак со всех сторон. Эти желваки могут быть небольшими, около миллиметра в поперечнике, и более крупными, размером с кулак и даже больше. Первоначально онколиты (как это было и со строматолитами) рассматривались как водорослевые особи и лишь позже было установлено, что они — продукт жизнедеятельности сообществ микроорганизмов (цианобактерий, бактерий и др.). В них иногда встречаются трубочки типа *Girvanella* и другие органические остатки. Еще первые исследователи онколитов (В. Х. Твенхофел, Ю. Пиа, В. П. Маслов и др.) распределяли их по таксонам, которым

присваивали латинские названия. Отношение к мелким формам, охватываемым вместе с некоторыми другими образованиями (предположительно водорослевого происхождения) понятием «микрофитолиты» (или «микропроблематика»), изменилось после того, как оказалось, что они могут быть успешно использованы в стратиграфии докембрийских толщ [15]. Количество описанных родов и видов микрофитолитов стало быстро увеличиваться. Использовались такие их признаки, как размер желваков, толщина слоев (если они есть) или ширина лучей у радиально-лучистых форм, строение центральной части и др. Позже выяснилось, что некоторые из этих систематических признаков связаны со вторичными изменениями желваков, особенно с перекристаллизацией кальцита, причем сходные конечные стадии могут возникать при видоизменении разных первичных форм. С другой стороны, возникла проблема различия докембрийских онколитов и тех фанерозойских осадочных образований, которые всегда описывались как оолиты и изучение которых обычно входило в компетенцию литологии, а не биостратиграфии. Существовало мнение, что оолиты имеют хемогенное происхождение. В то же время в оолитах разного возраста были обнаружены органические нити. Неясно, образуются ли оолиты чисто хемогенным путем, без всякого участия известковывающих организмов.

II. ЭВКАРИОТЫ

Ниже излагается систематика сначала эвкариотических водорослей, а затем высших растений. Под «водорослями» обычно понимают некий неформальный таксон, имеющий эколого-морфологический смысл, и объединяющий как рассматриваемые отделы от перидиней до харовых водорослей, так и цианобактерий.

Разнобой в системах эвкариотных водорослей очень велик. Например, диатомей иногда составляют самостоятельный отдел, именуемый *Bacillariophyta* или *Diatomeae*, а в других случаях рассматривается как класс *Bacillariophyceae* в составе отдела *Chromophyta*, или как порядок *Diatomales* (*Bacillariales*) в классе *Chrysophyceae*. Этот разнобой отчасти связан с недавно начавшимся широким внедрением электронно-микроскопических, биохимических и иных методов исследования. Такие важные для современной систематики признаки, как строение хромосом, строение жгутиков или биохимические свойства пигментов не могут изучаться на ископаемом материале. Приходится опираться на менее значимые, но сохраняющиеся у фоссилий признаки и выбирать ту систему водорослей, к которой легче всего привязать ископаемый материал. Излагаемая ниже система по возможности приближена к вариантам системы, которые вошли в наиболее широко распространенные сводки [2, 11, 32, 43, 45, 46].

Сохраняющиеся у ископаемых форм признаки принадлежат к числу тех, по которым наблюдается поразительный параллелизм между отделами. Этот параллелизм обычно демонстрируют на ступенях морфологической дифференциации вегетативного тела водоросли. Ступени морфологической дифференциации водорослей таковы: 1) монадная структура (клетки одиночные, снабженные жгутиками и благодаря им подвижные), если клетки соединяются в колонии, то жгутики остаются, 2) амебодная (ризоподимальная) структура [клетки одиночные и лишены жгутиков, передвигаются, выпуская псевдоподии (как амебы)], 3) пальмеллоидная (глеоморфная) структура [несколько клеток (иногда большое их количество) погружены в общую слизь, выделяемую клетками], 4) коккоидная структура (клетки лишены жгутиков и поэтому неподвижные, одиночные или соединенные в колонии, но не нити), 5) нитчатая (трихальная) структура (безжгутиковые клетки соединяются в нити, которые могут ветвиться или оставаться простыми; нити, составляющие тело, могут быть одинаковыми или дифференцированными), 6) кладоталлоидная структура (безжгутиковые клетки соединены в однослойную или многослойную пластинку; при делении клеток в разных плоскостях могут возникать цилиндрические или сложной формы слоевища), 7) сифональная структура [клетки очень крупные, содержащие множество ядер в единой цитоплазме; такие многоядерные клетки (ценоциты) могут быть трубчатыми или более сложно построенными].

Существуют и другие классификации этих ступеней. Однако, вне зависимости от того, какую классификацию принять, в каждом отделе эвкаротических водорослей встречается несколько ступеней (в некоторых отделах — почти все они) и каждая ступень свойственна нескольким отделам. Например, как у желтозеленых, так и у зеленых водорослей известны монадная, пальмеллоидная, коккоидная, нитчатая и сифональная структуры. Нитчатая структура известна у всех отделов (у диатомовых могут образовываться однорядные колонии, которые не все признают нитями). Некоторые из перечисленных ступеней свойственны также цианобактериям и грибам. Следует иметь в виду еще и то, что особь одного вида в ходе своего жизненного цикла может проходить несколько ступеней. Наконец, даже сама принадлежность фоссилии к водорослям может быть проблематичной. Например, нитчатая стадия в онтогенезе мхов (протонема) может напоминать нитчатую водоросль. Не всегда легко отличить обызвествленные части водорослей от раковин фораминифер (таких как нитчатая фораминифера *Nubecularia*). Устойчивые к мацерации микроскопические оболочки могут быть сходными с различными водорослями и их цистами, спорами высших растений, статобластами («покоящимися почками») мшанок, яйцами беспозвоночных. Скопления спор высших растений описывались как колонии водорослей.

На водорослях хорошо виден общий принцип построения естественной системы. На первый взгляд трудно понять, почему внешне очень сходные одноклеточные формы с жгутиками относятся к разным отделам только из-за различия в их пигментах, а в одном отделе оказываются как одноклеточные, так и многоклеточные, весьма сложно устроенные формы со сложнорифференцированными органами размножения. Такое отношение к одному отделу внешне весьма различных форм и к разным отделам — похожих форм, становится понятным только при ознакомлении со всей системой. Тогда становится заметной последовательная связь таксонов. Изложить здесь всю эту последовательность объединения таксонов с низкого ранга до самого высокого невозможно. Соответственно в описании крупных таксонов будут сведены к минимуму те характеристики, которые не наблюдаются на ископаемом материале и которые содержатся в любом руководстве по систематике водорослей [2, 11, 45].

ОТДЕЛ PYRRORNYTA.

ПИРОФИТОВЫЕ ВОДРОСЛИ (ДИНОФЛАГЕЛЛЯТЫ)

Для пиропитовых водорослей, или динофлагеллят характерны пигменты от красноватых до желтозеленых. Динофлагелляты одноклеточные, изредка нитчатые формы. В норме у них два длинных жгутика. Поскольку у некоторых динофлагеллят нет фотосинтеза, а питание гетеротрофное, некоторые зоологи относят эти организмы к простейшим. Динофлагелляты интересны необычным разнообразием в строении хромосом и типах митоза, причем некоторые роды по этим признакам приближаются к прокариотам (их называли мезокариотами). Разные динофлагелляты участвуют в симбиозах и тогда называются зооксантеллами. Они поселяются в фораминиферах, радиоляриях, других (нефотосинтезирующих) динофлагеллятах и различных группах кишечнополостных. Присутствие этих симбионтов благоприятствует жизни хозяина, этим, в частности, обеспечивается быстрый рост рифообразующих кораллов.

Остановимся только на динопитовых и эбридиевых, рассматриваемых как классы. Остальные динофлагелляты неизвестны в ископаемом состоянии.

Класс *Dinophyceae* (динофиты). Большинство ископаемых динопитов (свыше 200 родов) принадлежит к порядку *Peridiales* (перидинеи), известному с силура. Порядки *Dinophysiales* и *Gymnodinales* известны в геологической летописи по единичным родам. Современные перидинеи — одноклеточные, изредка нитчатые формы. Клетка покрыта органическим панцирем — текой, разделенной на секторы экваториальным желобком — цингулюмом (*cingulum*), от которого вниз отходит вертикальный желобок — сулькус (*sulcus*). В месте отхождения

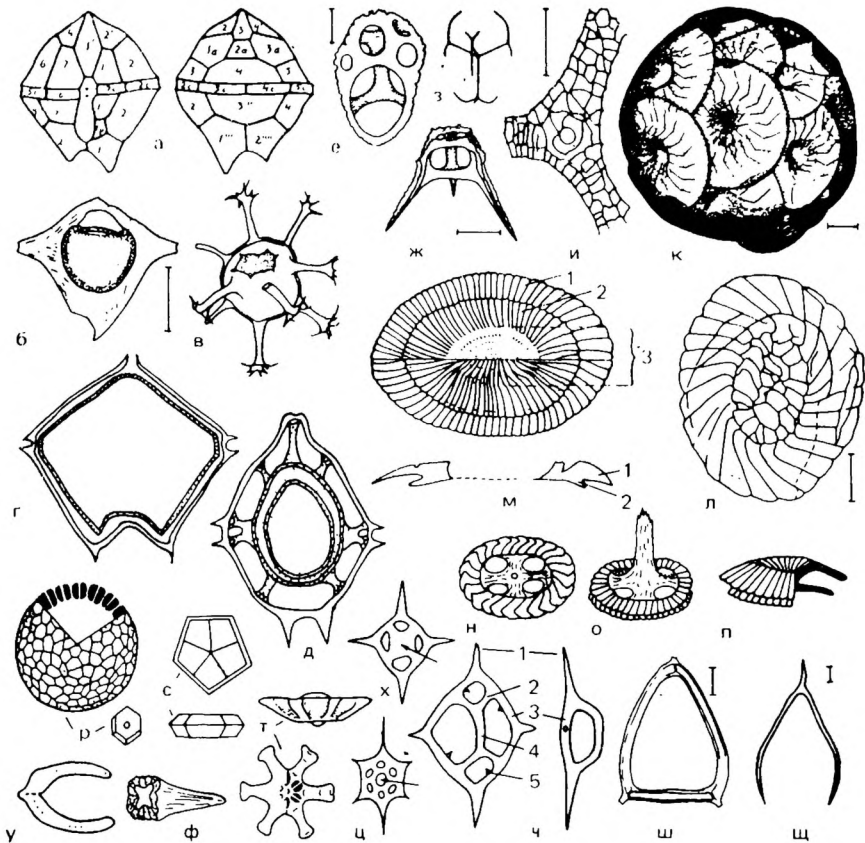


Рис. 2. Динофлагелляты (а—д), эбридиевые (е—и), кокколитофориды и близкие к ним водоросли (к—ф) и силикофлагелляты (х—щ)

Верхний мел (л, щ), палеоген (б, е, ш), миоцен (ж, и), современные (а, к); Новая Зеландия (е), Боливия (ж), США (н, щ), Украина (л), Австрия (ш); а — пластинки теки (Элнтека: 1'—4' — апикальные; 1''—7'' — передние экваториальные, или пресингулярные; 1а—3а — передние интеркалярные, или промежуточные; 1с—6с — поясок, или сингулум; гипотека: 1'''—5''' — задние экваториальные, или постсингулярные; 1р — задняя промежуточная, или постинтеркалярная; 1'', 2'' — антапикальные пластинки с антапикальными рогами; б — циста *Rhombodinium glabrum* (Cooks.) Vozzh. перидиниоидная форма; в — циста *Oligosphaeridium complex* (White) Dav. et Will., хоратная форма, каждый отросток соответствует парапластинке; г, д — образование цеты (крап) внутри теки, перидинионный (г) и гистрихосферондный, или гониаулаксондный (д) типы; е — *Craniopsis octo* Nov. et Freg.; ж — *Parathranium tenuipes* Nov.; з — диаграмма скелета *Falsebria*; н — *Ebropsis antiqua* (Schulz) Nov. часть скелета; к — коккофера *Cyclococcolithus leptoporus* (Murg. et Blasck.) Kapt.; л — *Arkhangelskiella distincta* Shim., кокколит; м — схема строения кокколита (1 — дистальный щит, 2 — проксимальный щит, 3 — центральная аррея); н—п — кокколиты локалтидного (н), подорабидного (о) и кокколитидного (п) строения; р—ф — ортолиты (р — клетка и изолированный призматолит, с — пенталит; т — астеролит, у — цератолит, ф — сфенолит); х—ч — скелет силикофлагеллят (х — форма с апикальной пластинкой стрелк, ц — форма с апикальным окном; ч — вид скелета в плане: 1 — радиальный шип, 2 — боковая перекладина, 3 — базальное кольцо, 4 — апикальная перекладина, 5 — базальный аксессуарный шип); ш — *Mesocena apiculata* (Schulz) Napla, в углах сенты; щ — *Lyramula furcata* Napla; линейка 50 мкм (б), 10 мкм (е, ж, и, ш, щ), 1 мкм (к, л)

сулькуса от цингулюма в теке есть две поры для жгутиков. Нижний жгутик идет вдоль сулькуса, а затем становится свободным. Верхний жгутик лежит в сулькусе, опоясывая всю теку. Тека сложена многочисленными пластинками, соединенными резкими швами. Форма, количество и расположение пластинок — важные систематические признаки. Для удобства их описания пластинок, в зависимости от их положения, обозначены буквенно-цифровыми символами (рис. 2, а). Существуют разные системы терминов для обозначения теки и ее частей. Общая форма теки может быть очень разнообразной, в основном, за счет образования различных по форме и величине выступов — рогов, число которых не более пяти. Пластинки гладкие или скульптурованные. Они часто делятся невысокими ребрами на многоугольные участки и нередко пронизаны порами, видными лишь в электронный микроскоп.

В жизненном цикле перидиней и гимнодиниевых есть стадия покоящейся цисты (рис. 2, б—д), или диноцисты. Под текой вокруг протопласта формируется плотная оболочка диноцисты, пронизанная спорополленином, иногда известью и, может быть, кремнием или другими веществами. Эта оболочка, иногда состоящая из нескольких слоев, хорошо сохраняется в ископаемом состоянии и тоже называется диноцистой. Выделяемые из породы палинологическими методами и изучаемые вместе с миоспорами и акритархами, все эти микрофоссилии иногда обозначаются единым термином «палиноморфы». То, что ископаемые перидиней часто представлены диноцистами, было установлено лишь в 60-х годах, благодаря работам В. Р. Эвитта. До этого считалось, что ископаемые перидиней принадлежат двум группам — табулированным и нетабулированным. У первых различимы пластинки, а у вторых их нет, хотя цингулюм и сулькус сохраняются. Судя по современным перидинейам, табулированные диноцисты несут на себе отражение пластинок, а нетабулированные не несут, хотя у соответствующих перидиней пластинок на теке имеются. У нетабулированных перидиней часто наблюдаются выросты или их группы, направляющиеся от внешней оболочки к пластинкам. Каждой пластинке соответствует один вырост или одна группа выростов. Поэтому по длине и расположению выростов можно реконструировать теку (рис. 2, в—д).

Формы с выростами, но без следов сулькуса и цингулюма были найдены в ископаемом состоянии в прошлом веке и названы гистрихосферами. Их сопоставляли с разными водорослями, а также с животными (радиоляриями, скелетными элементами губок, статобластами мшанок и др.). Затем установили, что у гистрихосфер в определенном месте оболочки есть разрыв или аккуратное отверстие — археопиль. После открытия диноцист у современных перидиней оказалось, что через археопиль клетка покидает цисту при прорастании. Установление археопиля и классификация его типов позволили определить

правильную ориентировку диноцист, проводить сопоставление современных и ископаемых форм, а также устанавливать соответствие выростов и определенных пластинок теки. Все это прояснило систематическую принадлежность и морфологию диноцист, для них потребовалась специальная терминология. В основу была взята терминология элементов теки, но к некоторым терминам добавлена приставка «пара-», или же корень «-тека» изменен на «-циста». Например, вместо «цингулум» говорится «парацингулум», а вместо «эпитека» — «эпидиста». Предлагалось вместо «пара-» употреблять приставку «псевдо-» или говорить об «отраженных элементах». Труднее обстоит дело с систематикой. В диагнозах современных перидиней учитываются признаки теки, а не диноцисты, тогда как у ископаемых перидиней положение обратное. Диноцисты изучены у нескольких десятков современных перидиней. Этого недостаточно для установления соотношений таксонов современных и ископаемых перидиней, учитывая разнообразие тех и других.

Все диноцисты делятся на три типа: 1) проксиматные лишены выростов и хорошо повторяют строение теки, в том числе табуляцию (рис. 2, г), 2) хоратные имеют главное тело, несущее сильно развитые выступы (рис. 2, в, д) или иную орнаментацию, 3) каватные имеют вложенные внутреннее и внешнее тела, разделенные промежутком. Есть и переходные формы (проксимохоратные). Далее диноцисты делятся по типу археопиля, признакам паратабуляции, форме и расположению выростов, строению стенки. Археопиль (рис. 2, б, в) может образовываться за счет удаления всех апикальных парапластинок, одной прецингулярной пластинки, отделения эпицисты от гипоцисты, образования меридиональной трещины или иначе. Выросты имеют различную форму, часто сложно ветвятся, сростаются основаниями или верхушками, образуя гребни и сетчатое внешнее покрытие. Порой выросты густо покрывают поверхность диноцисты, так что выявить паратабуляцию невозможно. Внутренние тела каватных форм различаются размерами и конфигурацией (может быть два вложенных внутренних тела). Существует детальная классификация диноцист по всему комплексу признаков [1, 45].

До установления связи гистрихосфер с диноцистами считалось, что перидиней появились в перми, а в большом количестве — с юры. Диноцисты с археопиле и следами табуляции, а поэтому достоверно сопоставляемые с перидинейми, известны с силура (род *Arpulatorus*). В более древних толщах встречаются палиноморфы (акритархи) с длинными, иногда сложно устроенными выростами. Они сходны с диноцистами, но отношение их к перидинейм пока проблематично. Часть их может принадлежать празиофитовым. Перидиней, близкие к роду *Gonyaulacysta*, известны в силуре и низах девона. В остальной части девона, в карбоне и нижней перми встречаются акритархи, иногда описываемые как диноцисты, но их системати-

ческое положение неизвестно. В отложениях верхней перми и триаса обнаружены немногочисленные находки явных перидиней, но в большом количестве они появляются с юрских отложений и далее весьма обычны в мелу и кайнозое. Диноцисты широко используются для стратиграфии мезо-кайнозоя. С начала юры и до антропогена выделяется около 30 зон по ним. В геологическом распространении диноцист отмечены фазы расцвета (силур — низы девона, нижняя — средняя юра, палеоцен — нижний эоцен), разделенные интервалами упадка. Диноцисты в большом количестве встречаются в современном планктоне (уступают лишь диатомовым), играют большую роль в трофических цепях, а иногда при «цветении» моря («красные приливы») размножаются в огромном количестве и вызывают заморы nektonных и бентосных организмов. Тем не менее современная эпоха по таксономическому разнообразию перидиней относится к фазе упадка.

Современные перидиней весьма разнообразны экологически. Среди них много морских планктонных форм, но есть и обитатели солоноватых и пресных вод. Ископаемые перидиней, за редким исключением — морские. Заведомо пресноводные редки и известны лишь с позднего мела. В распределении родов отражается близость береговой линии. При приближении к берегу в целом увеличивается толщина стенки диноцист. Комплексы диноцист обнаруживают довольно четкую климатическую приуроченность, так что по их смене можно судить о фазах потеплений и похолоданий.

Класс Ebriophyceae (эбридиевые). У эбридиевых есть внутренний кремневый ажурный скелет, имеющий трехлучевую или четырехосную симметрию (рис. 2, е — и). Стержневидные элементы скелета не имеют внутри полости, в отличие от силикофлагеллят (см. ниже). Гетеротрофным питанием (главным образом, диатомеями) эбридиевые отличаются от типичных водорослей, но сходны с некоторыми динофлагеллятами, с последними они сближаются строением ядра и парой жгутиков. Кроме того среди динофлагеллят есть формы (род *Actiniscus*) с внутренним скелетом, напоминающим эбридиевый и также сложными элементами без внутренней полости. Эбридиевые — морские планктонные организмы, известны с палеоцена и особенно многочисленные в эоцене и миоцене. Сейчас они представлены тремя родами. Они изучаются вместе с другими кремневыми организмами — радиоляриями, диатомовыми, силикофлагеллятами. Приуроченность эбридиевых к водам холодного и умеренного климата позволяет использовать их остатки для палеоклиматических реконструкций.

ОТДЕЛ CHRYSOPHYTA (CHRYSOPHYCOPHYTA). ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРОСЛИ

Из золотистых водорослей в геологическую летопись вошли только кокколитофориды и сходные с ними извествьывделяющие водоросли, а также силикофлагелляты (кремневые жгутиковые). Обе группы рассматриваются как подклассы класса *Chrysomonadophyceae* (*Chrysophyceae*; хризомонадовые). Из-за преобладания жгутиковых форм и (отчасти) фаготрофного питания хризомонадовых иногда включают в число простейших (*Protozoa*). Хотя таксономически кокколитофориды и кремневые жгутиковые считаются близкими, в практике палеоботанических исследований они изучаются раздельно. Кремневые жгутиковые извлекаются из породы вместе с радиоляриями, эбридиевыми и диатомовыми. Для этого требуется растворить карбонаты, в том числе и остатки кокколитофорид. О цистах хризомонад (*Chrysostomataceae* и *Archaeomonadaceae*), встречающихся с верхнего мела, можно найти сведения в литературе [45].

Кокколитофориды (подкласс *Coccolithophoridophycidae*) и другие нанолиты. В разных системах кокколитофориды рассматриваются в ранге от класса (*Coccolithophyceae*) до подпорядка.

Современные кокколитофориды — одноклеточные организмы. Их жизненный цикл состоит из подвижной (с жгутиками) и неподвижной (безжгутиковой) стадий. На неподвижной стадии клетка покрывается панцирем (коккосферой; рис. 2, к) из известковых пластинок — кокколитов (рис. 2, л — п), которые могут развиваться и на подвижной стадии, но тогда имеют иной облик. Они формируются внутри клетки и затем выталкиваются на поверхность. Образуется до 30 кокколитов на клетку. В ископаемом состоянии целые коккосферы сохраняются редко. Таксоны описываются по изолированным кокколитам. Одному и тому же виду кокколитофорид свойственны разные кокколиты как из-за дифференциации в пределах коккосферы, так и из-за различия на разных стадиях жизненного цикла. Трудности систематики кокколитов связаны с их небольшими размерами (от 1 до 15 мкм). Современная систематика требует использования электронной микроскопии. Есть известковые микрофоссилии (нанофоссилии), не имеющие аналогов в современном населении океанов. Это дискоастериды, торакофериды, нанокониды, сфенолиты (рис. 2, ф), цератолиты (рис. 2, у) и другие группы, изучаемые с кокколитами и также охватываемые понятием нанолиты. Организмы, продуцирующие нанолиты, образуют нанопланктон (часть планктона, не удерживаемая обычными планктонными сетками). В биостратиграфических работах для комплексов нанолитов используются термины «известковый нанопланктон» или «известковые нанофоссилии».

Уже описано свыше 2000 видов нанофоссилий. Среди них много синонимов, вызванных просчетами систематиков и тем, что таксоны нанолитов выделяются безотносительно к их прижизненной связи в коккосферах. Тем не менее разнообразие нанолитов очень велико. Сейчас они распределены между двумя десятками семейств. Примерно половина их непосредственно включается в подкласс кокколитофорид. Устоявшейся системы таксонов рангом выше семейства пока нет, так как система строится по изолированным элементам панциря, признаки которых не образуют достаточно выдерживающихся комплексов и нередко по-разному комбинируются друг с другом.

Кокколиты разделяются на голококколиты, гетерококколиты и пенталиты. Они различаются типом кристаллизации кальцита. Кристаллы, слагающие голококколиты (рис. 2, р, с), сохраняют свойственную кальциту форму ромбоэдрических или гексагональных призм (оба вида кристаллов могут встречаться у одного кокколита), почти неизменных воздействием клетки. Большинство кокколитов принадлежит гетерококколитам (рис. 2, к—п), у которых первичная форма кристаллов сильно изменена и имеет форму, свойственную данному таксону. Соотношение голо- и гетерококколитов пояснялось следующей аналогией (С. Н. Голубев). Здание сложной формы можно построить из огромного числа идентичных кирпичей, а можно из значительно меньшего числа фигурных железобетонных изделий. Голококколиты будут аналогом здания первого типа, а гетерококколиты — второго. Пенталиты (рис. 2, с) состоят из пяти одинаковых элементов, но не ромбоэдрических. Принадлежность пенталитов к кокколитофоридам не доказана.

В зависимости от ориентировки кристаллов кокколиты по-разному ведут себя в поляризованном свете. Геолиолиты имеют упорядоченно ориентированные кристаллы и в скрещенных николях дают фигуру в виде креста или изогир. Ортолиты (рис. 2, р—ф) сложены беспорядочно ориентированными кристаллами и поэтому их угасание при вращении столика микроскопа мозаичное. Есть кокколиты, у которых внутренние и внешние части имеют разное угасание, поведение их в поляризованном свете используется при выделении родов и семейств.

Шире всего распространены, особенно в кайнозойских отложениях, овальные или округлые дисковидные кокколиты — плаколиты (рис. 2, к—м). Они состоят из двух кольцевых щитков, соединенных невысоким цилиндром. Другой распространенный тип — дисколиты. Это округлые диски с утолщенным краем. Рабдолитами называются кокколиты в форме перевернутого короткого гвоздя с широкой шляпкой (рис. 2, о). Зиголиты — это эллиптические формы, состоящие из периферической зоны, центр которой сложен балками, дающими крестообразную или Х-образную фигуру (рис. 2, н); иногда балки

лежат параллельно или есть всего одна балка. Есть и другие нанолиты.

Кокколитофориды достоверно известны с триаса. Более древние нанофоссилии указывались с кембрия включительно. Их систематическое положение не вполне ясно, хотя карбоновый род *Palaeococcolithus* сходен с плаколитами. С юры нанофоссилии встречаются в больших количествах и часто становятся породообразующими. Так, писчий мел состоит преимущественно из кокколитов и других нанофоссилий, а также их изолированных элементов. Хемогенного карбоната в нем видимо нет. В 1 мм³ писчего мела содержится до $7 \cdot 10^{10}$ кокколитов. На глубинах свыше 3—4 км они растворяются. Значительная (если не большая) часть их попадает в осадок в фекальных пеллетах планктонных животных, питающихся кокколитофоридами. Органическое вещество пеллетов предотвращает растворение кокколитов во время их долгого оседания на дно. Из-за частичного растворения кокколитов может меняться их морфология, что необходимо учитывать в систематике.

Известковые нанофоссилии очень разнообразны, быстро меняются по разрезу и поэтому очень важны для стратиграфии, начиная с юры. Только в юре по нанофоссилиям выделено более 20 зон. Поскольку разнообразие нанофоссилий убывает в холодных водах, по их распределению реконструируются климатические пояса и эпизоды. Считают, что именно с похолоданием климата связано резкое вымирание большинства меловых кокколитов в датском веке.

Подкласс Silicoflagellatophycidae (кремневые жгутиковые; силикофлагелляты). Силикофлагелляты первоначально были найдены среди микрофоссилий и лишь затем в современном планктоне. Это одноклеточные формы. Протопласт заключен внутри кремневого скелета и лишь слабо выступает за его пределы. Скелет (рис. 2, х — щ) сложен тонкими полыми внутри трубками с гладкой или тонко скульптурированной поверхностью. Основу скелета образует округлая, овальная или многоугольная рамка (базальное кольцо). К ней с одной стороны прикрепляются перекладины пирамидальной центральной структуры, которая завершается апикальной перекладиной или апикальным кольцом. В углах базального кольца и иногда в местах соединения перекладин центральной структуры располагаются шипы. Небольшие добавочные шипы отходят от перекладин базального кольца. Строение скелета, особенно размер и расположение шипов, сильно варьируют в пределах вида, что затрудняет систематику. Силикофлагелляты распределены по группам, названным по характерному роду. Диктиохиды (от *Dictyocha*) имеют квадратное базальное кольцо с шипами или желваками в углах и апикальную перекладину (рис. 2, ч). Дистефаниды (от *Distephanus*) имеют шестиугольное базальное кольцо с угловыми шипами и округлошестиугольное апи-

кальное кольцо (рис. 2, ц). У мезоциид (от *Mesocena*; рис. 2, ш) есть только округлое или округломногоугольное базальное кольцо с небольшими шипами, центральной структуры нет. Сходным образом выделяются и другие группы, а также роды, условно сближаемые с силикофлагеллятами (см. 45). Силикофлагелляты появляются в небольшом количестве в раннем мелу, в позднем мелу их разнообразие увеличивается, расцвет их приходится на миоцен. Большинство родов исчезает в конце плицена. В современном планктоне остаются лишь *Dictyocha* и *Distephanus*. Силикофлагелляты имеют стратиграфическое значение для расчленения и корреляции морских отложений, обедненных остатками известывыделяющих организмов или лишенных их. Силикофлагелляты встречаются только в морских водах. При этом род *Dictyocha* обитает в теплых, а *Distephanus* — в холодных водах. Соотношение этих родов в разрезе свидетельствует о температурных колебаниях среды.

ОТДЕЛ BACILLARIOPHYTA (DIATOMEAE). ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (ДИАТОМЕИ)

Диатомовые водоросли иногда включаются в число золотистых (*Chrysophyta*), но чаще их считают самостоятельным отделом. Это одноклеточные, реже колониальные организмы с двустворчатым кремневым скелетом. Клетки разной величины, от 0,75 мкм до 2 мм. Для систематики наибольшее значение имеет строение панциря. Его обычно сравнивают с коробкой, закрытой крышкой (рис. 3, а—г). Коробке соответствует гипотека, а крышке — эпитека. Каждая из них состоит из створки (соответствует дну коробки или крышки) и пояскового ободка (соответствует стенке). Гипотека заходит краями внутрь эпитеки. Створка гипотеки называется гиповальвой, а эпитеки — эпивальвой. Створка имеет лицевую поверхность и загнутую по краям часть — загиб, иногда довольно высокий. Рост клеток может сопровождаться образованием вставочных ободков между створкой и поясковым ободком. Они закладываются у края загиба створки и отодвигают поясковый ободок или ранее образовавшийся вставочный ободок. При гибели особи скелет распадается на створки и ободки. Лишь при полном соединении частей сохраняются целые панцири. У некоторых диатомей удалось обнаружить органическую оболочку, окружающую панцирь. Очертание панциря меняется в зависимости от его ориентировки. Вид панциря с лицевой или боковой поверхности створки называется соответственно видом со створки или видом с пояска. Часть форм с цилиндрическим панцирем всегда ориентируется в препарате так, что получается вид с пояска.

При вегетативном размножении, которое может происходить несколько раз в сутки, протопласт увеличивается и раздвигает

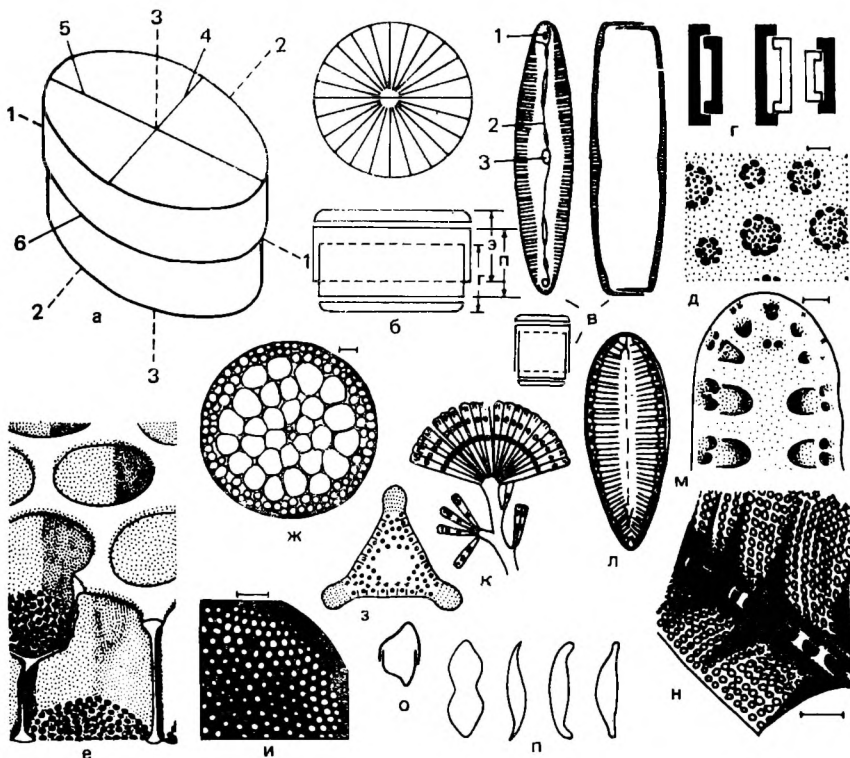


Рис. 3. Диатомовые

а — элементы симметрии панциря, продольная (1), поперечная (2), центральная (3) оси; поперечная (4), продольная (5) и створковая, или вальварная (6) плоскости; б — панцирь центрического типа, наверху — вид со створки, внизу — вид с пояска (э — створка эпитеки, г — створка гипотеки, п — поясковые ободки); в — панцирь пennaтного типа, вид со створки (слева,верху), вид с пояска (справа), поперечное сечение (внизу), 1 — конечный узелок, 2 — шов, 3 — центральный узелок; г — уменьшение размеров панциря в ходе размножения (черные створки принадлежат материнской особи, белые — достраиваемые); д — перфорация стенки *Triceratium antedeluvianum* (Ehrg.) Gr и л., миоцен Испании; е — строение ареолы с велумом на внутренней стороне панциря (поперечный разрез стенки панциря); ж — *Rhaphoneis schraderei* В и к г у, миоцен Мексики; з — *Triceratium schultzei* J o u s e, верхний мел; и — *Coenobiodiscus muriformis* L o e b l., Wight et Darley, расположенные ареол (современная форма); к — *Licmophora flabellata* (Carm.) Ag., современная морская колониальная форма; л — *Surirella capronii* Вге b., современная пресиводная кариноидная форма; м — *Delphineis angustata* (Pant.) Andg., миоцен США; н — *Surirella gemma* Ehrg., реконструкция части створки с каналовидным швом; о — поперечное сечение панциря пennaтного типа с изогнутой плоскостью симметрии; п — форма створок пennaтных диатомей; линейка 10 мкм (ж, и, н), 1 мкм (д, м)

гипотеку и эпитеку. После деления дочерние клетки расходятся, имея только гипотеку или эпитеку. Часть панциря, доставшаяся дочерней клетке, в любом случае становится эпитекой. К ней потом достраивается гипотека. Поэтому при повторных делениях часть образующихся панцирей становится все меньшего размера (рис. 3, г). Покоящиеся споры имеют панцирь, отмеченный специфическими элементами (шипиками, выростами и др.).

Панцири пронизаны отверстиями — ареолами (рис. 3, д — и, м, н), по внешней или внутренней кромке затянутыми пленкой (велумом), тоже пронизанной тонкими порами, иногда со скульптурированным краем. Форма и расположение ареол и пор на велуме — важные систематические признаки. Гладкие участки, лишенные скульптуры и ареол, называются гиалиновыми. От вставочных ободков внутрь панциря могут отходить разной высоты перегородки, плоскость которых параллельна створке. От самих створок тоже могут отходить перегородки — псевдосепты. Они образуются одновременно со створкой. Внутренняя и внешняя поверхности нередко скульптурованы камерами, ребрами, бороздами, шипами, рогами и т. д.

По строению панциря различают две группы с разной симметрией при виде со створки; радиально-симметричные называются центрическими (рис. 3, б, д, ж — и), а двусторонне-симметричные — пеннатыми (рис. 3, в, к — п). Контур тех и других с пояска обычно прямоугольный. Створки центрических диатомей бывают круглыми, треугольными, четырехугольными, овальными или полукруглыми. Не все эти диатомеи действительно радиально-симметричны, но по прочим признакам они ближе к радиально-симметричным. Ареолы и иные украшения расходятся у них по радиусам от точки, расположенной в центре или в стороне от него. Предлагалось делить центрические диатомеи на три типа: 1) дискоидные имеют круглые створки с плоской, выпуклой или выпукло-вогнутой лицевой поверхностью, 2) створки гониоидных диатомей имеют контур с углами; (у обоих типов ободок соизмерим с диаметром створки), 3) соленоидный тип сходен с дискоидным по очертанию створки, но поясковый ободок очень широкий, так что панцирь становится трубчатым. Иногда створки в виде колпачка с длинным шипом на вершине. Панцири пеннатных диатомей сложнее. У них различают три оси и три плоскости симметрии (см. схему на рис. 3, а). У центрических диатомей выделяются лишь два вида осей и плоскостей симметрии, в том числе центральная ось и вальварная плоскость. Панцири пеннатных диатомей (рис. 3, в) имеют осевое поле, иногда дополняемое швом. Осевое поле (ложный шов, *pseudographe*) — это гладкая бесструктурная полоса вдоль продольной оси створки. Шов (*graphe*) в простейшем случае — это щель, разрезающая створку вдоль от полюсов к центральной части, до которой она может доходить. Такой щелевидный шов встречается на одной или обеих створках. Он бывает разной длины и иногда есть лишь на половине створки. Части шва по разные стороны от центра называются ветвями шва. Центр створки часто утолщен (центральный узелок). Здесь ветви шва могут соединяться. Образуется центральная пора. У полюсов щель заканчивается конечной порой и конечным (полярным) узелком. Сложнее устроен каналовидный шов (рис. 3, н). С поверхности он открывается узкой щелью, а вовнутрь панциря — многочисленными отверстиями.

Его ветви вместе с центральным узелком, к которому они подходят, располагаются или по продольной оси створки, или смещены к одному из ее краев.

Делались попытки классифицировать современные диатомеи по признакам протопласта (особенно по хлоропластам), но чаще используется строение панциря. Центрическим (*Centrophyceae*, *Centricae*) и пеннатным (*Pennatophyceae*, *Pennatae*) диатомеям сейчас придают ранг классов. Центрические делятся на порядки по общей форме панциря (низкоцилиндрической, палочкообразной) и очертанию створок (округлому, угловатому). Порядки пеннатных диатомей различаются по строению осевого поля и шва (створки без шва; щелевидный шов на одной створке; такой же шов на обеих створках; каналовидный шов на обеих створках). Семейства, роды и виды различаются по прочим признакам [11, 45]. Ископаемые формы не всегда легко сопоставляются с современными таксонами из-за распада панциря при захоронении. Трудно сопоставить панцири покоящихся спор и вегетирующих особей. Это затрудняет систематику и современных форм. Иные затруднения связаны со значительной внутривидовой изменчивостью панцирей.

Поскольку в систематике современных и ископаемых диатомей используются примерно одни и те же признаки, можно проследить историю таксонов. Древнейшие диатомеи известны в раннем мелу (указания на более древние находки нуждаются в проверке). В мелу и большей части палеоцена встречаются почти исключительно центрические, обычно лишенные пояскового ободка. Строением створок эти диатомеи существенно не отличаются от современных. Примерно на рубеже мела и палеогена состав диатомей изменился на две трети. В конце палеоцена в заметном количестве появляются пеннатные формы (единично с позднего мела), но до миоцена господствуют центрические. Пеннатные сначала представлены бесшовными формами, много позже (в эоцене) появляются шовные, со швом как на одной створке, так и на обеих. С миоцена пеннатные быстро увеличиваются в количестве и разнообразии и сейчас в обоих отношениях превосходят центрические. Правда, в планктонных сообществах и сейчас преобладают центрические формы, а в бентосных — пеннатные. С эоцена появляются пресноводные диатомеи, среди которых с тех пор и доныне резко преобладают пеннатные (все они бентосные).

Обилие диатомей в морских, а с неогена и в пресноводных отложениях придает этой группе большое стратиграфическое значение. Хотя среди диатомей есть долгоживущие роды (с мела доныне) и виды (миоцен — ныне), удастся выделить дробные стратиграфические комплексы. Так, для неогена и антропогена севера Тихого океана выделяют около 25 диатомовых зон. Диатомеи особенно важны для стратиграфии в районах, где остатки фораминифер и нанолиты редки, недостаточно специ-

фичны или отсутствуют. Это области высоких широт. Диатомеи разносятся течениями далеко от мест первоначального обитания, что способствует дальним стратиграфическим корреляциям между разными климатическими поясами. В последние годы диатомеи широко используются в стратиграфии океанических осадков, в частности, в ходе глубоководного бурения. Обычно вместе с ними изучаются силикофлагелляты и эбридиевые. Диатомеи очень чувствительны к температуре и солености воды, а также присутствию питательных компонентов. Поэтому по составу диатомей можно производить климатическое районирование бассейнов, заключать о солености вод, делать выводы о расположении апвеллинговых зон. Смена комплексов используется в климатостратиграфии.

В океанах и олиготрофных озерах скопления диатомей образуют диатомовые илы. При сохранении органического вещества остатки диатомей вместе с прочими водными организмами образуют сапропелевые илы, накапливающиеся в озерах. Породы, сложенные их панцирями (диатомиты), широко распространены с палеогена.

ОТДЕЛ РНАЕОРНУТА. БУРЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

Бурые водоросли — одна из интереснейших групп эвкаритических водорослей. Это многоклеточные растения с самыми разными по форме слоевищами — шнуровидными, шарообразными, пластинчатыми, трубчатыми, перистыми, древовидными и др. Иногда талломы несут воздушные пузыри. Своё название эти водоросли получили от присутствия бурых и желтых пигментов. Для бурых водорослей характерна смена поколений — бесполого поколения (спорофит), продуцирующего зооспоры, тетраспоры или моноспоры, и полового поколения (гаметофит), продуцирующего гаметы. Может образовываться и гаметоспорофит — поколение, получающееся при бесполом размножении гаметофитов. Поколения могут строго чередоваться (как у высших растений), причем по облику спорофит и гаметофит различаются или сходны внешне. Черты сходства бурых водорослей с высшими растениями наводили на мысль об их филогенетической связи. Современные бурые водоросли очень разнообразны и широко распространены. Но химический состав их талломов не благоприятен для захоронения. В литературе, особенно прошлого века, множество органических остатков относилось к бурым водорослям. Это роды *Fucoides*, *Caulerpites* и др. Многие из них принадлежат к ихнофоссилиям (следы ползания животных и т. п.), другие оказались остатками листьев и побегов высших растений и лишь немногие могут относиться к бурым водорослям. В кайнозойских отложениях изредка встречаются отпечатки талломов с воздушными пузырями как у современных родов *Fucus*, *Cystoseira* и *Ascophyllum* (порядок Fucales). Роды *Drydenia* (рис. 4, а), *Hunger-*

fordia и *Enfieldia* из верхнего девона штата Нью-Йорк похожи на талломы бурых водорослей. Их можно относить к Phaeophyta как сателлитные роды. С Phaeophyta сближали формальную группу Vendotaenides из верхов докембрия (М. Б. Гниловская). В целом геологическая летопись почти ничего не дает для систематики и филогенетики заведомых бурых водорослей.

С бурыми или красными водорослями сближаются палеозойские роды, объединяемые в разные порядки и семейства (Nematophytales, Foerstiales, Protosalvinales, Spongiophytaceae, Prototaxitaceae и др.). Их тоже можно считать сателлитными по отношению к Phaeophyta. Эти роды введены, с одной стороны, для фрагментов стволов (*Prototaxites*), а с другой — для кожистых фитолейм с толстым кутикулоподобным чехлом (*Protosalvinia*, *Orestovia*, *Spongiophyton*, *Aculeophyton*, *Nematophyton*, *Bitelaria* и др.).

Остатки *Prototaxites* (S — D; рис. 4, б — г) выглядят как куски древесины. Известны фрагменты стволов до 1 м диаметром. Стволы сложены плотной массой толстостенных трубок. Одни из них несептированы, диаметром до 70 мкм, продольно ориентированы. Другие трубки до 7 мкм диаметром заполняют остальное пространство ствола. Интенсивно ветвясь вблизи более крупных трубок, они окружают их подобием влагалища. Тонкие трубки разбиты септами и несут в стенке мельчайшие поры с двойным окаймлением (рис. 4, в), сходные с окаймленными порами в трахеидах голосеменных. В девоне также встречаются уплощенные фрагменты с внешним кутикулоподобным чехлом с клеточной структурой (рис. 4, г). Внутренняя часть этих остатков, относившихся к *Nematothallus* и *Nematoplexus*, сложена трубками, гладкостенными или со спиральными утолщениями. Между трубками попадают спороподобные тельца. Возможно, что это окончания талломов, стволовая часть которых принадлежит *Prototaxites*. Химический состав *Prototaxites* и *Nematothallus* близок. Эти растения, хотя и принадлежали водорослям, могли заселять сушу. Вместе с *Prototaxites* (в том числе в силуре) часто встречаются проблематичные фоссилии *Pachythea* (рис. 4, д). Это шаровидные многослойные тела. Внутренняя часть или полая, или сложена нитями из удлиненных клеток, которые изгибаются по внутренней кромке внешнего слоя, а далее расходятся и слагают радиальный слой. За ним следует слой пузырчатой ткани. В одном месте внешние слои прерываются и здесь образуется вздутие с той же структурой, что и внутренняя часть. Стенки клеток сложены органическим веществом. *Pachythea* была найдена в чашевидном подстилающем образовании.

Род *Protosalvinia* (D₂₋₃; рис. 4, и — п) описан по фрагментам плотных кожистых фитолейм. Они вильчато делятся. Округлые окончания иногда осложнены выростами. По расположению клеток удалось реконструировать онтогенез конечных

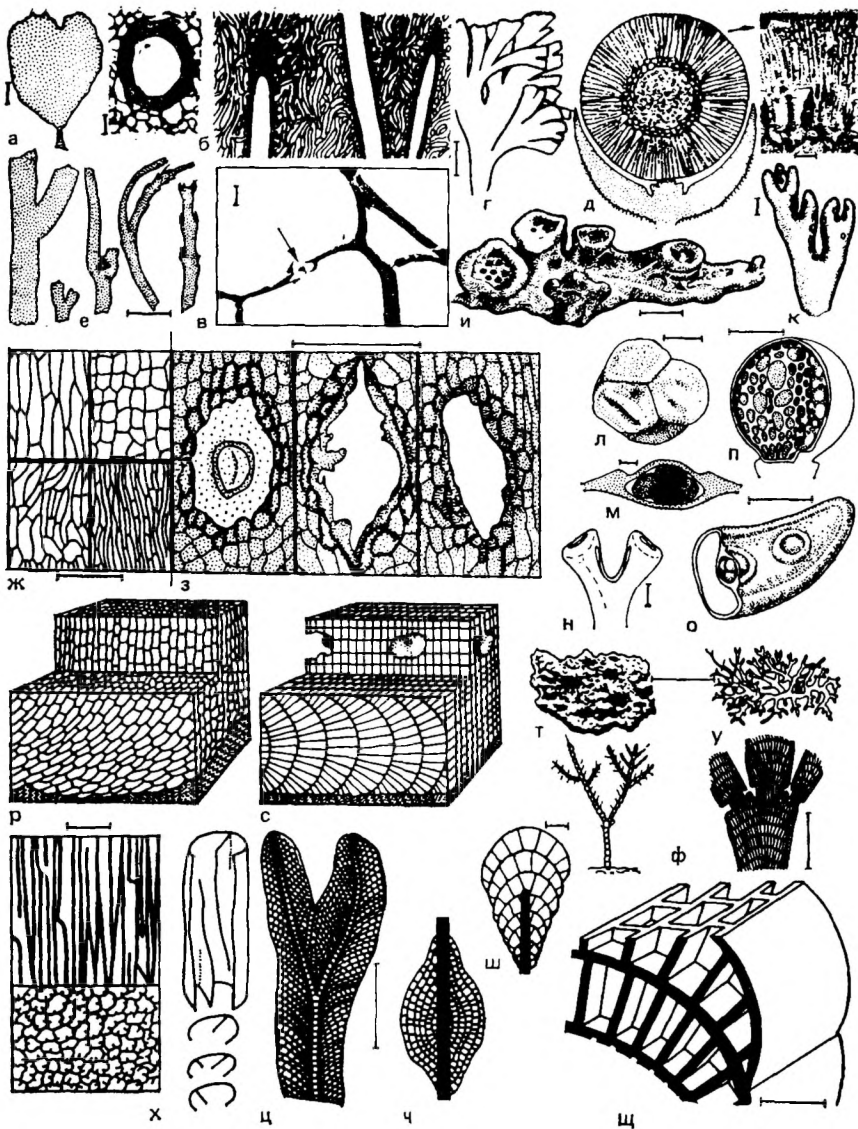


Рис. 4. Бурые (предполагаемые а—п) и красные (р—щ) водоросли, в том числе из девона (а—п) и карбона (ц—щ) США (а—в, и—п), ФРГ (г), Англии (д), Воронежской области (ж, з)

а — *Drydenia foliata* Fry et Banks; б — *Prototaxites southworthii* Agn. (слева) и схема строения слоевища *Prototaxites*; в — поперечное сечение поры с двойным окаймлением на стенке трубки *P. southworthii*; г — реконструкция слоевища *P. psygtophyloides* Kr. et Weyl.; д — продольное сечение *Pachythea* sp. и деталь строения стенки *P. fasciculata* Kldst. et Lang; е (слева направо) — *Orestovia petzii* Erg. — Кузбасс, *Spongiophyton nanum* Kräus. — Гана, *Rhytidophyton sulcatum* T. et A. Istch. и *Bitelaria dubjanskii* T. et A. Istch. — Воронежская область; ж (слева направо и сверху вниз) — клеточная структура *Orestovia voronejiensis* T. et A. Istch., *O. ornata* (Tchirk.-Zal.) T. et A. Istch., *Orestovites fissuratus* T. et A. Istch. и *Rhytidophyton sulcatum* T. et A. Istch.; з — капсула и отверстие на месте выпавшей кап-

долей. В округлых и вытянутых углублениях конечных долей располагаются гиподермальные концептакулы с несколькими полостями. В одних полостях (рис. 4, л—о) встречаются тетраэдрические тетрады крупных (до 250 мкм) спор с трехлучевым проксимальным рубцом и оболочкой, составленной спорополленином и устойчивой к мацерации. В других полостях найдены булавовидные структуры, сложенные крупноклеточной тканью (рис. 4, п). Предполагается, что это многогнездовые спорангии или мужские гаметангии.

Есть и другие девонские роды с кутикулоподобным чехлом. Некоторые из них имеют лентовидные вильчатые или монопоидально делящиеся талломы (*Orestovia*, *Bitelaria* и др.; рис. 4, е—з), скопления которых образуют угольные пласты. Фитолеймы *Orestovia* и близких к ней растений образуют в Кузбассе пласты углей, называемых сапромикситами, барзасситами или томитами. Меньшие по мощности угли известны в Воронежской области. Они сложены остатками *Bitelaria*, *Orestovia*, *Rhytidophyton* и др. Первоначально эти растения были приняты за псилофиты. В их кутиновом чехле есть различающиеся по размерам и структуре отверстия, первоначально описывавшиеся как устьяца. Т. А. Ищенко и А. А. Ищенко установили, что эти отверстия возникают вторично на месте своеобразных капсул, которые в ходе онтогенеза разрушаются. В. А. Красилов обнаружил в слоевищах *Orestovia* сходные с трахеидами удлиненные клетки со спиральными утолщениями. К рассмотренным родам близок *Spongiophyton* из девона Польши, Бразилии, Ганы и других районов.

О том, что эти роды не высшие растения, свидетельствует их химический состав и то, что кутиноподобное вещество пропитывает всю покровную ткань. По биохимическим признакам роды *Nematothallus*, *Prototaxites*, *Orestovia* и *Spongiophyton* близки, а *Protosalvinia* занимает промежуточное положение между ними и высшими растениями. Учитывая строение органов размножения *Protosalvinia*, форму талломов и многоклеточную структуру, можно отнести эти растения к бурым и, в меньшей степени, красным водорослям. Но у тех и других неизвестны кутинизация покровов и споры со спорополлениновой оболочкой. Выказывалось мнение, что рассматриваемые роды принадлежат особому отделу водорослей, возможно наземных.

Суды у *O. voronezhensis*; и—п — слоевища и репродуктивные органы *Protosalvinia* типа *P. ravenna* White и *P. arnoldii* Bharg. et Venkata. (и), *P. furcata* (Dawson) Ag. p. (к—о) и *P. ravenna* (п); и, к — слоевища с концептакулами, л — тетрада спор, м — разрез концептакула с тетрадой, спор, н — слоевище с бороздами, о — строение борозды с концептакулами, п — головчатый орган; р, с — слоевища кораллиновых водорослей с разной степенью упорядоченности клеток и полостями спорангиев (с); т, у — корковое (т) и ветвистое (у) слоевища Melobesiaе; ф — членистое слоевище Corallineae (справа — сочленение с помощью неизвестных узлов); х — *Solenopora*, слоевища в продольном и поперечном разрезах (слева) и расположение псевдосепт в клетке; ц — сечение *Ungarella*; ч — сечение *Mametella*; ш, ш — *Stachia* (ш — сечение, щ — расположение клеток); линейка 10 см (г), 0,5 и 5 см (т, у), 1 см (а, е, и), 1 мм (к, н, о, ф, ц), 100 мкм (д, ж, з, л, м, х, ш), 50 мкм (п), 10 мкм (б), 1 мкм (в)

ОТДЕЛ RHODOPHYTA (RHODOPHYCOPHYTA). КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ

Хотя красные водоросли, или багрянки, широко распространены в морских отложениях с палеозоя, это лишь небольшая доля их бывшего разнообразия. Это видно из того, что из нескольких тысяч современных видов менее 10 % имеют обызвествленные слоевища (кальцит или арагонит секретируется в слизистой части оболочки) и могут сохраняться в ископаемом состоянии.

От других эвкариотических водорослей красные отличаются отсутствием подвижных стадий. Их споры и гаметы лишены жгутиков. При бесполом размножении образуются моноспорангии с единственной моноспорой или тетраспорангии с четырьмя спорами (тетраспорами), расположенными в ряд, накрест или тетраэдрически. Группы спорангиев (сорусы) расположены на концах веточек слоевища, иногда специализированных, или в поверхностном слое слоевища. У кораллиновых тетраспорангии размещены во вместилищах (концептакулах). Спермации (мужские гаметы) производятся сперматангиями, расположенными рассеянно, группами (сорусами), а у кораллиновых — в концептакулах. Карпогоны (женские гаметы) не имеют специальных вместилищ. Проросшая зигота дает не спорофит, а особь с карпоспорангиями, карпоспоры которых дают начало спорофиту. Такой смены поколений нет у других растений.

Наиболее примитивные Rhodophyta одноклеточные. Возможно, что многие докембрийские одноклеточные и иногда почкующиеся микрофоссилии, относимые к цианобактериям или зеленым водорослям, в действительности принадлежат Rhodophyta [45]. Таковы, например, *Eosphaera* (рис. 5, а) и *Huroniospora* (рис. 1, п). У *Eosphaera* клетки при почковании остаются в пределах слизистого чехла, как у современного *Porphyridium purpureum*. Собранные в тетрады докембрийские микрофоссилии могут быть тетраспорами Rhodophyta. Выделением слизистого чехла Rhodophyta сходны с цианобактериями.

Большая часть современных известкывыделяющих Rhodophyta принадлежат семействам Corallinaceae и Squamariaceae. Их слоевища имеют вид корок, желваков, ветвистых кустиков, в том числе состоящих из отдельных члеников. Слоевища сложены массой плотно упакованных и определенным образом ориентированных нитей. В сечении получается как бы многоклеточная ткань. Обычно для изучения Rhodophyta делают ориентированные шлифы. Из крупного слоевища можно получить несколько шлифов. Чаще же приходится довольствоваться единичными сечениями. Представление о целом слоевище складывается по сечениям множества экземпляров.

У ископаемых форм репродуктивные органы или плохой сохранности, или неизвестны. На месте спорангиев и концепта-

кулов в слоевище остаются полости (рис. 4, с), собранные в группы или одиночные. К ним с поверхности слоевища могут идти каналы. Если органы размножения неизвестны, систематика Rhodophyta строится по форме и микроструктуре слоевищ (рис. 4, р—щ). Выделяют желваковидные, корковые, ветвистые и членистые слоевища. При классификации микроструктур учитывают строение и расположение нитей, перегородок, пор. Выделяются зоны с разной микроструктурой — гипоталлий и периталлий (рис. 4, р, с). Первому у корковых форм соответствует базальная (прилегающая к субстрату) часть слоевища, а у ветвистых — срединная его часть (срединный гипоталлий). Периталлию соответствует внешняя (периферическая) часть; к ней приурочены спорангии и концептакулы.

По форме и микроструктуре слоевищ и строению органов размножения (если сохранились хотя бы их полости) ископаемые Rhodophyta делятся на семейства Solenoporaceae (кембрий — миоцен), Gymnocodiaceae (пермь — палеоген), Squamatiaceae (средний карбон — ныне) и Corallinaceae (девон — ныне). Последние два семейства принадлежат порядку Cryptonemiales класса Florideophyceae (флоридеи). Систематическое положение первых двух семейств неопределенно. Их сближают с Cryptonemiales по общей структуре слоевища и единичным находкам полостей от органов размножения. С Rhodophyta также сближают проблематичные семейства Epiphytaceae (кембрий — девон) и Ungdarellaceae (карбон — пермь). Последнее включает несколько родов. Некоторые из них (в том числе *Ungdarella*) сравнивались со строматопородиями, фораминиферами и губками.

Полнее всего изучено семейство Corallinaceae, разделяемое на ряд групп. Одна группа (рис. 4, р) включает современный род *Lithothamnium* (известен с мела) и другие формы с гипоталлием, сложенным стелющимися по субстрату нитями. Нити периталлия не упорядочены в ряды или ряды нечеткие. У *Lithothamnium* сорусы оставляют полости, соединенные с поверхностью слоевища порами. В другой группе поперечные перегородки клеток, принадлежащих соседним нитям, располагаются на одном уровне, а сами нити расположены рядами. Поэтому в разных сечениях бросаются в глаза ряды клеток. У современного рода *Lithophyllum* (известен с мела) часто встречаются полости, оставленные концептакулами и имеющими форму перевернутого сердца, с одним отверстием на вершине (оно видно лишь при удачном сечении). Есть и иные структуры слоевищ. Эти типы структур наблюдаются у корковых, желваковых и ветвистых форм. У части кораллиновых (у мелобезиновых; рис. 4, т, у) слоевища сплошные, а у собственно кораллиновых (род *Corallina* известен с мела) они разделены на членики с необыкновенными сочленениями (рис. 4, ф). При захоронении слоевище распадается на чле-

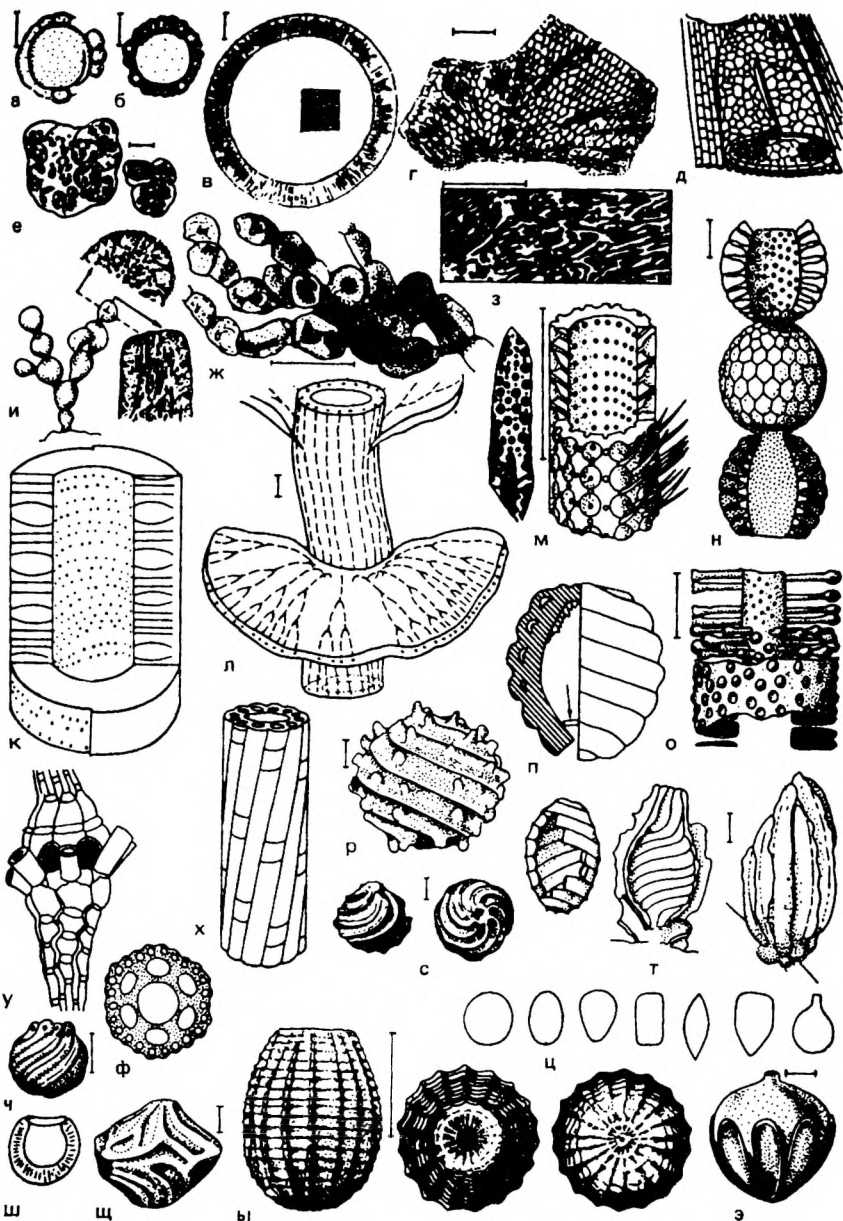


Рис. 5. Зеленые (а?, б?, в—о) и харовые (п—э) водоросли

Докембрий (а), ордовик (е), силур (о), девон (б, г, д, с, ы, э), карбон (з, к, ч, ш), пермь (н), юра (т, у), мел (м, щ), эоцен (г, р), современные (и); Северная Америка (а, л, ч, щ), Западная Европа (б—д, ж, з, н, о, р, ф), европейская часть СССР (е, к, с, ш, ы, э), Копетдаг (м); а — *Eosphaera tyleri* V a r g h.; б — *Eovolvox silesiensis* K a z m.; в — *Tasmanites globulus* (O. W e t z.) M o r g.; оптическое сечение и деталь поверхности с порами; г, д — *Parka decipiens* F l e m.; общий вид (г) и спорангий (клеточная структура не в масштабе); е — *Gloeocapsomorpha prisca* Z a l.; горизонтальный шлиф; ж — сверлящая водоросль (*Chaetophorales*); з — *Ortonella furcata* G a r w.; и — общий вид и

ники, образующие крупные скопления. Корковые слоевища семейства Squamataceae сходны с мелобезиевыми.

Семейство Solenoporaceae (рис. 4, х) представлено небольшими (до нескольких сантиметров) округлыми или корковидными слоевищами, близкими по анатомическому строению к первым двум группам кораллиновых. Но клетки более крупные, а клеточные нити толще. Гипоталлий различим редко и сложен одним слоем крупноклеточных нитей. Видимо он не обызвествлялся, как и у некоторых нынешних форм. По строению периталлия слоевища бывают с четкими горизонтальными рядами клеток или без них. Систематика соленопоровых строится также по форме клеток, расположению нитей, присутствию и густоте поперечных и продольных перегородок в них. У одного силурийского вида рода *Solenopora* отмечены полости, возможно соответствующие концептакулам, а у миоценового рода *Neosolenopora* — спорангии, подобные спорангиям кораллиновых. Самостоятельность соленопоровых от кораллиновых не очевидна. Высказывалось мнение, что род *Parachaeletes*, обычно включаемый в Solenoporaceae, может принадлежать цианобактериям.

Слоевища семейства Ungdarellaceae (рис. 4, ц — щ) мелкие стержневидные, ветвящиеся или желваковые. По образному сравнению В. П. Маслова, они имеют «фонтанную» структуру. От осевой зоны, сложенной одной нитью, пучком нитей или полостью от обызвествленных нитей, косо вверх идут к поверхности нити или неправильные ряды клеток. У желваковидных форм клетки могут складываться в концентрические зоны. Такие формы сходны с фораминиферами.

Есть и другие фоссилии, прямо включаемые в Rhodophyta или условно сближаемые с ними. Часть из них может принадлежать фораминиферам, губкам, строматолитоидеям, зеленым или иным водорослям. Rhodophyta распространены с кембрия. В палеозое доминируют соленопоровые и предполагаемые предки кораллиновых (*Archaeolithophyllum* и близкие формы). В мезозое соленопоровые замещаются кораллиновыми, господствующими в кайнозое. Из обызвествлявшихся Rhodophyta в литературе описан род *Stenogrammites* (верхняя юра По-

структура обызвествленной кодиевой водоросли (h = 5—20 см); к — *Beresella erecta* Masl. et Kul., схема строения известкового чехла, каналы показаны точками и сплошными линиями; л — реконструкция *Calcifolium*, пунктиром показаны каналы; м — *Turkmenaria adducta* Masl., косое сечение в шлифе и реконструкция; н — *Mizzia velebitana* Schub., реконструкция, вверху — прижизненное сечение, внизу — сечение; о — *Rhabdoporella pachyderma* Rothpl., реконструкция, снизу — вид в шлифе; п — схема строения гирогонита, стрелкой показана базальная пластинка; р — *Maedleriella manganotii* Grapb.; с — *Trochiliscus* (al. *Moellerina*) *bulbiformis* Karpr.; т — *Clavator reidii* Glover, гирогонит (слева), сечение через известковые оболочки (в середине), внешний вид утрикула (справа); у — *C. reidii*, внешний вид узла с основаниями листьев; ф — *C. peckii* Madl., поперечный разрез междуузлия; х — *Clavator*, строение центрального стержня с коровыми клетками; ц — разнообразие гирогонитов в вертикальном сечении; ч — *Karpinskya laticostata* (Pesc k) Pesc k; ш — *Quasiumbella pseudorotunda* Grazhn. et Berch.; щ — *Clypeator corugatus* (Pesc k) Grapb.; ы — *Sycidium melo Sandb.*; э — *Chovanella maslovi* Iarz.; линейка 1 см (г), 1 мм (з, м, н, ы), 0,5 мм (ч), 100 мкм (л, о, р—т, щ, э), 50 мкм (ж), 40 мкм (б), 10 мкм (а, в, е).

волжья) с дихотомически разветвленными слоевищами, отнесенный к семейству *Phylloporaceae* (порядок *Gigartinales*). Систематическое положение таких остатков требует уточнения. *Rhodophyta* и близкие к ним известковые фоссилии часто встречаются в морских карбонатных отложениях и нередко были породообразователями. В кайнозой они были важными участниками рифостроящих сообществ. Порой их остатки целиком слагают рифовые массивы и биостромы. Изучение их важно для седиментологических реконструкций. Современные известковые *Rhodophyta* живут на литорали и сублиторали, изредка до глубины в 200 м. Обычно пояс их расположен глубже пояса более светолюбивых зеленых водорослей, они охотно заселяют мелководья, удаленные от берега. Ветвистые формы иногда образуют желвачки, перекатываемые водой по дну. Известняки из таких желвачков известны в палеоген-неогеновых отложениях. Встречаются и известняки, сложенные мелкими обломками *Rhodophyta*. Большинство современных известковых *Rhodophyta* населяет тепловодные бассейны с нормальной соленостью.

ОТДЕЛ CHLOROPHYTA (CHLOROPHYCOPHYTA). ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

В отличие от предшествующих отделов зеленые водоросли представлены в геологической летописи чуть ли не всем спектром свойственных им жизненных форм — от одноклеточных до сифональных. Это одноклеточные формы с органической оболочкой (*Tasmanitaceae*), изучаемые вместе с палиноморфами, многоклеточные формы, сохраняющиеся в виде фитолейм (*Parka*), колониальные и сифональные известковые формы, изучаемые в петрографических шлифах. Разной в классификации очень велик в отношении объема отдела и его подразделения. Иногда с *Chlorophyta* объединяются харовые водоросли, а прازیнофитовые, наоборот, исключаются, как и сцеплянки. Сравнение современных и ископаемых форм связано с трудностями. Только у *Siphonophyceae* сложно устроенные слоевища легко сопоставляются с современными семействами и даже родами. Более просто устроенные формы (кодиевые, ранние дазикаладовые, рецептакулиты) можно включать в число сифоновых лишь условно. Зеленые водоросли по числу видов занимают одно из первых мест среди водорослей и растений в целом. У них мы встречаем монадные, коккоидные, пальмеллоидные, нитчатые, кладоталлоидные и сифональные формы. Размеры варьируют от 1—2 мкм до метра в длину. Клеточная стенка многих форм обызвествляется, причем карбонат кальция сочетается с пектиновыми веществами. Из ископаемых форм органы размножения указывались лишь у сифоновых. В принимаемой системе зеленые водоросли разделены на шесть классов. Им дается сокращенная характеристика. Несколько подробнее описаны

сифоновые. Ископаемые сцеплянки (*Conjugatorhysae*) крайне редки и не рассматриваются.

Класс *Prasinorhysae* (празинофитовые) стал выделяться сравнительно недавно, а раньше объединялся с вольвоксовыми. Современные прازیнофитовые (до 10 родов) большей частью одноклеточные. Клетки не имеют целлюлозной стенки, а покрыты слизью или чешуйчатым чехлом. Своеобразные черты, в том числе и строение жгутиков, ставят прازیнофитовых особняком среди *Chlorophyta* и вообще эвкаріотических водорослей [45]. В геологической летописи прازیнофитовые представлены прежде всего семейством *Tasmanitaceae*. К нему относят род *Tasmanites* (PC—N₂; рис. 5, в) и около 30 других родов, распространенных от докембрия до голоцена. Их принадлежность к прازیнофитовым выяснилась недавно, когда нашли, что они похожи на цисты современных форм. Тасманитиды представлены сферическими телами диаметром до 600 мкм и толстой (5—20 мкм) стенкой, окрашенной в желтый, красноватый или коричневый цвет. Самый толстый средний слой пронизан множеством радиальных каналов и более тонкими канальцами, пронизывающими не всю толщу слоя, а лишь поверхностную часть. В плане канальцы выглядят под световым микроскопом как мелкие точки, а каналы как поры. Расположение тех и других служит таксономическим признаком. Некоторые роды имеют орнаментированную оболочку, например, выстланную многоугольными утолщениями. При выходе водоросли из цисты оболочка разрывается или образуется округлое отверстие (пиллом) как у динофлагеллят. В девоне встречаются прослой, переполненные оболочками тасманитид, а в перми Тасмании известны сложенные ими угли (тасманиты, или «белые угли»). Эти скопления тасманитов свидетельствуют о «цветении» воды. Тасманитиды приурочены к морским отложениям. Из-за чрезвычайной плотности оболочек тасманитиды легко переотлагаются. К прازیнофитовым относят также семейство *Leiosphaeridiaceae*, известно с докембрия и объединяющее ископаемые формы, которые могут принадлежать к ныне живущему семейству *Halosphaeraceae*. К лейосферидиям относят гладкие тонкие оболочки, обладавшие пилломом.

Класс *Volvocorhysae* (вольвоксовые) — одиночные жгутиковые клетки или колонии таких же клеток (монадные и пальмеллоидные формы). С вольвоксовыми сравнивался девонский род *Eovolvox* (рис. 5, б). Это шаровидные полые колонии (ценобии) из плотно упакованных округлых или грушевидных клеток, располагающихся одним слоем. Внутри некоторых колоний наблюдается аналогичная, но меньшая (дочерняя?) колония. Сходный облик имеют докембрийские микрофоссилии *Eosphaera* (рис. 5, а), но у них клетки не образуют сплошного слоя. Как уже отмечалось сходные сферические образования могут возникать у красных водорослей, а также у цианобактерий при разложении и последующем окремнении их клеток. К вольвок-

совым могут принадлежать некоторые палеозойские микрофоссилии, встречающиеся в карбонатных породах и описываемые как фораминиферы (*Archaeosphaera*, *Calcisphaera* и др.).

Класс Protococophyceae (протококковые) — клетки неподвижные (если есть жгутики, то они неподвижны), одиночные или собраны в колонии; талломы коккоидные. Из ископаемых форм наиболее известен род *Gloeocapsomorpha* (рис. 5, е). Огромные скопления его колоний слагают ордовикские горючие сланцы Эстонии (кукерситы). Этот род обычно относят к семейству Botryococcaceae и иногда считают синонимом *Botryococcus* вместе с некоторыми позднепалеозойскими родами (*Reinschia* и др.), образующими сапропелевые угли (богхеды). Их остатки изучают в тонких шлифах или мацерируя породу. С раннего карбона известен род *Botryococcus*, колонии которого сложены клетками, погруженными в общую слизистую массу. Принадлежность карбоновых представителей к этому роду подтверждена хемотаксономическими исследованиями. К протококковым относят отдельные роды микрофоссилий, начиная с докембрийских. Некоторые роды распространены довольно широко (например, *Globochaete* в мезозое Средиземноморья, Мексики и Кубы).

Класс Ulotrichophyceae (улотриковые) объединяет многоклеточные нитчатые и пластинчатые формы. К порядку Chaetophorales близок род *Parka* (S_2-D_1 ; рис. 5, г, д), имеющий многослойные и многоклеточные уплощенные округлые или овальные, иногда лопастные талломы до 7 см в диаметре. По всему таллому размещены спорангии, иногда плотно упакованные и тогда шестиугольного очертания. Спорангии с однослойной стенкой заполнены спорами, у которых обнаружена трехлучевая складка. Систематическое положение *Parka* требует уточнения. Можно усмотреть сходство *Parka* с печеночниками типа *Sphaerocarpus*. Возможно, что хетофоровые были предками печеночников. К улотриковым относятся некоторые сверлящие водоросли, поселяющиеся на карбонатных породах в морском мелководье и перерабатывающие породу в порошоквидную массу (микрит). Древнейшие сверлящие водоросли известны в ордовике, но только для позднесилурийских водорослей удалось ясно показать их систематическое положение. Они близки к современным хетофоровым и представлены ветвящимися нитями из округлых клеток (рис. 5, ж), стенка которых, как это видно на электронных микрофотографиях, тонкослойная.

Класс Siphonophyceae, или сифоновые водоросли, замечателен тем, что крупные и сложно устроенные слоевища не имеют клеточного строения, а состоят из одной огромной клетки (ценоцита) с одним или многими ядрами. Такое строение слоевища называется сифонным. Иногда слоевище разделено перегородками на сегменты, остающиеся многоядерными. В основании ответвлений слоевища или гаметангиев могут образовываться плотные пробки. Ископаемые сифоновые представлены семей-

ствами Codiaceae (порядок Siphonales) и Dasycladaceae (порядок Dasycladales). Их слоевища в большей или меньшей мере обызвествлены. Известны ископаемые сифоновые без известкового чехла. Например, род *Ostrebiom*, поселяющийся в пустых раковинах и коралловых постройках, известен с миоцена донне.

Порядок Siphonales (сифоновые). Описываемые водоросли обычно относят к Siphonales и единственному семейству Codiaceae (кодиевые) с обызвествленными слоевищами двух типов: а) подушковидными или желваковыми, б) ветвистыми, сложенными из округлых или уплощенных сегментов. Х. Таппан [45] считает, что правильнее сближать эти водоросли не с современными кодиевыми, у которых редко наблюдается обызвествление слоевищ, а с каулерповыми, разделяемыми на несколько семейств. Большую часть форм, обычно относимых к кодиевым, она помещает в семейства Udoteaceae и Garwoodiaceae порядка Caulerpales.

Многие ископаемые кодиевые описаны по изолированным сегментам. Внутреннее строение слоевищ довольно сложное. Они состоят из разветвленной системы сифонов, известковые чехлы которых сливаются в компактное тело, пронизанное каналами — ответвлениями ценоцита. Несколько параллельных каналов идут по оси тела и отдают наружу ответвления. На их концах располагаются полости, возможно соответствующие гаметангиям, или мелкие пузыри (утрикулы). Последние образуют утрикулярную систему, выполняющую у современных кодиевых фотосинтетическую функцию (внутренние ветви ценоцита бесцветные). У ископаемых форм утрикулы выглядят как мелкие ямки на поверхности слоевища. Иногда поверхность осложнена мелкими выростами (папиллами), к которым подходят ответвления внутренних каналов.

Облик слоевища современных кодиевых (рис. 5, и) сильно варьирует в пределах рода (к *Codium* относят подушковидные и ветвистые формы). У ископаемых форм облику слоевища придается большое значение. Также учитываются распределение, размер и способ обызвествления каналов, строение поверхности слоевища (наличие папилл и утрикул). Ископаемые кодиевые можно разделить на две группы. Одна включает роды, сравнимые с современными; это преимущественно членистые ветвящиеся формы, известные с ордовика (*Dimorphosiphon*, *Palaeoporella*). Другая группа, иногда выделяемая в подсемейство Garwoodioideae, включает силурийские — карбоновые роды, представленные желвачками с радиальными несептированными каналами. По размеру и типу ветвления каналов выделяют роды, из них наиболее известна *Ortonella* (S — C; рис. 5, з). Принадлежность этих фоссилий к зеленым водорослям не доказана. Это могут быть и цианобактерии.

Современные и, видимо, ископаемые кодиевые — теплолюбивые водоросли. С ордовика кодиевые играют немалую поро-

дообразующую роль, остатки их слагают биогермы, рифы. Современные кодиевые могут слагать известковые пески и карбонатные илы (когда чехлы распадаются на кристаллы арагонита). Их биогенное происхождение после литификации нельзя установить.

Порядок Dasycladales. Дазикладовые или мутовчатые сифонеи, имеют слоевище из одного гигантского ценоцита, состоящего из неразветвленной или вильчато делящейся центральной оси с мутовками одиночных или собранных пучками ветвей. Реже ветви сидят беспорядочно. В отличие от кодиевых, слоевище одноядерное. Главная ось и ветви с поверхности обызвествляются, так что у ископаемых форм по строению известкового чехла можно судить о строении слоевища (рис. 5, к — о). Остатки имеют вид перфорированных цилиндров, сфер, дисков или пластин, соответствующих сегментам слоевища. Спорангии также обызвествляются. В систематике ископаемых дазикладовых учитывается облик слоевищ, характер сегментации, количество и расположение веток, положение и форму спорангиев. Слоевища бывают палочковидными, грушевидными, шаровидными на ножке, зонтиковидными (диск на ножке), членистыми. Ответвления образуют замкнутые или сквозные трубчатые полости (поры) внутри чехла главной оси. Сквозные поры могут быть простыми или ветвящимися, расширяющимися к поверхности. Замкнутые поры на конце сужаются или, наоборот, завершаются вздутием. С порами ассоциируют полости, оставленные спорангиями. Ответвления последнего порядка выходят из пор и фотосинтезируют. Они могут быть лепешковидными, заполняющими расширенную наружную часть поры, или нитчатыми.

Описано много ископаемых родов, обычно включаемых в одно семейство Dasycladaceae и несколько триб. Древнейшие (кембрийские) формы слабо расчленены, ветви редкие. Часть этих форм доживает до конца палеозоя. В ордовике встречаются два типа слоевищ: а) цилиндрические с ветвящимися или неветвящимися порами (следами от ветвей), иногда расширенными на конце, неупорядоченными, б) сферические на ножке. К первому типу относится *Rhabdoporella* (0 — С₁; рис. 5, о). В ордовике и силуре нередко становится породообразующим род *Vermiporella* с цилиндрическим чехлом, который ветвится и пронизан прямыми или слабо изогнутыми порами. В карбоне в расположении пор (ветвей) появляется упорядоченность, как это видно у *Beresella* (С; рис. 5, к). Эти формы также бывают породообразующими. Дазикладовые со сферическими слоевищами имеют одну (*Cyclocrinus*) или несколько сфер (*Mizzia*; Р; рис. 5, н). Органы размножения этих палеозойских родов неизвестны. Вверх по разрезу строение слоевищ усложняется. Появляются формы с ветками, собранными в пучки (с девона). Особенно богатые комплексы разнообразных дазикладовых известны в триасе Альп и современного

Средиземноморья. Эти формы были строителями рифов. В триасе появляется доживший доныне род *Acicularia* с зонтиком из спорангиофоров со сферическими полостями для спор. Дазикладовые — неплохие руководящие ископаемые, но их изучение важнее для восстановления обстановок седиментации. Современные дазикладовые не растут глубже 60 м и преимущественно теплолюбивы.

Отдельно надо упомянуть рецептакулиты — загадочные морские организмы (O—C), нередко сближаемые с губками и археоциатами. Их считали и самостоятельным типом животных. Сейчас они чаще всего включаются в число зеленых водорослей, близких к сифоновым, и выделяются в порядок *Receptaculitales*. Рецептакулиты во многом сходны с археоциатами, которые тоже предположительно сближаются с водорослями и отличаются от зеленых водорослей обызвествлением самой стенки слоевища, а не слизистого чехла. Слоевища размером от 0,5 до 70 см, округлые, грушевидные, с полостью внутри, или уплощенные. Стенка двойная, сложена из одинаковых элементов (меромов), расположенных рядами. Мером состоит из наружной пластинки, внутренней пластинки и столбика между ними. Наружные пластинки выстилают наружную, а внутренние — внутреннюю стенку. Столбик несет отростки, направленные в разные стороны. Описано наиболее характерное строение, но оно может быть и иным. Эволюция скелета шла в направлении все более тонких стенок вплоть до полного исчезновения внутренней стенки, головки меромов упрощались, слоевища менялись от пористых и конусовидных, открытых вверх, до сплошных (без пор), с замкнутым контуром. Целесообразно считать рецептакулитов сателлитным порядком зеленых водорослей. Рецептакулиты иногда были породообразующими.

ОТДЕЛ СНАРОПНУТА. ХАРОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (ХАРОФИТЫ)

Харофиты нередко включаются в один отдел с зелеными водорослями из-за сходства пигментов и ассимиляционных продуктов (крахмала). Но морфологически они (рис. 5, п—э) очень своеобразны. Их слоевища напоминают побеги высших растений. Сначала современных харовых относили даже к хвощам. У них ярко выражена членистость тела и мутовчатое расположение ответвлений. Для описания харовых широко используется морфологическая терминология высших растений.

Современные харовые имеют многоклеточное слоевище, прикрепляющееся к субстрату ризоидами. Стебли членистые. Их ответвления (листья) расположены правильными мутовками в узлах, делящих стебель на междуузлия. Одноклеточные выросты при основаниях листьев называются прилистниками. Междуузлие одних харовых сложено единственной труб-

чатой клеткой, а у других — вокруг центральной трубки расположен один слой правильно ориентированных клеток меньшего диаметра (кора). Строение коры неодинаково у разных родов. Клетки узлов мелкие, собраны в невысокий диск, от которого отходят листья и прилистники. Листья устроены так же, как и стебли. В узлах членистых листьев располагаются листочки. Междоузлия могут нести одноклеточные выросты (шипы).

Из периферических клеток узла образуются антеридии и оогонии. Шаровидные, покрытые многоугольными клетками (щитками) антеридии редко сохраняются в виде фосфориль. Оогонии (рис. 5, п—с, ч—э) эллипсоидные и яйцевидные, сложены пятью трубчатыми клетками (первичными спиралями), облегающими яйцеклетку снаружи и свернутыми против часовой стрелки (левозавернутая спираль). На верхушке облегающие клетки отделяют один — два яруса коротких клеток, образующих коронку с порой в центре. Швы между облегающими клетками оставляют резкие ребра на поверхности ооспоры. Оболочка ооспоры (плода), образующейся после оплодотворения яйцеклетки, пропитывается суберином и кремнеземом и становится плотной.

У многих харовых вегетативные и репродуктивные органы обызвествляются. Обызвествленные оогонии и плоды ископаемых харовых (гирогониты) чаще всего встречаются изолированно (рис. 5, р, с, ц—э). Отдельные обызвествленные клетки гирогонита (партекальцины) соответствуют облегающим клеткам (спирали) и клеткам коронки (вершинные партекальцины), имеющей разную форму. У большинства харовых гирогонит состоит из пяти партекальцин. Партекальцины иногда несут различную орнаментацию. На концах гирогонита могут быть отверстия — верхушечное (апикальное) и базальное, закрытое базальной пластинкой. Внутри гирогонита иногда сохраняется органическая оболочка ооспоры. У части ископаемых форм гирогониты заключены во внешнюю оболочку — утрикул (рис. 5, т). Он состоит из валикообразных веточек вегетативного происхождения, смыкающихся на верхушке гирогонита (гирогонит можно сравнить с нуцеллюсом, а утрикул — с интегументом). Веточки утрикула остаются свободными или их известковые чехлы сливаются. Различать утрикул от гирогонита легко, когда сохраняются они оба. У форм с развитым утрикулом обызвествление гирогонита может быть слабым. Наблюдая одну известковую оболочку, не всегда легко решить, имеем ли мы дело с утрикулом или гирогонитом. До сих пор не ясно являются ли палеозойские роды *Sycidium*, *Chovanella* (рис. 5, ш—э) и др. утрикулами или гирогонитами, поэтому предлагается нейтральный термин «скорлупа».

Ископаемые харовые изучаются в отраженном свете. Важно изготовление шлифов для различения утрикулов и гирогонитов, установления внутренних черт строения, отграничения от других организмов (например, фораминифер). Травлением гирос-

гонитов кислотой можно выделить органическую оболочку ооспоры.

Уже описано несколько десятков родов и сотни видов ископаемых харофитов, но их устоявшейся надродовой систематики нет. В. П. Маслов предлагал выделять классы *Trochiliscophyceae* (правозавитые спирали, единственный род *Trochiliscus*, D — C₁; рис. 5, с) и *Charophyceae* (левозавитые спирали) с порядками *Clavatorales* (формы с утрикулами) и *Charales* (утрикулы отсутствуют). Порядки делятся на семейства, по-разному трактуемые в литературе. Особняком стоят роды *Chovanella* (D; рис. 5, э) и *Sycidium* (D — C₁; рис. 5, ы), иногда выделяемые в самостоятельные порядки. *Chovanella* интерпретируется то как гирогонит, то как комплекс гирогонита и утрикула. Род *Sycidium* относится к гирогонитам с характерной полигональной скульптурой, отвечающей рельефу спорины. Стенка *Sycidium* пронизана тонкими порами, чего не наблюдается у остальных харовых. Предлагалось выделять *Sycidium* в отдельный класс *Sycidiphyceae*. Из харовых с утрикулами полное всего изучен род *Clavator* (J₃ — K₁; рис. 5, г — х).

Происхождение харовых неизвестно [45]. Предполагается их филогенетическая связь с зелеными водорослями, близкими к хетофоровым и имеющим мутовчатое расположение частей слоевища. Древнейшие харовые известны из верхов силура. В девоне — нижнем карбоне широко распространены трохилиски, хованеллы, сицидии и умбеллы (*Umbella* и близкие роды обычно встречаются в виде сечений в шлифах). С девона появляются *Charales* с левозавернутыми спиралями (например, *Eochara* с 8—13 партекальцинами). В мезозое большую роль играет порядок *Clavatorales*, встречающийся и в палеогене. Современный род *Chara* известен с эоцена. Харовые неогена близки по облику и систематическому составу современным.

Харовые успешно используются для стратиграфии, особенно для континентальных отложений триаса, в которых иногда нет других фоссилей. Современные и многие ископаемые харовые — пресноводные, реже солоноватоводные растения. В миоценовых и более древних отложениях попадают массовые скопления гирогонитов и вегетативных частей вместе с морской фауной. Трудно предполагать накопление гирогонитов и очень хрупких вегетативных частей далеко от местообитаний. Соленость вод, в которых обитали вымершие группы, по-видимому, была различной. В толщах с морской фауной харовые могут быть приурочены к небольшим прослоям, в которых морской фауны нет. Скопления харовых иногда образуют прослой породы, называемой харацитом или харовым туфом.

ГРИБЫ

Под грибами (*Mycetalia*, *Fungi*) будем понимать неформальную группу, объединяющую слизевиков (низших) и настоящих (высших) грибов.

Слизевики (Mухомусета) в ископаемом состоянии неизвестны, хотя может быть споры слизевиков встречаются среди миоспор, но проходят мимо внимания палинологов или попадают в число других организмов.

Дать единую краткую характеристику настоящим грибам (более 50000 современных видов) так же невозможно, как и сразу всем эвкариотическим водорослям. Есть грибы одноклеточные и со сложным многоклеточным телом. Очень разнообразны репродуктивные механизмы, иногда не имеющие аналогов у других организмов. Фрагментарность ископаемых грибов не дает достаточных оснований для выделения хорошо обоснованных вымерших надродовых таксонов. Многие вымершие роды имеют неопределенное систематическое положение.

Ниже приводятся наиболее важные данные о тех ископаемых грибах, с которыми чаще всего сталкиваются палеоботаники [36, 47].

1. Септированные или несептированные гифы (рис. 6, а). Эти фоссилии наблюдаются на поверхности кутикулы или внутри петрификаций высших растений. Гифам могут принадлежать некоторые трубчатые микрофоссилии, встречаемые в докембрийских и более молодых отложениях вместе с палиноморфами. Гифоподобные микрофоссилии встречаются в докембрийских кремнях со среднего рифея (возраст около 1 млрд. лет).

В прикреплении к гифам встречаются колонии или одноклеточные пузырьки не вполне ясной природы, иногда внутри с мелкими округлыми тельцами (спорами?). Такие пузырьки относят к спороцитам или спорангиям. Расшифровка подобных остатков особенно интересна, когда они приурочены к корне-

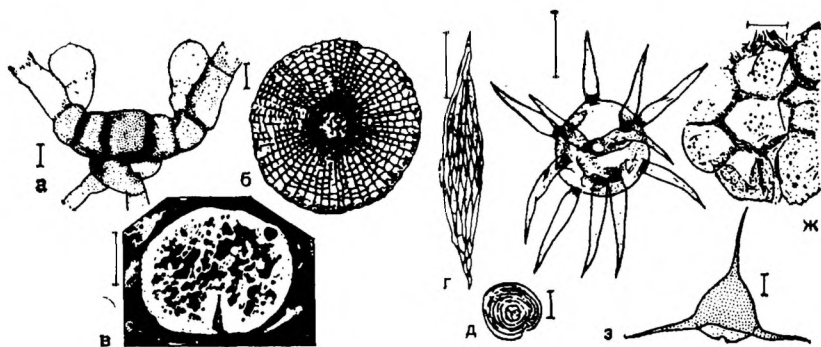


Рис. 6. Грибы (а—в) и акритархи (г—з)

Ордовик (е—з), силур (г), пермь (в, д), эоцен (а), современные (б); США (а, г, е—з Австралия (в, д); а — эпифильный гриб *Meliolinites dilcheri* D a g h l., проросшая спора с первичными гифоподиями и вегетивным мицелием; б — перигетий *Microthyrium tu-nicae* G o l.; в — *Coronasclerotes australis* P i c k h., склероций в угле; г — *Lefofusa rhikne* L o e b l.; д — *Circulisporites parvus* de J e r s. с концентрическими и спиральными ребрами и бороздами; е — *Baltisphaeridium perclarum* L o e b l. et T a r p p a n, отростки с базальными внутренними пробками; ж — *Synsphaeridium cf. gotlandicum* E i s e n. акритарховый агрегат; з — *Veryhachium irroratum* L o e b l. et T a r p p a n; линейка 50 мкм (в, г, е) 10 мкм (а, б, д, ж, з).

вым системам высших растений и могут быть эктотрофной микоризой (т. е. быть симбионтами растения, в котором они найдены). Возможно, что гифы и спороциты в остатках девонских риний принадлежат микоризе оомицетов. Эндомикориза была описана в корнях карбоновых плауновидных, кордаитантовых и маратиевых (*Psaronius*). Найдены гифы с хламидоспорами, почти такие же, как у современных грибов рода *Glo-tus*. Некоторые несептированные гифы несут оогонии и антеридии и сходны с современным паразитным оомицетом *Albugo*. Эти остатки найдены в семенах *Nucellangium*. В других случаях более вероятно посмертное заражение растительных остатков грибами.

2. Склероции (плотные гифовые скопления, служащие для вегетативного размножения). Они встречаются в углях с карбона и исследуются наряду с другими компонентами угля в шлифах и пришлифовках (рис. 6, в). Соответствующий грибной компонент угля называется «склеротинит». Помимо склероциев в углях встречаются и другие грибы.

3. Плодовые тела сумчатых грибов, или аскомицетов (класс *Ascomycetes*). Эти фоссилии принадлежат плодовым телам, располагавшимся на листьях высших растений и называемым эпифильными; они выдерживают мацерацию и извлекаются вместе с палиноморфами. Щитовидные плодовые тела (тириотеции) вместе с подходящими к ним гифами встречаются на кутикуле голосеменных и покрытосеменных. Эти плодовые тела принадлежат сумчатым грибам порядка *Hemisphaeriales* и имеют вид уплощенных округлых или неправильной формы телец, сложенных радиально расположенными клетками (рис. 6, б). В середине тириотеция иногда видно «устье» — отверстие, служащее для высеивания созревших спор из сумок. Сами сумки и споры обычно не сохраняются, но иногда удавалось наблюдать даже последовательные стадии прорастания спор. Систематика эпифильных грибов строится по таким признакам, как присутствие — отсутствие свободного мицелия, его строение, форма плодового тела, строение устья, клеточный рисунок. Эпифильные *Hemisphaeriales* известны с перми, но детально изучались лишь на меловом и палеогеновом материале.

4. Дисперсные споры встречаются вместе с палиноморфами или прилипшими к кутикуле листьев вместе с плодовыми телами.

5. В карбоне в угольных почках встречаются тельца, напоминающие хитридии *Chytridiomycetes*. Сходство с хитридиями особенно велико у телец, найденных в ткани семян, мегаспорах и пыльце.

Древнейшие достоверные базидиальные грибы (*Basidiomycetes*) известны в среднем карбоне. Это *Palaeancistrus*, найденный в древесине карбонового папоротника *Zygopteris* и представленный септированными гифами с пряжками. Из про-

чих грибов следует отметить *Palaeosclerotium*, совмещающий признаки сумчатых и базидиальных. Плодовые тела замкнутые, типа клейстотециев, а споры продуцировались сумками. Эти клейстотеции, свойственные аскомицетам, сложены гифами и имеют такие же поры в септах, как и базидиомицеты. Вегетативный мицелий имеет пряжки и поры в септах того же типа, что и у базидиомицетов. Этот род считается промежуточным между аско- и базидиомицетами. Согласно другому мнению, споры, интерпретируемые как аскоспоры, могут быть тетраспорами. Тогда вмещающие их полости сопоставимы с концептакулами силур-девонских нематофитов (см. отдел Phaeophyta), тело которых тоже сложено гифами. Наконец, высказывалось мнение, что *Palaeosclerotium* объединяет два разных гриба.

Изучение ископаемых грибов важно не только для понимания их геологической истории. Высказывались предположения, что грибы были первыми поселенцами суши. Большая роль их в экосистемах очевидна с девона. Остатки гифов обычны в карбоне и в более молодых отложениях. Большей частью их остатки встречаются в районах с влажным климатом, а остатки эпифильных грибов — в районах влажного и теплого климата. Грибы, особенно их споры, могут использоваться в стратиграфии.

АКРИТАРХИ И КРИПТАРХИ

Успехи палеопалинологии еще в 30-х годах привели к попыткам извлечь споры и пыльцу из нижнепалеозойских отложений. Были обнаружены микрофоссилии, внешне сходные с миоспорами (работы В. Дарра, А. Рейссингера, А. Эйзенака). В 40-х годах С. Н. Наумова сообщила о находке спор высших растений в докембрии. Микрофоссилии нижнего палеозоя и докембрия оказались более разнообразными, чем миоспоры более молодых отложений. Возникли дискуссии о систематическом положении обнаруженных микрофоссилий. Представление о том, что это — споры древнейших высших растений, определило морфологическую интерпретацию остатков и, более того, привело к ошибкам. На рисунках изображалась небольшая трехлучевая щель, присутствие которой якобы доказывало принадлежность микрофоссилий к высшим растениям.

Однако более тщательное исследование показало, что за трехлучевую щель принимались случайные складки смятия оболочек, а порой щель, отсутствующую на оболочках, дорисовывала фантазия. С другой стороны, простота строения многих оболочек сдерживала выделение руководящих таксонов. Поэтому для выделения родов и видов использовались любые признаки, видные в микроскоп, — размер и цвет оболочек, степень смятия и др. Значение первичных таксономических признаков придавалось и особенностям сохранности оболочек. Палиноморфы часто несут следы коррозии, воздействия бактерий

и грибов, оттиски зерен матрицы, следы роста минералов и др. Такие структуры у древнейших микрофоссилий использовались для диагностики родов (например, *Valvinella*) и видов. В качестве микрофоссилий описывались и случайные объекты. В результате систематика древнейших микрофоссилий оказалась крайне запутанной.

Детальными исследованиями установлено, что в ордовикских и более древних отложениях спор высших растений нет. Было рекомендовано воздержаться от формального включения древнейших микрофоссилий в определенные группы водорослей или иных организмов, а объединять их в особую группу акритарх, охватывающую все растительные микрофоссилии с органической оболочкой, допускающей обработку материала палинологическими методами (мацерация в кислотах и щелочах, сепарация в тяжелых жидкостях). У. Л. Дайвер и К. Д. Пит предложили различать собственно акритархи (*Acritarcha*) и криптархи (*Cryptarcha*). Под первыми понимаются все микрофоссилии размером от 5 до 500 мкм с органической оболочкой и внутренней полостью. Это одноклеточные формы (иногда собранные в легко распадающиеся группы и цепочки), имеющие выросты, а если их нет, то обладающие особенностями общего очертания (полигональные, удлинённые, веретеновидные, но не сферические). Выросты могут быть в виде шипов, простых или ветвящихся трубок (полых внутри), окрыления, оторочки. Поверхность гладкая или с микрорельефом. Внутри оболочки могут быть включения (внутреннее тело, зерна, темное пятно). Иногда оболочка открыта с помощью разрыва (на значительном промежутке), пилома (как у динофлагеллят) или такой структуры (эпитихе), когда после образования арковидной щели околунутая ею часть оболочки отворачивается в сторону как клапан конверта. Тем самым в группе *Acritarcha* оставлены формы, легче всего поддающиеся классификации и с большей степенью вероятности сближаемые с динофлагеллятами, прازیнофитовыми, реже с другими эукариотическими водорослями (зелеными, желто-зелеными, золотистыми).

Группа *Cryptarcha* включает проблематичные микрофоссилии с менее специфическими признаками. Это одноклеточные сферические или эллипсоидальные тельца, многоклеточные образования (нити, цепочки, колонии) из плотно соединенных клеток. Выросты отсутствуют, но оболочка бывает пористой или тонко орнаментированной, открытие путем разрыва или пилома, внутри попадают темные пятна, зерна, внутреннее тело.

Акритархи и криптархи делятся на роды, объединяемые в подгруппы; последние различаются общей формой, строением и распределением отростков, тонкой орнаментацией оболочки. В докембрии встречаются преимущественно криптархи подгрупп *Sphaeromorphitae* (сферические микрофоссилии с гладкой или слабо орнаментированной однослойной оболочкой),

Nematomorphitae (нити или цепочки из плотно соединенных клеток) и Synapломорфитae (агрегаты или колонии плотно соединенных округлых клеток). К первой подгруппе относится род *Leiosphaeridia* — гладкие сферические однослойные оболочки с многочисленными, произвольно расположенными складками смятия. Все три подгруппы встречаются в окремненных строматолитах или извлекаются из осадочных пород мацерационными методами.

В кембрии криптархи продолжают существовать, но общий облик комплексов определяют собственно акритархи — формы с шипами и отростками, иногда вильчатыми (группа Acanthomorphitae), появляются веретенovidные формы с тонкими окончаниями (группа Netromorphitae; рис. 6, г) и бочонковидные или гантелевидные формы с выростами на округленных концах (род *Lophodiacrodium*). Большая часть кембрийских акритарх, видимо, принадлежит динофлагеллятам и прازیнофитовым. В ордовике количество и разнообразие акритарх достигает максимума. Особенно характерны появившиеся еще в кембрии роды *Baltisphaeridium* и *Michystridium* (группа Acanthomorphitae; рис. 6, е) с длинными отростками, простыми или с вильчатой верхушкой. К подгруппе Polygonomorphitae, включающей треугольные или многоугольные акритархи, иногда с углами, оттянутыми в длинные отростки, относится род *Veryhahium* (рис. 6, з). Силурийские акритархи также разнообразны. В целом отмечается усложнение акритарх и криптарх вверх по разрезу докембрия и нижнего палеозоя. Прежде появляются формы с гладкой и слабо скульптированной оболочкой, затем шиповатые, еще позже формы с отростками, сначала простыми, затем усложненными. Усложняется и стенка. Появление более сложных форм не приводит к вытеснению более простых.

К концу силура разнообразие акритарх сокращается. Далее оно значительно уменьшается от девона к карбону, сохраняется на одном уровне от карбона до триаса и далее падает в юре вместе с распространением динофлагеллят. Замещение акритарх динофлагеллятами косвенно указывает на то, что это разные группы водорослей [45]. Возможно, что многие акритархи, даже внешне сходные с динофлагеллятами, принадлежат другим водорослям, в том числе прازیнофитовым, с которыми сближаются по ультраструктуре оболочки *Baltisphaeridium* и некоторые другие палеозойские роды.

Некоторые роды акритарх встречаются до кайнозоя (*Veryhahium* известен в палеогене). В неоген-четвертичных отложениях акритархи отмечены в континентальных пресноводных толщах. Возможно, что и часть более древних акритарх принадлежала пресноводным организмам. Обычно же акритархи приурочены к морским осадкам. Увеличение количества акритарх среди палиноморф наблюдается по мере удаления в сторону моря от береговой линии. Отмечалась и дифференциация ассоциаций акритарх в зависимости от фациальной обстановки.

Установлена смена ассоциации простых сфероморфных акритарх в девонских породах, отложившихся вблизи рифового тела, ассоциациями более сложно устроенных акантоморфных акритарх по мере удаления от рифа. Отмечена связь юрских акритарх, имеющих более длинные и сложно ветвящиеся отростки, со спокойными водами, а гладких оболочек или форм с небольшими отростками — с турбулентной средой и более грубыми осадками. Таким образом, состав акритарх может быть использован при реконструкции гидродинамических условий. Замечена и климатическая дифференциация нижнепалеозойских комплексов акритарх.

Акритархи имеют большое стратиграфическое значение, особенно при изучении докембрийских и нижнепалеозойских отложений, а также тех более молодых толщ, в которых мало или вовсе нет других фоссилий. Находки акритарх указывают в континентальных разрезах на морские прослои, используемые как маркирующие горизонты. Акритархи нередко встречаются в породах в огромном количестве (до 900 000 экземпляров в 1 см³) и, вероятно, служили исходным веществом при образовании горючих ископаемых.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

Все высшие растения делятся на две группы по доминированию в жизненном цикле гаметофита и спорофита. Растения с доминирующим гаметофитом составляют один отдел Вгуюрphyta (моховидные), а с доминирующим спорофитом несколько отделов:

1) Propteridophyta — тело не разделено на корень и стебель; боковые оси, если и отличаются от главной оси положением, то почти не отличаются от нее анатомически; гаметофит свободноживущий,

2) Pteridophyta — тело дифференцировано на корень (или ризофор) и стебель, а стеблевая часть — на главную ось и боковые ветви или на ось и листья. Гаметофит свободноживущий,

3) Pinophyta (Gymnospermae) — женский гаметофит развивается на спорофите, архегонии хорошо развиты. Мужской гаметофит сначала внутриклеточный, завершает развитие на спорофите, несущем женский гаметофит,

4) Magnoliophyta (Angiospermae) — женский и мужской гаметофиты сильно редуцированы. Архегонии и антеридии полностью редуцированы.

Приведенные диагнозы отделов при их рассмотрении дополнены другими признаками. Как обычно бывает в систематике, между отделами есть переходные формы, а диагностические признаки порой отсутствуют. Например, у птеридофитов женский гаметофит изредка развивается на материнском растении (спорофите) и у некоторых плауновидных достигает ста-

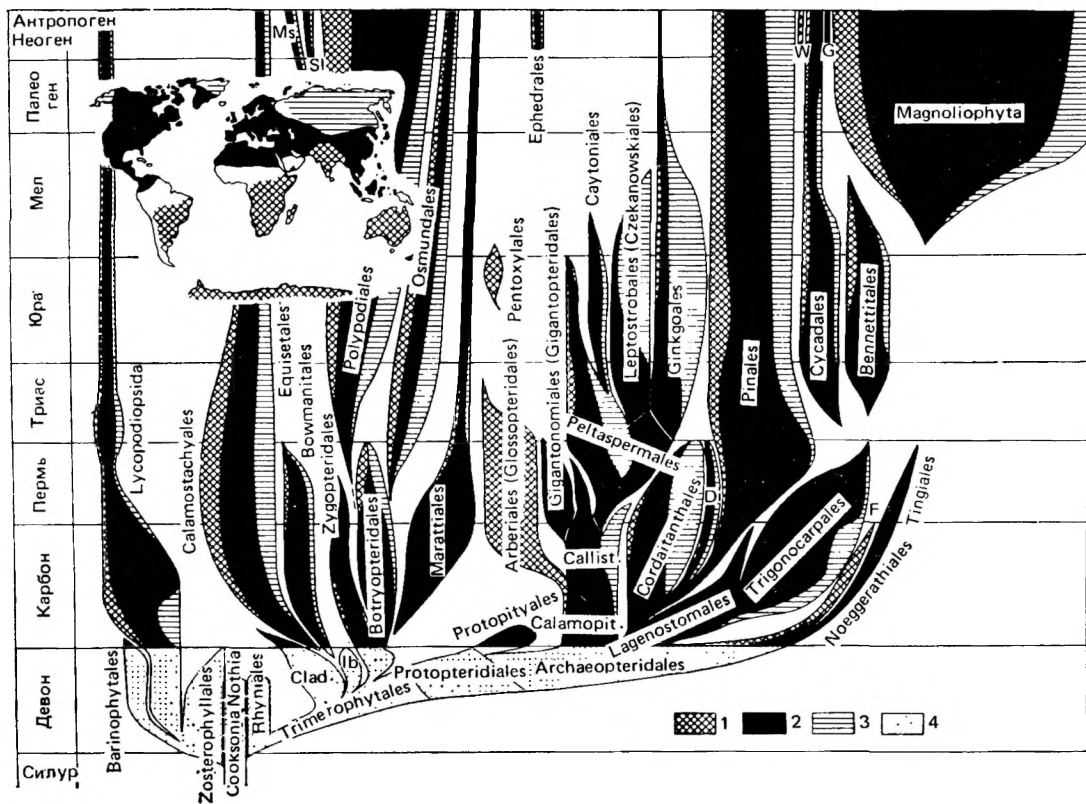


Рис. 7. Филогения высших растений и географическая приуроченность основных филогенетических линий (карта на врезке — палеофлористическое районирование позднего палеозоя; таксоны с широкой трансгрессией признаков показаны без сужения основания дочерней филогенетической ветки; ширина ветвей отражает примерную относительную роль таксонов в растительных сообществах соответствующих времен)

1 — нотальные (гондванские) внетропические фитохоры; 2 — экваториальные и прилегающие к ним экотонные фитохоры; 3 — boreальные внеэкваториальные фитохоры; 4 — географическая ситуация неопределенна. Clad. — Cladoxylales, Calamopit. — Calamopityales, Callist. — Callistophytales, Di — Dicotylphyllales, F — *Fedekurtzia* и близкие к ней растения, G — Gnetales Ib — Ibykales (= Iridopteridales), Ms — Marsilliales, Sl — Salviniiales, W — Welwitschales

дии зародыша. Не вполне выдерживается даже такой признак, как доминирование спорофита. Есть папоротники с доминирующим гаметофитом. Поэтому признаки отделов (как и диагностические признаки любых иных таксонов) нельзя считать абсолютными атрибутами всех индивидов или всех подчиненных таксонов. Это скорее те общие черты, которыми по преимуществу отличаются все члены отдела, взятого в целом, от членов других отделов. Общие черты выявляются в ходе систематизации таксонов более низкого ранга при их последовательном объединении.

На рис. 7 показана филогения высших растений (без моховидных).

ОТДЕЛ BRYOPHYTA. МОХОВИДНЫЕ

Современные моховидные представлены примерно 25 000 видами. Ископаемых видов описано несравненно меньше (из палеозоя и мезозоя описано не более 100 видов; [27, 48]). Гаметангии и спорогонии на ископаемых остатках очень редки, а по фрагментам листьев и вегетативных побегов далеко не всегда можно различить эвтаксоны, проследить их геологическую историю. Размещение ископаемых форм в системе обычно производится путем сравнения с современными таксонами по комплексу второстепенных признаков. Например, пермские роды, относимые к порядку *Protosphagnales*, сравнивались со современными сфагнами по дифференциации клеток листа (рис. 8, м, н). Принадлежность клеток к хлорофиллоносным определялась лишь по более интенсивной окраске. Талломные формы печеночников при плохой сохранности трудно отделить от водорослевых. Некоторые фоссилии, описанные как печеночники, могут оказаться гаметофитами или корневыми образованиями высших споровых. В большинстве руководств моховидные делятся на классы *Hepaticopsida*, *Anthocerotopsida* и *Bryopsida*. Данные об ископаемых *Anthocerotopsida* пока сомнительны. Описано много моховидных неясного систематического положения. В верхнем карбоне известны побеги, близкие к листовстемельным мхам и отнесенные к роду *Muscites*. Из нижнего девона описан род *Sporogonites*, у которого от пластинчатого таллома отходят неветвящиеся спорогонии. В нижнем карбоне встречены тетрады спор (*Tetrasporites*), напоминающие таквые сферокарповых печеночников.

Класс *Hepaticopsida* (*Marchantiopsida*). Печеночники или печеночные мхи, могут быть талломными и листовстемельными. Талломные, стелящиеся по земле формы обычно дорзивентральные — их дорсальная (спинная) сторона отличается от вентральной (брюшной), к которой прикрепляются ризоиды. У листовстемельных на оси сидят листья, иногда расщепленные. Если их рядов два, то они прикрепляются по бокам оси (которая может быть прямостоячей). Третий ряд листьев (амфи-

гастрии) располагается на брюшной стороне. Гаметангии располагаются на специальных подставках.

При классификации ископаемых форм [27] приходится учитывать преимущественно строение вегетативных частей (рис. 8, а—ж). В упрощенном виде принадлежность к надродовым таксонам определяется следующим образом. К печеночникам относят все талломные формы (хотя часть их может принадлежать и антоцеротовым) и те листостебельные, у которых листья без средней жилки и расположены в два—три ряда (побеги со спиральным расположением и/или средней жилкой относят к *Vruopsida*). Листостебельные формы относят к порядку *Jungermanniales* и подпорядку *Jungermanniiineae* (акрогинные юнгерманниевые), а талломные с пластинкой из одного или немногих слоев одинаковых клеток — к подпорядку *Metzgeriineae* (анакрогинные). Печеночники с более сложным строением таллома, обладающего многочисленными амфигастриями, воздушными камерами и дыхальцами (воздушными по-

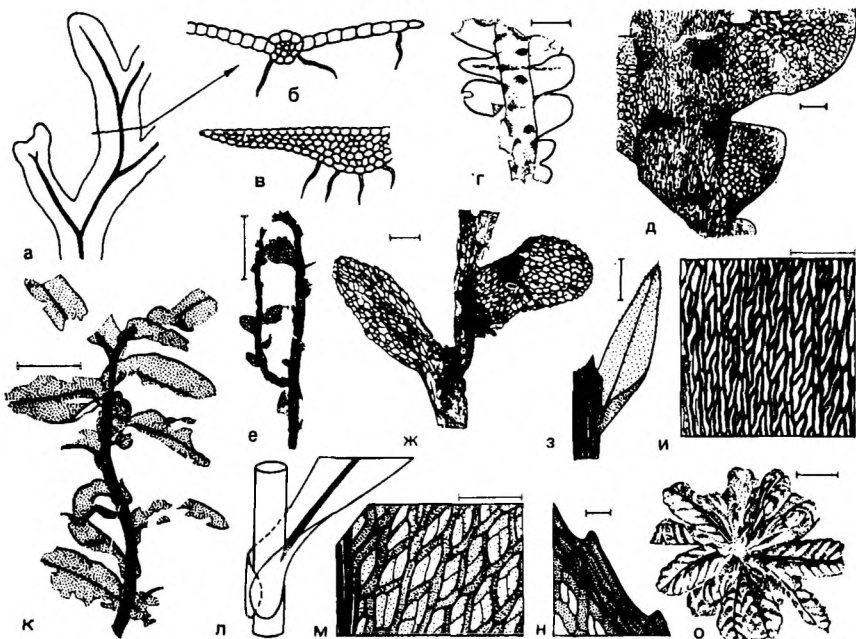


Рис. 8. Мохообразные

Средний карбон (г, д) пермь (з—о), верхняя юра (е, ж); Западная Европа (г, д), Буринский (е, ж) и Печорский ((з, н, м, о) бассейны, европейская часть СССР (к, л, н); а, б — талломный печеночник типа *Pallavicinities*, общий вид таллома (а) и схема поперечного сечения показаны ризоиды (б); в — схема поперечного сечения талломного печеночника типа *Pelliothallites*; г, д — *Hepaticites kidstonii* W a l t., общий вид (г) и клеточное строение (д); е, ж — *Cheirorhiza brittae* K r a s s i l., общий вид (е) и часть побега с двумя дорсальными лопастями (ж); з, и — *Intia vermicularis* N e u b., прикрепленный к побегу лист (з) и клеточное строение листа (и); к—и — *Protosphagnum nervatum* N e u b., побег (к), основание листа (л) клетки листа около средней жилки (м), кайма листа (н); о — *Vorcutannularia plicata* N e u b., линейка 5 мм (о) 1 мм (е, з), 0,5 мм (г), 100 мкм (д, ж, и, м)

рами), относят к порядку *Marchantiales*. Этот подход сильно упрощен. Так, не все листостебельные формы принадлежат акрогинным юнгерманиевым и не все талломные юнгерманиевые — к анакрогинным. Приходится изыскивать дополнительные признаки, характерные современным представителям того или иного семейства или порядка.

Почти все палеозойские печеночники — талломные формы, близкие к *Metzgeriineae*. Их таллом слабо дифференцирован, с отчетливым срединным ребром или без него, с нерасчлененными или лопастными крыльями, с ризоидами или без них (рис. 8, а — в). По этим и другим признакам выделяются роды (*Pallavicinites*, *Metzgeriites*, *Blasiites* и др.). Внешне сходен с юнгерманиевыми, но, вероятно, принадлежит еще к мецгериевым род *Hepaticites* (С; рис. 8, г, д), у которого на стебле сидят два типа однослойных листьев. Из них крупные языковидные прикрепляются к стеблю двумя боковыми рядами, а мелкие сидят двумя рядами на вентральной стороне, каждый мелкий лист прикреплен у основания крупного. К юнгерманиевым принадлежит *Cheirorhiza* (J₃; рис. 8, е, ж), типично листостебельный род с тремя рядами листьев. Боковые листья двулопастные. Верхняя (дорсальная) лопасть округлая, а нижняя (вентральная) — линейная, иногда редуцирована до небольшой группы клеток. Амфигастрии от языковидных до волосовидных, прижаты к стеблю. Ризоиды многоклеточные, что свойственно листостебельным мхам, и прикрепляются к стеблю и листьям. Ископаемые маршанциевые (*Marchantiales*) с характерными воздушными камерами и порами (или без пор) достоверно известны с триаса. У триасового *Eomarchantites* таллом состоит из дорсального и вентрального эпидермиса, между которыми располагаются воздушные камеры с простыми порами. *Sphaeogarpales* и *Calobryales* (*Haplomitriales*) почти неизвестны в геологической летописи. К сферокарповым может относиться род *Najadita* (T₃).

Класс Bryopsida (Musci). Сюда относятся мхи, или листостебельные мхи. Их гаметофит состоит из стебля (каулидия), покрытого листьями (филлоидами), часто со средней жилкой. Ось часто имеет центральную проводящую ткань. Мхи делятся на подклассы *Sphagnidae* (сфагновые), *Andreaeidae* (неизвестны в ископаемом состоянии) и *Bryidae*. Современные сфагновые представлены единственным родом *Sphagnum* одним из главных торфообразователей на Земле. Споры и листья сфагнов часто встречаются в четвертичных, реже в палеоген-неогеновых отложениях, единично — в меловых и юрских. К сфагновым условно относят дисперсные споры рода *Sphagnumsporites* (с T₃).

Лишь по вегетативным побегам выделялся порядок *Protosphagnales*. Ветвления побегов и дифференциации листьев на стеблевые и веточные не наблюдалось. Светлые клетки, интерпретируемые как гиалиновые, не имеют пор, расположены

в ячейх, сложенных темными клетками, в коротких рядах или П-образно. Строением клеточной сети листа протосфагновых мхов сходны с молодыми листьями современных сфагнов, но имеют среднюю жилку. Лучше других изучены роды *Protosphagnum* (P₂; рис. 8, к — н) и *Vorcutannularia* (P₂; рис. 8, о).

Бриевые мхи (подкласс Bryidae) распределены между 13—15 порядками и обычны в кайнозойских отложениях. Это или современные, или близкие к ним роды. Иногда у кайнозойских родов сочетаются признаки разных современных семейств. Например, у *Muscites lanceolata* из неогена Англии М. Боултер обнаружил сочетание признаков современных семейств Нурподендгасеае, Rhizogoniасеае и Мпиасеае. Палеозойские и мезозойские бриевые мхи обычно представлены листьями и облиственными побегами. Их относят к Bryidae, но часть их может принадлежать к андреевым или вымершему подклассу. Многие докайнозойские мхи включаются в сборный род *Muscites*. Из вымерших родов показательна *Intia* (P; рис. 8, з, и), имеющая ланцетные или овальные с приостренной верхушкой листья. Клетки пластинки червеобразные, часто расположены рядами (дорожками), идущими косо к средней жилке. Намечается группировка клеток как у *Protosphagnum*, но без дифференциации самих клеток по окраске. По краю листа проходит кайма уплотненных клеток, из которых наружные образуют зубчики. *Intia*, *Protosphagnum* и некоторые другие пермские роды связаны переходными формами и, вероятно, принадлежат какому-то одному порядку.

Время появления и происхождение моховидных неизвестны. В верхах силура встречаются талломные растения, сближавшиеся с печеночниками, но в равной степени они могут быть и гаметофитами ассоциирующих растений. Происхождение моховидных связывали с *Horneophyton* (см. отдел Propteridophyta), имеющим колонку стерильной ткани в спорангиях, что характерно для спорогонов моховидных. Однако других признаков, подтверждающих эту филогенетическую связь, не обнаружено. С позднего девона известны печеночники, в палеозое только мецгериевидные талломные, а с мезозое также и листостебельные. В перми преобладают листостебельные мхи, приуроченные к бореальной (ангарской) флоре. Возможно, что эти мхи были углеобразователями. В мезозое известны преимущественно печеночники. Кайнозойские моховидные уже очень сходны с современными.

ОТДЕЛ PROPTERIDOPHYTA. ПРОПТЕРИДОФИТЫ

Обоснование самостоятельности отдела проптеридофитов приведено выше. Его название предложено Э. Арбером. Более привычное название «псилофиты» неизменно и ошибочно ас-

социруется с родом *Psilophyton*, который относится к наиболее продвинутому проптеридофитам, возможно уже принадлежащим к птеридофитам. Распространенное название «риниофиты» также неудачно, поскольку оно связано с родом *Rhynia*, объем и таксономическая интерпретация которого дискуссионны. Х. П. Бэнкт предлагал вообще отказаться от таксона, объединяющего всех проптеридофитов, и выделять риниевых, зостерофилловых и тримерофитовых в качестве независимых таксонов. Однако эти три группы связаны рядом важных общих признаков, отражающих начальную ступень в эволюции высших растений и отличающих всех проптеридофитов от птеридофитов. Первые полностью лишены вторичных тканей, корней, листьев и листоподобных придатков, снабженных проводящей системой, их спорангии всегда непосредственно прикрепляются к осям (а не специализированным придаткам) или являются их продолжением, оси всегда протостелические, стела нерасчлененная, цилиндрическая или эллиптическая, ризоиды несептированные. Показательна близость строения спор у разных групп. Единство проптеридофитов подкрепляется существованием родов, в которых комбинируются признаки трех указанных групп. Это *Renalia*, *Hsuea* и *Nothia*, условно включенные в класс *Zosterophyllopsida*. Сочетание риниевых и зостерофилловых признаков найдено у силур-раннедевонских родов *Cooksonia* и *Steganotheca*, которые, видимо, размещаются в корнях филогенетического древа высших растений, указывая на их монофилетическое происхождение.

Выявлению филогенетических связей между основными группами, а также соотношений с другими растениями препятствует отсутствие надежных сведений о строении гаметофитов. Под названием *Lyonophyton rhyniense* (рис. 9, а — г) описаны обоеполые гаметаангиофоры, состоящие из цилиндрической оси и апикального чашевидного расширения с лопастным краем. Архегонии прикреплялись к выступу в центре чаши и имели длинную шейку. Булавовидные антеридии с антерозоидами сидели на внутренних стенках чаши. Ось гаметаангиофора снабжена проводящим пучком, устроенным так же, как у *Rhynia major* и *Horneophyton*. Раздельнополые гаметаангиофоры имеют такое же чашевидное лопастное расширение и ось, покрытую эмергенцами. Проводящий пучок делится на верхушке, и его ответвления расходятся воронкообразно в чашевидном расширении. Округлые антеридии сидят на стенках чаши ниже краевых лопастей и слегка погружены или расположены среди парафизоподобных выступов стерильной ткани. Архегониофоры, видимо, устроены так же. Растения рода *Sciadophyton* (рис. 9, д), выделявшегося в семейство *Sciadophytaceae*, в действительности представляют собой гаметофиты того же типа. Каким спорофитам соответствуют эти гаметофиты, не вполне ясно. Г.-И. Швайцер установил, что к некоторым экземплярам *Sciadophyton* прикреплены ветвящиеся оси (молодые спорофиты),

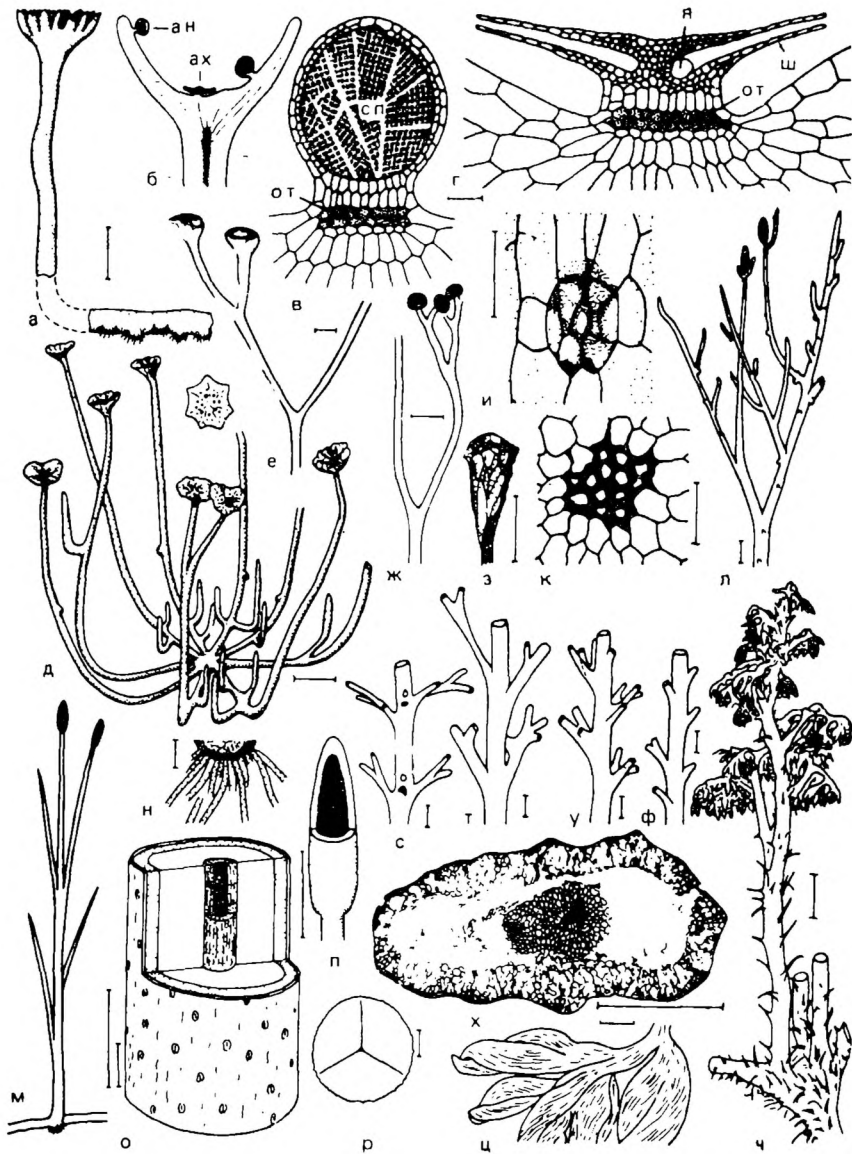


Рис. 9. Протеридофиты

Нижний девон (а—д и —ч) и верхи силура (е—з); Западная Европа (а—р); Северная Америка (с—ч); а—г — *Lyoporphyton rhytiense* W. et R. Rem y (а — реконструкция гаметофита, б — гаметангиофор, в — антеридий, г — архегоний; ан — антеридий, ах — архегоний, от — отделившаяся или питающая ткань, сп — сперматогенная ткань, я — яйцеклетка, ш — шейка архегония); д — *Sciadophyton* sp., реконструкция гаметофита и отдельный гаметангиофор (вид сверху); е — *Cooksonia pertonii* La ng; ж — *C. calendonica* E d w.; з — спорангий *Steganotheca striata* E d w.; и — устье *Rhynia*; к, л — *R. gwynne-vaughanii* K i d s t. et La ng (к — проводящий пучок в поперечном сечении); м—р — *R. major* K i d s t. et La ng (н — ризоиды, о — анатомическое строение клетка зачернена, п — спорангий, р — спора); с—ф — ветвление тримерофитов (с — *Pertica quadrifaria* K a s p. et A n d r., т — *P. varia* G r a p o f f et al., у — *Trimerophyton robustius* H o r r., ф — *P. dalhousii* D o r a n et al.); х — *Psilophyton dawsonii*

характером ветвления напоминающие *Zosterophyllum*. С другой стороны, несомненно сходство в анатомическом строении *Lyonophyton*, упомянутых раздельнополых гаметаангиофоров, *Horneophyton* и *Rhynia major*. Описанные гаметаангиофоры сходны с подставками печеночников и имеют такие же проводящие пучки, как моховидные. Может быть эти гаметофиты принадлежат моховидным, но более вероятно их принадлежность проптеридофитам. Их сходство с *Rhynia* и *Horneophyton* и возможная связь *Sciadophyton* с *Zosterophyllum*, вероятно, указывают на то, что разные проптеридофиты имели однотипно устроенные гаметофиты, к тому же имеющие черты гаметофитов моховидных. Это дополнительное свидетельство единства всей группы и близости проптеридофитов к ранним моховидным.

Высшие таксоны выделяются по строению и расположению спорангиев, положению протоксилемы в проводящих пучках и характеру ветвления осей.

КЛАСС RHYNIOPSIDA. РИНИЕВЫЕ

Риниевые имеют верхушечные, округлые или эллиптические спорангии. Протоксилема центральная. У более примитивных представителей (*Rhyniales*) главная ось выделяется слабо или вовсе не выражена, а у наиболее продвинутых (*Trimerophytales*) вполне отчетлива.

Порядок *Rhyniales*. Сюда относятся формы с дихотомическим или трихотомическим, изотомическим или анизотомическим ветвлением побегов. Оси гладкие. Часть из них завершается спорангиями. Они от округлых до эллиптических, реже почковидные. Споры округлые, с отчетливой трехлучевой щелью, часто с курвурами и утолщением экзины у места схождения лучей, экзина с тонкой скульптурой.

Наиболее примитивен род *Cooksonia* (S — D₁; рис. 9, е, ж), имеющий округлые или почковидные спорангии на концах дихотомически делящихся осей. Способ раскрытия спорангиев достоверно не известен. Иногда намечается линия по дистальному краю, возможно указывающая на поперечное раскрытие спорангиев. Этот признак сближает *Cooksonia* с зостерофилловыми. У *Steganotheca* (S — D₁; рис. 9, з) спорангии эллиптические с усеченной и утолщенной верхушкой. Взаимное расположение прото- и метаксилемы у этих родов не изучено. Оба рода включаются в семейство *Cooksoniaceae*, объединяющее наиболее примитивные высшие растения.

В семейство *Rhyniaceae* входит прежде всего род *Rhynia* (D₁; рис. 9, и — р). Рассмотрены два вида — *R. major* и *R.*

В а н к с et al., поперечное сечение фертильной оси в месте ветвления: ц, ч — *P. crenulatum* Догап (ц — группы парных спорангиев, ч — фертильный побег); линейка 10 см (м), 1 см (д, л, с — ф, ч), 5 мм (а, ж, п), 1 мм (е, з, о, х, ц), 200 мкм (н), 100 мкм (в, г) 50 мкм (и, к), 10 мкм (р)

gwynne-vaughanii. К *R. major* (рис. 9, м — р) отнесены голые оси, ветвление которых обычно описывалось как дихотомическое. В действительности у них намечалась более толстая ось, от которой отходили по одной или по двое более тонкие оси. В осях проходит центральный проводящий пучок с более мелкими клетками внутри, описываемыми как протоксилема. У *R. major* вместо кольчатых и спиральных утолщений на стенках трахеид наблюдается мелкосетчатая структура, поэтому отнесение этих клеток к трахеидам и самого растения к проптеридофитам не доказано. Пучок трахеид окружен толстым слоем флоэмы, охваченной широкой корой. В эпидермисе отмечены непогруженные устьица. Нижняя стелющаяся часть оси несла пучки ризоидов. На концах осей располагались эллиптические продольно вытянутые спорангии, раскрывавшиеся продольно с помощью специального слоя клеток, сходного с эндотецием семенных растений и прерывавшегося вдоль узкой полосы с одной стороны спорангия. Предполагали, что *R. gwynne-vaughanii* — гаметофит того же растения, но реконструкция побега, выполненная методом последовательных срезов показала, что у *R. gwynne-vaughanii* были спорангии (рис. 9, л). Они сидели на концах осей, которые ниже спорангия давали боковые ответвления, направленные вверх, т. е. происходило перевершинивание. Побег ветвился комбинированно — дихотомически и моноподиально. Спорангии с толстой трехслойной стенкой и подушкой из трахеид и паренхимы в нижней части спороносной полости. Трахеиды осевого пучка со спиральными и кольчатыми утолщениями. Эти два вида риний, вероятно, следует относить к разным родам, принадлежность которых к одному семейству сомнительна. Другие роды риниевых изучены плохо.

Порядок Trimerophytales (Psilophytales). По фрагментарным остаткам тримерофитовые плохо отличимы от Rhyniales и от наиболее примитивных птеридофитов. При более полной сохранности остатков видно, что у большинства тримерофитовых, в отличие от риниевых, выделяются оси разных порядков. Боковые оси закономерно расположены (рис. 9, с — ф, 10, а — в). Спорангии сгруппированы на особых ответвлениях, у которых наблюдались и анатомические отличия от вегетативных веток; последние обнаруживают слабую тенденцию к уплощению. Предполагается, что часть вегетативных боковых осей начала преобразовываться в корни.

У *Psilophyton* (D_{1-2} ; рис. 9, х — ч, 10, в) нельзя выделить единственную главную ось, но можно различить более толстые, неравномерно ветвящиеся оси, от которых отходят без определенного порядка более тонкие ветвящиеся оси. Спороносные ветви вильчато делятся до семи раз и заканчиваются парами веретеновидных спорангиев с оттянутыми верхушками. В местах ветвления спороносных осей видны бугорки — остатки недоразвившихся ветвей (рис. 10, в). Оси протостелические, цент-



Рис. 10. Протеридофиты

Нижний девон; Северная Америка (а—в, и—н, п, р). Великобритания (г—з, с—э). Западная Сибирь (о); а, б — *Pertica quadrifaria*; в — *Psilophyton dawsonii*; г—е — *Zosterophyllum Hanoveranum* St. G. et Lang (г—отдельный спорангий сбоку в сложном виде и со стороны оси, д — продольный разрез спорангия, е — то же в месте, показанном на «г» стрелкой); ж, з — *Z. myretonianum* Repl. устье и реконструкция; и, к — *Renalia huerberi* Gens., реконструкция и спора; л—н — *Orcilla bilinearis* Gens. (л — улитковидная верхушка оси, м — фертильный побег, н — спорангий с поперечной щелью); о — *Sawdonia ornata* Hueb., реконструкция; п, р — *S. acanthotheca* Gensel et al., реконструкция фертильного побега и спора; с—ф — *Horneophyton lignieri* (Kidst. et Lang) Darg. (с — спороносная верхушка оси, т — реконструкция, у — видчатый спорангий в разрезе, ф — спора); х—э — *Nothia aphylla* Lyop ex H. & G. (х — поперечный разрез спорангия с зоной раскрытия, ц — общий вид спорангия, ч—щ — ветвящиеся спороносные побеги, ы — поперечное сечение оси, э — общий вид оси); линейка 10 см (а, о), 1 см (б, в, з, и, т), 5 мм (л, м, п, с, ч—щ, э), 1 мм (г, д, ы), 100 мкм (е, х), 50 мкм (ф), 25 мкм (ж, к, р)

ральная протоксилема окружена массивной метаксилемой. Проводящий пучок стерильных осей округлый, а спороносных — эллиптический, почти прямоугольный в сечении, причем протоксилема сильно уплощена. Кора двуслойная. Внешний слой снабжен колленхимной тканью. Поверхность осей голая или покрыта эмергенцами. Стенка спорангия устроена так же, как и внешний слой коры. Спорангии раскрывались продольной щелью. Споры примерно такие же, что и у риниевых. Споровмещающая полость спорангия выстлана кутикулоподобной мембраной. У *Trimerophyton* (рис. 9, у) в узлах главной оси отходят в одну сторону сразу по три ветки, которые повторно трифуркируют. У *Pertica* (рис. 9, с, т, ф, 10, а, б) главная ось достигала в высоту 3 м. Ветки располагались или мутовчато, или спирально. От главной оси отходит почти прямая ветка, а дихотомически делятся лишь более тонкие ее ответвления.

В морфологическом ряду от растений типа *Rhynia* к наиболее продвинутым тримерофитовым будут увеличиваться размеры осей и интенсивность их ветвления, выделяться более толстые и все более спрямленные оси, произойдет дифференциация веток на стерильные и фертильные. Параллельно будет увеличиваться количество метаксилемы, а протоксилема в фертильных ветвях вытянется (как в осях примитивных прогимноспермов и в клепсидроидных пучках папоротников).

КЛАСС ZOSTEROPHYLLOPSIDA. ЗОСТЕРОФИЛЛОВЫЕ

Среди зостерофилловых есть роды (*Zosterophyllum*, *Sawdonia*, *Crenaticaulis*, *Gosslingia*, *Margophyton*), объединяемые важными общими признаками и образующие вполне естественную группу. Другие роды (*Nothia*, *Renalia*) отмечены своеобразными признаками, но выделять их в особые таксоны преждевременно. Поэтому характеристика класса дана без подразделения на порядки и семейства. Для зостерофилловых характерны округлые или поперечно вытянутые спорангии с поперечной дистальной щелью, иногда сопровождаемой утолщением стенки. Спорангии раскрывались вдоль щели на две створки. Спорангии терминальные или сидят на осях сбоку на коротких ножках, собраны в верхушечные стробилы, в группы в средних частях осей, реже свободно рассеяны по побегу. Споры примерно такие же, как и у риниевых, часто с курватурами. Протоксилема экзархная, диффузно рассеяна по периферии ксилемы реже собрана в нечеткие группы. У *Gosslingia*, *Crenaticaulis* и *Margophyton* в месте ветвления осей есть остаток пазушной оси, возможный гомолог пазушного ризофора современной селягинеллы (в месте ветвления фертильного побега *Psilophyton* также есть редуцированная ось).

Род *Zosterophyllum* (D₁; рис. 10, г — з) имеет тонкие голые оси, ветвящиеся дихотомически, под прямым углом или К-образно. Интенсивно и неравномерно ветвящаяся часть побега,

видимо, стелилась по субстрату. Спорангии большей частью собраны в терминальные стробилы (до 60 штук в одном стробиле) и прикреплялись к оси сбоку толстой ножкой, изогнутой вверх и немного вовнутрь. У *Z. divaricatum* спорангии спускаются по внешней стороне оси ниже ее дихотомирования. По расположению спорангиев (спиральному, двурядному, с одной стороны оси) выделяются подроды. Дистальная щель спорангия несет двугубое поперечное утолщение. Род *Sawdonia* (D_{1-3} ; рис. 10, о — р) установлен для покрытых эмергенцами побегов. Спорангии почковидные, с небольшими эмергенцами, дистальная щель сопровождается валиковидным утолщением. Ножка спорангия короткая, с проводящим пучком. Спорангии концентрировались небольшими группами в средних частях осей. Побеги ветвились нерегулярно, дихотомически, или выделялась главная ось. К этим двум родам близки *Crenaticaulis* с двумя рядами зубовидных выростов, *Margophyton* с боковыми валиками на осях и *Hicklingia*, ранее относившаяся к риниевым. У *Oricilla* (рис. 10, л — н) спорангии располагаются двумя рядами по обеим сторонам от оси и ориентированы в плоскости оси.

Род *Renalia* (D_1 ; рис. 10, и, к) первоначально сближался с риниевыми из-за расположения спорангиев на концах боковых веточек. К *Renalia*, видимо, относятся многие фрагменты спороносных веточек, описанные в литературе как *Cooksonia*. Спорангии *Nothia* (D_1 ; рис. 10, х — э) почковидные, иногда попарно сросшиеся, с поперечной дистальной щелью, которая сопровождается не утолщением, а утонением стенки спорангия. Спорангии собраны в верхушечные пучки, рассеяны по побегу или собраны в мутовки по трое. Их ножки настолько длинные, что выглядят как боковые оси. Протоксилема не экзархная, а центрархная. В роде *Nothia*, таким образом, совмещаются признаки зостерофилловых (строение спорангиев) и риниевых (расположение спорангиев, центрархная протоксилема). Сочетание центрархной протостеллы и апикальных почковидных спорангиев с дистальной щелью свойственно и роду *Hsuea* (D_1), у которого отмечены также дихотомически делящиеся придатки, напоминающие придаточные корни или ризофоры.

Вероятно зостерофилловые дали начало плауновидным, причем соединительным звеном были растения типа *Asteroxylon* (класс *Lycorodiopsida*).

КЛАСС HORNEOPHYTOPSIDA. ГОРНЕОФИТОВЫЕ

Известен только род *Horneophyton* (D_1 ; рис. 10, с — ф). Его оси выглядели подобно риниевым, но отходили от клубневидного тела, несущего тонкие ризоиды и лишённого проводящей ткани. Строение проводящего пучка в осях примерно то же, что у *Rhynia major* и *Lyonophyton*. Терминальные спорангии имели вид трубок с колонкой стерильной ткани внутри. Спо-

рангии собраны в пучки с общей споровмещающей полостью и пучковидно ветвящейся центральной колонкой. Спорангии открывались верхушечной порой. Споры примерно такие же, как у риниевых. Присутствием осевой колонки спорангии напоминают спорогонии антоцеротовых и других мохообразных. Возможно, что этот род свидетельствует не о происхождении мохообразных от проптеридофитов, а лишь о возможном пути образования спорангиев высших растений из такой верхушки оси, в которой споровая масса изначально концентрировалась только в коровой части. Предполагаемые гаметофиты описаны под названием *Lyonophyton* (см. выше).

САТЕЛЛИТНЫЕ РОДЫ ОТДЕЛА PROPTERIDOPHYTA

Есть немало силурийских и девонских родов, сходных с проптеридофитами, но плохо изученных. *Euthursophyton* (D₁) имеет дихотомически ветвящиеся, свернутые на концах оси, густо покрытые эмергенцами. Судя по экзархной протоксилеме, этот род относится к зостерофилловым, но его спорангии неизвестны. К *Taeniacrada* (D) относят лентовидные ветвящиеся побеги. Спорангии эллиптические (как у риниевых и тримерофитовых), собраны в терминальные или боковые кисти, а у *T. langii*, видимо, прикреплялись к осям сбоку. Верхушки молодых побегов спирально свернуты. В нижней части побеги несут многочисленные дихотомирующие придатки (ризоиды?). Принадлежность этого рода к проптеридофитам не доказана, это могут быть и спонгиофитовые (см. отдел Phaeophyta).

ОТДЕЛ PTERIDOPHYTA. ПТЕРИДОФИТЫ

Под названием Pteridophyta объединялись разные группы растений. Ниже сюда отнесены классы Barinophytopsida, Lycopodiopsida, Equisetopsida, Polypodiopsida и Progymnospermopsida. Современные псилотовые также входят в птеридофиты. Обычно им придают высокий ранг самостоятельного класса и даже отдела, но исследования Д. Бирхорста указывают на возможную связь псилотовых с папоротниками. Баринофитовые имеют безлистные оси и стробиловидные собрания расположенных двурядно спорангиев. Плауновидные (Lycopodiopsida) отличаются микрофильностью. Их листья возникли не за счет слияния осей (как у папоротников и, может быть, членистостебельных), а из выростов, которые были затем васкуляризованы. Спорангии адаксиальные. Членистостебельные выделяются отчетливо членистым строением стебля и его ответвлений, мутовчатостью листьев и спорангиофоров. Остальные птеридофиты принадлежат папоротникам и прогимноспермам. Различия этих двух групп достаточно четкие (прогимноспермам свойственна вторичная древесина того же типа, что и голосе-

менным), но их самостоятельность видна и филогенетически, эти группы независимо произошли от тримерофитовых. Последовательное использование филогенетического принципа для выделения птеридофитов в целом и их подразделения на классы пока невозможно. Есть растения, занимающие промежуточное положение между плауновидными и членистостебельными (*Elettherophyllum*, *Eslinnophyton*), а также между членистостебельными и папоротниками (*Ibyka*, *Iridopteris*). Бовманитовые (сфенофилловые) имеют признаки, сближающие их с плауновидными. Девонский *Enigmophyton* сочетает признаки папоротников и плауновидных.

КЛАСС VARINOPHYTOPSIDA. БАРИНОФИТОВЫЕ

Баринофитовые известны в девоне и раннем карбоне. Чаще всего они рассматриваются как самостоятельный порядок неопределенного систематического положения. Им свойственны стробиловидные агрегаты спорангиев, располагающиеся на концах дихотомически делящихся осей (*Protobarinophyton*, *Krithodeophyton*; рис. 11, а—г) или по обе стороны от оси (*Barinophyton*; рис. 11, д—к). Спорангии сидят двумя рядами, поперечно вытянутые, прикрепляются к крючковидно изогнутому спорангиофору (рис. 11, г, з, и), у рода *Krithodeophyton* разделены стерильными придатками (рис. 11, в). Сходные придатки могут быть расположены под стробилом. Баринофитовые объединяют растения как гомоспоровые (*Krithodeophyton*, *Protobarinophyton*), так и гетероспоровые (*Barinophyton*; рис. 11, е, ж), причем мега- и микроспоры продуцируются в одном и том же спорангии (рис. 11, к). В главной оси обнаружена экзархная протостела. По характеру ветвления осей, форме спорангиев, общему облику стробиллов и экзархности протостелы баринофитовые напоминают зостерофилловых, но отличаются рядом продвинутых признаков — более мощными осями, появлением перистого расположения стробиллов, длинных спорангиофоров, стерильных придатков между спорангиями, гетероспоровостью. По-видимому, гетероспоровость развивалась путем дифференцировки спор одного спорангия и в других группах высших растений (прогимноспермах, членистостебельных).

Учитывая возможное происхождение от зостерофилловых, независимое от плауновидных, а также своеобразие признаков (от плауновидных их резко отличает отсутствие листьев, совершенно иное направление в эволюции стробиллов и нерасчлененность стелы), можно считать баринофитовых самостоятельным таксоном того же ранга, что и плауновидные, т. е. классом. На некоторое родство с плауновидными указывают экзархность протостелы и сходство в структуре экины мегаспор баринофитовых и карбоновых плауновидных.

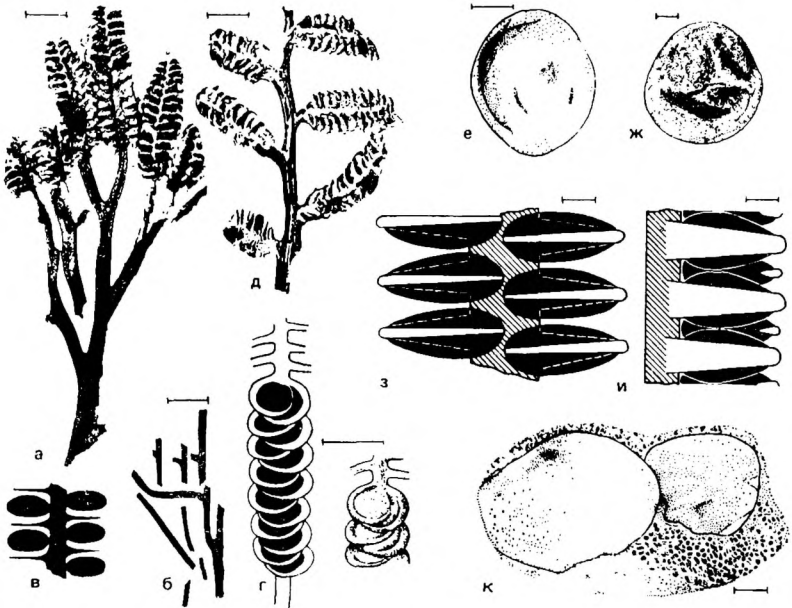


Рис. 11. Барнофитовые

Нижний девон (в), верхи нижнего — низы среднего девона (а, б, г), верхний девон (д—к); Западная Сибирь (а, б, г), Западная Европа (в), США (д—к); а, б — *Protobarinophyton obrutschevii* А п а н., фертильный побег (а) и ветвление стеблей (б); в — *Krithodeophyton*, схема строения стробила; г — *Barinophyton robustius* (Z a l.) В г а и е г., схема строения стробила (слева, спорангии зачернены) и реконструкция его части. верхние спорангиофоры лишены спорангиев; д — *B. obscurum* (D u n) W h i t e; е, ж — *B. richardsonii* (D a w s.) W h i t e, мегаспора (е) и микроспора (ж); з—к — *B. citrulliforme* А г н о l d., схема строения стробила (з, и; спорангии зачернены, ось заштрихована, спорангиофоры оставлены белыми), вид со стороны спорангиев (з) и сбоку (и), две мегаспоры среди массы микроспор в спорангии (к); линейка 4 см (б), 1 см (а, д), 5 мм (г), 2 мм (з, и), 200 мкм (к), 50 мкм (е), 10 мкм (ж)

КЛАСС LYCOPODIOPSIDA (LYCOPSIDA). ПЛАУНОВИДНЫЕ

В старых и некоторых новых системах плауновидные делятся на две группы. В одну входят гетероспоровые формы с лигулой, а в другую — гомоспоровые без лигулы. Затем наметилась тенденция не выделять этих групп, а прямо делить на порядки. Присутствие лигулы и гетероспоровость остаются важными таксономическими признаками, но теперь известны гомоспоровые формы с лигулой (порядок *Protol epidodendrales*).

Предками плауновидных считаются зостерофилловые. Промежуточное положение между обеими группами занимает порядок *Drepanophycales*, в котором спорангии прикрепляются или к стеблю, или к пазухе неспециализированного листа. К этим плауновидным очень близок порядок *Lycopodiales*, отличающийся появлением стробиллов и специализированных спорофиллов с аксиальными спорангиями. Лигульные формы появляются в среднем девоне и сначала были гомоспоровыми

(порядок *Protolepidodendrales*). Их расчлененные листья и спорофиллы выглядят одинаково, спорангии адаксиальные и отодвинуты дистально от основания листа. Остальные лигульные плауновидные гетероспоровые. Среди них четко выделяются травянистые формы с неограниченным ростом и интенсивным дихотомическим или анизотомическим ветвлением стебля (порядок *Selaginellales*). Остальные лигульные плауновидные включают несколько семейств, объединение которых в порядки остается очень условным. Принято противопоставлять древовидные семейства (лепидокарповые, сигилляриевые и сходные с ними растения) более мелкорослым (плевромейевым и изоетовым). Однако, анализируя распределение признаков между достаточно хорошо изученными родами, нельзя объединить эти семейства в четко различающиеся порядки. К тому же и сами семейства трудно охарактеризовать четким набором признаков. Лепидокарповым, сигилляриевым и плевромейевым свойственно образование стробиллов, у чалонериевых и изоетовых стробиллов нет. Этот признак можно было бы взять за основу при выделении порядков, но тогда плевромейевые окажутся отделенными от чалонериевых и изоетовых, с которыми их объединяют другие признаки, особенно строение ризофоров. В последние годы появились данные, что гетероспоровым плауновидным были свойственны разные типы эмбриогенеза. При этом чалонериевые оказываются вместе с *Isoetes* и *Bothrodendron-Bothrodendrostrobos*, а не с лепидокарповыми. Это соотношение групп подкрепляется и строением ризофоров. Они клубневидные у чалонериевых и изоетовых и стигмариевидные у лепидокарповых. По строению ризофоров плевромейевые ближе к изоетовым и чалонериевым, а по наличию гетероспоровых стробиллов — к лепидокарповым. Правда, у плевромейевых стробиллы венчают неветвящиеся стебли, а у лепидокарповых прикрепляются к стволам сбоку или сидят на концах веток. Однако среди раннекарбонных плауновидных, вероятно, были формы (*Lepidodendropsis* и др.) со стробилами типа *Lepidostrobos* — *Flemingites*, венчавшими неветвящиеся стебли. У этих же родов можно предполагать ризофоры, более близкие по строению к таковым чалонериевых, плевромейевых и изоетовых, чем лепидокарповых. Поэтому ниже все эти пять семейств объединены в один порядок *Isoetales*, что согласуется и с предполагаемой филогенией плауновидных (рис. 12). Лигульные и гетероспоровые роды, которые нельзя распределить по семействам, рассматриваются как сателлитные по отношению к этому порядку.

Заметим, что на материале плохой сохранности не всегда легко отличить побеги плауновидных, хвойных, мхов и некоторых других групп. Не случайно мхи *Polyssaievia* были сначала описаны как *Walchia*, потом фигурировали как *Lycopodites*. Облиственные побеги плауновидных описывались как *Walchia*, спорофиллы — как семенные чешуи хвойных, кора кордаитов

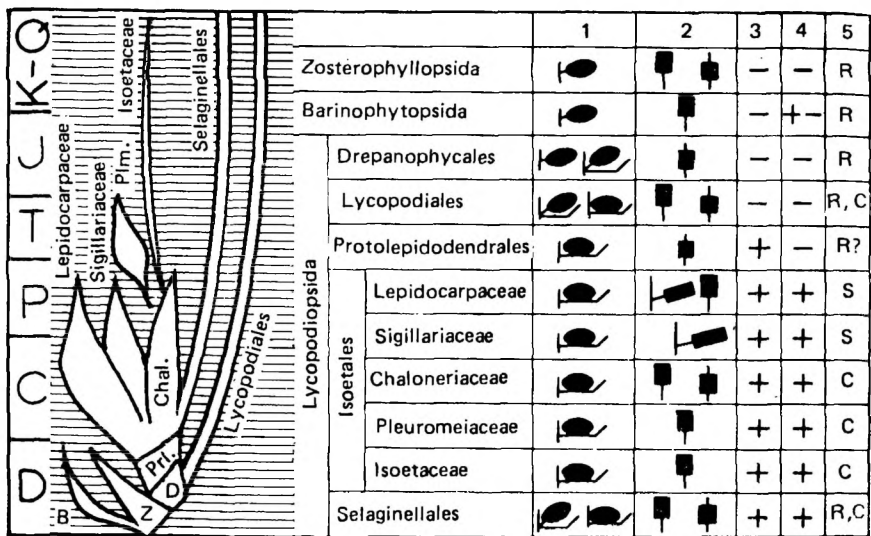


Рис. 12. Филогения (слева) и распределение основных признаков у разных Lycopodiopsida и родственных таксонов

B — Barinophytopsida, Z — Zosterophyllopsida, D — Drepanophycales, Prl. — Protolpidodendrales, Chal. — Chaloneriaceae, Plm. — Pleuromeiaceae; 1 — положение спорангиев на оси, пазушное, эпифильное; 2 — расположение спорангиев стробилами (терминальными и боковыми) и фертильными зонами; 3 — присутствие лигулы; 4 — присутствие гетероспоровости; 5 — характер подземных корнеподобных органов (R — стелющиеся корневища — подобные оси сходные с воздушными, S — стигмариевидные ризофоры; C — клубневидные ризофоры)

с листовыми подушками (*Lophoderma*) как кора плауновидных и т. д. Многочисленные признаки внешнего сходства плауновидных и хвойных остаются загадочными.

Порядок Drepanophycales. Дрепанофиковые

Девонский порядок Drepanophycales (рис. 13, а—к) еще очень близок к Zosterophyllopsida. Спорангии примерно такие же, как у *Sawdonia* и прикрепляются ножкой к стеблю, но у *Barragwanathia* располагались в пазухе листа или адаксиально на самом листе. Дрепанофиковые отличаются от зостерофилловых расчленением стелы и появлением листовых следов. Стела звездчатая в сечении. Вблизи концов звездчатой фигуры проходят пучки протоксилемы, от которых отходят боковые пучки. У *Asteroxylon* стебли покрыты длинными эмергенцами, примерно такими же, как у зостерофилловых. Боковой пучок подходит к основанию эмергенца, но не входит в него. У *Drepanophycus* и *Barragwanathia* эмергенцы преобразуются в расположенные по спирали округлые в сечении или уплощенные листья с проводящим пучком в них. Листья и стебли несут многочисленные устьица.

Порядок Lycopodiales. Плауновые

Здесь принадлежат современные роды *Lycopodium* и *Phylloglossum*. Это травянистые растения с дихотомически или псевдомоноподиально ветвящимися стеблями. Спорангии почковидные, раскрываются поперечной щелью, сидят на короткой ножке. Спорофиллы собраны в терминальные стробилы или фертильные зоны. С плауновыми условно связывают род *Oxroadia* (C₁), имеющий протостелические стебли и гомоспоровые стробилы. Спорофиллы отличаются от вегетативных листьев хорошо развитой пяткой. Ископаемые побеги, внешне сходные с *Lycopodium*, включаются в сборный род *Lycopodites*, указываемый с девона и плохо изученный.

Порядок Protolepidodendrales. Протолепидодендровые

О строении протолепидодендровых лучше всего судить по роду *Leclercqia* (D₂; рис. 13, м—у), который очень близок к *Protolepidodendron* (рис. 13, л; возможно это таксономические синонимы). Стела *Leclercqia* в сечении округлая, с зубцами по краю, к которым приурочены протоксилемные пучки. Листья расчленены на пять лопастей. Спорофиллы такие же, несут эллиптический спорангий, раскрывавшийся продольной щелью (в отличие от зостерофилловых и дрепанофилловых). Дистально от спорангия лист нес небольшую лигулу. Спорофиллы собраны в фертильные зоны. Споры трехлучевые, с оторочкой. Гетероспоровость не установлена. Корневая система неизвестна. Возможно, что оси отчасти были стелящимися, с придаточными корнями, которые могут быть соответствовали пазушным бургоркам и придаткам зостерофилловых (*Crenaticaulis*, *Gosslingia*). Из этих пазушных органов могли сформироваться и придаточные корни, и пазушная лигула. К протолепидодендровым близок род *Estinnophyton* (его типовой вид сначала был помещен в *Protolepidodendron*) с дваждывилочатыми спорофиллами (рис. 13, ф). Спорангии прикреплялись короткими ножками к местам дихотомирования спорофилла. Спорофиллы *Estinnophyton* сходны со спорангиофорами *Calamophyton* и *Huyenia* (Cladoxylales), а также *Eviostachya* и *Bowmanites* (Equisetopsida). Высказывалось предположение, что бовманитовые («сфенофиллы») произошли от примитивных плауновидных.

Порядок Isoetales. Изетоовые

К изетоовым относятся плауновидные, обычно причисляемые к разным порядкам (*Lepidodendrales*, *Pleuromeiales*, *Isoetales* и др.). Вероятно изетоовые произошли от *Protolepidodendrales*, причем в вегетативной сфере главным было приобретение прямостоячего стебля, вторичных тканей и ризофоров, а в репродуктивной сфере — специализированных спорофиллов

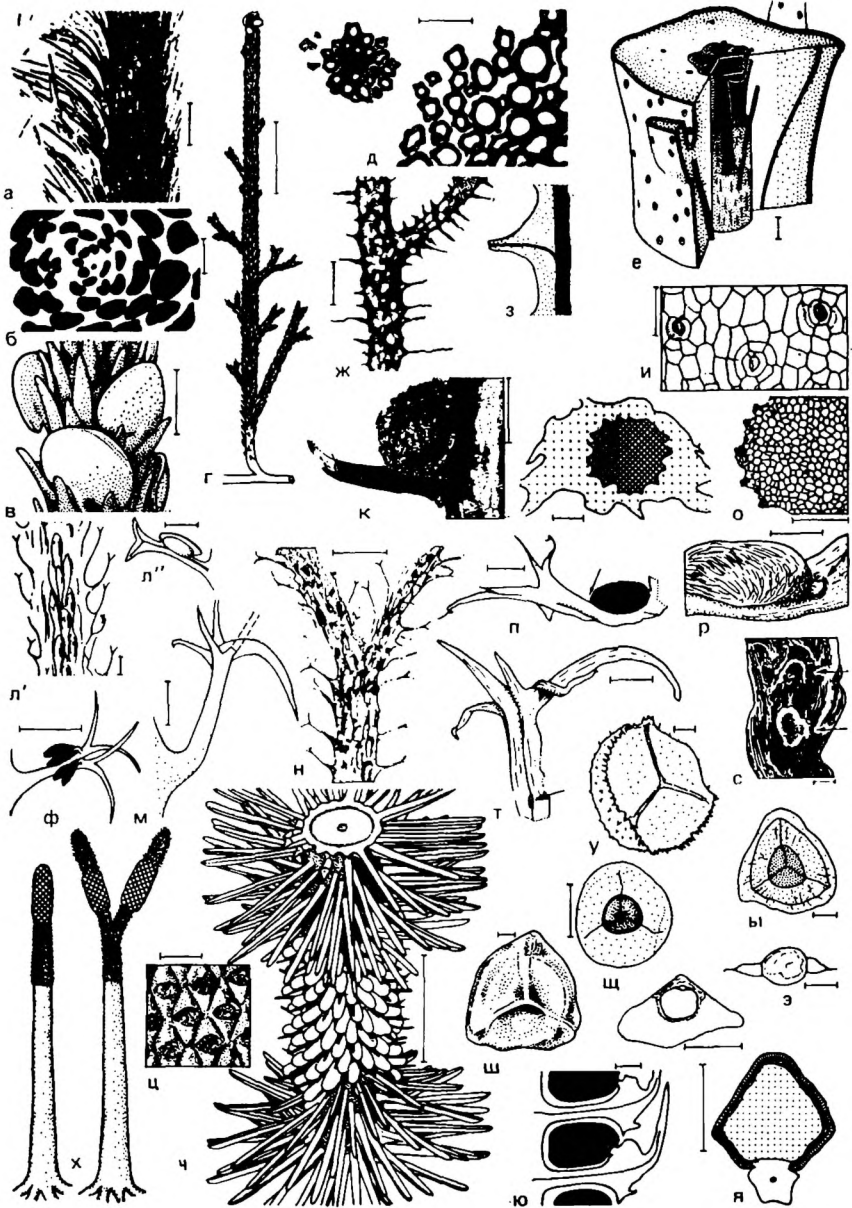


Рис 13. Плауновидные

Нижний (а—з, к, ф) средний (л—у) и верхний (и) девон, средний (ч—я) и верхний (х, ц) карбон; Австралия (а) Западная Европа (б—е, к, м, ф—ц, ш), Западная Сибирь (ж), США (и, н—у, ч, щ—э, я); а—*Barragwanathia longifolia* L a n g et C o o k s o n; б—е—*Asteroxylon mackiei* K l d s t. et L a n g (б — расположение эмергенцев на поперечном срезе верхушки побега, в — реконструкция побега со спорангиями, г — реконструкция общего облика, д — листовый след, отошедший от осевого проводящего цилиндра, е — блок-диаграмма анатомического строения, ксилема зачернена, флоэма показана густым крапом); ж—к — *Drepanophycus spinaeformis* G o e r r. (ж — общий вид; з — основание

(отличающихся формой пластинки от вегетативных листьев), стробилов и гетероспоровости. Появление вторичных тканей создало предпосылки для образования древовидных форм. Однако рост всех (или большинства) изоетовых был детерминирован (см. сем. *Lepidocarpaceae*). У вегетативных побегов о присутствии лигулы можно судить по наличию лигульной ямки в пазухе листа или несколько выше на листовой подушке. Лигульная ямка сохраняется в виде слепка или кутинового мешка, на дне которого месту прикрепления лигулы соответствует отверстие. Если лигульной ямки не было, а сама лигула рано отсыхала (как на вегетативных побегах современной селлагинеллы), то такой лепидофит легко принять за безлигульный.

Характерны ризофоры. Их морфологическая интерпретация дискуссионна: занимая положение корней, ризофоры отличаются от них эндархной ксилемой и отсутствием корневых волосков. Придатки ризофоров, или аппендиксы, также отличаются от корней отсутствием чехлика, анатомическим строением и тем, что в ходе роста ризофора они опадали посредством отделяющего слоя, оставляя отчетливые рубцы. Аппендиксы сидят по правильной спирали (корни обычно расположены беспорядочно). Высказывались предположения о гомологии аппендиксов и листьев, хотя расположение аппендиксов не следует рядам Фибоначчи. Сходство ризофоров и стеблей имеет эмбриогенетические предпосылки. В эмбриогенезе лепидокарповых (*Lepidocarpon*) верхушка зародыша дихотомизирует. Одна из ветвей сходна по строению со стигмарией, а другая — со стеблем. Таким образом, стигмарииды развиваются не из зародышевого корешка; онтогенетически они гомологичны побегу. Правда, у *Chaloneriaceae*, *Isoetaceae* и *Bothrodendrostrobis* ризофор возникает из меристемы, закладывающейся между первичными корешками.

Семейства и роды часто выделялись по таким второстепенным признакам, как степень развития листовых подушек, их размер, форма и расположение, строение коры между подушками и т. д. При разграничении семейств (например, *Lepido-*

листа с проводящим пучком, и — эпидерма с устьицами, к — лист и спорангий); л — *Protolpidodendron scharyanum* K r e j c i — прежние представление о строении листьев (л') и спорофиллов (л''); м — *Leclercqia*, лист у экземпляра, ранее отнесенного к *P. scharyanum*; н — у — *L. complexa* В a n k s et al. (и — облиственный побег в сколе породы; листья выглядят вильчатыми, о — анатомическое строение оси с основаниями листьев и деталь ксилемного цилиндра с выступающими протоксилемными полками, л — спорофилл со спорангием, стрелка указывает положение лигулы, р — часть спорофилла со спорангием и лигулой (стрелка), с — часть спорофилла, верхняя стрелка указывает на лигулу, нижняя — на место прикрепления спорангия, т — стерильный лист, стрелка указывает на лигулу, у — спора); ф — *Estinophyton wahnbachense* (K r. et W e y l.) F a i r. -D e m., реконструкция спорофилла; х — *Sporangiostrobis puertollanensis* W. et R. R e m y; ц — *Bodeodendron hispanicum* W a g n. et S p i n. кора; ч, ш — *Chaloneria periodica* P i g g et R o t h w. (al. *Polysporia mirabilis* N e w b.), реконструкция фертильной зоны (ч) и мегаспора (ш); щ — микроспоры типа *Endosporites vesiculatus* K o s. из спорангиев *Chaloneria*, внизу — сечение в полярной плоскости; ы — спора из спорангия *Spencerites moorei* (C r i d l.) L e i s m.; э — спора *Spencerites gracilis* K o s. из спорангия *Spencerites* сечение в полярной плоскости; ю — *Spencerites insignis* (W i l l.) S c o t t, схема стробила в продольном разрезе спорангия зачерченны; я — *S. moorei*, поперечный разрез спорофилла; линейка 5 см (г, ч) 1 см (а, ж, н, ц), 5 мм (в, к, ф, я), 1 мм (б, е, л, м, п, ю), 0,5 мм (о, р, т), 100 мкм (д, и, с, ш, ы, э), 50 мкм (щ), 10 мкм (у)

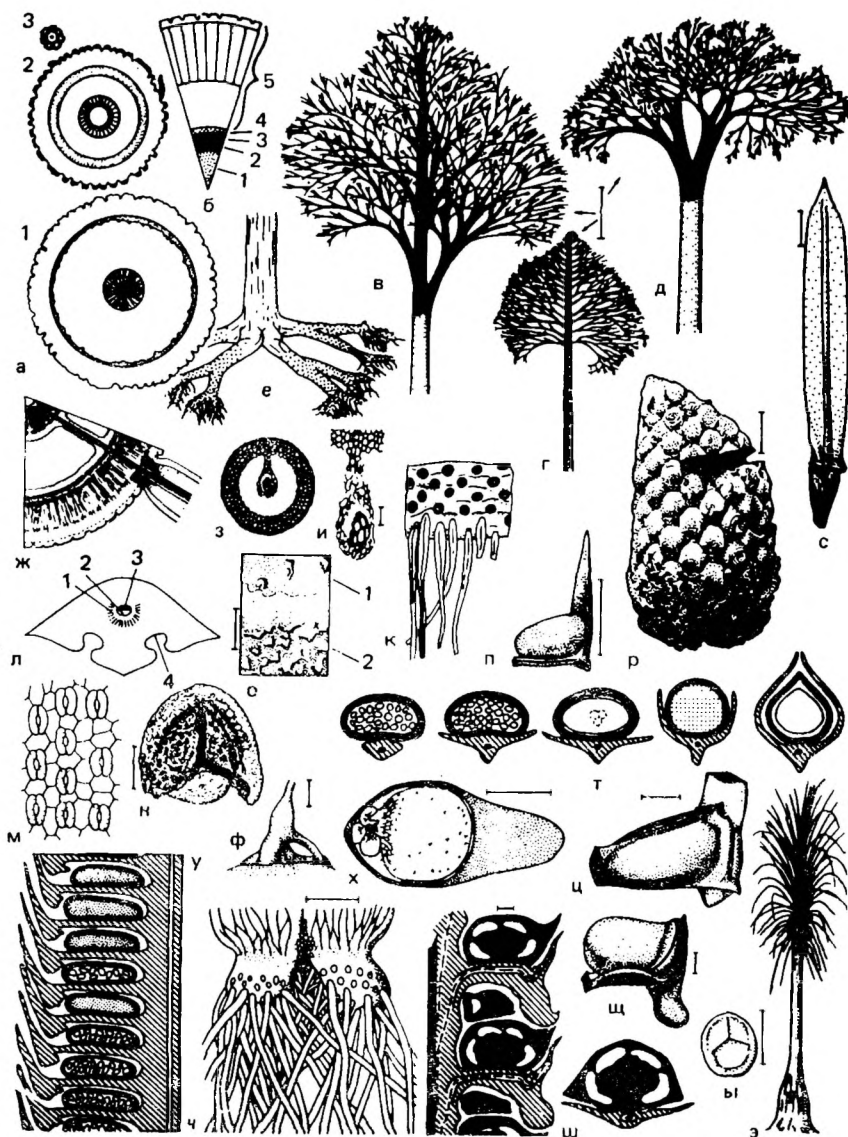


Рис. 14. Плауновидные, семейства *Lepidosagraceae* (а—ц), *Chaloneriaceae* (ч?) и *Sigillariaceae* (ш—э)

Карбон, в том числе нижний (ф, ч), средний (в—д, н, п—с, х, ц, ы) и верхний (ш, щ); США (в—д, о, п, х, ч—щ), Западная Европа (г, н, р, с, ф, ц, ы); а — *Lepidodendron*, изменение от протостелы в основании ствола (1) к сифонистеле веток (2) и снова к протостеле в тонких ветках (3); б — расположение тканей *Lepidodendron* (1 — флоэма, 2 — вторичная древесина, 3 — первичная древесина, 4 — сердцевина, 5 — кора с листовыми подушками); в — *L. scleroticum* Рапп.; г — *L. vasculare* Випп.; д — *L. dicentricum* С. Фелих; е—к — *Stigmaria ficoides* Вгопг. (е — общий вид, ж — сечение ризофора, з — сечение аппендикса; и — поперечное сечение листа *Lepidodendron* (1 — трансфузионная ткань, 2 — флоэма, 3 — ксилема, 4 — устьичный желобок); м — устьичная полоса на листе *Lepidodendron*; н — микроспора *Lycospora* из спорангия *Lepidostrobus binneya*

dendraceae и Lepidocarpaceae) учитывали выборочные признаки, не обращая внимания на комплекс прочих признаков.

Семейство Lepidocarpaceae. К лепидокарповым отнесены растения, обычно включаемые в порядок Lepidodendrales. Название семейства произведено от *Lepidocarpon* — рода, введенного для стробилов (род *Lepidodendron* предложен для отпечатков коры; нельзя быть уверенным, что все виды *Lepidodendron* принадлежат лепидокарповым, поскольку органы размножения и анатомическое строение осей известно лишь у небольшой части видов). Согласно новейшей номенклатуре стробилов (Sh. Brack — Hanes, V. A. Thomas), названием *Lepidostrobos* (С; рис. 14, т) обозначаются только гомоспоровые стробилы и стробилы с неизвестным строением спор, а за теми гетероспоровыми стробилами, которые раньше назывались *Lepidostrobos*, закреплено название *Flemingites* (С; рис. 14, п, р, т, у). Морфологически оба рода близки. Ось стробила 5—40 см длиной. На оси спирально или мутовчато сидят спорофиллы. Их проксимальная продольно вогнутая часть несла спорангии, а дистальная часть имела вид треугольной пластинки, коленообразно отогнутой вверх. В месте перегиба спорофилл образовывал направленную вниз пятку. Спорангии были плотно закрыты дистальными частями смежных спорофиллов. У обоенных стробилов мегаспорангии располагались в нижней части стробила. Микроспоры трехлучевые, округлотрехугольные, типа *Lycospora* (рис. 14, н, о). Мегаспоры тоже трехлучевые, до 3 мм в диаметре (рис. 14, х; см. также рис. 71, у). Предполагается, что мегаспоры с длинными выростами плавали в воде, причем выросты удерживали пузырьки воздуха. Сперматозоиды освобождались микрогаметофитами в воду в большом количестве. Они проникали в плавающую мегаспору с дистальной стороны и достигали архегониев. Репродуктивная биология этих форм напоминала то, что наблюдается у водных папоротников.

Род *Lepidocarpon* (С; рис. 14, ц) имеет примерно то же анатомическое строение оси и спорофиллов. Стробилы всегда однополые. Единственная мегаспора в спорангии (типа *Cysto-*

pus A g b e r; о — микроспора того же типа, деталь экваториальной оторочки между проксимальной (1) и дистальной (2) поверхностями; п — спорофилл *Flemingites* (типа *F. schopffii* (Вгаск) Вгаск-Нанес et Thomas); р — *F. brownii* (С h i m p.) Вгаск-Нанес et Thomas; с — спорофилл *Lepidostrobophyllum maius* (Вгонгп.) Ниггер; т — разные степени разрастания спорофиллов (заштрихованы) и образование интегументоподобного органа (справа), слева направо (вид в сечении) — *Flemingites* (al. *Lepidostrobos*), *Lepidostrobopsis*, *Lepidocarpon* с одной функционирующей и тремя abortивными мегаспорами (показаны пунктиром), *Lepidostrobopsis* с микроспорами, *Lepidocarpon*; у — расположение микро- и мегаспорофиллов *Flemingites*; ф — вырост на мегаспоре из *F. allantonensis* (С h a l.) Вгаск-Нанес et Thomas; х — содержимое спорангии *Caudacarpus arnoldii* Вгаск-Нанес, мегаспора *Lagenicula* с тремя abortивными мегаспорами и крыловидным придатком (показан точками); ц — интегументоподобный мегаспорангий *Lepidocarpon lomaxii* S c o t t; ч — *Protostigmaria eggertiana* J e n n.; ш, щ — *Mazocarpon oedipternum* J. M. S c h o r f, продольный разрез мегастробила (ш, слева), поперечный разрез спорофилла (щ, справа), спорангий зачернен, мегаспоры оставлены белыми, реконструкция спорофилла (щ); ы — мегаспора из *Sigillariostrobos czarnockii* В о s h.; э — реконструкция *Sigillaria*; линейка 1 м (в—д), 5 см (ч), 1 см (р, с), 5 мм (п, ц), 1 мм (х, ш, щ), 0,5 мм (ы), 100 мкм (н), 10 мкм (н, ф), 1 мкм (о)

sporites; см. рис. 74, p; такие мегаспоры известны и в верхнем девоне) прорастает прямо в нем. В некоторых экземплярах в мегаспорангиях находили зародыш. Спорангий заключен в интегументоподобное вместилище, образованное боковыми выростами спорофилла. Известна серия сосуществовавших родов (рис. 14, т), в которой сначала происходит редукция числа мегаспор в мегаспорангии до одной, но еще без образования интегументоподобного вместилища (роды *Caudatocorpus* и *Achlamydocarpon*). У *Caudatocorpus* (рис. 14, х) абортивные мегаспоры тетрады остаются довольно крупными. Тетрада охвачена зернистой массой, образующей хвостовое крыло функционирующей мегаспоры. Функционирующая и абортивная мегаспоры *Achlamydocarpon* прикрыты с проксимальной стороны губчатой массой спорополленина, напоминающей недоразвитые массы сальвиниевых папоротников. Мегаспора была окружена тапетальной мембраной с орбикулами (тельцами Убиша), что характерно для голосеменных.

Долго считали, что с *Lepidostrobus* ассоциировали стволы *Lepidodendron*, затем установили сочетание *Lepidocarpon* со стволами *Lepidophloios*. Ризофоры тех и других относят к роду *Stigmara*. Постепенно выясняется более сложное соотношение родов, установленных по разным частям. С *Lepidophloios* ассоциировали мегастробилы *Lepidocarpon* и микростробилы *Lepidostrobus oldhamius*. С некоторыми *Lepidodendron* ассоциировали мегастробилы *Achlamydocarpon* и микроспоры *Lycospora* и *Cappasporites*. Часть видов *Flemingites* сочеталась с вегетативными сифоностелическими осями *Paralycopodites* (C₁—C₂), имевшими неоппадающие листья. Эти оси, видимо, соответствуют роду *Ulodendron* (рис. 15, U1), установленному по отпечаткам с фитолеймами.

Род *Lepidodendron* (C—P; рис. 14, а—д; 15, Ld) можно считать лишь сателлитным родом семейства, так как стробилов большинства видов мы не знаем. Разные виды ассоциировали с *Lepidostrobus*, *Flemingites*, *Achlamydocarpon*. Стволы достигали 40 м в высоту и 1 м в поперечнике, ветвились дихотомически или псевдомоноподiallyно. Концы веток были облиственными. Ниже поверхность веток была покрыта листовыми подушками, т. е. нижними расширенными частями листьев. Листья ланцетные или линейные, до метра в длину, с единственной жилкой. По обе стороны от жилки пробегали устьичные полосы (рис. 14, л, м), иногда погруженные в желобки. Листья оставляли на подушке листовый рубец с центральным рубчиком проводящего пучка, по сторонам которого располагались рубчики парихн (тяжей воздухоносной ткани). Над листовым рубцом была лигульная ямка. Большую часть ствола составляла многослойная кора, пронизанная проводящими пучками, идущими в листья и сопровождаемыми тяжами воздухоносной ткани. Вторичной флоэмы не было. Стела тонкая, с небольшим количеством вторичной древесины или без нее. Самые

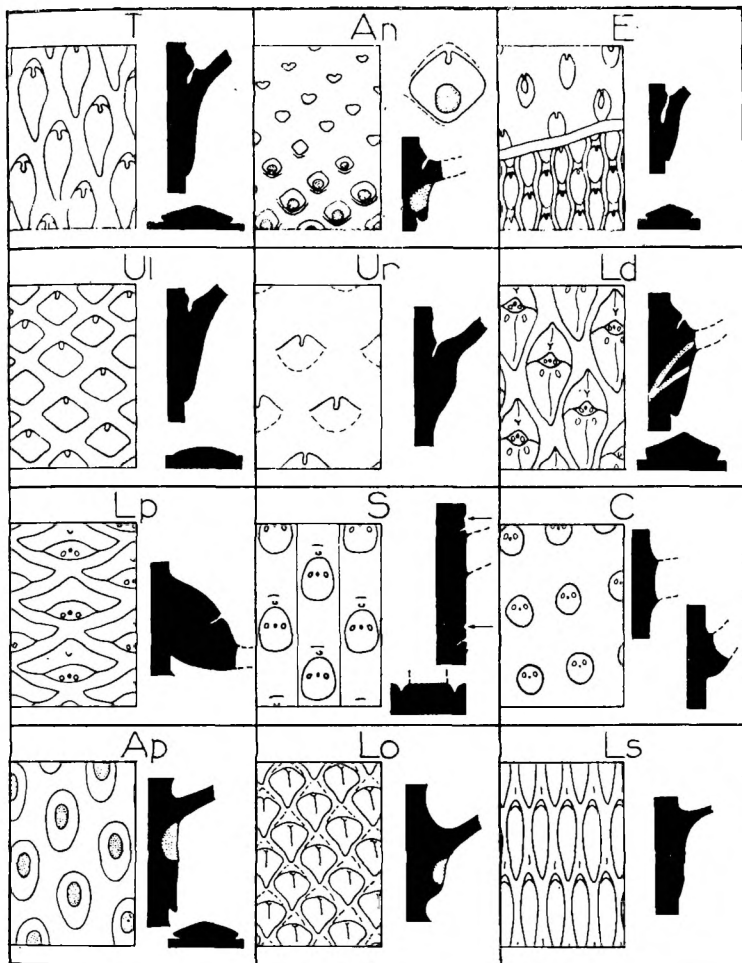


Рис. 15. Роды плауновидных, установленные по непетрифицированным вегетативным побегам

T — *Tomiodendron*, An — *Angarodendron*, E — *Eskdalia*, Ul — *Ulodendron*, Ur — *Urso-dendron*, Ld — *Lepidodendron*, Lp — *Lepidophloios*, S — *Sigillaria*, C — *Cyclostigma*, Ap — *Angarophloios*, Lo — *Lophiodendron*; Ls — *Lepidodendropsis*

тонкие ветки протостелические, более толстые — сифоностелические (из-за отсутствия флоэмы вовнутрь от древесины такую стелу называют также медуллированной протостелой). Судя по расположению тканей, в том числе вторичных, в осях разного порядка рост деревьев был детерминированным (чего не бывает у современных деревьев). Ветки постепенно вытягивались и делились вслед за делением верхушечной меристемы, пока от стелы не оставалось всего несколько трахенд, перидерма исчезала. Тогда рост веток останавливался. Некоторые виды

возможно были лианами. С возрастом со стволов опадала кора. Разные типы сохранения стволов, отличающиеся степенью обескоренности, выделяются в самостоятельные роды. Из них род *Knorria* введен для глубоких стадий декорткации. Анатомическое строение стволов *Lepidophloios* C₁₋₂; рис. 15, Лр) примерно то же, но листовой рубец располагался в нижней части поперечно вытянутой листовой подушки.

К роду *Stigmaria* (С—Р; рис. 14, е—к) относят ризофоры. Переход от ствола к ризофору был постепенным. Ризофор вильчато делился несколько раз. На более тонких ответвлениях сидели аппендиксы диаметром до 1 см. Тонкая сердцевина ризофора окружена небольшим количеством протоксилемы, за которой, иногда без метаксилемы, лежала вторичная древесина, разбитая на радиальные клинья сердцевинными лучами, сопровождаемыми проводящие пучки аппендиксов. Проводящий пучок аппендикса был подвешен в полости на узком ребре паренхимной ткани. Изолированные аппендиксы такого строения известны с верхнего девона.

Семейство Sigillariaceae. Самостоятельность семейства сигилляриевых (С; рис. 14, ш—э) сомнительна. Оно отличается от лепидокарповых неветвящимися стволами и расположением листовых рубцов не на подушках, а непосредственно на коре или ее продольных ребрах. Однако среди лепидокарповых, видимо, тоже были неветвящиеся формы. Что касается ребер на коре, то это слившиеся подушки, принадлежащие одной ортостихе. Для сигилляриевых, как и для лепидокарповых, характерны листья двух типов: с устьичными желобками и без них. Указывались листья с двумя тяжами древесины в проводящем пучке и вторичной древесиной. Листовой след мог быть двойным и в коре. Все хорошо изученные стробилы однополые. Род *Mazocarpon* (рис. 14, ш, щ) установлен для стробилов, сходных с *Flemingites*. Мегаспорангии пронизаны паренхимной тканью, оставлявшей несколько полостей, в каждой из которых сидело по одной мегаспоре. Микроспоры принадлежат к роду *Crassispora*. Стробилы располагались горизонтальными рядами и прикреплялись длинными ножками к стволам недалеко от верхушки под ее облиственной частью. Стробилы легко опадали и разделялись на ось и спорофиллы. Ризофоры относят к родам *Stigmaria* и *Stigmariopsis*. Они имеют меньше сердцевинных лучей в древесине и более тонкую сердцевину, чем у лепидокарповых. Род *Stigmariopsis*, связываемый с некоторыми субсигилляриями, отличается ветвлением ризофоров; четыре главных ветви в основании ствола далее делятся не дихотомически, а перисто.

Род *Sigillaria* (С—Р; рис. 14, э, 15, S). Крупные стволы были неветвящимися или ветвились дихотомически один-два раза вблизи верхушки. Ствол или его ответвления венчались пучком листьев, оставлявших листовые рубцы. Листовые рубцы отчетливые, крупные, с тремя рубчиками (проводящего пучка

и двух парихн), с лигулой на верхней кромке или чуть выше по стволу. По рельефу коры, форме, строению и расположению рубцов род делится на многочисленные виды, объединяемые в группы (подроды) и подгруппы. Группа *Eusigillaria* включает подгруппы *Rhytidolepis* и *Favularia*. Для первой характерна правильная продольная ребристость коры. Ребра в виде уплощенных валиков, несущих листовые рубцы, которые или уже ребра или занимают всю его ширину. Тенденция к слиянию подушек, принадлежащих четким ортостихам, свойственна многим плауновидным, но только у *Rhytidolepis* она завершается образованием сплошных ребер. Границы между подушками отмечены на ребре небольшим поперечным валиком. При сближении рубцов появляются и все больше усиливаются пережимы на ребрах. Тогда связь ребер со слившимися подушками становится наглядной. Формы со сближенными рубцами связывают подгруппы *Rhytidolepis* и *Favularia*. Для последней характерны плотно расположенные шестиугольные рубцы, разделенные узкими полосками коры. На стволах *Rhytidolepis* со снятым верхним слоем коры видны расположенные парами желваки парихн с рубчиком проводящего пучка между ними (род *Syringodendron*). Группа *Subsigillaria* имеет менее четкие ортостихи. Листовые подушки, если они расположены вплотную, линзовидные, с округлыми верхним и нижним контурами и заостренными боковыми углами, или ромбические. Листовые рубцы поперечно вытянутые, занимают большую часть подушки. На более старых частях ствола листовые рубцы раздвигаются и между ними открываются широкие пространства гладкой коры.

Семейство Chaloneriaceae. Это плауновидные (рис. 13, х—я), ранее помещавшиеся в роды *Polysporia*, *Sporangiostrombus*, *Spencerites* (спороносные части), *Bodeodendron* (отпечатки коры), *Puertollania* (те и другие части), *Endosporites* (микроспоры), *Valvisisporites* (мегаспоры) и др. Отпечатки вегетативных побегов чалонериевых и лепидокарповых могут быть очень сходными. Стебли протостелические у верхушки и основания, в средней части — с сердцевинной, количество вторичной древесины увеличивается в нижней части стебля. Внизу стебли переходят в клубневидный округлый или расчлененный ризофор, вероятно покрытый аппендиксами. Стебли неветвящиеся или вильчато делящиеся на верхушке, покрыты компактно расположенными подушками. Имеются парихны. Пластинка у листа и спорофилла примерно одинаковая, с килем и двумя устьичными полосами на нижней стороне (как у лепидокарповых). Спорангии собраны в обополюе фертильные зоны, которые могут венчать стебель в виде дистального стробила. Спорангии сидят на спорофилле всем основанием (*Chaloneria*) или на дистально смещенной ножке (*Spencerites*). У *Chaloneria cormosa* полость спорангия содержит продольные перегородки (трабекулы). Микроспоры с обширной кавой, охватывающей всю

дистальную сторону зерна. Проксимальная щель одно- или трехлучевая. Возможно, что к чалонериевым, а не лепидокарповым принадлежат многочисленные лигульные гетероспоровые плауновидные раннего карбона с неветвящимися или слабо ветвящимися стеблями, не сопровождаемыми в захоронениях стигматриями. Некоторые из этих форм могли иметь ризофоры типа *Protostigmaria* (рис. 14, ч).

Семейство Pleuromeiaceae. Плевромейевые (рис. 16, н—э), по-видимому, произошли от чалонериевых, от которых унаследовали неветвящиеся стебли с дистальной фертильной зоной — стробилом. Стела округлая в сечении с радиальными выступами, очевидно, соответствующими протоксилемным полюсам (*Pleuromeia stenbergii*). Само присутствие выступов, таких же, как у *Protolpidodendrales*, но менее многочисленных, указывает на отсутствие вторичной древесины. Ризофоры расчленены на лопасти и несли аппендиксы, оставлявшие четкие рубцы после опадения. Листья мясистые узкотреугольные с толстой средней жилкой. Вероятно у *Pleuromeia rossica* стерильных листьев не было. В отличие от чалонериевых, пластинка спорофиллов иная, чем у вегетативных листьев, она копьевидная, овальная или округлая, с вытянутым или округлым спорангием, иногда занимающим большую часть пластинки спорофилла, у которого в этом случае дистальная часть сильно редуцируется (*Pleuromeia*). Микроспоры каватные, однолучевые (типа *Aratrisporites*) или трехлучевые (типа *Densoisporites*), с зернистой или шиповатой экзиной. Мегаспоры гладкие или рельефные (от неясной сетчатости до длинных шипов).

К плевромейевым помимо рода *Pleuromeia* можно отнести триасовые роды *Tomioctrobus*, *Cylostrobus*, *Skillioctrobus*, *Annalepis* и др., различающиеся размером стебля (он может быть сильно редуцирован), формой спорофиллов, типом спор и другими признаками. Разграничение этих родов нуждается в уточнении. Вероятно, число их можно сократить. К плевромейевым может быть относиться сифоностелические стволы *Chinlea*, первоначально принятые за корневища осмундовых. Непосредственными предками семейства могут быть пермские роды типа *Viatcheslavia* и *Signacularia*.

Семейство Isoetaceae (полушниковые). Современные полушниковые представлены родами *Isoetes* и *Stylites*. Ископаемые формы, напоминающие *Isoetes*, но недостаточно изученные, относят к роду *Isoetites*, указываемому с триаса. У *Isoetes* стебель сильно редуцирован. Существует мнение, что листья *Isoetes*, в действительности, — недоразвившиеся спорофиллы. Нижняя часть клубневидной оси является ризофором. Спорангий прикрыт выростом спорофилла (велумом), отсутствующим у предыдущих семейств. Спорангии с трабекулами как у некоторых *Chaloneriaceae* и *Pleuromeia*. С *Isoetes* сближают меловой род *Nathorstiana*, имевший короткий стебель с пучком листьев наверху. Ризофор нес несколько вертикальных ребер,

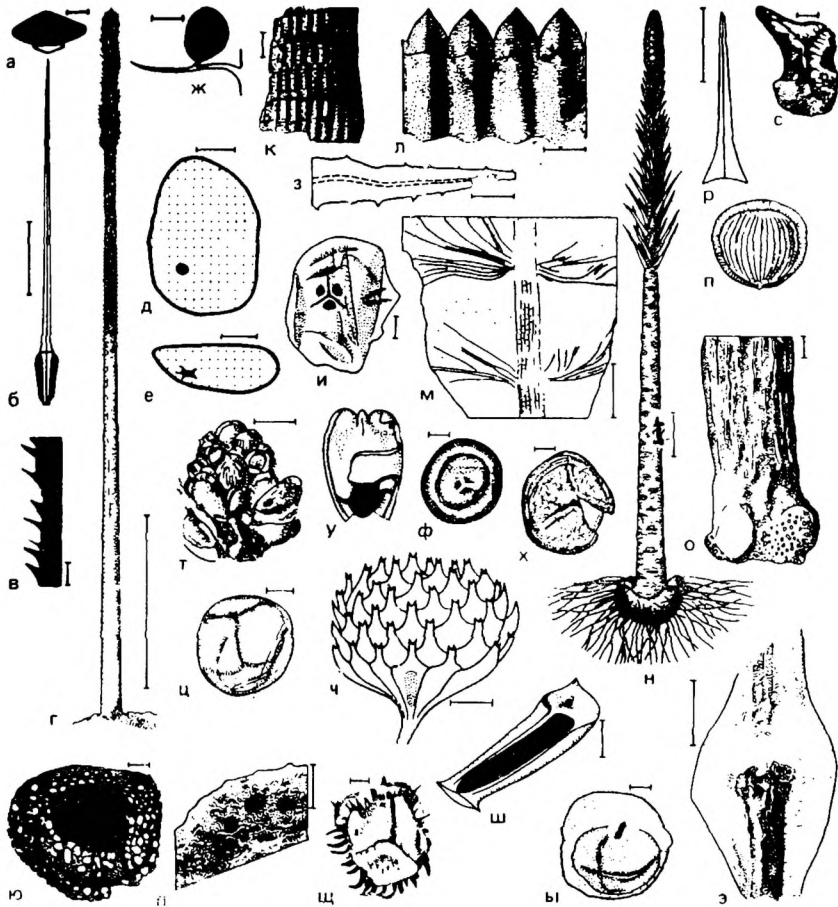


Рис. 16. Плауновидные

Пограничные отложения девона и карбона (а-в, ю, я), нижний карбон (д-м), пермтриас (ы, э), триас (н-щ); Западная Европа (а-в, ж-р, ш, щ, ю, я), европейская часть СССР (с-ц), Сибирь (г-е, ы, э); а-в — спорофилл *Cyclostigma kiltorkense* H a u g h i. (а — сечение, б — вид снизу, в — зубчатый край); г, д — *Tomiodendron kemeroviense* (C h a c h l.) R a d c z. (г — реконструкция, д — поперечный разрез стебля, стела зачернена); е — *Ursodendron chacassicum* R a d c z., поперечный разрез стебля со звездчатой стелой; ж — *Eleutherophyllum waldenburgense* (S t u r) Z i m m. (ж — спорофилл, з — лист, и — спора); к-м — *E. mirabile* S t u r (к — облиственный побег, л — междоузлье, венчаемое зубовидными листьями, м — продольный скол побега с мутовчатыми листовыми следами); н-р — *Pleuromelia sternbergii* (M u e n s t.) C o r d a (н — реконструкция, о — ризофор, п — спорофилл, р — реконструкция листа); с-ц — *P. rossica* N e u b. (с — ризофор снизу, т — стробил, у — реконструкция спорофилла, спорангий зачернен, ф — микроспора с проксимальными папиллами, х — микроспора, трещина в эскизе открыла часть тела, ц — мегаспора); ч — реконструкция стробила *Skiltostrobos australis* A s h, крапом отмечено положение спорангия; ш, щ — *Annalepis zeileri* F l i c h e (ш — реконструкция спорофилла, щ — дисперсная мегаспора); ы, э — *Tomiodendron radiatum* N e u b. (ы — микроспора, э — микроспорофилл); ю, я — *Retispora leptodophyta* (K e d o) P l a u f. (ю — общий вид, я — деталь оторочки); линейка 1 м (г), 10 см (н), 5 см (р), 1 см (к, о, с, т, ч), 5 мм (д, е, л, м, ш, э), 1 мм (а, б), 0,5 мм (ж, з), 100 мкм (в, ц, щ), 10 мкм (и, ф, х, ы, ю), 5 мкм (я)

от которых отходили корни. Строение спорофиллов неизвестно. К полушниковым близок пермо-триасовый род *Takhtajanodoxa*, имевший короткие дихотомически ветвящиеся стебли и простой радиально-симметричный ризофор. Растение было эвстелическим с вторичной древесиной. Лигула подстилалась крупным глоссоподием. Микроспорофиллы не найдены. Мегаспоры гладкие.

Сателлитные роды порядка Isoetales. Некоторые из приводимых ниже родов выделялись в семейства *Lepidodendropsidaeae*, *Saenodendraceae*, *Leptophloeaceae* и др., что нецелесообразно, так как мы не знаем органов размножения и главных анатомических признаков этих растений.

Род *Tomiodendron* (C_1 ; рис. 15Т, 16, г, д). Стволы до 30 см в диаметре, неветвящиеся, листовые подушки удлиненно ромбические, их размер мало зависит от размера ствола, они расположены компактно или разреженно, иногда в расставленных ортостихах. Лист прикреплялся в верхней части подушки, в его пазухе была лигульная ямка. Известны протостелические стволы. Стела тонкая цилиндрическая.

Род *Angarodendron* (C_{1-2} ; рис. 15, Ап). Стволы неветвящиеся, диаметром до 10 см, покрыты толстой кутикулой, устьиц нет. Листовые подушки поперечно ромбические до линзовидных, с пяткой, крупным подлистовым пузырем и лигульной ямкой. Поперечные зоны более крупных сближенных подушек чередуются с зонами более мелких и более расставленных подушек. Спорофиллы линейные с вытянутыми спорангиями, мегаспоры с небольшой гулой, крупные (до 9 мм в диаметре) типа *Setosisporites pastillus*, микроспоры трехлучевые типа *Cyclobaculisporites trichacantus*.

Род *Ursodendron* (C_1 ; рис. 15, Уг, 16, е). Стволы до 6 см в диаметре, изредка ветвящиеся. Листовые подушки поперечно вытянутые, линзовидные или ромбические, иногда плохо очерченные, с крупной пазушной лигульной ямкой. Листья неоппадающие. Иногда листья расположены правильными горизонтальными рядами. Стела пятилучевая в поперечном сечении.

Род *Lepidodendropsis* ($D?$, C_1 ; рис. 15, Ls). Объем и диагностические признаки рода нуждаются в ревизии. Первоначально к роду были отнесены турнейские тонкоствольные плауновидные с вытянутыми веретеновидными (до шестигранными) подушками, в верхней части которых прикрепляются неоппадающие листья. Подушки расположены отчетливыми горизонтальными рядами. В дальнейшем к тому же роду только по форме и расположению подушек были отнесены девонские побеги со своеобразным анатомическим строением, приписывать которое карбоновым видам *L.* нет оснований. С частью видов сочетались ризофоры *Protostigmaria*.

Род *Cyclostigma* ($D_3-C_1?$; рис. 15, С, 16, а—в) близок к *Lepidodendron* по типу ветвления ствола. Листовые подушки разреженные, слабо возвышались над поверхностью коры, их ряды

полого восходят или почти горизонтальные. На листовом рубце, занимавшем почти всю подушку, видны рубчик проводящего пучка и два рубчика парихн. Не исключено присутствие лигулы. Мега- и микроспорангии вытянутые. Дистальная часть спорофилла игловидная, с зубчатым краем. Стробилы внешне похожи на *Flemingites*. Ризофоры ветвились менее интенсивно, чем у *Stigmara*, к тупым концам ответвлений прикреплялись аппендиксы.

Порядок Selaginellales. Селягинелловые

К селягинелловым пока можно отнести только род *Selaginella* (известен с перми), к которому может быть относиться карбоновые растения, описанные как *Paurodendron*. Ископаемые виды, сходные с *Selaginella*, но недостаточно изученные для точного определения, входят в род *Selaginellites*. К селягинелловым, видимо, принадлежат многие дисперсные мегаспоры, встречающиеся с карбона и отнесенные к самостоятельным родам. Селягинелловые — травянистые растения. Ветвление побегов часто происходит в одной плоскости. У части селягинелловых, в том числе у *Paurodendron* и пермской *Selaginella harristiana*, все листья одинаковые и сидят по спирали. У большинства видов побеги гетерофилльные, листья сидят четырьмя рядами, но одна сторона побега остается безлистной. Спорофиллы собраны в стробилы. Число мегаспор в спорангии может быть редуцировано до одной тетрады и даже до одной мегаспоры. Развитие гаметофита часто происходит еще в спорангии, здесь же может происходить оплодотворение и развиваться зародыш (как у некоторых *Lepidocarpon*). Стела в сечении звездчатая, с протоксилемными пучками на концах лучей.

К селягинелловым близок своеобразный юрский род *Synlycostrobis* с анизофильными побегами и стробилами, прикрепленными в нижней части чешуевидных листьев. Спорофиллы с сильно развитой пяткой. Микроспорангии содержат трехлучевые микроспоры, а мегаспорангии (в прикреплении не найдены) — одну тетраду мегаспор. Сателлитным родом порядка Selaginellales можно считать и травянистый лигульный гетероспоровый род *Miadesmia* (C), иногда выделяемый в особое семейство, но недостаточно изученный.

В литературе описаны еще десятки родов плауновидных, установленных по отпечаткам и петрификациям стволов, изолированным листьям, спорофиллам, стробилам и спорам. Плауновидные достигли значительного разнообразия еще в девоне, когда появились первые лигульные и гетероспоровые формы. По-видимому, плауновидным (циклостигмам?) принадлежали споры *Retispora* (рис. 16, ю, я) из верхов девона. Наиболее разнообразны карбоновые плауновидные. Среди них, помимо опи-

санных выше форм, встречаются и многие другие, иногда очень своеобразные. Таков, например, род *Eleutherophyllum* (рис. 16, ж—м) с мутовчато расположенными сильно редуцированными листьями.

КЛАСС EQUISETOPSIDA (ARTICULATAE). ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ (ХВОЩОВЫЕ)

Представленные в современном растительном мире единственным родом *Equisetum* членистостебельные в геологическом прошлом были весьма разнообразны. Они появились в девоне и процветали от карбона до триаса. Типичные роды хорошо отличаются от других птеридофитов, хотя есть ископаемые роды, совмещающие признаки этого и других классов (например, *Eleutherophyllum*; рис. 16, ж—м). В старых системах выделялась группа протоартикулят (*Hyenia*, *Protohyenia* и *Calamophyton*), считавшаяся переходной от псилофитов к членистостебельным. В действительности эти роды принадлежат кладоксилеевым папоротникам.

Происхождение класса неизвестно. Возможно его предками были кладоксилеевые или ибиковые. Предполагалось происхождение бовманитовых от плауновидных из-за сходства с растениями типа *Estinnophyton* (*Protoliquidodendroides*). Излагаемая ниже классификация основана на следующих признаках (рис. 17). Подклассы *Bowmanitidae* и *Equisetidae* отличаются главным образом стелярной организацией — экзархная или слабо мезархная протостела у первых, артростела у вторых. Порядки выделяются по присутствию (*Calamostachyales*) или отсутствию (*Equisetales*) брактеев в стробилах. Семейства различаются строением и расположением спорангиофоров. Практиковавшееся выделение семейств по родам, установленным

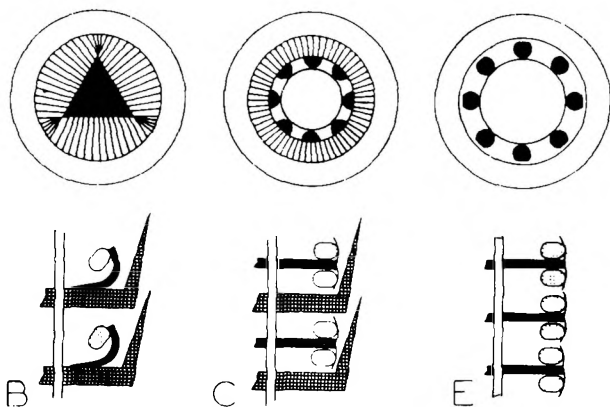


Рис. 17. Основные наиболее выдержанные признаки, отличающие порядки *Bowmanitales* (B), *Calamostachyales* (C) и *Equisetales* (E)

Верхний ряд — организация стебля (первичная древесина зачернена, вторичная — радиально заштрихована), нижний ряд — организация стробилов или фертильных зон (спорангиофоры зачернены, брактеей показаны перекрестной штриховкой, спорангии — крапом)

для вегетативных частей (*Phyllothecaceae*, *Archaeocalamitaceae*, *Calamitaceae*, *Schizoneuraceae*, *Prynadaeaceae*), отвергается, так как сходные вегетативные побеги (например, типа *Phyllotheca* и *Schizoneura*) ассоциируют с существенно разными фруктификациями.

В число самостоятельных порядков ниже не включены монотипные таксоны *Pseudoborniales* и *Cheirostrobales*. Эти растения безусловно своеобразны, но пока еще плохо изучены. К *Pseudobornia* (D_3 ; рис. 18, а) отнесены растения с членистым стеблем до 20 м в высоту и до полуметра в диаметре. Ветки до 3 м в длину. Верхние ветки завершались стробилами длиной до 30 см с чередующимися мутовками брактей и спорангиофоров. Последние вильчато ветвились, заворачивались вверх и несли до 30 спорангиев. Листья необычны. Они располагались мутовками по четыре и вильчато делились до четырех раз. Конечные доли перисто рассечены на тонкие доли. Пока трудно сопоставить псевдоборнию с другими членистостебельными. Из-за сложно расчлененной листовой пластинки и отсутствия (?) сердцевинной полости в стеблях псевдоборнию сравнивают с бовманитовыми (рис. 19, 20). Еще ближе к бовманитовым *Eviostachya* (D_3 ; рис. 18, б—з), у которой была трехлучевая в сечении протостела с парными протоксилемными полюсами вблизи концов лучей. Стробилы располагались мутовчато и состояли из оси с мутовчато расположенными ветвящимися спорангиофорами. По анатомическим признакам и строению спорангиофоров *Eviostachya* напоминает среднедевонских ибиковых (см. класс *Polypodiopsida*, порядок *Ibykales*). Род *Cheirostrobis* (C_1 ; рис. 20, у, ф) известен по единственному фрагменту стробила. Сердцевина смешанная. Брактей и спорангиофоры расположены чередующимися мутовками. Брактя и спорангиофор над ней снабжаются ветвями одного проводящего пучка и делятся в горизонтальной плоскости на три сегмента. Каждый сегмент спорангиофора заканчивается щитком, несущим четыре длинных спорангия, расположенных параллельно ножке сегмента. О вегетативных частях ничего не известно.

ПОДКЛАСС BOWMANITIDAE. БОВМАНИТОВЫЕ

Бовманитовые обычно именуется в литературе «сфенофиллами» (от рода *Sphenophyllum*, установленного для вегетативных побегов) и рассматриваются в ранге порядка (*Sphenophylales*). Выделяется и семейство *Sphenophyllaceae*. Возможно, что листьями типа *Sphenophyllum* обладали растения с существенно разными фруктификациями (в том числе типа *Cheirostrobis*). Поэтому описываемый подкласс назван по роду *Bowmanites*, установленному по стробилам; соответственно названы порядок *Bowmanitales* и семейство *Bowmanitaceae*. С другой стороны, некоторым бовманитовым свойственны облиственные побеги, описываемые в литературе как *Asterophyllites* (этот род

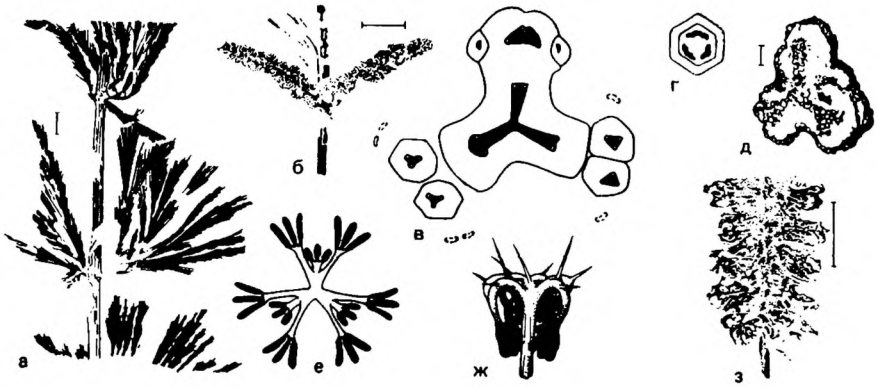


Рис. 18. Проблематичные членистостебельные верхнего девона

а — *Pseudobornia ursina* Nath., Медвежий острова; б—з — *Eviostachya hoegii* Lesl., Бельгия (б — ось с двумя стробилами, в — схема поперечного разреза нижнего узла стробила, пары спорангиофоров показаны на разной стадии отхождения от узла, древесина зачернена, протоксилема в ней оставлена белой, г — поперечное сечение спорангиофора, д — сечение ножки стробила в ее нижней части, е — схема строения спорангиофора с развернутыми в плоскости спорангиями, ж — спорангиофор со спорангиями в прижизненном положении, з — нижняя часть стробила), линейка 1 см (а, б), 5 мм (з), 100 мкм (д)

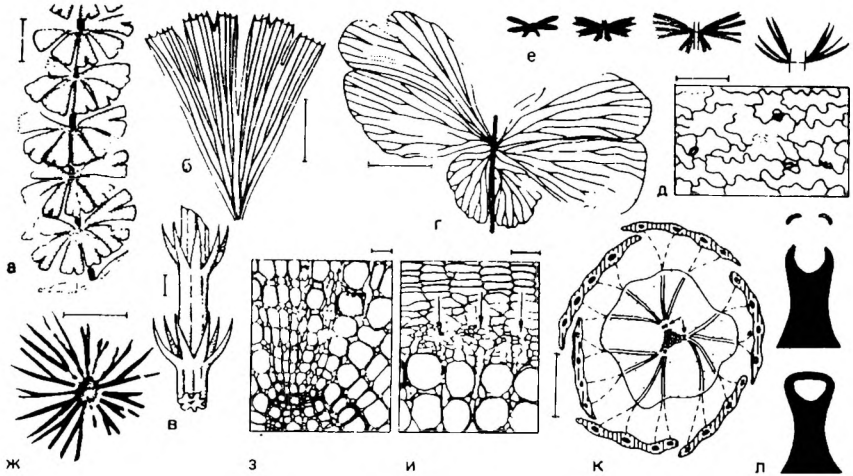


Рис. 19. Вегетативные части бовманитовых

Нижний (ж), средний (а—в, з, и, л) и верхний (е) карбон, нижняя (к) и верхняя (г, д) пермь; Западная Европа (а, б, ж, к, л), Индия (г, д), КНР (е), США (в, з, и); а — *Sphenophyllum saarense* W. Remy; б — *S. saxonicum* W. et R. Remy; в — *Mesiodiophyton* (al. *Sphenostrobus*) *paulus* Leism.; г, д — *Sphenophyllum* (al. *Trizygia*) *speciosum* (Royle) Zeill. (д — эпидерма); е — полиморфизм листьев на побегах разного порядка у *S. oblongifolium* (Germ. et Kaulf.) Unger; ж — *S. tenerimum* Ett. ex Helmh.; з — *S. plurifoliatum* Will. et Scott, конец луча первичной древесины (внизу) и вторичная древесина; и — то же, периферия вторичной древесины (внизу), первичная флоэма (стрелки) и вторичная флоэма (наверху); к — *S. quadrifidum* Re n., поперечное сечение стебля и окружающих его листьев, стрелками показаны парные протоксилемные группы, двойными линиями — ход проводящих пучков; л — *S. insignis* Will., отделение листового следа; линейка 1 см (а), 5 мм (б, г, ж, к), 1 мм (в) 100 мкм (д, з, и)

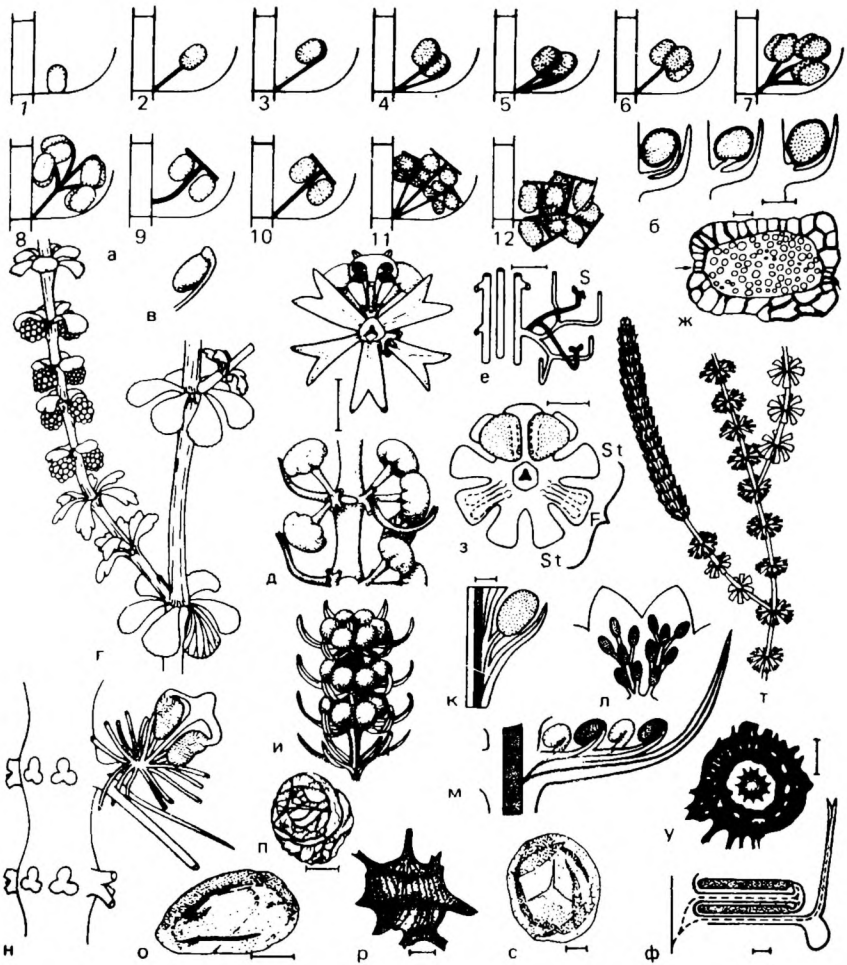


Рис. 20. Фруктификации Bowmanitales

Карбон (б, в, д—х), нижняя пермь (г); США (б, д, е, з, и), Западная Европа (в, г, ж, л—о, с—х), Донбасс (ж, к, л, р); а — расположение спорангиев и спорангиофоров на метамере стробила, *Sphenophyllum trichomatosum* Stur (1), *Bowmanites aquensis* W. Remy sp. (2), *B. angustifolius* (3), *B. moorei* Matney (4), *B. dawsonii* Will. (5), *B. kidstonii* (Heming.) Hosk. et Cross (6), *B. roemeri* Solms-Laub. sp. (7), *B. fertilis* (Scott) Hosk. et Cross (8), *Sphenophyllum majus* (9), *Aspidiostachys* (10), *Peltastrobus* (11), *Lilpopia* (12); б — изменчивость в расположении спорангиев у *Sphenostrobus* (al. *Litostrobus*) *iowensis* (Matn.) Good; в — спорангиофор и спорангий *Bowmanites roemeri*; г — *Lilpopia raciborskii* (Lilpop) Con. et Schaarg., реконструкция; д — *Peltastrobus reedae* Вахт., реконструкция части стробила; е — проводящая система спорангиофоров (S) и брактей *Bowmanites furcatus* A n d r. et Ma t n., ж — *B. jablokovii* S n i g. сечение спорангия, стойкий отпечаток стрелками; з — *B. moorei*; метамер стробила, реконструкция, скобкой отмечен комплекс из фертильного придатка (F) и двух стерильных брактей (St); и — *B. aquensis*, реконструкция; к — проводящая система *Sphenostrobus* (al. *Litostrobus*) *novikae* (S n i g. et al.) S. Мейер; л, м — *B. dawsonii*, расположение спорангиев в плане (л) и продольном разрезе (м) метамера стробила; н — *B. fertilis*, спорангии со всех спорангиофоров, кроме одного, убраны; о — спора *Sphenophyllum myriophyllum* Стéрин; п, р — споры *B. jablokovii* (п) и *B. pterospora* S n i g.; с — спора *S. tenerimum* E t t. ex H e l m h.; т — побег *S. cuneifolium* S t e r n b. со стробилом; у, ф — *Cheirostrobus pelticurensis* Scott, поперечное сечение стробила (у), фертильный метамер в продольном разрезе (ф); линейка 2 мм (у, ф), 1 мм (б, д, к), 0,5 мм (е, з), 100 мкм (ж), 20 мкм (о—с)

относят к каламитовым). Таков род *Mesidiophyton* (рис. 19, в; иногда его считают синонимом *Sphenostrobus* и *Litosrobus*). Бовманитовые известны по отпечаткам и петрификациям. Соответствие родов и видов, установленных по остаткам разных типов сохранности, известно лишь в немногих случаях. Так, *Sphenophyllum plurifoliatum* в угольных почках, по-видимому, соответствует виду *S. myriophyllum*, описанному по отпечаткам. Бовманитовые — травянистые растения. Вегетативные побеги относятся к роду *Sphenophyllum* (D₃—P; рис. 19, а, б, е, ж). Листья собраны в мутовки в числе, обычно кратном трем, овальные, клиновидные, линейные, рассеченные на доли или цельные, край ровный, зубчатый или бахромчатый. Листья в мутовках одинаковые или разных размеров и формы. В последнем случае мутовка становится бабочковидной. Отмечена гетерофиллия (как у современных водных и полуводных покрытосеменных). У одних видов в основании листа входит одна жилка, одна дихотомически ветвится и все ветви выходят в дистальный край листа. У других видов жилки выходят в боковые края. При этом в основании листа может входить более одной жилки. Клетки эпидермы вытянуты вдоль жилок и обычно с извилистыми стенками. Устьица сосредоточены на нижней стороне листа. В особый род *Trizygia* (P; рис. 19, г, д) часто выделяют побеги с анизотильными мутовками, одной жилкой, входящей в основание листа, выходом жилок в боковые края, беспорядочно ориентированными устьицами.

Стебель тонкий ребристый, иногда ветвящийся. Ребра стебля прямо проходят через узел и соответствуют по положению листьям. Стела треугольная (реже шести- и четырехугольная) в поперечном сечении, с экзархной или слабо мезархной протоксилемой (рис. 19, з, к), которая может разрушаться, оставая лакуну. У некоторых видов есть вторичная древесина (рис. 19, з, и), сложенная лестничными и точечными трахеидами и небольшим количеством мелких паренхимных клеток. Окаймленные поры приурочены к тангентальным и радиальным стенкам трахеид. Отмечены длинные (до 8 мм) трахеиды, возможно являющиеся сосудами. Древесинный цилиндр окружен флоэмой и корой с отчетливыми ребрами, сглаживающимися по мере развития перидермы. В узлах и междоузлиях от стебля могут отходить придаточные корни. Веточные следы отходят от протоксилемных полюсов выше листового следа и могут считаться пазушными.

У большинства бовманитовых есть хорошо оформленные стробилы (рис. 20, а—н), в основном принадлежащие роду *Bowmanites* (= *Sphenophyllostachys*). Стробилы сидят на концах ветвей, иногда укороченных. Реже спорангиофоры приурочены к пазухам обычных листьев. Разнообразие стробилов можно упорядочить в виде ряда с постепенным усложнением спорангиофоров (рис. 20, а). При наиболее простой конструкции в узлах расположены мутовки из шести линейных брактей, несущих

щих в пазухе по одному спорангию на короткой ножке. У других стробиллов брактее сливаются в нижней части в диск или чашу, число спорангиофоров увеличивается, они ветвятся, образуются щитовидные (пельтатные) структуры с подвешенными снизу двумя, четырьмя или более спорангиями. Спорангиофоры сопровождают каждую брактее, или брактее со спорангиофорами чередуются со стерильными. Брактее могут быть подобны стерильным листьям. Изредка мутовка спорангиофоров прикрепляется к оси несколько выше мутовки брактее. У наиболее сложных стробиллов брактее вильчато делится, ветвятся и спорангиофоры, расширенные верхушки которых несут пары висячих спорангиев. Отмечалось срастание спорангиев и образование сердцевины в оси стробиллов. У *Peltastrobis* (рис. 20, а, № 11, д) в узле расположены, чередуясь, три стерильных и три фертильных брактее. В пазухе фертильной брактее прикрепляются сразу пять спорангиофоров, каждый из которых заканчивается щитком с двумя рядами спорангиев (6—8 сидячих спорангиев в каждом ряду). Известен лишь один гетероспоровый вид. Споры одно- или трехлучевые, гладкие или скульптурованные мелкой зернистостью, сеткой, крылообразными выростами (рис. 20, о—с). На фоне этого разнообразия анатомии осей стробиллов сохраняется, она примерно та же, что и у вегетативных побегов. Наметить корреляцию между типами листовой и стробиллов не удастся. Систематика усложняется тем, что признаки, считавшиеся важными для выделения родов, иногда оказывались варьирующими в пределах вида (рис. 20, б).

Обычно в качестве самостоятельного выделяется семейство *Lilporiaceae*. У рода *Lilporia* (Р; рис. 20, г) вегетативные побеги типа *Sphenophyllum*, но стробиллы сидят в одной мутовке со стерильными листьями, чередуясь с ними. Стробиллы состоят из короткой оси с компактно расположенными на ней щитовидными спорангиофорами с висячими спорангиями. Можно сравнить отдельный стробил со сложно ветвящимся пазушным спорангиофором *Bowmanites fertilis* или группой спорангиофоров *Peltastrobis*. Выделение особого семейства для *Lilporia* едва ли оправдано.

Рассмотренное последовательное усложнение стробиллов интерпретировалось как эволюционные линии. Однако в стратиграфической последовательности мы не видим направленного усложнения или упрощения стробиллов.

ПОДКЛАСС EUISETIDAE. ХВОЩОВЫЕ

Для хвощовых характерно образование сердцевины в стеблях (рис. 21, б, д, ж). Вблизи верхушки побега проводящие пучки кольцом окружают сердцевину. Ниже сердцевина замещается полостью с диафрагмами в узлах. На месте протоксилемы часто образуется каринальный канал (рис. 21, з, о). При захоронении полость заполнялась породой, так что образовыв-

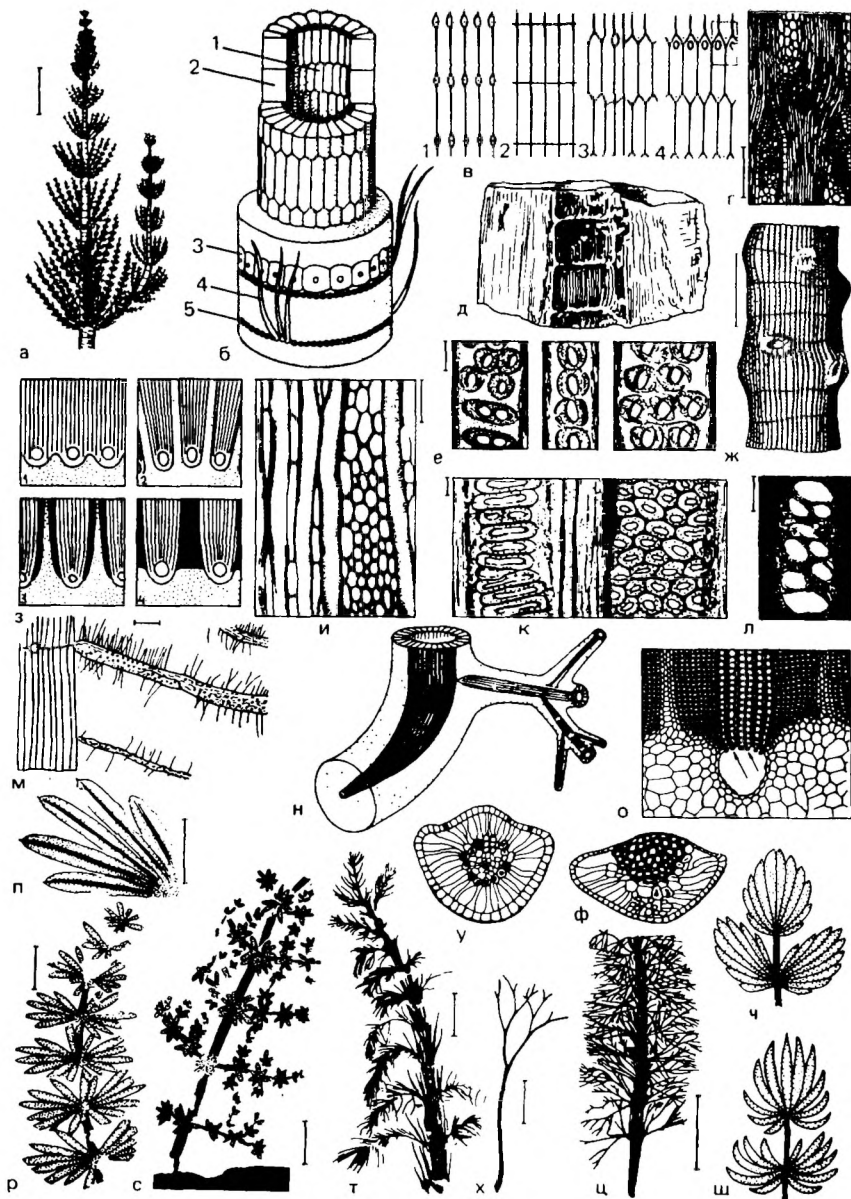


Рис. 21. Вегетативные части каламостахневых (а, б, в-3, в-4, г, д, з-2, з-3, з-4, и-ф, ч, ш) и археокаламитовых (в-1, в-2, е, ж, з-1, х, ц)

Карбон (а, г, д-ж, и-м, о, у-ц), нижняя (п-т) и верхняя (ч, ш) пермь; Евразийская область (а, г-ж, и-м, о-ц), Катазиатская область (ч, ш); а — реконструкция *Calamites* (sl. *Calamitina*) *sachsei* St u g; б — строение стебля каламостахневых (1 — сердцевинная полость, 2 — вторичная древесина, 3 — веточные рубцы, 4 — стеблевые листья, 5 — листовые рубцы); в — прохождение проводящих пучков через узел у *Archaeocalamites* (1, 2), *Mesocalamites* (3) и *Calamites* (4), точки — листовые следы, у *Calamites* на верхнем узле овальные контуры — инфранодальные каналы, точками отмечен участок.

вался сердцевинный отлив с ребрами (соответствуют межпучковым сердцевинным лучам) и бороздами (соответствуют выступающим в полость, проводящим пучкам), иногда осложненными тонким ребрышком (оттиском каринального канала). Изолированные сердцевинные отливы относятся к родам *Calamites*, *Paracalamites* и др. Кора иногда несет продольные ребра, укрепленные механической тканью. Не всегда легко решить, какой остаток перед нами — сердцевинный отлив или ребристая наружная поверхность побега. За поверхностные ребра нередко принимали и линии срастания листьев в цилиндрических или конических влагалищах.

Порядок Calamostachyales. Каламостахиевые

Каламостахиевые обычно именуются в литературе каламитовыми (порядок Calamitales, семейство Calamitaceae) от рода *Calamites*, установленного для сердцевинных отливов. Согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры, типовым видом *Calamites* служит *C. radiatus*, включающий сердцевинные отливы, обычно относимые к *Asterocalamites* или *Archaeocalamites*. Принадлежность этих остатков к порядку Calamitales в его обычном понимании сомнительна. По этим причинам называть порядок и семейство лучше по родовому названию *Calamostachys*, введенному для органов размножения.

Каламостахиевые были растениями разной величины, от мелких и травянистых (в том числе лиановидных) до древесных, с интенсивным ветвлением и мощной вторичной древесиной. Род *Calamostachys* (С—Р; рис. 22, б—д, к, л) установлен для стробиллов, сложенных чередующимися вдоль оси мутовками брактеев и спорангиофоров. Проводящие пучки спорангиофоров и брактеев выходят из оси независимо. Брактеи появлялись в онтогенезе раньше спорангиофоров и анатомически подобны листьям. Они ланцетные или треугольные, коленнообразно изогнуты вверх, часто сросшиеся в горизонтальной части. Количество спорангиофоров меньше, чем брактеев.

Соответствующий фиг. «г»; г — анатомическое строение узла *Arthropitys communis* В i п.; д — вторичная древесина и сердцевинная полость с узлами у *Calamites* sp.; е — *Archaeocalamites esnostensis* (R e n.) L e i s t., поровость трахеид вторичной древесины; ж — сердцевинный отлив *A. radiatus* (В г о н г н.) S t u t.; з — поперечное сечение *Archaeocalamites* (1), *Arthropitys* (2), *Calamodendron* (3) и *Arthroxyton* (4), точками показана паренхима, вертикальной штриховкой — вторичная древесина, склеренхима зачернена, округлые контуры — каринальные каналы; и — *Arthropitys communis*, тангентальный срез вторичной древесины с сердцевинными лучами разной ширины; к, л — *A. bistriata* (C o t t a) G o e r p., поровость на радиальных стенках трахеид, в том числе на поле перекреста (л); м — *Calamites suckowii* В г о н г н., подземная часть; н — схема подземной части *Calamites*; о — *Calamodendron intermedium* R e n., первичный проводящий пучок с каринальным каналом и трахеидами протоксилемы (стрелки), вторичная древесина окаймлена мощной склеренхимой, у краев — межпучковые лучи; п, р — *Annularia carinata* G u t b.; с — *A. spicata* (G u t b.) S c h i m p.; т — *Asterophyllites equisetiformis* (S c l o t h.) В г о н г н.; у, ф — поперечные срезы листьев *Asterophyllites charaeformis* (S t e r n b.) G o e r p. (у), *A. grandis* (S t e r n b.) G e i n. (ф); х, ц — *Archaeocalamites radiatus*, лист (х) и побег (ц), ч — *Lobatannularia heianensis* (К о д.) К а w.; щ — *L. lingulata* H a l l e; линейка 1 м (а), 5 см (ж, ц), 1 см (м, р—х), 5 мм (н), 1 мм (г), 100 мкм (и), 10 мкм (е—л)

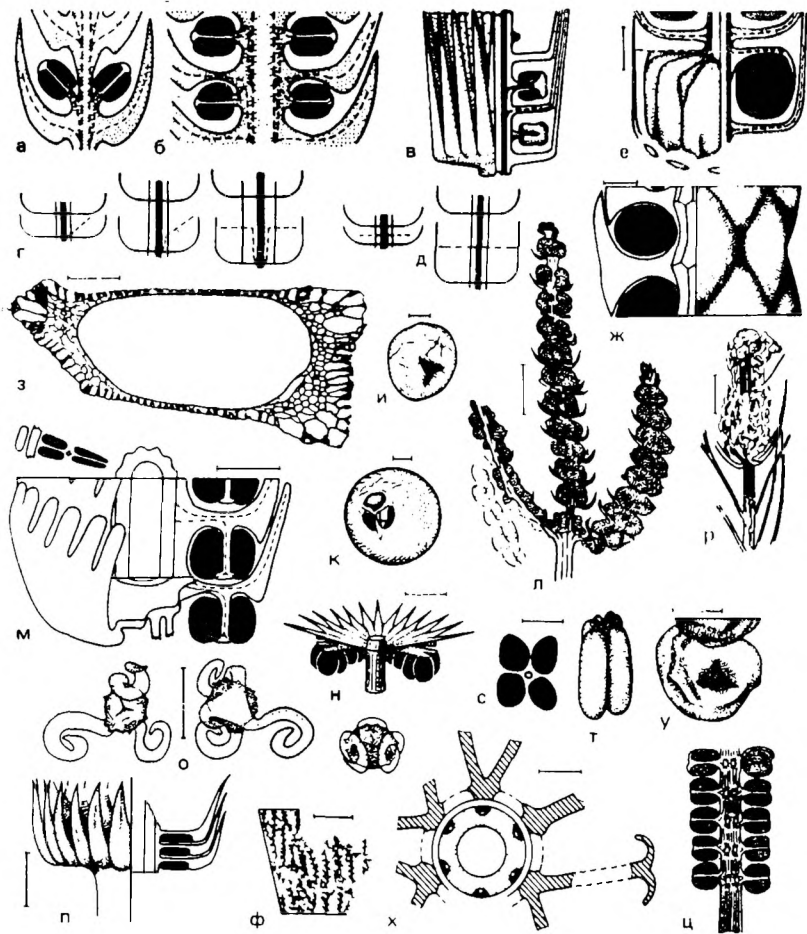


Рис. 22. Фруктификации каламостахневых (а—п) и археокаламитовых (р—ц); Карбон (а—в, д, е, з—ц) и пермь (г, ж); Евразийская область, в том числе Северная Америка (е, з—к, м, о, п) и Европа (ж, н, р—ц), Ангарская область (Кузбасс, л); а—д — васкуляризация и соотношение брактей и спорангиофоров *Palaeostachya* (а) и *Calamostachys* (б—д) [а — *P. decanema* Delev., б — *C. americana* Агп., в — *C. (al. Schimperia)* sp., г — схема онтогенеза *C. spicata* var. *roemeri* R. et W. Rem y, пунктир — проводящая система спорангиофора, д — то же у *C. (al. Schimperia)*]; е — *Mazostachys pendulata* Kos.; ж — стробил с одиночными спорангиями; з — разрез спорангия *Calamocarpon insignis* Вахт. с мегаспорой, занимающей весь спорангий; и — спора *Palaeostachya decanema*; к — спора *Calamostachys binneyi* (Сагг.) Schimp.; л — *Calamostachys* sp.; м — стробил *Pendulostachys cingulariformis* Good; н — *Cingularia typica* Weiss; о — микроспоры *Elatерites triferens* Wils., принадлежащие *Calamocarpon insignis*; п — *Kallostachys scottii* Brush et Вагgh.; р — *Pothocites*; с—у — *P. grantonii* Pet., поперечное сечение (с) и реконструкция спорангиофора (г), спора из спорангия (у); ф, х — *Protocalamostachys (al. Pothocites) arranensis* Walt., строение стенки спорангия (ф) и схема строения спорангиофоров (заштрихованы) и анатомического строения оси (х); ц — *Pothocites* sp.; линейка 1 см (р), 5 мм (л, н, п), 1 мм (г, е, ж, р, с, х), 0,5 мм (з), 100 мкм (ф), 50 мкм (о, у), 10 мкм (и, к)

Спорангиофоры пельтатные, несут четыре спорангия. Споры округлые, трехлучевые, обернуты сверху лентовидными элатерами, которые в свернутом виде выглядят как сплошной верхний покров споры. При созревании спор элатеры разворачивались. У некоторых видов стробилы гетероспоровые.

Другие роды имеют примерно то же анатомическое строение осей стробиллов, брактей и спорангиофоров. Роды выделяются по месту прикрепления спорангиофоров, количеству спорангиев на спорангиофоре и прочим признакам. У *Palaeostachya* (С; рис. 22, а, и) спорангиофоры прикреплены в пазухе брактей. Перемещение спорангиофора отмечено коленообразным изгибом его проводящего пучка. У *Mazostachys* (С; рис. 22, е) спорангиофор несет пару спорангиев и смещен вверх к расположенной выше мутовке брактей. У *Pendulostachys* (С; рис. 22, м) спорангиофор прикрепляется к нижней поверхности брактей, хотя сохраняет независимую от нее проводящую систему. Возможно, что род *Cingularia* — старший синоним *Pendulostachys*. Иное направление в эволюции стробиллов — появление гетероспоровости в родах *Calamostachys* и *Palaeostachya*. Оно завершается редукцией числа мегаспор до одной (*Calamocarpon*; С; рис. 22, з, о), как это мы видели у лепидокарповых. Интересен род *Weissistachys*, у которого расширенные дистальные части спорангиофоров срастаются в кольцо. У *Uralostachya* в каждой мутовке чередуются коленообразные брактей и пельтатные спорангиофоры. Такое чередование известно у бовманитовых. Происхождение стробиллов неизвестно. Брактей и спорангиофоры можно интерпретировать как видоизмененные стерильные и фертильные ветки.

Род *Calamites* (С—Р; рис. 21, а, б, в, № 4, д, м, н) понимается в традиционном объеме вопреки рекомендации Международного кодекса ботанической номенклатуры. Род объединяет сердцевинные отливы или остатки самих стволов, иногда достигающих 40 см в диаметре. Большая часть видов относится к каламостахиевым, но возможно, что некоторые виды относятся к другим семействам (поэтому *Calamites* следует считать сателлитным родом порядка). Поверхность сердцевинных отливов покрыта продольными ребрами (оттиски пучков первичной древесины), которые чередуются, подходя к узлам с обеих сторон. Соединение борозд в узле складывается в поперечную зигзагообразную линию. Остатки стволов с сохранившейся структурой поверхности и веточными рубцами относят к роду *Calamitina*. Местам отхождения веток на коре соответствуют крупные рубцы, а листовым следам — точечные рубчики выше узловой линии. Стволы с сохранившимся анатомическим строением относят к родам *Arthropitys*, *Calamodendron* и др. (рис. 21, г, е, з—л, о). Первичные проводящие пучки эндархные или мезархные. Вторичная древесина, иногда массивная, сложена трахендами с лестничными, сетчатыми или точечными порами. Массив вторичной древесины разбит на клинья,

отходящие от пучков первичной древесины и разделенные межпучковыми (первичными) сердцевинными лучами, иногда окаймленными слоем волокнистых клеток. В толще вторичной древесины есть и более узкие вторичные (пучковые) лучи. Ткани снаружки от древесинного цилиндра обычно сохраняются плохо. Если ее удастся наблюдать, то выделить в ней обычной флоэмы с ситовидными трубками не удастся. Вместо этого наблюдается своеобразная ткань из тонкостенных слабо удлинненных клеток. У *Arthropitys* наблюдалось образование перидермы. Корневища имеют сходное со стволами анатомическое строение, но пронизаны в коровой части крупными полостями и имеют обычную флоэму с ситовидными трубками. К *Calamites* близок род *Mesocalamites* (рис. 21, в, № 3), включающий сердцевинные отливки, у которых в узлах чередование пучков смежных междоузлий не выдерживается. Облиственные побеги (рис. 21, п—т) относят к родам *Annularia*, *Asterophyllites* (см. сателлитные роды *Equisetopsida*) и *Dicalamophyllum*.

Порядок Equisetales. Хвощовые

К хвощовым принадлежат членистостебельные с верхушечными стробилами и фертильными зонами («ярусными стробилами»), в которых нет стерильных бракет. Анатомическое строение изучено в деталях только у современного рода *Equisetum* и раннекарбоновых родов, иногда включаемых в семейство *Asterocalamitaceae*.

Семейство Tchernoviaceae. К черновиевым относятся травянистые растения с пельтатными спорангиофорами, несущими до 10—11 спорангиев, плотно прижатых расширенным основанием к щитку и закрывающим всю его нижнюю поверхность. Иногда спорангии срастались боками (?). Изолированные спорангиофоры такого типа объединяются родом *Tchernovia* (рис. 23, е, ж, 24, е, ж). Ножка спорангиофора неветвящаяся. У родов *Equisetinostachys* (С—Р; рис. 23, б—г) и *Phyllopitys* (С—Р; рис. 23, а) спорангиофоры собраны в фертильные зоны, расположенные или на боковых ветках, или (у некоторых видов *Equisetinostachys*) на неветвящемся стебле. У рода *Sen-*

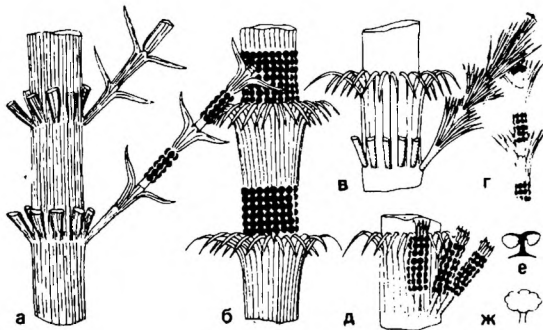


Рис. 23. Черновиевые перми Сибири

а — *Phyllopitys heeri* (Schmalh.) Zal.; б — *Equisetinostachys gorelovae* S. Meyen; в, г — вегетативный побег (в) и фертильная (типа *Equisetinostachys*) ветка (г) *Phyllothea turnaensis* Gorel.; д — *Sendersonia matura* S. Meyen et Mensh.; е, ж — *Tchernovia*, спорангиофор в продольном разрезе и его общий вид

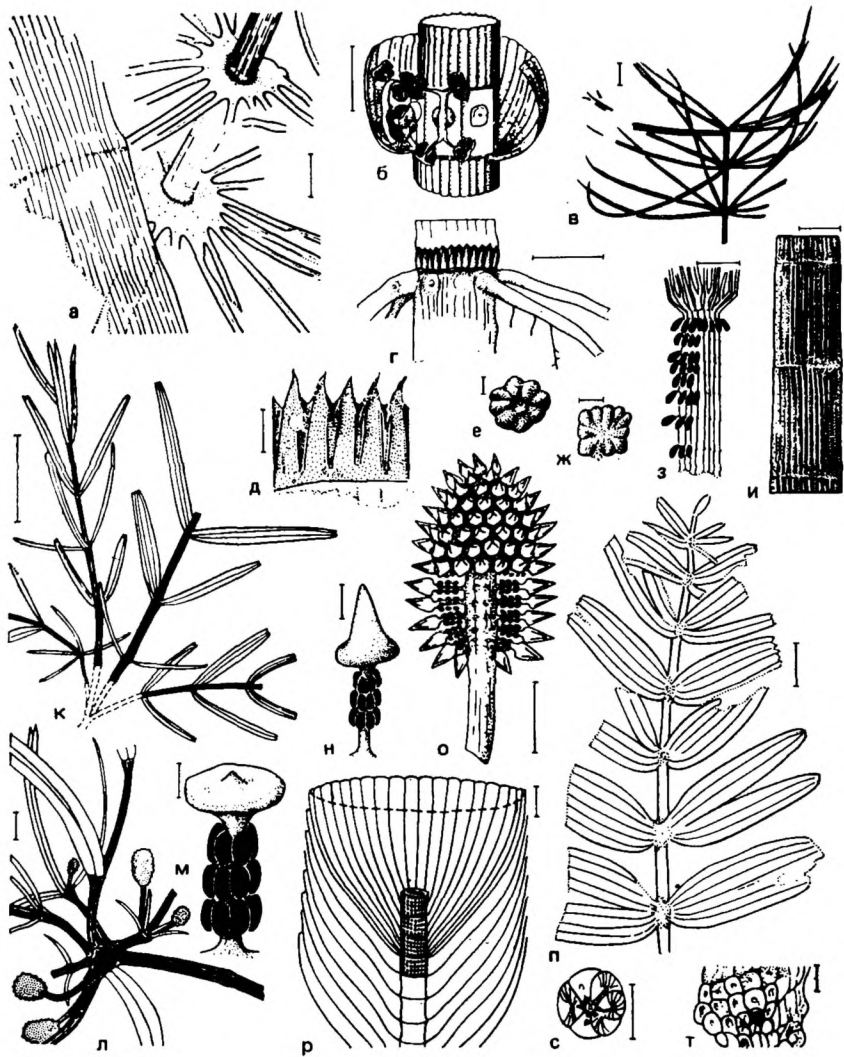


Рис. 24. Хвощовые (а, б, г—з, к—о) и спутные роды класса Equisetopsida (в, и, п—т)

Верхний палеозой (а), нижняя пермь (з, и), верхняя пермь (б, е, ж, п—т), средний триас (к—о), верхний триас (г, д), рэт—лейас (в); Индия (а), Австралия (б), Гренландия (в), Западная Европа (г, д, к—о), Печорский бассейн (е, ж), Бразилия (з), Тунгусский бассейн (и), КНР (п—т)

а — *Phyllothea indica* Вилб.; б — реконструкция спороношения *Gondwanostachys australis* S. Meulen; в — *Neocalamites hoerensis* (Schimp.) Halle; г — *Equisetites conicus* Stegner, часть корневища; д — *E. glandulosus* Kräuss., листовое влагалище; е, ж — *Tchernovia striata* Neub., изолированные спорангии; з — реконструкция *Notocalamites askosus* Rigby; и — *Paracalamites vicinalis* Radcz.; к, л — *Schizoneura* (al. *Echinostachys*) *paradoxa* Schimp. et Mooug., вегетативный побег (к), спороносный побег с незрелыми стробилами (л); м — *Echinostachys cylindrica* Schimp. et Mooug., спорангиофор с мегаспорангиями; н, о — *E. oblonga* Вгонгп., спорангиофор с микроспорангиями (н) и микростробил (о); п — *Schizoneura manchuriensis*, Коп'по; р—т — *Manchurostachys manchuriensis* Коп'по; реконструкция спорангиофора (р), спорангиофор со спорангиями (с), часть спорангической оси (т); линейка 5 см (г, к), 1 см (в, д, з, и, л, п, р), 5 мм (а, б, о), 2 мм (т), 1 мм (е, ж, м, н, с)

derosnia (P₂; рис. 23, д) боковые фертильные ветки редуцированы до единственной фертильной зоны, венчаемой пучком тонких листьев. В результате получается подобие бокового стробила. Листья срastaются в нижних частях в цилиндрические или конические влагалища. Вегетативные побеги такого типа относят к родам *Phyllothea* (см. сателлитные роды *Equisetopsida*) и *Phyllopitys*.

Семейство Gondwanostachyaceae. Род *Gondwanostachys* (P; рис. 24, б) имеет фертильные побеги с ребристыми междуузлиями и расставленными мутовками стерильных листьев, слившихся в чашевидное влагалище. В нижней части междуузлия располагается одна мутовка спорангиофоров с дважды ветвящейся ножкой. На конце каждого ответвления располагается щиток с четырьмя висячими спорангиями. Вегетативные побеги относят к роду *Phyllothea*.

Семейство Echinostachyaceae. Род *Echinostachys* (T; рис. 24, к—о) объединяет стробилы, сидевшие на длинных ножках в пазухах листьев интенсивно ветвящегося побега. Стробил состоял из многочисленных мутовок спорангиофоров, завершавшихся дисковидным или коническим щитком. Спорангии сидели не на щитке, как у других хвощовых, а тремя продольными рядами на ножке. Стробилы гетероспоровые. Споры того же типа (*Calamospora*), что и у многих других хвощовых. Вегетативные побеги этих растений относят к *Schizoneura* (см. сателлитные роды *Equisetopsida*).

Семейство Equisetaceae. Помимо современного рода *Equisetum* семейство хвощовых объединяет роды *Equisetites*, *Neocalamites* и некоторые другие. Род *Equisetum* известен с юры по остаткам побегов с листовыми влагалищами. Встречаются корневища с характерными корневыми клубеньками, а также стробилы, которые или венчают стебель или сидят на концах боковых веток.

Род *Equisetites* (рис. 24, г, д) включает формы, сходные с современными хвощами, но недостаточно хорошо сохранившиеся для уверенного отнесения к *Equisetum* или несколько отличающиеся от современных видов. Так, у триасового *Equisetites bracteosus* в стробилах через каждые несколько мутовок спорангиофоров вставлялась мутовка стерильных листьев. Род *Equisetostachys* объединяет изолированные стробилы или фрагменты спороносных побегов, близких к *Equisetum*. Род *Neocalamites* (T—K; рис. 24, в) имеет стробилы, по-видимому, близкие к хвощовым, но облиственные побеги иные — с длинными листьями, иногда срastaющимися в группы. Ребра проходят через узлы, не чередуясь, тогда как у *Equisetum* они более или менее четко чередуются.

Есть и другие растения, которые могут принадлежать к *Equisetales*. Этот порядок оказывается весьма разнообразным по облиственности (листья одиночные или слившиеся во влагалища,

простые или дихотомирующие), строению и расположению спорангиофоров. Возможно, что эти признаки более изменчивы в пределах родов и семейств (т. е. как у бовманитовых и каламостахиевых), количество которых может быть стоит сократить.

Происхождение Equisetales неизвестно. Их предки, вероятно, принадлежат к уже упоминавшемуся семейству *Asterocalamitaceae*. К роду *Archaeocalamites* (= *Asterocalamites*; по правилам номенклатуры именно эти растения должны называться *Calamites*) относят сердцевинные отливы и стебли, в том числе облиственные, с прямым или лишь изредка чередующимся прохождением проводящих пучков через узлы (рис. 21, в, № 1, 2, ж, з, № 1). Листья дихотомически делятся несколько раз (рис. 21, х, ц). Спороносные побеги состоят из фертильных зон, расположение и строение которых недостаточно ясно. В одних случаях (*Pothocites*; рис. 22, р—у) ось несет несколько спороносных зон, разделенных мутовками стерильных листьев, в других случаях (*Protocalamostachys* и фертильные побеги, описывавшиеся как *Bornia radiata*) расположение фертильных зон неясно. У *Protocalamostachys* (рис. 22, ф, х) ножка спорангиофора ветвилась сначала в горизонтальной, а затем в вертикальной плоскости, на концах ветвей висело по одному обращенному назад спорангию. У *Pothocites* (рис. 22, с, т) ножка, видимо, делилась разом на четыре ветви также с обращенными к оси спорангиями на концах. У «*B. radiata*» (рис. 22, ц) ножка венчалась щитком с висячими спорангиями. Эта серия родов, возможно, иллюстрирует образование пельтатных спорангиофоров членистостебельных. Заметим, что в пельтатных спорангиофорах современных хвощей проводящие пучки удерживают повторное дихотомирование. Более интенсивное ветвление ножки могло привести к образованию спорангиофоров *Gondwanostachys*, а редукция ветвления — к спорангиофорам *Nothocalamites* (рис. 24, з).

По анатомическому строению *Archaeocalamites* близок к *Calamites*, но во вторичной древесине нет межпучковых сердцевинных лучей, а только пучковые (рис. 21, з, № 1). У *Pothocites* отмечена двуслойная оболочка спор, похожая на то, что видно у спор каламостахиевых, когда элатеры еще свернуты. Предполагают, что каламостахиевые произошли от астерокаламитов. Семейство Equisetaceae иногда выводят из каламостахиевых или даже объединяют тех и других в одном семействе по присутствию элатер в спорах. Но нельзя исключить происхождения Equisetaceae от травянистых предков, не относящихся к каламостахиевым и независимо от них происходящих от астерокаламитов.

При рассмотрении филогении Equisetidae обычно обращалось внимание на строение узлов. У *Archaeocalamites*, *Tchernoviaceae*, *Gondwanostachyaceae* и части Equisetaceae ребра в узлах противопоставлены, а у каламостахиевых и большинства

Equisetaceae — чередуются. Этот признак изменяется от *Archaeocalamites* через *Mesocalamites* к *Calamites*. Однако в эволюции узла и ветвления побегов еще много непонятного. У *Archaeocalamites* известны побеги с очень нечеткими узлами, в которых борозды, соответствующие первичным проводящим пучкам, не соединены поперечными бороздами (рис. 21, в, № 1). Иногда такие поперечные борозды наблюдаются (у современных хвощей некоторые проводящие пучки прямо проходят через узел и не соединяются с соседними пучками). Как произошел переход от первого типа узла ко второму, пока неизвестно. У *Equisetum* ветвление побегов внепазушное и веточные следы чередуются с листовыми. По-видимому, таким же было ветвление у черновиевых, а у каламостахиевых и, видимо, эхиностахиевых оно было пазушным. Внепазушное ветвление современных хвощей объясняли прирастанием листьев к стеблям, так что ветви следует соотносить с пазухами листьев, отходящих от предыдущего узла и полностью приросших к стеблю. Эта гипотеза не подкреплена наблюдениями ископаемых форм.

САТЕЛЛИТНЫЕ РОДЫ КЛАССА EQUISETOPSIDA

Род *Paracalamites* (С—Р; рис. 24, и). Сердцевинные отливы сходны с *Archaeocalamites*, но ребра более рельефны и перемычки в узлах резче. Веточные рубцы отсутствуют. Такие сердцевинные отливы известны у *Tchernoviaceae* и *Gondwanostachyuaceae*. Среди видов рода есть и такие, которые описаны не по сердцевинным отливам, а по остаткам стеблей с ребристой наружной поверхностью.

Род *Annularia* (С—Р; рис. 21, п—с). Облиственные побеги с мутовками ланцетных или линейных листьев, расположенными в плоскости побега. Листья с единственной средней жилкой, в основании сростаются в узкое кольцо. Часть видов относится к каламостахиевым.

Род *Asterophyllites* (С—Р; рис. 21, т—ф). Облиственные побеги с мутовками тонких листьев, прямоугольных в сечении, направленных под острым углом к оси. Большинство видов относится к каламостахиевым, но некоторые, возможно, к бовматовым.

Род *Phyllotheca* (С—Р; рис. 23, в, 24, а). Облиственные побеги. Листья сростаются на значительную длину в цилиндрическое, коническое или чашевидное влагалище. Его форма может различаться на стебле и ветках. Линия сростания листьев (сутура) отмечена бороздкой. Свободные части листьев линейные. К *Phyllotheca* относятся почти все виды, описанные как *Koretrophyllites* (конические влагалища были приняты за междоузлия). Разные виды относятся к *Tchernoviaceae* и *Gondwanostachyuaceae*.

Род *Schizoneura* (= *Convallarites*; Р—Т; рис. 24, к, л, п). На прежних реконструкциях типовой вид *S. paradoxa* изобра-

жался с узкоконическими стробилами, которые оказались принадлежащими хвойным *Aethophyllum* (Voltziaceae). Наиболее полные остатки *S. paradoxu* состоят из побегов, ветвящихся во все стороны. В узлах сидят или ветки, или листья, или те и другие. Листья свободные до основания или сросшиеся по 2—7 в ланцетные «солистья» (влагалища). К некоторым узлам прикреплены стробилы, описанные как *Echinostachys* (см. выше). У пермских видов (гондванская *S. gondwanensis*, катазиатская *S. striata* и др.) чаще всего наблюдается два широколанцетных солистья в каждом узле, но известны и виды с большим числом солистьев в узлах. С катазиатскими схизоневрами ассоциируют стробилы типа *Manchurostachys* (рис. 24, р—т), совершенно иные, чем *Echinostachys*, но недостаточно ясного строения. Фруктификации остальных видов неизвестны.

КЛАСС POLYPODIOPSIDA (PTEROPSIDA, FILICOPSIDA). ПАПОРОТНИКИ (ПОЛИПОДИОПСИДЫ)

Папоротники — уступают по числу современных родов (около 300) и видов (около 10 000) только покрытосеменным и мохообразным. Количество ископаемых родов тоже исчисляется сотнями [11, 32, 46, 48]. Систематика папоротников связана с большими трудностями. Им свойственно поразительное разнообразие вегетативных и генеративных органов, причем в распределении признаков по таксонам наблюдается высокая степень комбинативности при значительной изменчивости признаков в пределах таксонов. Поэтому составить перечень признаков, выдерживающихся в пределах таксона, особенно крупного, становится очень трудно. Стремление к более четкой диагностике ведет к непрерывной перестройке всей системы, к выделению все более дробных родов, семейств и порядков. Отсюда крайняя нестабильность системы папоротников. Разногласия начинаются со статуса папоротников в целом. Чаще всего их считают классом, иногда отделом (*Polypodiophyta*). Папоротники как единый таксон вообще не всегда выделяют. Различно оценивается и ранг групп даже при одинаковом понимании их объема. Например, осмундовые рассматриваются в разных системах в ранге от семейства до подкласса. Количество выделяемых семейств лептоспорангиатных папоротников варьирует от 10 до 40. Привнести в систематику определенность и стабильность путем обращения к палеоботаническому материалу и филогенетическим гипотезам пока не удается.

Во многих старых и некоторых новых руководствах принцип построения системы таков. Все папоротники делятся на прапапоротники, эвспорангиатные и лептоспорангиатные. В прапапоротники включают полистелические и протостелические формы, спорангии одиночные, с многослойной стенкой, сидят на концах сложно ветвящихся осей. Эвспорангиатные тоже имеют многослойную стенку у спорангиев, развиваю-

щихся из нескольких инициальных клеток, но расположены спорангии в сорусах или синангиях. У лептоспорангиатных стенка спорангия однослойная, спорангий развивается из одной инициальной клетки. Далее лептоспорангиатные делятся на изоспоровые (порядок Filicales) и гетероспоровые (порядки Marsiliales и Salviniaceae). Деление изоспоровых папоротников на семейства производится преимущественно по признакам спорангиев (особенно по строению кольца) и сорусов (большое значение придается наличию и строению индузия, или покрывальца).

Стройность этой системы стала нарушаться давно. Обнаружилась условность деления спорангиев на эв- и лептоспорангиатные типы, поскольку встречаются переходные формы, у некоторых родов развитие спорангиев происходит по-разному, при созревании спорангия многослойная стенка может становиться однослойной. У нескольких палеозойских родов обнаружилось сочетание лептоспорангиатных признаков (однослойная стенка спорангиев, четкие сорусы) с прапапоротниковой анатомией стеблей и черешков. Установлено, что сходное строение кольца могло развиваться в разных группах независимо. У карбоновых папоротников *Phillipopteris* и *Sclerocelyphus*, видимо, варьировало число слоев в стенке спорангия, а специальной структуры для вскрытия спорангия не было. У считавшихся изоспоровыми лептоспорангиатных папоротников найдены споры разного размера. Если раньше присутствие косоугольного кольца у спорангиев, сорусов без индузия и трехлучевых спор у рода *Oligocarpia* было достаточным для его отнесения к Gleicheniaceae, то теперь положение иное. Род *Sermaya* имеет такие же сорусы и спорангии, но его черешки такие же, как у прапапоротников. Из прапапоротников выделилась группа прогимноспермов. Критерии выделения высших таксонов папоротников стали ненадежными.

Сложность прослеживания на ископаемых формах многих признаков, используемых в систематике современных папоротников, вынуждает принимать для вымерших форм сильно упрощенную систему. Приходится руководствоваться необходимостью хоть как-то распределить роды по семействам и порядкам. Из тех же соображений нужен и обобщающий таксон для всех папоротников. По сравнению с наиболее разработанными системами главные допущенные ниже упрощения таковы: 1) исключаются из рассмотрения уховниковые (Ophioglossales) и многие семейства (Davalliaceae, Hymenophyllaceae, Hymenophyllopsidaceae, Platyzomaceae и др.), достоверно неизвестные в геологической летописи, 2) принимается расширенный объем того или иного таксона; например, объединены семейства Dicksoniaceae и Cyatheaceae, в объем Polypodiaceae включены нередко считающиеся самостоятельными семействами Aspleniaceae, Adiantaceae, Grammitidaceae, Aspidiaceae, 3) порядки Cladoxylales и Ibykales не подразделяются на семейства. Не-

смотря на эти упрощения вне системы все же остаются многочисленные роды, частью описанные как сателлитные для класса Polypodiopsida.

Порядок Cladoxylales. Кладоксилеевые

К кладоксилеевым относят девонские и раннекарбоновые растения с множеством концентрических пучков древесины, проходящих вдоль ствола и имеющих различную конфигурацию. Пучки располагаются по периферии ствола правильным кольцом и радиально вытянуты или же разбросаны по всему поперечнику ствола и тогда их очертания могут быть неправильными, округлыми, изогнутыми, по-разному соединяющимися и даже пересекающимися по диаметру весь ствол. Это разнообразие во многом зависит от уровня среза и порядка ветвления. Интерпретация стелярной организации (рис. 25, г—ж, л) зависит от интерпретации отдельных ксилемных пучков и промежутков между ними. Эти промежутки могут соответствовать перфорациям соленостелы, листовым, веточным или корневым прорывам. В зависимости от этого общая организация может быть эвстелической, сифоностелической или иной. Ксилемные пучки бывают округлыми или вытянутыми, причем трахеиды внешней зоны (обычно лестничные) часто располагаются правильными рядами. Если ряды разделены узкими лучами, то древесину считают вторичной. В центре пучка иногда наблюдается округлый уплощенный тяж тонкостенных паренхимных клеток, окруженных трахеидами протоксилемы. Чаще такие тяжи смещены по одному к обоим концам уплощенного пучка. Получается подобие «периферических петель» («peripheral loops»), известных у многих зигоптериевых папоротников. У других родов на месте протоксилемы образуются полости (протоксилемные лакуны), сопровождаемые протоксилемными трахеидами с нарушенным расположением. У *Rhymokalon* (D₃; рис. 25, е, ж) протоксилема отсутствует при лакунах осей первого порядка, но сопровождает протоксилемные лакуны в осях более высокого порядка. Этот род важен для понимания стелярной организации порядка. На поперечном сечении оси первого порядка видна сложно рассеченная ксилема, клетки которой в центре оси перемешаны с паренхимными. Ближе к периферии ксилема собрана в радиальные пластины, прерванные участками паренхимы, так что поперечное сечение пластины становится четкообразным. В боковых ветках тяжи ксилемы округлые, с протоксилемными лакунами в центре. Между тяжами видны соединения. Стела оси первого порядка может рассматриваться как актиностела с зарождающейся сердцевиной. Расширение участков паренхимы в центре оси и ксилемных пластинах может привести к возникновению характерного для кладоксилеевых множества ксилемных пучков. Тогда их стелярная организация — это сильно расчлененная актиностела.

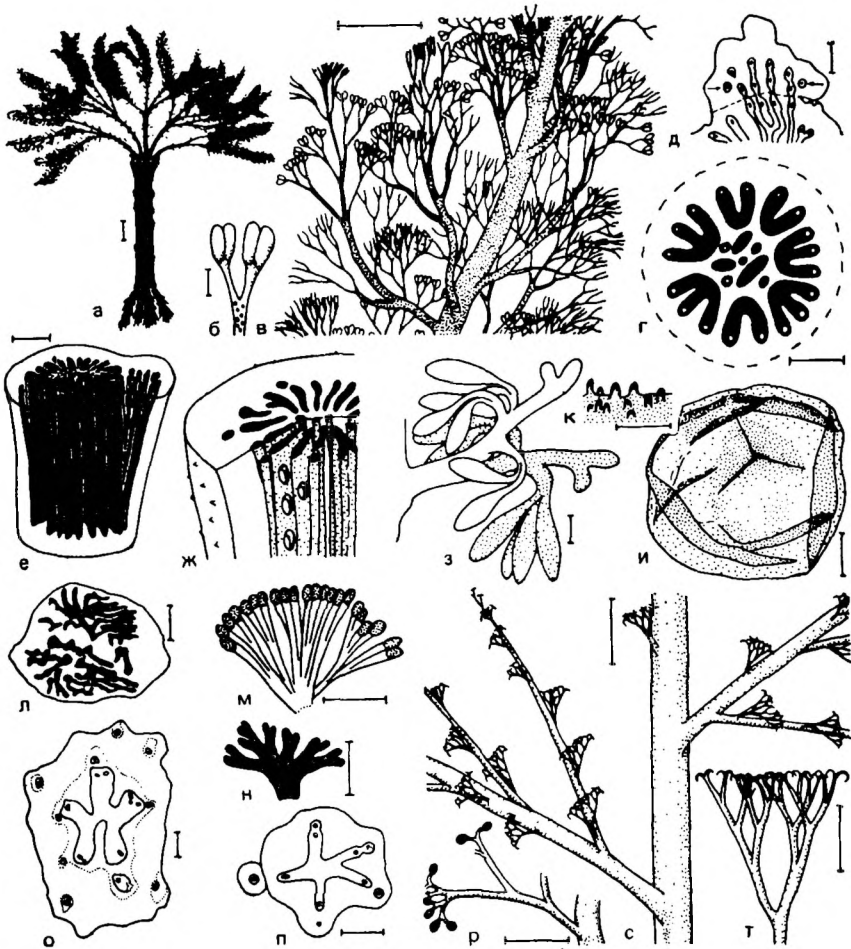


Рис. 25. Кладоксилевые (а—н) и ибиковые (о—т)

Средний (а—г, з—т) и верхний (е, ж, о—т) девон, нижний карбон (д); Западная Европа (а—д, з—н), Северная Америка (е, ж, о—т); а—г—*Pseudosporochnus nodosus* L e s l. et B a n k s, реконструкция общего облика (а), спорангиофора (б), боковой ветки (в), стелы ветки третьего порядка (г); д—*Cladoxylon mirabile* U p g., сечение оси в месте отхождения ветки, проводящие пучки афлебиев отмечены стрелками; е, ж—*Rhytomakalon trichium* S c h e s k l., стеллярная организация (на «е» перфорация пластин убрана); з—н—*Calamophyton primaevum* K r. et W e y l., реконструкция спорангиофора (з), спора (и) и ее орнаментация (к), стела (л), а также спорангиофор (м) и стерильный придаток (н) по первоначальному представлению, когда соответствующие образцы включались в *Cladoxylon scorarium* K r. et W e y l.; о—*Iridopteris eriensis* A g p., поперечное сечение стебля; п—т—*Ibyka amphikoma* S k o g et B a n k s, сечение ветвящейся оси (п), реконструкция спороносной ветки (р), общий облик (с), стерильный придаток (т); линейка 10 см (а), 5 см (с), 1 см (в, е, р, т), 5 мм (г, м, н), 1 мм (б, д, з, л, о, п), 25 мкм (и), 10 мкм (к)

Лучше изучен род *Pseudosporochnus* (D_{2-3} ; рис. 25, а—г). Его ствол несет пучок корней в основании и пучок веток наверху. Ветки делились то вильчато, то пучками на три—четыре ветки следующего порядка, к которым по спирали прикрепля-

лись самые тонкие ветки. Конечные ответвления были частью стерильными, а частью фертильными — с парными эллиптическими спорангиями на концах. Проводящая система состояла из большого количества радиально вытянутых внешних пучков и более округлых центральных пучков. Внешние пучки, обладающие периферическими петлями, не соединялись. Проходя вверх, центральные округлые пучки присоединяются к радиальным. В ветках внешние пучки срастаются в открытые наружу V- или W-образные структуры. Вторичной древесины не найдено. Метаксилема сложена преимущественно лестничными трахеидами, но есть и точечные с окаймленными порами. Стелярная структура *P. nodosus* выводится из таковой *Rhymokalon* путем обособления отдельных древесинных пучков. Но надо помнить, что *Rhymokalon* найден в верхнем девоне, а *P. nodosus* — в среднем. Кроме того у первого в пучках протоксилемные лакуны, а у второго — периферические петли. Последние свойственны папоротникам *Zygoteridales* (см. ниже), а протоксилемные лакуны — членистостебельным, некоторым папоротникам, голосеменным и покрытосеменным.

К кладоксилеевым принадлежат роды *Calamophyton* и *Huenia*, называвшиеся протоартикулятами и считавшиеся предками членистостебельных. *Calamophyton* (D₂; рис. 25, з—к) обликом близок к *Pseudosporochnus*, но ветки сидели на главном стебле не пучком, а спирально, хотя сами потом ветвились пучками. Заполненные породой поперечные трещины осей были приняты за узлы членистого побега. Органы размножения на сколах породы выглядели как вильчатая ножка с висячими спорангиями. Из этой структуры выводили пельтатные спорангиофоры членистостебельных. «Микрораскопки» показали гораздо более сложное ветвление спорангиофоров (рис. 25, з). Анатомическое строение стеблей примерно то же, что и у *Pseudosporochnus*, но пучки, имеющие периферические петли, соединяются, складываясь в сильно расчлененную артростелу. *Huenia* отличается от *Calamophyton* горизонтальным корневищем, а не вертикальным стволом. Строение спорангиофоров примерно такое же. Анатомическое строение осей пока неизвестно. По анатомии осей к *Pseudosporochnus* и *Calamophyton* близки *Protohuenia* (D₁ или начало D₂) и сборный род *Cladoxylon*. Считалось, что у *Cladoxylon* ветви располагались на стебле пучками или по спирали, спорангиофоры расположены веерообразно, а вегетативные придатки неправильно дихотомические (рис. 25, м, н). Все эти признаки показаны на остатках, в действительности относящихся к *Calamophyton*. К роду *Cladoxylon* достоверно принадлежат лишь верхнедевонские петрифицированные фрагменты стеблей (рис. 25, д), другие органы этого рода неизвестны.

Есть еще несколько родов среднего девона — нижнего карбона (*Pietzschia*, *Xenocladia* и др.), описанных по небольшим фрагментам осей со стелярной организацией как у кладоксиле-

леевых. Род *Pietzschia* (D_2) интересен присутствием клиновидных склеренхимных пластин по периферии ствола, располагающихся между пластинами древесины.

Порядок *Ibykales* (= *Iridopteridales*). Ибиковые (= иридоптериевые)

Группу родов, которую можно сближать и с кладоксилеевыми (особенно с *Rhymokalon*), и с зигоптериевыми, иногда объединяют в порядок *Ibykales*, или *Iridopteridales*. Ксилема главного стебля имеет в сечении вид звезды с тремя и более лучами. Протоксилема (один-два тяжа) находится недалеко от конца лучей, иногда замещена полостью, периферических петель нет. От осевой ксилемы мутовками или очередно отходят более мелкие округлые (с центральной протоксилемой) и более крупные эллиптические (с тяжами протоксилемы у суженных сторон) пучки. Роды *Iridopteris* (D_2 ; рис. 25, о) и *Arachnoxylon* известны лишь по фрагментам минерализованных стеблей. У рода *Ibyka* (D_2 ; рис. 25, п—т) ветки первых порядков прикреплялись к стеблю спирально, а ответвления последнего порядка были почти мутовчатыми, с загнутыми вниз окончаниями. Фертильные ветки последнего порядка дихотомически делились и несли на концах одиночные спорангии. Этот род сближался с предками членистостебельных. Отчасти это делалось из-за того, что у *Ibyka* наблюдались протоксилемные лакуны и мутовчатость в расположении части ветвей. Мутовчатость отмечена и у *Iridopteris*. Происхождение членистостебельных от ибиковых вполне вероятно, особенно если учесть сходство анатомического строения *Iridopteris* и *Eviostachya* (рис. 18, в).

Порядок *Zygopteridales*. Зигоптериевые

Зигоптериевые — это папоротники, свободные спорангии которых с дву- или многослойной стенкой и толстой ножкой, расположенные одиночно или группами на концах тонких ветвящихся осей либо на нижней поверхности перышек. Оси протостелические, филлофоры и черешки с С-, V-, W- или H-образной ксилемой. Оси безлистные и тогда ветвятся в разных плоскостях, или с пластинчатыми перышками. Интересно, что папоротниковидные перья и перышки с хорошо развитой пластинкой появляются у зигоптериевых с раннего карбона, т. е. много позже, чем у прогимноспермов и голосеменных. К зигоптериевым было принято относить все палеозойские папоротники с указанным анатомическим строением. Однако в дальнейшем выяснилось, что часть зигоптериевых имеет спорангии с однослойной стенкой и более тонкой ножкой. По этим признакам и по строению кольца такие роды гораздо ближе к лептоспорангиатным «настоящим» папоротникам, куда они иногда и помещаются. Ниже соответствующие роды объединены в по-

рядок *Botryopteridales*, совмещающий признаки зигоптериевых (анатомическое строение стеблей, филлофоров и, отчасти, черешков) и *Polypodiales* (строение спорангиев). С другой стороны, к зигоптериевым теперь можно отнести *Rhacophyton* (рис. 26), систематическое положение которого долгое время оставалось неопределенным.

Многие роды ископаемых папоротников, установленные по фрагментам стеблей, филлофоров и черешков, сейчас трудно распределить между *Zygoteridales* и *Botryopteridales* и приходится считать сателлитными для обоих этих порядков. Например, известен род *Rhabdoxylon* (C_{2-3}) с протостелическими дихотомически делящимися осями без дифференцированных филлофоров. Эти оси отличаются от тримерофитовых присутствием диархных воздушных корней. Поскольку органы размножения неизвестны, поместить этот род в определенный порядок невозможно.

Кроме того древнейшие папоротники имеют сложное комбинирование типов органов, которые по фрагментарным остаткам приходится описывать под разными родовыми названиями. Например, к *Clepsydropsis* относят линзовидные в сечении черешки с периферическими петлями у суженных боков (рис. 27, л). Такие черешки ассоциируют со стеблями не только зигоптериевых, но и кладоксилеевых. К *Etapteris* отнесены

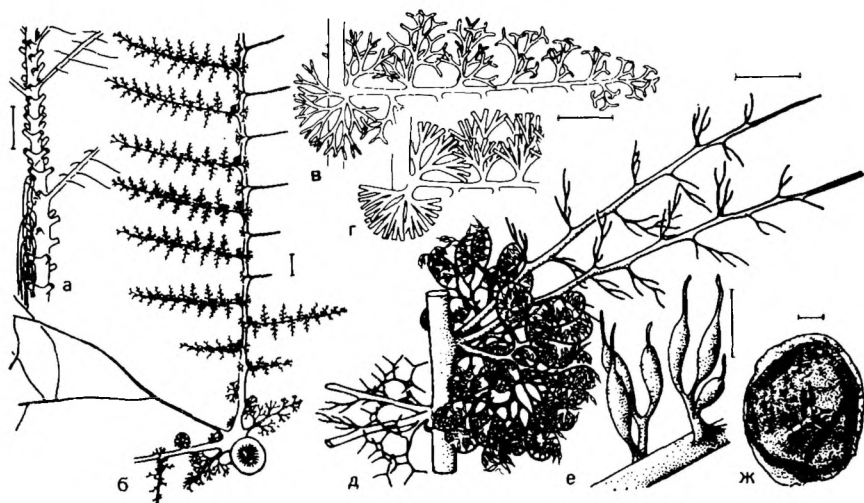


Рис. 26. *Rhacophyton ceratangium* Andr. et Phillips

Верхний девон; США; а — часть главной оси с чередующимися парами вегетативных рахисов (показаны их нижние части), образующих два ряда на противоположных сторонах оси, слева внизу — воздушные корни; б — вид сверху пары вегетативных вай с афлебиями и воздушными корнями (слева), на разрезе оси показано клеисидроидное анатомическое строение; в — трехмерное (слабо уплощенное) перо последнего порядка; г — сильно уплощенное перо последнего порядка из более молодых отложений; д — часть фертильной вайи; е — спорангии; ж — спора; линейка 5 см (а), 1 см (б), 5 мм (в—д), 1 мм (е), 10 мкм (ж)

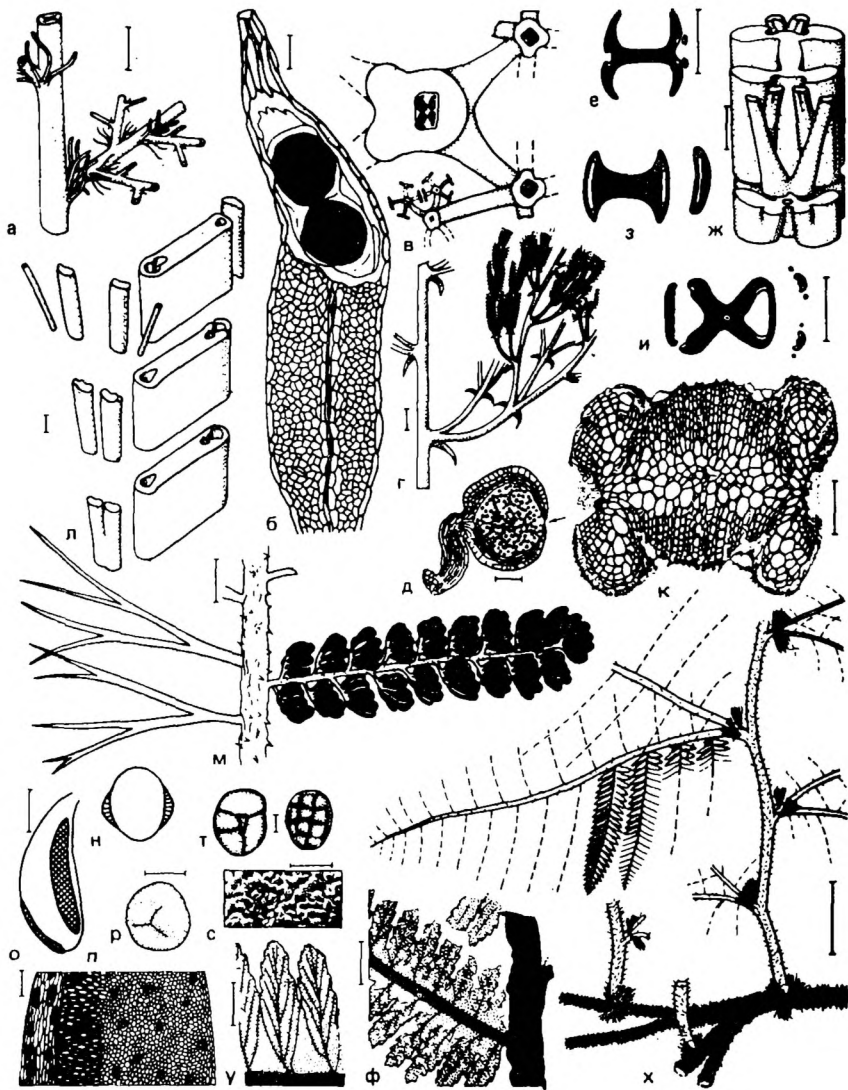


Рис. 27. Зигоптерные

Нижний (б, и, л), средний (а, в—ж) и верхний (к, и, о, с—у) карбон, нижняя пермь (м, п, р, ф, х), США (а, к, н, о, т), Западная Европа (б—ж, и, л, м, п, р, с, у—х); а — *Stauropteris biseriata* Cich. et Taubl.; б — *S. burntislandica* Bertr., мегаспорангий, мегаспоры зачернены; в—г — *S. oldhamia* Binney, схема ветвления и стеллярной организации (ксилема зачернена) (в), реконструкция (г), разрез микроспорангия (д); е — поперечное сечение древесины в филлофоре *Etapteris diysylon* (Will.) Bertr.; ж — древесина в филлофоре *E. scottii* Bertr. и *E. leclercqae* Smoot et Taubl., з — поперечное сечение древесины в филлофоре *Zygopteris williamsonii* Bertr., небольшие белые просветы — протоксилема; и — то же у *Diplolabis roemeri* So lms-L a u b; к — древесина филлофора *Zygopteris* sp. с вторичной ксилемой; л — первичная древесина филлофора и черешков *Ctepsydropsis leclercqae* Gallt.; м—х — *Nemejopteris feminaeformis* (Schloth.) Barthel, фертильные вайи (м), поперечное сечение спорангия (н), его общий вид (о) и строение стенки (п) с многорядным кольцом и гнездами склерид, спора (р), рельеф экзины (с), внутриклеточный гаметофит (т), вегетативные перья (у, ф), общий вид (х); линейка 10 см (г), 5 мм (а, е, и, м, у, ф), 1 мм (ж, л, о), 0,5 мм (к), 200 мкм (д, п), 100 мкм (б), 50 мкм (р), 10 мкм (с, т)

черешки с Н-образным сечением древесины (рис. 27, е—и). Они сочетаются с фертильными перьями типа *Corynepteris*, *Biscaltheca* (семейство *Zygopteridaceae*) и *Tedelea* (порядок *Botryopteridales*). К роду *Ankyropteris* относят стебли с многоугольной в сечении древесиной и небольшим количеством паренхимы в центре, от которого узкие паренхимные лучи расходятся в виде неправильной звезды. Такие стебли ассоциируют с черешками *Etapteris* (у *Tedelea*) и *Clepsydropsis* (у *Austroclepsis* и *Senftenbergia*). С другой стороны, зигоптериевые связаны промежуточными формами с прогимноспермами (через *Rhacophyton*), кладоксилевыми (особенно из-за черешков *Clepsydropsis*), разными ботриоптериевыми (по анатомическому строению стеблей, филлофоров и черешков). У *Rhacophyton* и одного вида *Zygopteris* (рис. 27, к) найдена вторичная древесина, что не характерно для папоротников. Сходство отдельных зигоптериевых с другими группами папоротников частью указывает как на возможные филогенетические связи, так и на явления параллелизма. У многих зигоптериевых были хорошо развитые афлебии при основании перьев (рис. 26, б, 27, а, г, 28, в, д), что характерно для многих папоротников, а также некоторых примитивных голосеменных.

При описании зигоптериевых возникают терминологические трудности, так как у них нет отчетливого деления органов на стеблевые и листовые. По анатомическим признакам можно различить радиальносимметричные протостелические (иногда со смешанной сердцевинной) и актиностелические стебли. Петрифицированные фрагменты дорзивентральных рахисов, прикреплявшихся к стеблям, описываются в литературе как черешки. Помимо стеблей и черешков могут быть и промежуточные по строению дорзивентральные органы — филлофоры. Они спирально прикрепляются к стеблю и несут по два, то четыре ряда перьев. Если не известна вся последовательность ветвления от главного стебля до веточек или перышек последнего порядка, то четко разграничить стебли, филлофоры и черешки бывает трудно. Нередко любые ответвления стебля, имеющие дорзивентральное строение, называют черешками, не учитывая, что это могут быть филлофоры. У части зигоптериевых, вероятно, образовывался ложный ствол: вокруг стебля скапливалась компактная масса филлофоров (или черешков) и воздушных корней. У рода *Austroclepsis* (рис. 29, з), вероятно принадлежащего зигоптериевым, стебель ветвился, проходя в ложном стволе, в сечении которого видны срезы нескольких стеблей. У других родов ложного ствола не было из-за более редкого ветвления стебля и меньшего числа воздушных корней. Филлофоры различаются формой древесины. Она может быть клепсидроидной (как у *Clepsydropsis*; рис. 27, л). Периферические петли закрыты или открываются в местах отхождения черешков. У других форм древесина филлофоров в сечении этаптероидная (рис. 27, е, ж) или иная. В черешках сечение древесины округлое

или С-образное (выпуклое абаксиально). Наиболее примитивные зигоптериевые вообще не имеют листовых пластинок, позже появляются сначала сильно рассеченные, а затем все более слитные перышки. На них у наиболее продвинутых форм (*Corynepteris*) мы находим и спорангии, «пересевшие» с безлистных спорокладов.

Зигоптериевые делятся на три семейства: 1) *Rhacophytaceae* — наиболее примитивные гомоспоровые формы с четырехрядными перьями, зачаточными рассеченными перышками, специализированными спорокладами, 2) *Stauropteridaceae* — гетероспоровые формы без листовых пластинок, 3) *Zygopteridaceae* — формы с пластинчатыми перышками, иногда спороносными.

Семейство *Rhacophytaceae*. Хорошо изучен только род *Rhacophyton* (D₃; рис. 26). Главная ось диаметром до 2 см и длиной более 1,5 м. Ее стела, возможно, была звездчатой в сечении. По неправильной спирали сидели парные ветви, сопровождаемые парой афлебиев и воздушными корнями. Каждая ветвь в нижней части делилась перисто в одной плоскости. Конечные ответвления в разной степени уплощенные и приближающиеся к сильно расчлененным перышкам. В рахисах по крайней мере двух порядков первичная древесина клепсидроидная (примерно такая же, как на рис. 27, л), с крупными периферическими петлями. От узких концов первичного пучка отходят дочерние пучки, сначала С-образные, но вскоре делящиеся надвое. С широких сторон первичного пучка откладывается вторичная древесина (трахеиды с лестничными окаймленными порами) с узкими лучами. В более толстых рахисах вторичная древесина окружает первичную со всех сторон. Фертильные перья сопровождают стерильные и делятся дихотомически. Спорангии сидят на ветвящихся спорангиофорах, веретеновидные, с сильно оттянутыми верхушками. Споры с оторочкой (каватные?).

Семейство *Stauropteridaceae*. Известен один род *Stauropteris* (C; рис. 27, а — д) со сложно ветвящимися безлистыми осями. Прослежено шесть порядков ветвления. В каждой точке ветвления ось отделяет сразу две дочерние оси, иногда сопровождаемые афлебиоподобными придатками, так что получается четырехрядное расположение перьев. Известны формы

д — *Alloiopteris* (al. *Corynepteris*) *sternbergii* (Ett.) N. Pot., прикрепление перьев и афлебиев к филлофору; е — строение стелы (правый ряд) и филлофоров (левый ряд) *Botryopteris*; 1 — *B. renaulii* C. Vertg. et Cogn., 2 — *B. forensis*, 3 — *B. tridentata* (Felix) Scott., 4 — *B. mucilaginoso* Kraentz., 5 — *B. antiqua*; ж — строение древесины в ветвящемся филлофоре *B. antiqua*; з — строение древесины *B. tridentata*, сифонстеллическая ось (стрелка) отходит от ветвящегося филлофора; и — *Botryopteris* sp., схема ветвящегося филлофора; к — вайя *B. antiqua*; л — поперечное сечение проводящего пучка *B. forensis* (1 — зона флоэмы, 2 — склерехима); м — о — перышки (м) и спорангии (и, о) *B. forensis*; п, р — спорангии *B. antiqua*; с — субапикальное прикрепление спорангия *B. antiqua*; т, у — споры *B. globosa* Dagg., общий вид (т) и рельеф экзины (у); ф — спора *Botryopteris* sp. (вид, имеющий спорангии, абаксиально прикрепленные к пластинке перышка); х — многоклеточные «эквизетонидные» волоски *Botryopteris* sp.; линейка 1 см (д), 5 мм (в, к), 1 мм (г, м), 500 мкм (б), 200 мкм (л, н, о), 100 мкм (п, р, х), 10 мкм (т, ф), 1 мкм (у);

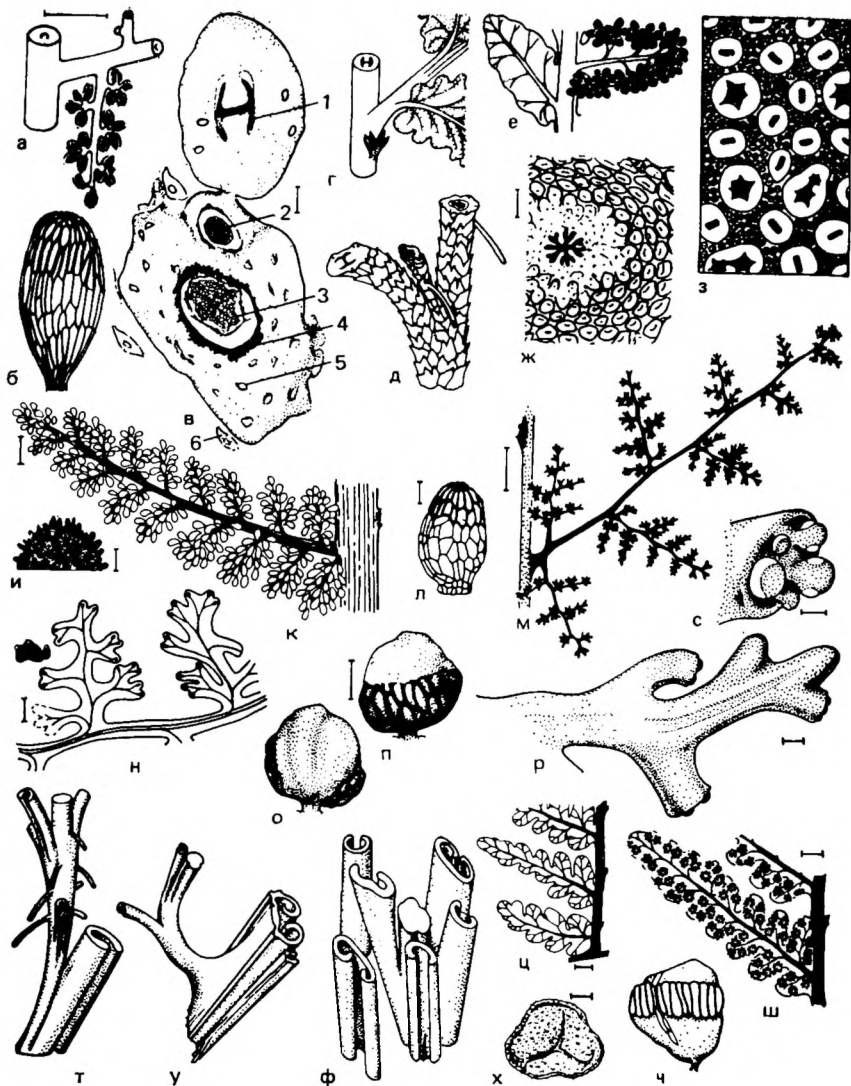


Рис. 29. Ботриоптериевые (а—е, и—ш) и зигоптериевые (ж, з)

Нижний (а, з) и средний — верхний (б—е, и—ш) карбон, нижняя пермь (ж); Западная Европа (а, ж, и—с, х—ш), США (б—е, т—ф); а — *Musateia duplex* (Will.) Charph. et Al v.; б—е — *Tedelea* (al. *Ankyropteris glabra* (Baxt.) Egg. et Delev., спорангий (б), поперечный срез стебля с пазушной веткой и филлофором (в: 1 — древесина филлофора; 2 — древесина пазушной ветки, 3 — древесина стебля; 4 — внутренняя зона коры, 5 — проводящий пучок чешуи, 6 — чешуя на стебле), стерильное перо с афлебием (г), стебель с пазушной веткой, чешуями, филлофором и воздушными корнями (д), стерильное и фертильное перышки (е); ж — *Asterochlaena laxa* Ste n z., поперечное сечение стебля и черешков; з — ложный ствол типа *Austroclepsis*; и, к — *Senftenbergia plumosa* (Art.) Radf. var *ligerensis* Gra u v. -St. et Dou b. и спорами *Raistrickia polymorpha* Gra u v. -St. et Dou b. (и); л — *S. pennaeformis* (B r o n g n.) St u r, спорангий; м—с — *Psalixochlaena cylindrica* (Will.) Hold., [м — общий вид пера, и — вегетативное перо и сечение его рахиса, о, п — спорангий со стороны стомия (о) и кольца (п), р — фертильное перо, с — дистальная часть фертильного пера со спорангиями]; т — *Anachoropteris clavata* Gra h., боковой побег, отходящий от черешка

с двурядным расположением. Периферических петель нет. Первичная древесина крестообразная в сечении. Лучи креста разъединяются в более толстых осях. Вторичной древесины нет. Растения изоспоровые или гетероспоровые. Спорангии верхушечные. Одни из них округлые, с многослойной стенкой, заполнены микроспорами. Другие продольно вытянуты, снизу заполнены паренхимой, а в верхней части с однослойной стенкой заключают от двух до восьми мегаспор. Если функционировали лишь две мегаспоры, другие мегаспоры той же тетрады абортировались (были мелкими). Спорангии раскрывались верхушечным устьем. К этому семейству могут быть близки *Chacassopteris* (C₁) и *Rowleya* (C₂).

Семейство Zygopteridaceae. Эти растения имеют хорошо развитые перышки на вегетативных вайях. Фертильные вайи или безлистные, в виде перистой системы осей с пучками спорангиев, или облиственные. Стенка спорангиев многослойная с мощным кольцом. Наиболее изучен род *Nemejcopteris* (С — Р₁; рис. 27 м — х, 28, а, № 6), имеющий запутанную номенклатурную историю. Остатки разных его частей описывались в составе родов *Zygopteris*, *Etapteris*, *Biscalitheca*, *Schizostachys*, *Monoscalitheca*, *Pecopteris* и др. Отчасти это связано с различием сохранности остатков (отпечатки, фитолеймы, петрификации). К роду *Nemejcopteris* логично относить целое реконструированное растение, когда можно видеть соединение вегетативных (типа *Pecopteris feminaeformis*) и фертильных перьев. Изолированные фертильные перья относят к родам *Biscalitheca* или *Zygopteris* (их соотношение не вполне ясно). Минерализованные филлофоры некоторых видов принадлежат роду *Etapteris*. Сечение древесины в черешках было С-образным. Анатомическое строение стеблей неизвестно. На реконструкции (рис. 27, х) *Nemejcopteris* изображается с ползучим, густо опушенным стеблем (корневищем). Он временами ветвится, отдавая вверх филлофоры с расставленными парными перьями предпоследнего порядка с многочисленными чешуйками (в целом расположение перьев четырехрядное). В основании филлофоров и перьев сидят сильно расчлененные афлебии. Перышки с характерным зубчатым краем. К фертильным перьям прикрепляются на длинных ножках пучки банановидных спорангиев. Стенка спорангия с многочисленными мелкими гнездами механических клеток. Кольцо в виде широких боковых полос из клеток с сильно утолщенными стенками. Споры иногда прорастали в спорангии.

(древесина); у — *Achachoropteris* sp., адаксиальный побег и боковое перо, отходящее от черешка (древесина); ф — стебель типа *Tubicaulis* с черешками типа *Anachoropteris involuta* Носк. (древесина); х — спора типа *Granulatisporites parvus* (I br.) Pot. et Ketr. из спорангия *Oligocarpia leptophylla* (W u b.) Gr a u v. -St. et Do u b.; ц — ш — *O. brongiartii* St u r., стерильное перо (ц), спорангий (ч), фертильное перо (ш); линейка 1 см (ж, м), 5 мм (а), 1 мм (в, к, н, ц, ш), 200 мкм (л, р), 100 мкм (о, п с), 20 мкм (и), 10 мкм (х)

Род *Corynepteris* (С; рис. 28, а, № 5, б — д). Перья последнего порядка сидели на осях (типа *Etapteris*) четырьмя рядами. Стерильные перья описывались как *Alloiopteris*. Сорусы из 5—10 спорангиев прикреплялись толстой ножкой к нижней стороне пера у основания каждого перышка. Иногда вокруг сорусов образовывалась обертка, нечто вроде тройного индустрия (рис. 28, г). В ножке соруса проходил проводящий пучок. Спорангии сидячие или с короткой ножкой, слегка загнуты вовнутрь соруса. Кольцо U- или V-образное из нескольких рядов клеток. В стенке спорангия найдены гнезда механических клеток. Споры трехлучевые, шиповатые.

Порядок Botryopteridales. Ботриоптериевые

Ботриоптериевые близки к *Zygopteridales* по анатомическим признакам стеблей, филлофоров и черешков, но отличаются строением спорангиев, в чем они ближе к «настоящим» папоротникам (*Osmundales* и *Polypodiales*). В отличие от *Zygopteridales* спорадически появляются сифоностелия, пазушное ветвление, сорусы из большого числа спорангиев. Характерна неупорядоченность в соотношении стеблей, филлофоров и черешков. Нередко стебли отходят от филлофоров, филлофоры от черешков, могут быть только стебли и черешки. Наиболее примитивные ботриоптериевые еще не имели пластинчатых перышек, но у большинства родов они есть. Выделяется несколько семейств, отличающихся строением и расположением спорангиев, а также анатомическими признаками. У *Botryopteridaceae* спорангии или собраны в безлистные агрегаты, или располагаются на перышках, кольцо боковое многорядное. Спорангии *Tedeleaceae* имеют верхушечное кольцо (как у схизейных), сидят по краю модифицированных перышек или прикрепляются к конечным веточкам перисто ветвящегося органа. У *Sermayaaceae* перышки несут сорусы или нечеткие группы спорангиев на неизменных перышках, спорангии с косым кольцом (как у глейхенневых). Спорангии *Psalixochlaenaceae* такие же, как у *Botryopteridaceae*, но сидят на скошенных и уплощенных верхушках перисто ветвящихся осей. Трудно, сказать, связано ли сходство перечисленных семейств с разными семействами *Polypodiales* с соответствующей филогенетической преемственностью или с параллелизмом.

Семейство Botryopteridaceae. Хорошо изучен только род *Botryopteris* (С—P₁; рис. 28, а, № 1, 2, е—х). У примитивных видов интенсивно ветвящиеся оси «бесперышковые» (рис. 28, к), а у продвинутых несут перышки типа *Pecopteris* (рис. 28, и, м) или *Sphenopteris*. У самых древних форм к протостелической оси (она могла отходить от черешка) прикреплялись уплощенные филлофоры с эллиптической в сечении древесиной и одним протоксилемным пучком на адаксиальной стороне. У более молодых форм увеличивается число протоксилемных пуч-

ков, а поперечное сечение древесины постепенно становится омегообразным. У рода нет четкого различия между филлофорами и черешками в строении древесины. От радиально симметричных осей с цилиндрической ксилемой (стеблей) отходят черешки с эллиптическим до омегообразным сечением древесины, а от черешков, становящихся тогда филлофорами, отходят как черешки следующего порядка, так и оси со стеблевой древесиной. Ветвление может быть сложным и интенсивным. Оно дополняется воздушными корнями. В результате у некоторых видов образуется ложный ствол до 15 см в диаметре. Главная ось может быть сифоностелической. Спорангии сидели на концах ветвящихся осей и иногда образовывали огромные скопления (по несколько десятков тысяч спорангиев). Реже спорангии прикреплялись толстыми ножками к нижней поверхности перышка, покрывая его целиком. В однослойной стенке спорангия хорошо выделяется боковое кольцо с толстыми стенками. Раскрытие происходило вдоль стомия — узкой полосы тонкостенных клеток. Споры трехлучевые, гладкие или бугорчатые. Вероятно род окажется сборным. Одним из важных признаков, объединяющих его виды, служит омегообразное сечение древесины в черешках. Те виды, у которых спорангии сидели на поверхности перышка, по строению и расположению спорангиев сходны с осмундовыми. У *Botryopteris* и некоторых пермских осмундовых (*Zalesskya*, *Thamnopteris*) сходно строение стеблей (две концентрические зоны древесины). Возможно родство обеих групп. Близость к лептоспорангиатным папоротникам подчеркивается и довольно сложно устроенными волосками (рис. 28, х). В коре встречается сильно развитая секреторная система, сходная с секреторными каналами мараттиевых. Однако отмечались округлые (точечные) окаймленные поры на стенках трахеид (помимо лестничных и сетчатых), что не свойственно большинству лептоспорангиатных папоротников.

Род *Musatea* (С₁; рис. 28, а, № 4, 29, а) объединяет спороносные перья, ветвящиеся в одной плоскости со слегка уплощенными конечными веточками, на концах которых сидели группами по 4—6 вытянутые спорангии, возможно слабо сраставшиеся в основании. Стенка спорангия с утолщенными клетками, собранными в подобие продольного кольца. Споры трехлучевые. Стебли, филлофоры и черешки описывались как *Diplolobis* и *Metaclepsydropsis*.

Семейство Tedeleaceae. По строению и расположению спорангиев теделеевые сходны со схизейными, но анатомическое строение то же, что и у типичных *Zygopteridales*. Отмечено пазушное ветвление, неизвестное у схизейных и вообще *Polypodiales*.

Род *Tedelea* (С; рис. 29, б — е) по строению черешков (типа *Etapteris*) и развитым пластинчатым перышкам близок к *Corynepteris* (*Zygopteridaceae*), но перья были двурядными. Оси

имели анатомическое строение типа *Ankyropteris*. Поверхность осей, филлофоров и черешков в их нижней части была усеяна волосками и чешуевидными афлебиями. Видимо имелись ложные стволы из массы черешков и воздушных корней. Спорангии сидели группами по краю перышка. Утолщенные клетки кольца собраны на верхушке. К *Tedelea* близок род *Senftenbergia* (С—Р₁; рис. 29, и—л), долгое время включавшийся в схизейные, но имевший оси типа *Ankyropteris*. Стерильные вайи соответствуют форм-роду *Pecopteris*, в частности, *P. plumosa*.

Вайи этого вида сидели на стволах, отпечатки которых описываются как *Megaphyton* и нередко условно связываются с мараттиевыми. У *Senftenbergia* только стерильные вайи имеют перышки, а спорангии сидят на концах тонких уплощенных веточек, ветвление которых примерно повторяет ветвление жилок в стерильных перьях и перышках.

Семейство Psalixochlaenaceae (рис. 29, м—с). Строение спорангиев у псаликсохленовых такое же, как и у *Botryopteridaceae*, но они располагаются в сорусах на несколько расширенных и скошенных окончатиях перышек (рис. 29, о—с). Спорангий в сорусе созревает неодновременно. Стебли ветвятся дихотомически или латерально, в последнем случае ветвление пазушное. Протостела цилиндрическая с мезархной ксилемой. Листовые проводящие пучки абаксиально изогнуты (типа *Anachoropteris*) как в главном рахисе, так и в перьях. У *Psalixochlaena* пучки рахиса с двумя адаксиальными тяжами протоксилемы. Вайи перистые. К псаликсохленовым возможно относятся описанные по отпечаткам роды *Hymenophyllites*, *Boweria*, *Sturia* и др. Отмечается сходство с современными *Hymenophyllaceae*. Заметим, что по строению экзины гименофилловые считаются наиболее примитивными среди современных папоротников.

Семейство Sermayaceae. Спорангии собраны на перышках в нечеткие группы или правильные сорусы. Стенка с отчетливым косым или поперечным кольцом. У *Sermaya* и *Doneggia* черешки типа *Anachoropteris* (рис. 29, г—ф). Отмечалось дальнейшее усложнение поперечного сечения древесины черешка: края ксилемной пластины закручиваются вовнутрь или соединяются в кольцо, в середине которого лежит дополнительная пластина древесины; обнаружено отхождение черешков *Anachoropteris* от сифоностелических стеблей. Семейство *Anachoropteridaceae* лучше рассматривать как формальный надродовой таксон для фрагментов стеблей и черешков. Род *Sermaya* (С) установлен по петрификациям. Сидячие спорангии собраны в сорусы на нижней стороне перышек. Кольцо косое, двурядное. Споры трехлучевые, мелкоточечные. Вполне возможно, что *Sermaya* и *Oligocarpia* (род, установленный по отпечаткам спороносных перьев и известный до верхней перми; рис. 29, х—ш) — растения одного рода.

К сермайевым, возможно, относятся *Geperapteris* (см. сателлитные роды *Polypodiopsida*), *Discopteris* и *Grambastia*. Предполагают, что сермайевые были предками глейхениевых.

Порядок Marattiales. Мараттиевые

Мезозойские мараттиевые близки к современным и включаются в то же семейство *Marattiaceae*. Палеозойские мараттиевые, имевшие стволы типа *Psaronius*, предлагалось выделять в семейство *Psaropiaceae*. По мере исследования палеозойских родов вскрывается все большая их общность с современными. Мараттиевые и уховниковые (*Ophioglossales* здесь не рассматриваются) традиционно относятся к эвспорангиатным папоротникам. Стенка спорангия толстая многослойная, иногда с устьицами. Характерны синангии, иногда спрятанные в спорокарпии (двустворчатое вместилище). У современных форм спорангии могут быть и свободными, что считают производным признаком, не учитывая, что свободные спорангии известны и у карбоновых мараттиевых. Степень срастания спорангиев варьировала в течение всей истории порядка. Вайи современных и мезозойских родов цельные (редко), просто- или дваждыперистые, пальчатые. В карбоне и перми были вайи по крайней мере четыреждыперистые (типа *Pecopteris* и *Sphenopteris*). Стела от протостелы до очень сложной полициклической диктиостелы (*Psaronius*). Предполагают, что мараттиевые произошли от раннекарбоновых зигоптериевых, близких к *Corynepteris*.

Род *Scolecopteris* (С — Р; рис. 30, а — д, к) установлен для перьев последнего порядка, изученных на петрификациях и фитолеймах хорошей сохранности. Синангии радиальные, снабжены короткой толстой ножкой с проводящим пучком, сложены 3—6 (редко 7) спорангиями, сросшимися снизу или на всю длину. Стенка спорангия с внутренней верхней стороны однослойная, а в остальном двуслойная. Спорангии растрескивались по внутренней стенке и становились свободными. Синангии сидели в ряд по обе стороны от средней жилки перышка. Если перышки сливались, синангии сохраняли такое же положение по обе стороны от средней жилки слившихся перышек. Споры трех- или однолучевые, крупные (до 120 мкм) или мелкие (до 20 мкм), шиповатые, зернистые или бугорчатые, с характерной для мараттиевых перинией. Разные по размеру споры могут быть в одном спорангии. Минерализованные стволы принадлежат роду *Psaronius*, стерильные вайи — форм-роду *Pecopteris*. Фертильные вайи типа *Scolecopteris* и близкого к нему рода *Acaulangium*, представленные остатками, на которых нельзя изучить детали строения синангиев, относят к роду *Asterotheca* (рис. 30, л). Есть целая группа родов, сходных со *Scolecopteris* строением и расположением спорангиев. У этих родов синангии могут быть сидячими (*Acaulangium*, *Acithea* и др.), спорангии



Рис. 30. Мараттиевые (а—ш) и осмундовые (ш—я)

Средний (а—н, п, с, у, ф, ц) и верхний (о, х) карбон, верхняя перль (щ—ю, я, слева), средний—верхний триас (ч—ш), нижний мел (я, справа); США (а—д, к, м—п, с, ф—ц), Западная Европа (е—и, л, у, ч, ш), Австралия (щ), европейская часть СССР (ы—ю, я, слева), Южная Африка (я, справа); а—в — *Scolecopteris iowensis* Mat., (фертильное перо (а), спора (б) и рельеф ее экзины (в)); г, д — *S. mamayi* Mill., спора (д) и рельеф ее экзины (г);

почти свободными (*Eoangiopteris*), перышки сфеноптероидными (*Tetrameridium*, *Radstockia*). У других родов синангии эллиптические, погруженные в ткань листа (*Radstockia*, рис. 30, м, н; *Millaya*), сидят в два ряда по сторонам от средней жилки, закрывая всю поверхность перышка (*Danaeites-Orthotheca*) или расположены на верхушках лопастей пластинки перышка (*Chorionopteris*). Синангии мараттиевых эволюционировали от радиальных к билатеральным и от поверхностных к погруженным в толщу листа. По этим признакам считают самым продвинутым современный род *Danaea*. Хотя радиальные непогруженные синангии действительно старше билатеральных и погруженных, это преобразование произошло еще в карбоне (*Eoangiopteris* и *Millaya*) и не может служить критерием продвинутости современных форм.

Род *Psaronius* (C₂ — P; рис. 30, о — ц) объединяет петрифицированные стволы до метра в диаметре. Основной объем ствола сложен многочисленными плотно упакованными воздушными корнями, свободными по периферии ствола. Ближе к центру они объединялись участками, а затем и сплошной массой дополнительной псевдопаренхимной ткани (у современных мараттиевых воздушные корни свободны). Между корнями проходят черешки, обрывавшиеся по периферии ствола и оставлявшие рубцы (см. род *Caulopteris* среди сателлитных родов *Polypodiopsida*). Стебель обычно имел амфифлоюную сифоностелу в основании ствола, а выше развивалась очень сложная полициклическая диктиостела с широкими прорывами. В пределах рода выделяют группы видов по расположению черешков (спиральному, двумя, четырьмя или многими рядами). Изолированные минерализованные черешки относят к *Stewartiopteris* и *Stipitopteris*.

У рода *Danaeopsis* (T; рис. 30, ч, ш) вайи простоперистые, с длинными перьями, низбегающими на рахис. Вдоль пера пробегает толстая средняя жилка, боковые жилки вильчато

е — н — *Crossotheca crepinii* Zeill., стерильное (е) и фертильное (ж) перья, вид фертильного перышко (з), спора (и), к — *S. parvifolia* (M a n.) Mill., поперечный срез фертильного пера; л — *Asterotheca damesii* (Stur) Вго u s m.; м, н — *Radstockia kidstonii* T a u l., фертильное перо (м) и синангий (н); о — расположение проводящих пучков и полос склеренхимы (точки) на поперечном срезе стебля *Psaronius blickel* M o r g.; п — *P. simplicicaulis* D i M i c h. et P h i l l., изменение листового следа, склеренхимы (мелкие точки) и секреторных каналов (крупные точки) в глубине (внизу) и у поверхности (наверху) стебля; р — *Psaronius* (al. *Megaphyton*) с двурядным расположением перьев; с — *P. simplicicaulis*, листовой рубец. т — поперечное и продольное сечение *Psaronius*; у — часть листового следа *P. renaultii* Will.; ф — молодой стебель *Psaronius*; х — более зрелый стебель *Psaronius* с сильно развитой вторичной паренхимой (крап) между воздушными корнями; ц — проводящая система моноциклического *P. simplicicaulis*; ч, ш — *Danaeopsis marantacea* (P r e s l) H e e r, общий вид вайи (ч), жилкование и расположение спорангиев (ш); щ — *Palacosmunda williamsii* G o u l d, поперечный срез стелы и внутренней коры, сердцевина заштрихованы; ы — ю — *Thamnopteris schlehtendalii* (E i s e n w.) В г o p g п., поперечное сечение стебля с разными зонами древесины (крап), листовыми следами в коре и свободными черешками по периферии (ы), листовой след (э), изменение листового следа по мере следования наружу (ю); я — тип стелы у осмундовых (слева — *Thamnopteris*, справа — *Osmundacaulis*); линейка 50 см (р), 5 см (ч), 1 см (ж, с, ф — ц, ш, ы), 5 мм (п), 2 мм (м, щ), 1 мм (а, е, з, л, н, у, э, ю), 0,5 мм (к), 20 мкм (б, в), 10 мкм (д), 1 мкм (г)

делятся, изредка соединяются краевыми анастомозами. Спорангии сидят двойными рядами (линейными сорусами?). Споры трехлучевые, гладкие или мелкошиповатые. Анатомические признаки стеблей и вай неизвестны, поэтому принадлежность рода к мараттиевым нуждается в подтверждении.

Порядок *Osmundales*. Осмундовые

По способу развития и многослойной стенке спорангиев, группе утолщенных клеток вместо кольца, отсутствию сорусов и другим признакам, осмундовые занимают промежуточное положение между ботриоптериевыми и лептоспораангиантными папоротниками. Иногда осмундовые называются протолептоспораангиантными папоротниками. Стебли современных осмундовых невысокие, окутаны воздушными корнями и основаниями черешков от отмерших вай. Вайи просто- и дваждыперистые. Спорофиллы нередко сильно изменены и выглядят как бурая метелка. Сильный диморфизм вай известен с юры. Спорангии собраны в группы (не сорусы!) или покрывают участки нижней поверхности вай, у некоторых ископаемых видов устилают всю поверхность перышка. Спорангии крупные, с толстой короткой ножкой, раскрываются с помощью двух сближенных групп клеток с утолщенными стенками. У ископаемых форм может быть одна группа таких клеток. Споры округлые, трехлучевые, иногда прорастают в спорангии. Представленные в современной флоре лишь тремя родами, осмундовые были более разнообразными в прошлом. Несомненно осмундовые известны с триаса, к ним очень близки некоторые пермские роды. Ископаемые осмундовые известны по петрифицированным стволам (вайи которых не установлены) или по вегетативным и споросным вайям (стволы которых неизвестны).

По строению стволов ископаемые осмундовые близки к современным (рис. 30, щ—я). У позднепермских родов (*Thamnopteris*, *Zallesskya*, *Petcheropteris*, *Iegosigopteris*, *Palaeosmunda*) в центре ствола расположен стебель, окруженный компактным чехлом черешков и небольшим количеством воздушных корней. Стебель *Thamnopteris* (рис. 30, ы) и *Zallesskya* протостелический, с ксилемой, четко разделенной на внешнюю зону из сильно вытянутых лестничных трахеид и внутреннюю зону из более коротких трахеид, возможно функционировавших как водозапасающая ткань. Ксилема окружена сплошной флоэмой и эндодермой. Листовые следы (рис. 30, э, ю) отходили от внешней зоны ксилемы, но листового прорыва не образовывалось. Они проходили через многослойную кору и входили в черешки, постепенно меняя очертание в сечении от округлого до С-образного. У *Palaeosmunda* (рис. 30, щ) была хорошо развита сердцевина, а отхождение листовых следов сопровождалось листовым прорывом в кольце ксилемы, снаружи окруженной флоэмой. Такую «диктиоксилическую» эктофлойную си-

фоностелу М. Гирмер называл протодиктиостелой. Она характерна для современных родов. Среди мезозойских осмундовых рода *Osmundacaulis* (иногда применяется неверное название *Osmundites*) появляется (с раннего триаса) и настоящая диктиостела, т. е. амфифлойная сифоностела с листовыми прорывами. Такой стелярной организации у современных форм нет. У них лишь иногда возникают небольшие участки флоэмы и эндодермы внутри от ксилемного кольца, разбитого на множество тяжей.

Систематика петрифицированных стволов осмундовых строится по типам стелярной организации, строению коры, листовых следов, черешков (в них уже в перми появляются характерные для осмундовых секреторные клетки). При всем сходстве этих ископаемых стволов с современными их принадлежность к осмундовым не всегда очевидна. Листья, свойственные осмундовым достоверно известны лишь с триаса. Род *Todites* указывался и в перми, но без детальных исследований. В верхней перми Австралии стволы *Palaeosmunda* ассоциируют в захоронениях с листьями, спорношения которых не изучены. Но в Индии сходные листья, отнесенные к *Damudopteris* (рис. 31, х, ч), несут спорангии, отличающиеся от осмундовых и имеющие экваториальное кольцо, узкий длинный стомий и однослойную стенку. Спорангии собраны в нечеткие группы. Нельзя исключать, что в перми существовали роды, по строению спорангиев отличающиеся от прочих осмундовых и составляющие особое семейство. По строению и расположению спорангиев, а также морфологии спор *Damudopteris* напоминает ботриоптериевых, особенно *Sermaya* и некоторых *Botryopteris*.

Род *Todites* ($P_2?$, Т—J; рис. 31, а—д). Вайи дваждыперистые, перышки с перистым жилкованием. Стерильные вайи типа *Cladophlebis*. Фертильные перышки мельче стерильных. Многочисленные одиночные спорангии расположены вдоль жилки, иногда лишь вдоль средней жилки. Между спорангиями отмечались многоклеточные ветвящиеся волоски. Спорангии крупные, почти сидячие с верхушечной группой утолщенных клеток, раскрывались продольной щелью. Не вполне ясно соотношение с родами *Acrostichites* и *Acrostichides*.

В. А. Красилов относит к роду *Osmunda* листья, широко распространенные в юре Сибири и обычно описываемые как *Raphaelia diamensis*. Это дваждыперистые вайи с ланцетными перышками с перетянутым основанием и перистым жилкованием. Спорангии, внешне сходные с осмундовыми, описывались у карбоновых родов *Todeopsis* и *Kidstonia*, нуждающихся в более детальном изучении. Сателлитным родом можно считать *Anomopteris* (T_{1-2} ; рис. 31, ш, щ) со своеобразными афлебиями и многочисленными спорангиями на фертильных перышках, много редуцированных по сравнению со стерильными.



Рис. 31. Осмундовые (а—д), схизейные (е—н) и циатейные (о—ф), роды *Damodopterus* (х—ч) и *Anomopteris* (ш, щ)

Верхняя перья (х—ч), средний триас (ш, щ), средняя (а—д, ж, з, л—ф) и верхняя (и, к) юра, нижний мел (е); Западная Европа (а—д, ж—ф, ш, щ), США (е), Индия (х—ч); а — *Todites denticulatus* (Вг о г г п.), Кг а s s e г, фертильное перышко, снизу — схема прикрепления спорангиев; б — *T. (al. Cladophlebis) denticulatus*; стерильные перышки; в—д — *T. (al. Acrostichides) williamsonii* (Вг о г г п.), S e w., фертильное перышко (в), спорангий (г), спора (д); е — споры *Cicatricosisporites aralicus* (В о l k h.) В г e n n e r из спорангиев *Pelletixia amelguita* S k o g, дистальная (слева) и проксимальная (справа) стороны; ж—к — *Stachypteris spicans* Р о т., фертильное перышко (ж), спора (з), полностью (и) и частично (к) фертильные перья; л—н — *Klukia exilis* (P h i l.) R a c i b., общий вид вайи (л), спорангий (м), фертильное перышко (н); о—ф — *Contopteris hymenophylloides* (Вг о г г п.), S e w., стерильное перо (о) и перышки (п, р), фертильные перья (с, ф), индийский (г), спора (у); х—ч — *Damodopterus polymorpha* (F e i s t m.) P a n t e t. K h a g e, спорангий (х), фертильное перо (ц), спора (ч); ш, щ — *Anomopteris mougeotii* Вг о г г п., стерильная (снизу) и фертильная (сверху) части пера (ш), часть вайи с афлебиями (щ); линейка 1 см (л, о, ф), 5 мм (ш), 2 мм (б, в, ц), 1 мм (ж, и, к, и, п—с, ш), 200 мкм (а, т), 100 мкм (г, м, х), 10 мкм (д, е, з, у, ч)

Порядок *Polypodiales* (*Filicales*). Полиподиевые

Порядок полиподиевых понимается в объеме, соответствующем лептоспорангиатным папоротникам (*Filicales*) многих прежних систем [8, 11, 50], но с исключением осмундовых. В некоторых новейших системах [2] лептоспорангиатные папоротники делятся на несколько порядков и тогда полиподиевые охватывают лишь часть их семейств (например, *Gleicheniaceae*, *Matoniaceae*, *Dipteridaceae*, *Polypodiaceae*, *Grammitidaceae*). Ниже рассматриваются шесть укрупненных семейств, известных в ископаемом состоянии (*Schizaeaceae*, *Gleicheniaceae*, *Suatheaceae*, *Matoniaceae*, *Dipteridaceae*, *Polypodiaceae*) и имеющих спорангии с однослойной стенкой и отчетливым кольцом. Все это гомоспоровые папоротники (у современных *Platyzomataceae* в одних спорангиях 16 крупных спор, а в других 32 вдвое более мелких). Выбранные шесть семейств характеризуются следующими сочетаниями признаков. Если спорангии имеют косое кольцо и собраны в сорусы, лишенные индузии, то такие папоротники сближают с глейхениевыми. Спорангии схизейных не собраны в сорусы, кольцо верхушечное, индузии нет или его заменяет подвернутый край листа. У циатейных сорусы укрыты в чашевидных или двустворчатых индузиях, располагаются по краям или на нижней поверхности перышек. Если индузий отсутствует, можно руководствоваться другими признаками. У матониевых индузии зонтиковидные (пельтатные), т. е. состоят из ножки и щитка. Сорусы сложены одним кругом спорангиев. Характерны сетчатое жилкование и дихазальное ветвление вайи. Диптериевые сходны с матониевыми по общему облику вай, сетчатому жилкованию и строению сорусов, но лишены индузии (как и некоторые ископаемые матониевые). Сорусы сидят по всему листу внутри ячеек, образуемых анастомозирующими жилками, тогда как у матониевых сорусы тяготеют к средней жилке перышка. Кольцо у матониевых косое, а у диптериевых почти вертикальное. В семействе *Polypodiaceae* (в широком смысле) кольцо отчетливо вертикальное, а индузии очень разнообразны (пельтатные, чашевидные и др.).

Семейство *Schizaeaceae*. Современные и, видимо, ископаемые схизейные — травянистые формы, лианы. Обычно листья дифференцированы на спорофиллы и трофофиллы. Первые от лентовидных или дихотомически делящихся до перистых, лиановидных с неограниченно долго растущим рахисом. Спорофиллы нередко с редуцированной пластинкой, так что спорангии сидят на ответвлениях рахиса. В других случаях спорангии сидят вдоль края перышка. Спорангии не собраны в сорусы, раскрываются продольной щелью. Кольцо поперечное, верхушечное. Споры однолучевые или трехлучевые. Нередко к схизейным относят крупные дисперсные трехлучевые споры с ребристой экзиной, но подобные споры известны и у других папоротников.

Со схизейными связывают род *Cicatricosisporites* (рис. 31, е), установленный по дисперсным спорам и появляющийся на рубеже юры и мела. У других ископаемых родов (*Klukia*, *Stachypteris*) споры с бугорчатой или сетчатой экзиной (рис. 31, з). Вайи *Klukia* (J — K; рис. 31, л — н) дважды-четырежды-перистые. Спорангии прикрепляются боком на нижней стороне перышек по обе стороны от средней жилки, к которой обращены однорядным верхушечным кольцом. Вайи *Stachypteris* (J — K₁; рис. 31, ж — к) трижды-четырежды-перистые. Стерильные перышки с лопастным краем и перистым жилкованием, или узкие, почти игловидные. Спороносные перья (иногда спорангии занимают лишь часть перышка) с редуцированной пластинкой, имеют вид линейного колоска, состоящего из мелких треугольных перышек, на каждом из которых сидит крупный спорангий с верхушечным кольцом. К схизейным относятся также мезозойские роды *Ruffordia*, *Pellelixia* и др.

Семейство Gleicheniaceae. Важный признак глейхениевых — спорангии, собранные в сорусы без индузия. Спорангии крупные, раскрываются продольной щелью, кольцо косое. Стебли преимущественно протостелические. Для вай характерны неограниченный рост в длину и ложнодихотомическое ветвление. В месте ветвления рост главной оси подавляется, а боковые ответвления продолжают развиваться. К глейхениевым относятся мезозойские *Gleichenites* и *Gleichenoides*, возможно пермская *Chansitheca* и триасовый род *Mertensides*. Все они плохо изучены.

Семейство Cyatheaceae. Листья циатейных многократно перисторассеченные. За редкими исключениями сорусы спрятаны в хорошо развитых шаровидных, чашевидных или двустворчатых индузиях, сидят по краю перышек на концах жилок или на жилках в отдалении от края. Кольцо косое или почти вертикальное. Известны петрифицированные стволы с диктиостелическим или сифоностелическим строением и черешки (*Protocyathea*, *Ciboticaulis*, *Cyathodendron*, *Thyrsopterorachis*, *Cyathorachis* и др.). Стволы сходны с мараттиевыми (*Psaronius*) мощным покровом из воздушных корней и, отчасти, стелярной организацией. Современный род *Dicksonia* известен с юры, а *Cyathea* — с палеогена. Из вымерших родов отметим *Coniopteris*, *Eboracia*, *Kylikopteris*, *Gonatosorus*, *Disorus* и *Alsophilites*. Вайи *Coniopteris* (J—K; рис. 31, о—ф) дважды-трижды-перистые, с тонкими, часто окрыленными стержнями и сфеноптероидами перышками, обычно надрезанными на лопасти, иногда глубокие. Спороносные перышки, занимающие все перо или его нижнюю часть, редуцированы. По краю или на верхушке перышка располагаются округлые сорусы (по одному на перышко или лопасть) с двустворчатым, чашевидным или почковидным индузием. На дне его сидят многочисленные спорангии с косым кольцом. Споры трехлучевые, треугольные, с тонкой гладкой экзиной.

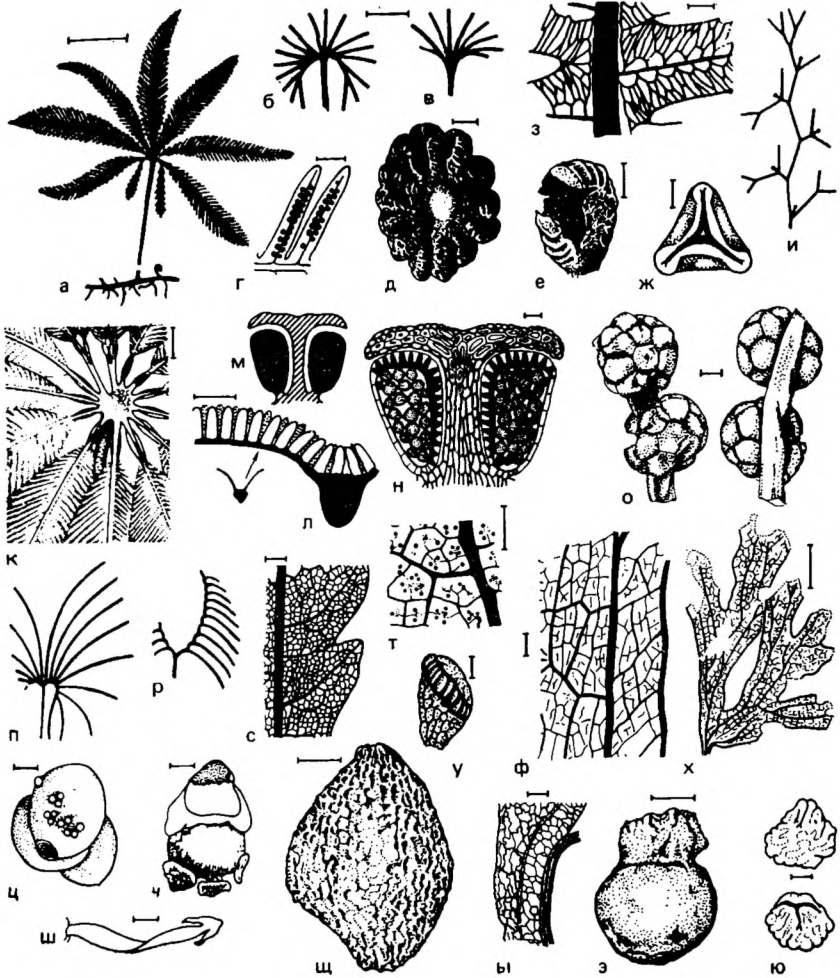


Рис. 32. Матониевые (а—о), диптериевые (п—х); марсиллиевые (ц), азолло-
вые (ч—э) и сальвиниевые (ю)

Верхний тряс (а—ж), юра (з, с—х), нижний (к—о) и верхний (щ—э) мел, неоген (ц—ш, ю); США (а—ж), Западная Европа (з, к—о, т—х), юг европейской части СССР (с, ц—ш, ю), Западная Сибирь (щ—э); а—ж — *Phlebopteris smithii* (D a u g h.) A r n., вайя (а), ветвление рахиса (б, в), споронские перья (р), сорус (д), спорангий (е), спора (ж); з — *P. polypodioides* В г о п г н., жилкование; и — ветвление стебля *Phanerogorus*; к—о — *Weichselia reticulata* S t o k e s e t W e b b., прикрепление перьев к рахисам (л), сорус, спорангии зачернены (м), продольный разрез соруса (н), шаровидные собрания сорусов (о); п, р — ветвление рахиса у *Clathropteris* и *Thaumatopteris* (п) и *Dictyophyllum* (р); с — жилкование *Dictyophyllum acutlobatum* F. В г а u n.; т, у — *D. rugosum* L. e t H., жилкование фертильного пера, места прикрепления опавших спорангиев отмечены точками (т), спорангий (у); ф, х — *Hausmannia dichotoma* D u n k e r, жилкование (ф) и общий вид листа (х); ц — *Marsilia* sp., мегаспоры с прилипшими микроспорами; ч, ш — *Azolla tomentosa* N i k., мегаспора с массулами (ч) и глохидий (ш); щ—э — *Azinia paradoxa* В a l., спорокарпий с плавательным аппаратом, покрытым стенкой спорангия (щ), разрез мегаспоры, покрытой слоем плавательного аппарата (ы), мегаспора без плавательного аппарата (э); ю — *Salvinia cerebrata* N i k., мегаспора с дистальной (наверху) и проксимальной (снизу) линейка 10 см (к), 5 см (а), 1 см (б, в, л, х), 5 мм (с), 2 мм (г, з), 1 мм (т, ф), 200 мкм (д), 100 мкм (е, н, о, у, ц—щ, э, ю), 10 мкм (ж, н).

Семейство Matoniaceae. Ископаемые матониевые (10—12 родов) известны с пермо-триаса по стерильным и фертильным вайям и петрифицированным корневищам. Вайи трех основных типов. У вай типа *Matonia* (рис. 32, а—в) главный рахис делится на верхушке вильчато. От каждой из ветвей, отгибающихся назад, отходят вверх несколько перьев (это дихоподий, состоящий из двух односторонних акроскопических симподиев). Вайи типа *Phanerosorus* (рис. 32, и), внешне сходные с глейхениевыми (*Lygodium*), имеют неограниченный рост и ложнодихотомическое ветвление. В месте ветвления рахис трифуркурует, после чего рост средней оси подавляется, а боковые оси продолжают расти до следующего ветвления по тому же образцу.

Вайи типа *Weichselia* (рис. 32, к) крупные, дваждыперистые, прикреплялись к верхушке ствола компактной розеткой. Перышки матониевых треугольные, серповидные или линейные, прикрепляются всем основанием, прочерчены средней жилкой. Боковые жилки ветвятся и нередко анастомозируют. Особенно характерны анастомозы вблизи места прикрепления сорусов, сидящих в ряд по обе стороны от средней жилки, обычно недалеко от нее. В коротких перышках может быть всего один — два соруса. Индузии зонтиковидные. Роды без индузии (*Phlebopteris*, *Piazopteris* и *Nathorstia*) включаются в матониевые по облику вай, расположению сорусов, строению спорангиев (с почти вертикальным кольцом) и спор. Минерализованные корневища относят к *Paradoxopteris*, *Yetzopteris*, *Alstaettia* и *Matoniopteris*. Они легко узнаются по полициклическому строению из концентрических меристел. Листовые следы С-образные.

Род *Phlebopteris* (Т — К; рис. 32, а — з). Перья, отходящие от отогнутых назад ветвей главного рахиса, несут длинные линейные или более короткие изогнутые вперед перышки. От средней жилки перышка отходят боковые жилки, соединяющиеся анастомозами. Сорусы расположены в ряд по обе стороны от средней жилки, состоят из 5—16 спорангиев, сидящих по кругу на небольшом возвышении. Кольцо почти вертикальное.

Род *Weichselia* (J — K; рис. 32, к — о). Перышки толстые, ксероморфные, пекоптероидные, с сетчатым жилкованием, прикреплены к верхней стороне рахиса, так что перо в сечении V-образное, а вайя выглядит пловчатой. Сорусы собраны в шаровидные гроздья по 12—44, прикрепляющиеся к безлистному рахису с одной стороны. Индузии отдельных спорангиев смыкаются краями, так что все спорангии (около 12 на сорус) оказываются спрятанными внутри. Почти вертикальное кольцо расположено с одного бока спорангия и обращено к ножке индузии. Споры субтреугольные, трехлучевые, лучи окаймлены с обеих сторон утолщением экзины. Возможно род принадлежит особому семейству.

Семейство Dipteridaceae. Диптериевые близки к матониевым (возникали сомнения в самостоятельности этих семейств). Вайи похожи на матониевые, но при дихотомическом ветвлении главного рахиса образующиеся ветви изгибаются вверх (и иногда продольно скручиваются), а свои перья отдают вниз (рис. 32, п, р). Перья в разной степени срastaются. Жилкование сетчатое (рис. 32, с). Фрагменты перьев можно принять за листья покрытосеменных. В ячейках, образуемых третичными жилками, помещаются лишенные индузия сорусы (рис. 32, т), в которых спорангии расположены беспорядочно (в отличие от кругового расположения у матониевых). Кольцо от отсого до почти вертикального (рис. 32, у). В последнем случае диптериевые сближаются с полиподиевыми. Высказывалось мнение, что мезозойские роды, традиционно включаемые в диптериевые следует сближать из современных растений не с *Dipteris*, а с *Cheiropleuria* (Polypodiaceae). Ископаемые диптериевые представлены родами с не вполне четкой диагностикой, — *Clathropteris* (рис. 32, п), *Dictyophyllum* (рис. 32, р — у), *Thaumatopteris*, *Camptopteris*, *Goepfertella*, *Kenderlykia*, *Apachea*. Это большей частью триасовые и юрские растения.

У вай *Hausmannia* (Т₃ — К; рис. 32, ф, х) слышнее перьев приводит к тому, что у некоторых видов образуются двулопастные вайи с цельными или надрезанными краями. У других видов вайи по рассеченности приближаются к *Clathropteris*, у третьих доли делятся дихотомически. Жилкование сетчатое. Сорусы располагаются в ячеях жилкования по всей нижней поверхности вайи.

Семейство Polypodiaceae. Семейство полиподиевых в широком смысле включает папоротники нередко выделяемых семейств Aspleniaceae, Adiantaceae, Grammitidaceae, Aspidiaceae и Pteridaceae. Их общие черты — вертикальное или неполное кольцо, мелкие спорангии, споры немногочисленные (меньше 100), обычно однолучевые. Из кайнозоя и отчасти мезозоя описано много современных родов (*Acrostichum*, *Asplenium*, *Adiantum*, *Onoclea*, *Polypodium*, *Pteris*, *Woodwardia* и др.). Некоторые ископаемые роды очень близки к современным (*Eorhachis* — к *Acrostichum*, *Dennstaedtiopsis* — к *Dennstaedtia*). К полиподиевым относятся *Polypodites*, *Aspidites*, *Teihardia*, *Vargolopteris*, *Onychiopsis*, *Adiantopteris* и другие роды. Семейство достоверно известно с юры.

Порядок Marsiliales. Марсилиевые

Марсилиевые включают современные роды *Marsilia*, *Pilularia* и *Regnellidium*, известные в палеоген-неогеновых отложениях (*Marsilia* указывалась и в верхнем мелу), а также палеогеновый род *Rodeites*. Листья состоят из четырех (*Marsilia*) или двух (*Regnellidium*) листочков с веерным жилкованием, похожих на клеверные, или линейные, почти шиловидные (*Pilularia*). Главная особенность порядка — спорокарпии, т. е.

замкнутые вместилища сорусов, состоящих из микро- и мегаспорангиев. В мегаспорангиях развивается по одной мегаспоре (рис. 32, ц). Ископаемый материал не дополняет характеристику порядка.

Порядок *Salviniales*. Сальвиниевые

Эти папоротники плавают на поверхности воды. Фертильные листья подводные, несут мужские и женские сорусы (микро- и мегасорусы), заключенные в замкнутый округлый индузий. Микроспоры погружены в пенистую массу (массулу), сопровождающую и мегаспоры в качестве плавательного аппарата. В мегаспорангиях развивается одна мегаспора. Семейства выделяются по строению вегетативных листьев, строению индузия (однослойный у *Azollaceae* и двуслойный, с полостью между слоями у *Salviniaceae*), количеству мегаспорангиев в сорусе и другим признакам. Иногда всех сальвиниевых относят к одному семейству. В ископаемом состоянии известны изолированные мегаспоры с характерными массулами, реже попадаются вегетативные и фертильные листья.

Семейство *Salviniaceae*. Единственный род *Salvinia* (рис. 32, ю) известен с позднего мела. У ископаемых сальвиний известны амфиспорангиатные сорусы, в которых сочетаются мега- и микроспорангии.

Семейство *Azollaceae*. У азолловых микроспоры объединены массулой, иногда отвечающей целому спорангию. У многих видов над поверхностью массулы выступают волоски с зубринами — глохидии (рис. 32, ш), которыми массулы с микроспорами цепляются к плавающим мегаспорам. В мегаспорангии развивается по одной мегаспоре. Каждая мегаспора (рис. 32, ч) соединена с несколькими массулами. Одни окружают ее с дистальной стороны, а другие в виде поплавок собраны по 3—9 с проксимальной стороны. Обычно встречаются лишь массулы с глохидиями и микроспорами и мегаспоры с поплавками, реже мегаспоры с прикрепленными массулами, несущими микроспоры. Единственный современный род *Azolla* известен с раннего мела. К нему близки известные по мегаспорам и массулам с микроспорами позднемеловые роды *Parazolla*, *Azollopsis*, *Azinia* и др. У *Azinia* (рис. 32, щ—э) индузии с плотной оболочкой описывались как спорокарпии, содержащие микро- и мегаспорангии. Поэтому *Azinia* выделялась в особое семейство *Aziniaceae*. Есть косвенные данные, что обоопые сорусы были и у других позднемеловых азолловых.

САТЕЛЛИТНЫЕ РОДЫ КЛАССА *POLYPODIOPSIDA*

Из приводимых ниже родов одни (*Caulopteris*, *Pecopteris*, *Latopteris*, *Cladophlebis*) заведомо сборные, объединяющие виды разных семейств, порядков и даже классов. Остальные роды ближе к естественным, но судить об их положении в си-

стеми трудно. Род *Sphenopteris* рассмотрен среди сателлитных родов классов Ginkgoopsida и Cycadopsida.

Род *Caulopteris* (D₂—P; рис. 33, а) объединяет ядра и отпечатки стволов палеозойских древовидных папоротников. На поверхности располагаются по спирали или расставленными ортостихами рубцы от опавших вай нередко с четким контуром листового следа. Между рубцами могут сохраняться отпечатки воздушных корней, отчего поверхность ствола выглядит продольноребристой. Такие стволы чаще всего соответствуют роду *Psaronius* (Marattiales), но некоторые могли принадлежать зигоптеридиевым и иным папоротникам. Сходные стволы,

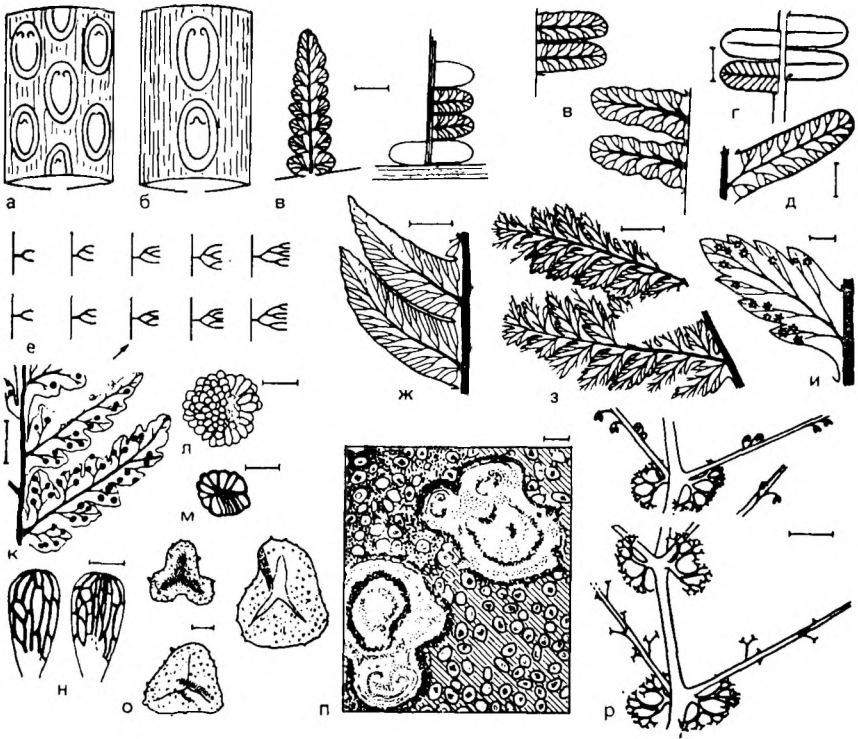


Рис. 33. Сателлитные роды класса Polypodiopsida

Средний девон (р), средний — верхний карбон (а—д), нижняя (к—о) и верхняя (з, и) пермь, нижний мел (ж, п); Евразийская палеофлористическая область (а—д), Бурейнский бассейн (ж), Кузбасс (з—о), Мугоджары (п), о-ва Шпицберген (р); а — *Caulopteris*; б — *Megaphyton*; в — *Pecopteris pennaeformis* Вгongп.; г — *P. arborescens* (S ch l.) Вгongп.; д — *P. (al. Lobatopteris) corsinii* W a g l e r.; е — последовательность ветвления жилок у *Pecopteris* (верхний ряд) и *Lobatopteris* (нижний ряд), стрелкой показана главная стадия, различающая оба типа жилкования; ж — *Cladophlebis serrulata* S a - m u l.; з, и — *Prynadaopteris karpovii* R a d c z.; общий вид вайи (з) и спорносное перо (и); к—о — *Geregrpteris imitans* (N e u b.) S. M e u e n, фертильное перо (к), сорус с частично удаленными спорангиями (л), вид спорангия сверху (м) и сбоку (н), споры из одного спорангия (о); п — *Tempskya rossica* K i d s t. et G w. - V a u g h., разрез участка ложного ствола с двумя ветвящимися стеблями и воздушными корнями (корневые волоски показаны в левом верхнем углу, в других местах занятое ими пространство заштриховано); р — *Protocephalopteris praecox* (H o g) A l a n.; линейка 1 см (з, р), 5 мм (ж, к), 2 мм (в—д, и, п), 0,5 мм (л), 100 мкм (м, н), 10 мкм (о)

но с двумя вертикальными рядами рубцов, относят к *Megaphyton* (рис. 33, б; если контур проводящего пучка на рубце открытый сверху или закрытый и овальный), *Artisophyton* (если контур закрытый с глубокой вырезкой снизу) или другим родам.

Род *Pecopteris* (с карбона; рис. 33, в—е) введен для стерильных сложноперистых вай ископаемых папоротников, имеющих прямые или слабо изогнутые перышки, прикрепляющиеся к рахису широким или слабо перетянутым основанием. Край перышек цельные или лопастные, жилкование перистое, средняя жилка отчетливая, прослеживается далеко в направлении верхушки или доходит до нее. Боковые жилки от простых до дихотомирующих несколько раз. После первого деления боковой жилки ее ветви снова делятся примерно на одном и том же расстоянии от первого деления (в отличие от *Lobatopteris*, рис. 33, е). Предлагалось в состав рода *Pecopteris* включать только виды с простыми или однажды вильчатыми боковыми жилками, относя остальные виды (при условии выделения рода *Lobatopteris*) к *Polymorphopteris*. Разные виды *Pecopteris*, судя по ассоциирующим фертильным ваям, принадлежат зигоптериевым, ботриоптериевым, мараттиевым, осмундовым и разным семействам Polypodiales. Листья типа *Pecopteris* обычны и у современных папоротников. Встречаются папоротники, промежуточные по строению перышек между *Pecopteris* и другими форм-родами. Иногда их относят к особым форм-родам. Так, род *Ovopteris* включает вайи, промежуточные между *Pecopteris* и *Sphenopteris*. У *Lobatopteris* (с карбона; рис. 33, д, е) строение вай такое же, как и у *Pecopteris*, но вторичные жилки ветвятся иначе. После первого деления одна ветвь делится снова, а затем делится образовавшаяся внутренняя ветвь. Возникает «лобатоптероидное» жилкование, которое в ходе онтогенеза может далее усложняться, так что в развитых перышках с интенсивно ветвящимися жилками разница в жилковании *Lobatopteris* и *Pecopteris* затушевывается.

Род *Cladophlebis* (с перми; рис. 33, ж). Вайи сложноперистые, стерильные. Перышки серповидно изогнуты, в остальном сходны с *Pecopteris*. Некоторые виды имеют жилкование как у *Lobatopteris*. Предлагалось выделять в отдельные роды вайи с видоизмененными базальными перышками перьев и иными специфическими признаками. Ассоциирующие фертильные вайи принадлежат осмундовым, матониевым, полиподиевым и иным папоротникам. Многие современные папоротники имеют вайи типа *Cladophlebis*.

Род *Prynadaeopteris* (С—Р; рис. 33, з, и). Стерильные вайи соответствуют форм-родам *Pecopteris*, *Sphenopteris* и *Ovopteris*. Перышки часто глубоко рассечены и принимают облик мелких перьев. Род включает спорофиллы плохой сохранности или недостаточно изученные. Сорусы мелкие, с небольшим количеством спорангиев.

Род *Geperapteris* (P; рис. 33, к—о) включает спорофиллы того же типа, что и у *Prynadaeopteris*, но с более полной характеристикой сорусов, спорангиев и спор. Сорусы округлые, сложены многочисленными (до 60 и более) грушевидными или эллиптическими сидячими спорангиями. Стенка спорангия однослойная, в большей верхней части спорангия сложена толстостенными клетками. Стомий состоит из немногих рядов узких клеток. Споры трехлучевые, округло-треугольные, с небольшими шипиками или конусами. Род близок к разным родам порядка *Botryopteridales* (*Doneggia*, *Discopteris*, некоторым *Botryopteris* и др.).

Род *Tempskya* (K; рис. 33, п) иногда выделяется в отдельное семейство. Ложный ствол диаметром до 50 см и длиной до 6 м состоит из сотен стеблей, проходящих в плотной массе придаточных корней с корневыми волосками. В нижней части ствола наблюдались только корни. От сифоностелических стеблей диаметром до 4 мм отходят тонкие (1 мм) черешки. Видимо облиственной была лишь верхняя часть ствола. В некоторых местонахождениях стволы ассоциируют с мелкими вайями, описывавшимися как *Anemia fremontii*. Спорангии, застрявшие в массе корней и стеблей, различного типа, в том числе и сходные со схизейными.

Род *Protocephalopteris* (D₂; рис. 33, р). Главная ось зигзагообразная. Ветки попарно прикрепляются попеременно то к одной, то к другой стороне оси. У основания ветки от оси отходят дихотомически разделенные афлебии. Ветки прямые, несут парные боковые органы, которые тоже прикрепляются попеременно то с одной, то с противоположной стороны ветки. Стерильные боковые органы дихотомируют дважды, а фертильные — один раз и заканчиваются висячими спорангиями. Общим обликом род напоминает *Rhacophyton* (*Zygopteridales*).

КЛАСС PROGYMNOSPERMOPSIDA. ПРОГИМНОСПЕРМОВЫЕ

Открытие прогимноспермовых связано с установлением органической связи давно известных растений, а именно вай рода *Archaeopteris* (они принимались за гетероспоровых папоротников) и стволов рода *Callixylon* (их относили к голосеменным порядка *Cordaitales*). Органическая связь этих частей была доказана в 60-х годах Ч. Беком, а затем неоднократно подтверждена. Прогимноспермовые знакомят нас со своеобразным сочетанием признаков: вегетативные органы и терминальные спорангии как у тримерофитовых или примитивных папоротников (кладоксилеевых, зигоптериевых), вторичная древесина как у голосеменных, развивается в протостелических или эвстелических осях. Наиболее примитивные роды отличаются от наиболее продвинутых тримерофитовых только расчленением протостелы и/или присутствием вторичной древесины. Спорангии тримерофитовых (*Psilophyton*) и некоторых прогимноспермо-

вых (*Tetraxylopteris*, *Protopytis*) устроены почти одинаково. Наиболее продвинутые гетероспоровые роды достигают уровня организации голосеменных во всех органах, кроме репродуктивных.

От раннедевонских тримерофитовых через среднедевонские протоптеридиевые к археоптериевым и протопитиевым и далее к голосеменным (каламопитиевым и лагеностомовым) наблюдаются следующие морфологические преобразования: 1) переход от протостелы к эвстеле [22] с параллельным образованием все более мощной вторичной древесины, 2) увеличение числа протоксилемных пучков в главной оси, 3) планация боковых систем побегов и срастание их в листовые пластинки, 4) развитие правильного филлотаксиса, 5) концентрация спорангиев на специализированных боковых ветках и иногда переход их на перышки, 6) образование сначала стробилоподобных агрегатов фертильных перышек, а затем хорошо оформленных стробилов, 7) появление гетероспоровости и редукция числа мегаспор в мегаспорангиях, 8) образование дистальной полости (кавы) у микроспор. Эти процессы протекали асинхронно. В разных родах можно видеть различные сочетания примитивных и продвинутых признаков, что затрудняет классификацию прогимноспермовых и их отграничение от смежных таксонов.

В пределах класса намечаются четыре группы. Одна из них имеет постоянно протостелические оси (порядок *Protopteridiales*), а две другие — эвстелические, с двурядным (порядок *Protopytiales*) и спиральным (порядок *Archaeopteridales*) расположением веток. Роды *Protopteridiales* гомоспоровые, у *Protopytiales* гетероспоровость плохо выражена, а у *Archaeopteridales* и *Noeggerathiales* — совершенно отчетливая. Порядок *Noeggerathiales* отнесен к *Progymnospermopsida* условно, преимущественно по причине предполагаемой филогенетической связи с *Archaeopteridales*. Есть роды, у которых не известен нужный комплекс признаков. Так, род *Oocampsa* (начало D_2) внешне сходен с тримерофитами и ранними прогимноспермовыми. Его споры с оторочкой, возможно отражающей начало расслоения экзины и образования кавы, что сближает *Oocampsa* с *Rellimia*, но неизвестно, была ли у этого рода вторичная древесина. Род *Chaleuria* (D_2) гетероспоровый, причем споры двух размерных классов встречаются в одном спорангии. По прочим признакам нельзя решить, принадлежат ли *Chaleuria* прогимноспермовым, кладоксилеевым или зигоптериевым. Анатомия осей неизвестна. Роды *Cairoa*, *Proteokalon*, *Sphenoxylon*, *Palaeopytis* и некоторые другие включаются в прогимноспермовые условно, так как они описаны по изолированным минерализованным фрагментам осей, причем характер боковых стерильных органов и спороношений неизвестен.

Порядок Protopteridiales (= Aneurophytales). Протоптеридиевые

Протоптеридиевые (рис. 34) ошибочно считались наиболее примитивными прапапоротниками, давшими начало зигоптериевым. Достаточно полно изучены *Rellimia* (al. *Protopteridium*; рис. 34, к—н), *Tetraxylopteris* и *Aneurophyton*, несколько хуже — *Triloboxylon*. С протоптеридиевыми сближаются упоминавшиеся девонские роды *Cairoa*, *Proteokalon* и *Sphenoxylon* (возможный синоним *Tetraxylopteris*). К ним близки раннекарбоновые роды *Stauroxylon* и *Palaeopitys*, известные по фрагментам минерализованных осей и может быть принадлежащие примитивным каламопитиевым или лагеностомовым. Род *Eospermatopteris* установлен для отливов крупных стволов, вероятно имевших ветки типа *Aneurophyton*.

Оси протостелические, первичная древесина в сечении трехлопастная, треугольная или крестообразная (рис. 34, а—е). В более тонких осях контур ксилемы округляется, количество лопастей уменьшается. В конечных веточках проводящие пучки округлые или линзовидные. Протоксилема (рис. 34, и) эндархная, в виде отдельных изометричных гнезд в центре стелы и у концов лучей или вытянутых прерывистых пластин внутри стелы (высказывалось мнение, что эти пластины сложены радиально вытянутыми клетками метаксилемы). Вторичная древесина (рис. 34, б) развивалась в более толстых осях, имеющих также и перидерму, что свойственно растениям с вторичной древесиной и несвойственно папоротникам (кроме *Ophioglossales*). Трахеиды вторичной древесины несут округлые или многоугольные окаймленные поры на всех стенках. Лучи однорядные, высокие. Вторичная древесина отсутствует у рода *Reinmannia* (D₂; рис. 34, а, № 2), который по прочим признакам близок к формам с вторичной древесиной (особенно *Cairoa*). Ветвление осей попарно-перекрестное (*Tetraxylopteris*; рис. 34, в, г), спиральное (*Rellimia*, *Triloboxylon*, *Reinmannia*, *Aneurophyton*), двурядное с чередующимися парными и одиночными ветками (*Proteokalon*). Конечные ответвления делятся дихотомически в разных плоскостях или в одной плоскости и тогда уплощаются (*Triloboxylon*; рис. 34, е—и). Если бы они сливались, то их можно было бы считать листьями. Такие уплощенные образования назывались плосковетками.

Спорангии эллиптические, собраны группами, иногда большими массами на многократно ветвящихся системах осей, обычно изгибающихся в сторону главной оси, к которой направлены ответвления (рис. 34, г, д, м, н). Спороносные веточки *Triloboxylon* небольшие (рис. 34, ж) и сидят по спирали непосредственно на более толстых осях между ветками. Гетероспоровость не обнаружена. Споры округлые, трехлучевые. Сэскина отслоена в виде кавы, охватывающей всю дистальную сторону (рис. 34, к, л).

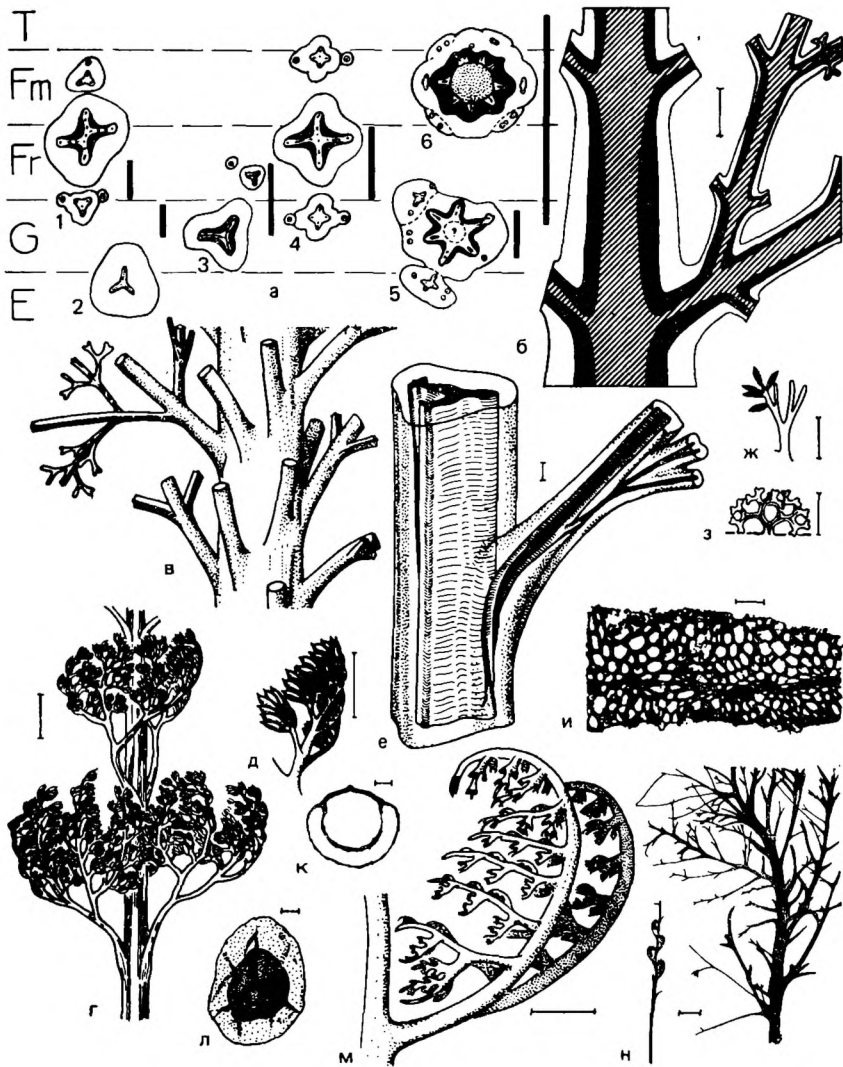


Рис. 34. Протоптеридиевые (а, № 1—4, б—н) и археоптериевые (а, № 5, 6)

Средний (к, м, н) и верхний (б—и, л) девон; США (б—н, л), Западная Европа (к, м, н); а — схема анатомического строения осей разного порядка и стратиграфическое распространение родов, вторичная древесина зачернена, сердцевина показана крапом (Т — турне, Fm — фамен, Fr — фран, G — жвет, E — эйфель; 1 — *Proteokalon*; 2 — *Reinmannia*; 3 — *Triloboxylon*; 4 — *Tetraxlopteris*; 5 — *Actinoxylon*; 6 — *Archaeopteris*); б—д — *Tetraxlopteris schmidtii* В е с к, первичная (штриховка) и вторичная (зачернение) древесина в осях разного порядка (б), вегетативный побег (в), спороносный побег (г) и его веточка (д); е—и — *Triloboxylon ashlandicum* M a t t. e t V a n k s, расположение древесины в осях (е), фертильный придаток (ж), листоводобный придаток (з), древесина в одном из сегментов стебля с выгнутым участком протоксилемы (и); к—н — *Rellimia thomsonii* (D a w s.) L e s l. e t V o p., споры в сечении (к) и в полярном положении (л), фертильные ветки с удаленными спорангиями (м), фрагменты фертильного (слева) и стерильного (справа) экземпляров (н); линейка 1 см (б, г, н), 5 мм (д, ж, з, м), 1 мм (е), 100 мкм (и), 20 мкм (к, л)

Порядок Protopytales. Протопитиевые

Известен единственный род *Protopytis* (C₁; рис. 35, а—в). Это древовидные растения со стволами до полуметра в поперечнике. Вторичная древесина массивная (в корнях не обнаружена), типично голосеменной структуры. Радиальные стенки трахеид с одно-многорядными округлыми окаймленными порами. Лучи однорядные, высотой в 2—3 клетки или двурядные, высотой до 15 клеток. Эллиптическая в сечении сердцевина окаймлена метаксилемой. Протоксилемные пучки расположены на концах парных выступов метаксилемы, вдающихся в сердцевину в суженных ее частях. Филлотаксис чередующийся, двурядный. Два ответвления осевых пучков сливаются в листовой след. Облик фотосинтезирующих органов неизвестен. Спороклады ветвятся перисто-дихотомически. Спорангии терминальные, эллиптические, с оттянутой верхушкой, раскрывались продольной щелью. Споры в одних спорангиях в среднем 80 мкм в диаметре, в других — около 150 мкм, в третьих — промежуточные. Самые крупные — 355 мкм в диаметре. Как и у протоптеридиевых, споры трехлучевые с дистальной кавой.

Порядок Archaeopteridales. Археоптериевые

Археоптериевые отличаются от протоптеридиевых эвстелическими осями, от протопитиевых преимущественно спиральным филлотаксисом, а от обеих этих групп — ярко выраженной гетероспоровостью. По строению древесины и организации стебля и корня археоптериевые достигли уровня примитивных голосеменных. У некоторых археоптериевых уже имеются развитые листовые пластинки. Хорошо изучен только род *Archaeopteris*. Роды *Siderella*, *Actinopodium* и *Actinoxylon* (рис. 34, а, № 5) известны по фрагментам петрифицированных осей с двурядным чередующимся (у *Siderella* и, видимо, *Actinopodium*) или спиральным (у *Actinoxylon*) ветвлением осей. Листья или листоподобные рассеченные органы прикреплялись к веткам спирально, двурядно или попарно-перекрестно. Роды *Svalbardia* и *Eddya* могут быть синонимичны с *Archaeopteris*. Выделение семейств преждевременно.

Род *Archaeopteris* (D₃—C₁; рис. 35, д, м, о—ц) объединяет крупные деревья со стволами диаметром до метра и более. Обломки петрифицированных стволов относят к роду *Callixylon* (рис. 35, е—л). Радиальные стенки трахеид вторичной древесины покрыты округлыми окаймленными порами без торуса, собранными в группы, которые на смежных трахеидах образуют непрерывную радиальную полосу. Полосы с порами на радиальных срезах чередуются с полосами без пор (рис. 35, е). В поздней древесине слоев прироста меньшее число более мелких пор встречается на тангентальных стенках (как у некоторых хвойных). Корни протостелические, с четырехлучевой метаксиле-



Рис. 35. Протопитиевые (а—в) и археоптериевые (г—ц)

Нижний карбон (а—в), средний — верхний (г) и верхний (д—ц) девон; Западная Европа (а—в), о-ва Шпицберген (г), Северная Америка (д—ц); а — *Protopitys scotica* Walt., спорозонный побег; б — *P. buchiana* Гоерр., строение стебля (радиальные линии — вторичная древесина, метаксилема — крап; протоксилема — черные точки); в — *P. scotica*, трахеида вторичной древесины с окаймленными порами; г — *Svalbardia polymorpha* Н & Г., вегетативный побег; д — *Archaeopteris macilenta* Lesq., ветка, покрытая основаниями листьев; е—и — *Callitylon newberryi* (D a w s.) E l k. et W i e l., радиальный срез вторичной древесины (е), окаймленные поры (ж), поры поля перекреста (з), группа

мой, каждый луч которой завершается двумя протоксилемными пучками. Стволы имеют перидерму и широкую сердцевину, иногда поперечно септированную. По периферии сердцевины располагаются первичные проводящие пучки, сокращенно называемые симподиями. От них отходят наружу листовые следы (рис. 35, н). Места их отхождения складываются в правильную восходящую спираль. Иногда правильность спирали нарушается из-за неодинаковой густоты листьев на разных сторонах оси. Проводящие пучки веток и листьев входят в единую систему филлотаксиса, но ветки и листья приурочены к разным ортостихам (рис. 35, д). Верхушка ветки предпоследнего порядка облиствена так же, как и ветки последнего порядка, они сидят двумя рядами, между которыми видны неясные рубцы от опавших листьев. В каждую ветку входил один пучок. Он повторно тангентально делился. Возникал цилиндр из симподиев, внешние ответвления которого направлялись в листья. В основание листа входит одна жилка, затем повторно дихотомирующая. Листовая пластинка цельная или рассеченная, иногда на нитевидные доли. Хотя листья располагались спирально или попарно-перекрестно, их пластинки обычно ориентированы параллельно плоскости пера (как у *Metasequoia* и некоторых видов *Abies*). Проводящая система (в отличие от голосеменных) не свидетельствует о пазушном ветвлении. Хотя иногда перышки подстилают ветки последнего порядка, из этого не следует делать вывод о пазушном возникновении ветки. Отхождение листовых следов от осевых симподиев радиальное, а у голосеменных (кроме самых примитивных) — тангентальное.

Фертильные ветки *Archaeopteris* (рис. 35, м, п—т) или целиком спороносные, или несут спорангии на средних перьях, иногда лишь в их средних частях. Полностью фертильные перья завершаются лентовидными стерильными придатками — сильно измененными листьями. Спорангии расположены на акропетальной стороне пера, сидят поодиночке или собраны в небольшие группы на повторно дихотомирующих тонких веточках, изредка переходят на верхнюю сторону перышка, которое в этом случае видоизменяется. Такие спороносные перышки располагаются на оси по спирали, так что образуется стробилоподобная структура (рис. 35, п). Ножка спорангия снабжена проводящим пучком, а стенка имеет устьица. Археоптериевые были гетероспоровыми (рис. 35, у—ц). Микроспоры округлые,

оакймленных пор (н); к — однорядные лучи на тангентальном срезе *C. brownii* Н о s k. et S t r o s s; л — многорядные лучи *C. newberryi*; м — фертильная валя *Archaeopteris* типа *A. macilenta*; н — расположение проводящих пучков и их радиальное ветвление в оси *Archaeopteris*; о — перышко *A. halliana* (Goerr.) D a w s.; п — стробиловидный побег *Archaeopteris*; р—ф — *A. halliana*, частично фертильное перышко (р), фертильный придаток (с), фертильная ветка, у нижнего придатка спорангии убраны (т), скульптура края (у) и общий вид (ф) мегаспоры; х, ц — микроспора *Archaeopteris* sp., скульптура и лезура при трехлучевой щели (х) и общий вид (ц); линейка 1 см (а, г, м), 5 мм (д), 1 мм (б, о, р—т), 100 мкм (е, к, л, ф), 20 мкм (з, и), 10 мкм (ж, ц), 5 мкм (у, х)

трехлучевые, с мелкобугорчатой поверхностью. Внешний слой экзины представлен компактной массой сросшихся толстостенных телец с небольшой внутренней полостью, внутренний слой (ламеллярный) — тонкими плотно соединенными пластинами (ламеллами). Расслоения экзины не было. Из микроспор археоптериевых легко выводится пыльца некоторых голосеменных квазисаккатной структуры (см. главу 3). Мегаспоры подобны микроспорам, но гораздо крупнее. Их экзина имеет те же два слоя, но поверхность ее покрыта слоем круглых телец с толстой оболочкой и губчатой внутренней частью (наподобие телец Убиша).

К роду *Svalbardia* (рис. 35, г) относят побеги с листьями, рассеченными на узкие дихотомирующие доли. У *Eddya* листья более крупные, с веерным жилкованием. Предполагают, что это проростки *Archaeopteris*. К археоптериевым могут принадлежать роды *Fedekurtzia* и *Botrychiopsis* (средний карбон — низы перми Гондваны).

Возможно, что среди археоптериевых началась редукция числа мегаспор до одной функционирующей (остальные мегаспоры тетрады abortируются). Далее происходило образование семезачатка. При этом общий облик растения и строение микроспорокладов оставались прежними. Те виды *Archaeopteris*, у которых не обнаружены мегаспоры, могли продуцировать семена. Показательно, что древнейшие семена *Archaeosperma* были найдены в одном захоронении с облиственными побегами *Archaeopteris hibernica* (других растений, которым могли принадлежать эти семена, в этом захоронении не найдено).

Порядок *Noeggerathiales*. Неггератиевые

Неггератиевые сближались с членистостебельными и папоротниками, но более вероятно их родство с прогимноспермами [46]. Лучше всего изучен род *Noeggerathia* (С; рис. 36, а). Это простоперистые вайи с обратнойцевидными или округлоромбическими перышками, жилкование веерное, края перышек зубчатые. Стробилы (род *Noeggerathiostrombus*; рис. 36, б, д) сложены чашевидными спорофиллами, неполностью охватывающими ось и несущими на верхней стороне мега- или микроспорангии. Мега- и микроспоры (рис. 36, в, г) округлые, трехлучевые. С дваждыперистыми вайями рода *Palaeopteridium* (рис. 36, и, к) ассоциируют фруктификации типа *Discinites* (рис. 36, е, ж), их спорофиллы чашевидные, с зубчатым краем и полностью охватывают ось. В отличие от *Noeggerathiostrombus*, мегаспорангии содержат лишь по одной мегаспоре. К этим родам близка *Lacoea* (рис. 36, з), стробилы, вероятно ассоциировавшие с цельными листьями типа *Lesleya* (напоминают *Tactiopteris*) и простоперистыми листьями типа *Megalopteris*. С неггератиевыми сближают род *Tingia* (Р; рис. 36, л), у которого удлиненные перышки сидят в четыре ряда, причем в двух

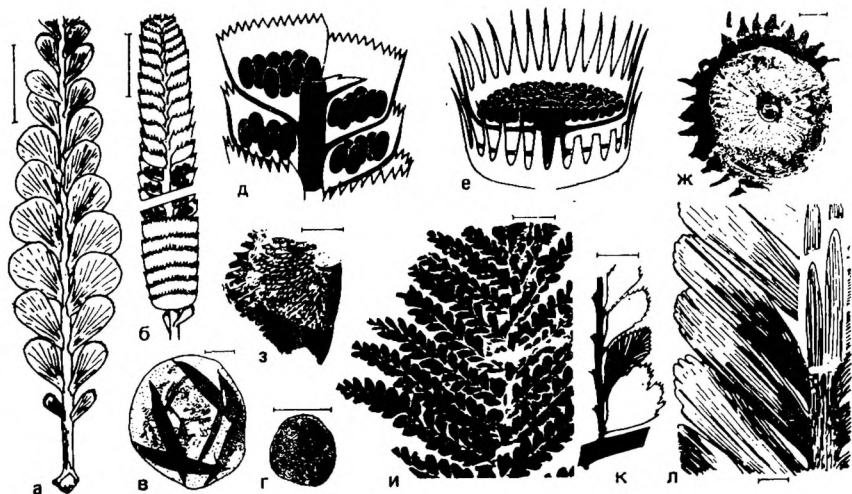


Рис. 36. Неггератиевые

Средний карбон (а—к), пермь (л); Западная Европа (а—ж, и, к), США (э), КНР (л); а — *Noeggerathia foliosa* Steg b.; б — ее стробил (*Noeggerathiostrubus bohemicus* Feistm.); в, г — мегаспора (в) и микроспора (г) *N. bohemicus*; д, е — спорофиллы *Noeggerathiostrubus* (д) и *Discinites* (е); ж — спорофилл *D. jongmansii* Hign., абаксальный вид; з — спорофилл *Lacoea seriata* Read, адаксиальный вид; и, к — вайя (и) и отдельное перо (к) *Palaeopteridium macrophyllum* Nem.; л — *Tingia crassinervis* Hallé; линейка 3 см (а, б, н), 1 см (ж, з, к, л), 200 мкм (в), 100 мкм (г)

внутренних рядах перышки мельче боковых. Ассоциирующие с *Tingia* стробилы (*Tingiostachys*) изучены недостаточно. Вероятно их коленообразно изогнутые спорофиллы располагались мутовками по четыре и несли в своей горизонтальной части четыре спорангия. Неясно, были ли стробилы гомо- или гетероспоровыми.

Сходство неггератиевых с прогимноспермами заключается в гетероспоровости и форме перышек; кроме того спорофиллы неггератиевых сходны с фертильными перышками стробиловидных фруктификаций, ассоциирующих с некоторыми *Archaeopteris*. В отличие от папоротников спорангии неггератиевых сидят на перышках сверху.

ОТДЕЛ PINOPHYTA (GYMNOSPERMAE). ГОЛОСЕМЕННЫЕ

Голосеменные отличаются от птеридофитов появлением семезачатков (семян), — видоизмененных мегаспорангиев, заключенных в специализированные покровы. Семезачатки открыты для прямого доступа пыльцы. Иногда пыльца прорастает за пределами семезачатка как у покрытосеменных, но эти растения (например, некоторые хвойные) по всем прочим признакам соответствуют обычным голосеменным. С появлением семян

развиваются и специализированные органы, несущие семена или сопровождающие их. Видоизменяются и мужские фруктификации.

Для обозначения фруктификаций заимствуют термины из морфологии птеридофитов (например, мегаспорофилл) или покрытосеменных (например, соцветие). Однако морфологическая самостоятельность фруктификации делает оправданным введение для них собственной терминологической системы [29], излагаемой ниже. Семя с семяножкой (семена без семяножки называются сидячими) образует моносперм, а любое собрание семян — полисперм. Совокупность стерильных органов, отличающихся от листьев и сопровождающих фруктификации, называется циркаспермом. Полиспермы бывают простыми (рис. 37, а—п) и сложными (рис. 37, р—т). Простые полиспермы делятся на четыре главных группы. В первую входят полиспермы (1) кистевидные (состоят из моноспермов, расположенных вокруг оси; рис. 37, а); (2) колосовидные (отличаются от кистевидных редукцией ножки; рис. 37, б), (3) зонтиковидные (моноспермы на укороченной оси; рис. 37, г), (4) головчатые (сидячие семена на укороченной оси или моноспермы на мясистом коротком рецептакле; рис. 37, в); (5) перистые (рис. 37, д), (6) неравномерно ветвящиеся (плейохазиальные; рис. 37, е). Второй тип включает уплощенные листовидные полиспермы. Если пластинка полисперма подобна вегетативному листу, такой полисперм называется филлоспермом (рис. 37, ж), а если отличие от листа большое — кладоспермом (рис. 37, з—к). Кладоспермы могут быть с цельной или расчлененной пластинкой, типы симметрии которой те же, что и у листьев. Наподобие щитовидных листьев бывают щитовидные (пельтатные) полиспермы, или пельтоиды (рис. 37, к). Третий тип — это полужамкнутые вместилища семян, — купулы и капсулы. Под купулами (рис. 37, л, м) понимают ортотропные или инвертированные вместилища из в разной степени сросшихся или свободных элементов циркасперма. Одно или несколько семян прикреплены к ложу купулы. Купулу, превратившуюся в подобие интегумента и выполняющую функцию захвата пыльцы своей верхушкой, называют внешним интегументом (или купуломером). Все прочие вместилища семян можно называть капсулами (рис. 37, н, о). Они бывают двустворчатыми, кувшинообразными и обращенными, пельтатными и иными. К четвертому типу полиспермов относятся фертилигеры. В этом случае полиспермы одного из предыдущих типов прикрепляются к измененному или неизмененному листу, образуя с ним единый комплекс (рис. 37, п). Разработанной классификации сложных полиспермов пока нет. Для их обозначения удобнее пользоваться названиями таксонов. Например, полиспермы сходные с шишкой продвинутых хвойных, можно называть конифероидными.

Предлагаемая классификация полиспермов служит для



Рис. 37. Основные типы полиспермов (семена зачернены)

а — кистевидный, б — колосовидный, в — головчатый, г — зонтиковидный (*Gausstia cristata*), д — перистый (*Trichopteryx heteromorpha*), е — плейохазальный (*Arberia mlinasica*), ж — филлосперм (*Emptecopteris triangularis*), з — кладосперм типа *Stiphorusia*, ж — филлосперм (*Emptecopteris triangularis*), з — кладосперм типа *Stiphorusia*, ж — филлосперм (*Emptecopteris triangularis*), з — кладосперм и вегетативный лист *Leuthardtia* и вегетативный лист типа *Glossophyllum*, и — кладосперм и вегетативная вайя *Lepidopteris*, л — односемянная купула (*Lagenostoma lomaxii* Scott), м — многосемянная купула (*Catalhospermum scoticum*), н — многосемянная пельтатная капсула (*Cardiolepis piniiformis*), о — инвертированная многосемянная капсула (*Caytonia*), п — фертилигер (*Ottokaria*), р — сложный полсперм, состоящий из купул (*Lagenospermum*); с — сложный замиондный полсперм (*Zamia*), т — сложный кониферондный полсперм

точного описания и не претендует на общность происхождения определенных типов.

К мужским фруктификациям часто могут быть применены термины, применяемые для птеридофитов. Особый термин — микроспороклад — вводится для таких агрегатов микроспоран-

гиев, которые ветвятся в нескольких направлениях и не могут называться ни микростробилами, ни микроспорофиллами. Специализированные стерильные органы, сопровождающие мужские фруктификации, образуют циркандр.

Переход от спор птеридофитов к пыльце голосеменных и вопросы терминологии пыльцы и предпыльцы рассмотрены в главе 3. Основные направления в эволюции пыльцы голосеменных показаны на рис. 38.

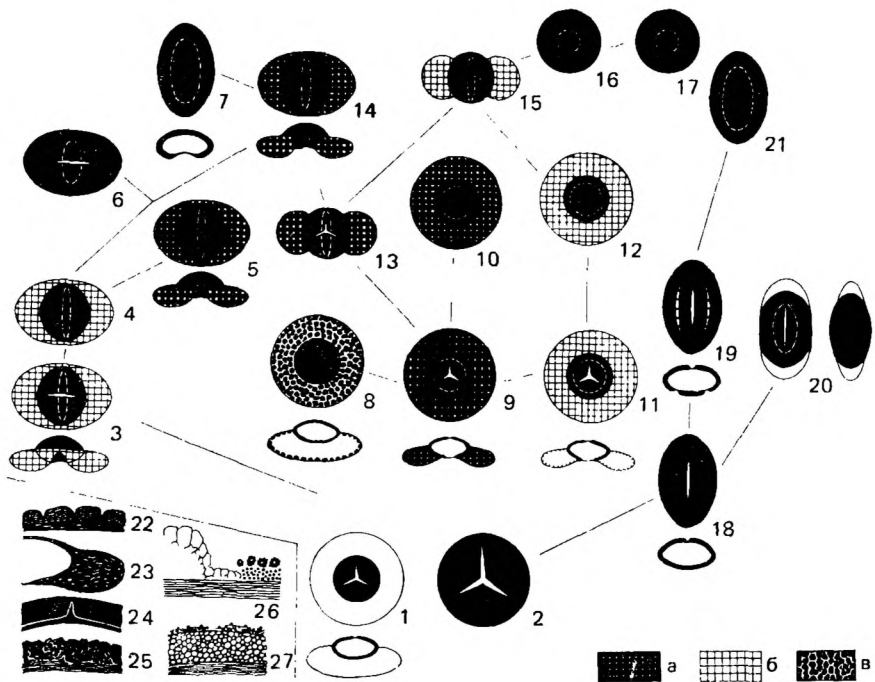


Рис. 38. Главные типы и эволюционные тенденции у предпыльцы и пыльцы голосеменных (таксоны в скобках указаны в качестве примеров)

1 — каватное трехлучевое зерно (прогимноспермы, *Zimmermanniiteca*), 2 — трехлучевое безмешковое зерно (прогимноспермы, *Lagenostomales*), 3 — одномешковое билатеральное зерно с однолучевой проксимальной щелью (древние *Callistophytales*), 4 — то же без щели (продлинутые *Callistophytales*), 5 — квазимоносаккатное билатеральное зерно (*Arberiales*, *Peltaspermales*, *Vittatina*), 6 — безмешковое билатеральное зерно, иногда с проксимальной щелью (*Arberiales*, *Peltaspermales*, *Vittatina*), 7 — безмешковое однобороздное зерно (*Peltaspermales*, *Ginkgoales*), 8 — одномешковое зерно с интраретикулондом (*Cladostrobus*), 9 — квазимоносаккатное зерно с проксимальной щелью (*Vojnovskyaceae*, *Ruffloriaceae*); 10 — то же без щели (*Vojnovskyaceae*, *Pinales*), 11 — одномешковое зерно с проксимальной щелью (*Cordaitanthaceae*), 12 — то же без щели (*Cordaitanthaceae*), 13 — квазидисаккатное зерно с проксимальной щелью (*Pinales*), 14 — то же без щели (*Peltaspermales*, *Arberiales*, *Pinales*), 15 — двумешковое зерно (*Pinales*), 16 — безмешковое зерно (*Pinales*), 17 — безпертурное зерно (*Pinales*), 18 — однолучевое зерно (*Trigonocarpaceae*), 19 — зерно с тремя щелями или бороздами (*Trigonocarpaceae*, *Eucosmidites*), 20 — однолучевое зерно с мешковидной структурой, расположенной иначе, чем в 2, 4 и 15 (*Trigonocarpaceae*), 21 — однобороздное зерно (*Cycadales*, *Bennettitales*), 22 — поперечное сечение ребристого тела (наблюдается у 5—7, 10, 14, 15, 21), 23 — разрез квазисаккуса; 24 — несложная экзина и проксимальная щель в зернах, подобных 2, 25 — зернистая экзина, 26 — структура мешка у *Pinaceae*, 27 — ячеистая (альвеолярная) экзина *Trigonocarpaceae*, а — квазисаккус; б — мешок; в — интраретикулонд

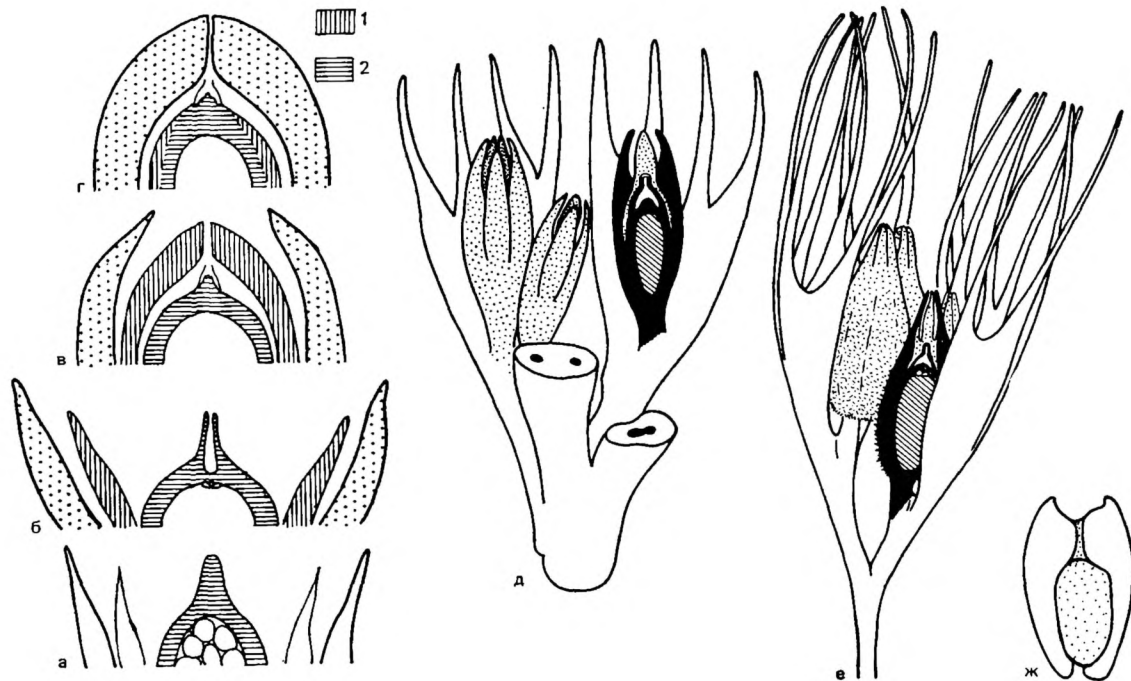


Рис. 39. Возникновение и преобразование покровов семени (а—г) и древнейшие семена (д—ж)

а — мегаспорангий и окружающие его стерильные оси у гипотетического предка голосеменных; б — древнейшее семя, верхушка мегаспорангия преобразована в сальник, лопасти интегумента и купулы специализированы; в — появление интегументального микропиле, основание сальника преобразовано в лагеном с центральной колонкой; г — нуцеллюс слился с интегументом, образовалось купулярное микропиле; 1 — первичный интегумент, 2 — первичный нуцеллюс, доли купулы и их дериваты показаны крапом; д — реконструкция семенной купулы типа *Hydrasperma*, одно из семян показано в разрезе (верхний девон США); е — то же *Archaeosperma arnoldii* P et. et Ves k (верхний девон США); ж — платиспермическое семя *Spermolithus devonicus* J o h n s. (верхний девон Ирландии)

Обычно пыльца проникает в семезачаток с помощью секреторной капли, выделяемой из микропиле и улавливающей пыльцу из воздуха. Секреторная капля втягивается в семезачаток и увлекает налипшую на нее пыльцу. Этот механизм, вероятно, возник уже у первых голосеменных. У них функцию захвата пыльцы исполняла верхушка нуцеллюса, видоизмененная в полую трубковидную структуру — сальпинкс (рис. 39, б). По мере замыкания интегумента над нуцеллюсом и образования микропиле функция захвата пыльцы перешла к верхушке интегумента (рис. 39, в), а после образования внешнего интегумента из купулы — к его верхушке (рис. 39, г). Захват пыльцы мог осуществляться и капсулами.

Голосеменные связаны переходными формами с птеридофитами и покрытосеменными. Некоторые из таких форм указывают на филогенетические связи. Таковы прогимноспермы, филогенетически связывающие птеридофитов и голосеменных. В других случаях переходными являются лишь отдельные органы, независимо приобретающие сходство в разных филогенетических линиях. Таковы мегаспорофиллы, подобные семезачаткам и семенам с зародышами, у плауновидных, пикноксилитные стволы у членистостебельных. Возможно такой же смысл имеет «ангиоспермизация» разных голосеменных, т. е. приобретение ими черт, свойственных покрытосеменным.

Переходные формы можно наблюдать и между главными таксонами класса. Вскоре после открытия птеридоспермов было предложено деление голосеменных на филлоспермиды и стахиоспермиды. Первые включали формы с семенами на листовидных органах — мегаспорофиллах. Это птеридоспермы и цикадовые, а также беннеттиты, сходные по облику листы и жизненным форм с цикадовыми. В стахиоспермиды вошли растения с фруктификациями на видоизмененных побегах, нередко имевших вид шишек. Это кордаиты, хвойные и гинкговые. С филлоспермидами связывались маноксилические стволы и папоротниковидные листья, а со стахиоспермидами — пикноксилитические стволы и упрощенные листья, — игловидные, с простой пластинкой и веерным или параллельным жилкованием.

Позже приведенные комплексы признаков нарушились. Среди лагеностомовых птеридоспермов обнаружили настоящие пикноксилитические стволы, продуцировавшие папоротниковидную листовую. Семенные побеги лагеностомовых никак нельзя считать видоизмененными листьями. Это стебли, интенсивно ветвящиеся и несущие купулы на концах веточек. С другими птеридоспермами были связаны листья, считавшиеся свойственными хвойным (*Phylladoderma*). Листья гинкгового облика были найдены у беннеттитов (*Eoginkgoites*) и птеридоспермов. У арбериевых прихотливо сочетаются разные признаки филлоспермид и стахиоспермид. Считалось, что стахиоспермидам свойственны платиспермические семена, а филлоспермидам — ра-

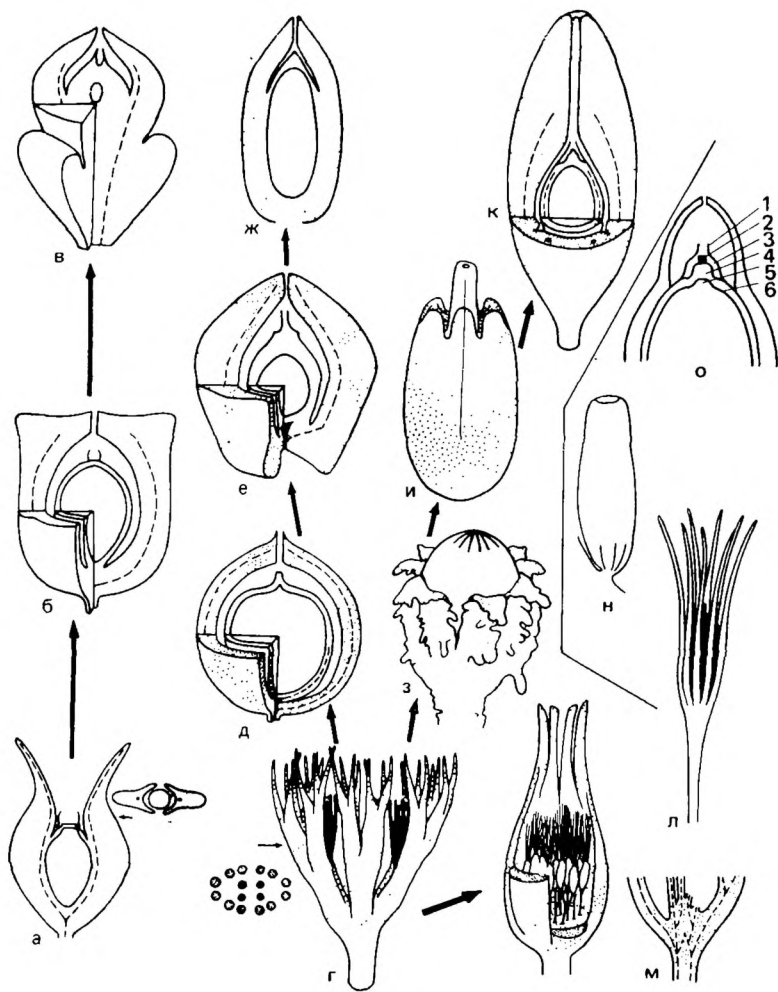


Рис. 40. Реконструкция семян и купул *Ginkgoopsida* (а—в), *Cycadopsida* (г, з—о) и *Pinopsida* (д—ж) (стрелками показаны эволюционные тенденции)
 а — *Lyrasperma* — тип, *L. scotica* (Cald.) Long, нижний карбон; б — *Callospermum* — тип, *C. pusillum* Egg. et Delev., верхний карбон; в — современный, *Ginkgo biloba* L., семя с воротничком; г — *Hydrasperma* — тип, *H. tenuis* Long, купула с четырьмя семенами (зачернены; слева схема их расположения), нижний карбон; д — *Nucellangium* — тип, *N. glabrum* (Dag.) Andr., средний карбон; е — *Mitrospermum* — тип, *M. vinculum* Grove et Rothw., верхний карбон; ж — *Pinus* — тип; з — *Lagenostoma* — тип, *Tyliosperma orbiculatum* Mat., средний карбон; и, к — *Fachytista* — тип, *Stephanospermum elongatum* Hall (и) и схема строения тригонокарпового семени (к), средний — верхний карбон; л — семя *Genomosperma kidstonii* Long со свободными долями интегумента, нижний карбон; м — *Calathospermum scotcum* Walt., многосемянная купула и ее васкуляризация, нижний карбон; н — *Stannostoma huttonense* Long со слитным интегументом, нижний карбон; о — продольный разрез верхушки семени у многих палеозойских *Cycadopsida* (1 — сальпикс; 2 — иуцеллярная затычка, 3 — пыльцевая камера, 4 — центральная колонка, 5 — шест, 6 — мегаспоровая мембрана; купула и ее дериваты в г—к, м показаны крапом

диоспермические. Однако у многих птеридоспермов семена оказались платиспермическими.

Сейчас установлены иные связи между порядками, позволяющие более естественно сгруппировать порядки в классы. Наметились возможные направления в преобразовании фруктификаций, не учитывавшиеся раньше. Все это привело к переоценке многих признаков и перестройке системы [29]. Оказалось, что основные филогенетические линии голосеменных и соответствующие таксоны высшего ранга лучше всего отражены в эволюции семян и купул. Самые древние семена делятся на два типа — платиспермические (рис. 39, ж; 40, а) и радиоспермические (рис. 39, д, е; 40, г). Платиспермические (билатерально-симметричные) семена продольно уплощены и в главной плоскости проходит по одному проводящему пучку в крыльях, образуемых интегументом. Реже эти пучки делятся в той же главной плоскости. Очень редко в перпендикулярной плоскости имеются дополнительные остаточные пучки, быстро исчезающие (*Callospermation*). Это может служить указанием на то, что платиспермические семена возникли от радиоспермических. Радиоспермические (радиально-симметричные) семена не уплощены, а в интегументе есть несколько расположенных по кругу пучков. Платиспермические семена лишены купулы и сначала располагались на безлистных осях. Такие полиспермы свойственны порядку *Calamopityales*. Древнейшие роды с купулами объединяются в порядок *Lagenostomales*. В нем различаются две группы, пока не имеющие таксономического статуса и условно обозначаемые ниже символами BS и RS. У BS купулы билатерально-симметричные (рис. 39, д, е; 40, г), а у RS — радиально-симметричные (рис. 40, з). В RS у одних родов купула осталась свободной, а у других стала замыкаться и преобразовываться во внешний интегумент. Завершение этого процесса произошло у *Trigonosagrales* (рис. 40, и, к). При этом внутренний интегумент сросся с нуцеллюсом, сохранив свою проводящую систему. Образовался васкуляризованный нуцеллюс, или внутренний интегумент, — оболочка двойного происхождения. При этом на верхушке этого вновь возникшего органа остаются структуры, осложнявшие верхушку нуцеллюса (рис. 40, о). Это сальпинкс с базальным вздутием (лагеностомом), окружавшим выступ верхушки нуцеллюса (центральную колонку, или нуцеллярную затычку — *nuccellar plug*). Характерен и выступ мегаспорофита внутри нуцеллюса, называемый шестом (*tent-pole*).

Тот же процесс срастания оболочек протекал в группе BS и завершился в порядке *Cordaitanthales* (рис. 40, д, е). Этот порядок тесно связан с хвойными по широкому комплексу признаков. В этой линии голосеменных васкуляризация нуцеллюса сначала варьирует, а затем исчезает (рис. 40, ж). Во внешнем интегументе от проводящей системы купулы остаются лишь два пучка и в единичных случаях — дополнительные

пучки, отходящие от главных и расположенных в главной плоскости семени. Такие семена, неотличимые по внешним признакам от платиспермических, являются вторично-платиспермическими.

В истоках класса стоят два порядка со множеством общих признаков, указывающих на общее происхождение, но с разными семенами — платиспермическими (*Calamopityales*) и радиоспермическими (*Lagenostomales* с группами BS и RS). Оба порядка связываются с прогимноспермами переходными формами в анатомическом строении стеблей. Группа BS дала начало кордаитантовым, от которых произошли хвойные (вторично-платиспермические голосеменные), а группа RS — тригокарповым, возможным предкам цикадовых и беннеттитов.

У древнейших голосеменных семена, свободные микроспорангии и синангии приурочены к безлистным осям. В конце раннего — начале среднего карбона в разных группах впервые встречаются семена и синангии, сидящие на нижней стороне перышек или замещающие перышки и перья последнего порядка. У потомков каламопитиевых, объединяемых в порядки *Callistophytales* и *Gigantopomiales*, платиспермические бескупульные семена и синангии сидят на неизмененных (или мало измененных) листьях, так что образуются типичные филлоспермы и микроспорофиллы. У *Trigonocarpaceles* семена и синангии или замещают элементы листа (перья, перышки), или прикрепляются к рахисам, не нарушая расположение перьев и перышек, или остаются на безлистных осях. По-видимому, перемещение фруктификаций на ранее сформировавшиеся (еще у прогимноспермов) вегетативные листья было в филогенетическом масштабе очень быстрым, как и у зигоптериевых папоротников. Такие быстрые перемещения органов с места на место называют гомеотическими (гомеозисом).

У потомков группы BS — кордаитантовых, дикранофилловых и хвойных — подобного гомеозиса фруктификаций не происходило. Вместо этого еще в карбоне возникают сложные, простые кистевидные и колосовидные полиспермы, развиваются циркасперм и циркандр из стерильных чешуй, микроспорангии концентрируются на уплощенных или радиально-симметричных структурах.

Следствия гомеозиса фруктификаций — постгомеотическое, или постгетеротопное преобразование — ярко выражены у продвинутых *Callistophytales* и их потомков, объединяемых в порядок *Peltaspermales*. У них происходит постепенное преобразование филлоспермов и микроспорофиллов в органы, более напоминающие осевые, так что образуются различные кладоспермы и микроспороклады, нередко сходные обликом с первично безлистными полиспермами и микроспорокладами. Кладоспермы преобразуются в купулы, капсулы, пельтоиды или остаются уплощенными (порядки *Peltaspermales*, *Caytoniales*, *Leptostrobales*, *Ginkgoales*). Кладоспермы образуются и у

радиоспермических голосеменных — Cycadales, имеющих много общего с Trigonocarpaceae. Радиоспермическими являются также Bennettiales, Gnetales и Welwitschiales. Первые сильно отличаются от тригонокарповых расположением семян и развитием специализированного циркасперма, но сходны по строению синангиев — одно из немногих указаний на происхождение Bennettiales от Trigonocarpaceae. С тригонокарповыми связывали также происхождение гнетовых и вельвичиевых.

Более гипотетичны филогенетические связи Arberiales («глоссоптерид») и, особенно, Pentoxylales. Их семена платиспермические. Платиспермия, видимо, первична. Эфедровые тоже платиспермические, но здесь о первичности или вторичности платиспермии ничего нельзя сказать. Методом исключения скорее можно отнести эфедровые к первично-платиспермическим голосеменным.

Если учесть преобразования органов размножения и привлечь другие признаки, мы получим следующую общую систему голосеменных [29]: класс Ginkgoopsida включает первично-платиспермические формы (Calamopityales, Callistophytales, Gigantonoriales, Peltaspermales, Caytoniales, Leptostrobales, Ginkgoales, Arberiales?, Pentoxylales?), класс Pinopsida (=Coniferopsida) — вторично-платиспермические (Cordaitanthales, Dicranophyllales, Pinales) и класс Cycadopsida — радиоспермические (Lagenostomales, Trigonocarpaceae, Cycadales, Bennettiales, Welwitschiales, Gnetales). Ephedrales имеют платиспермические семена и, видимо, принадлежат Ginkgoopsida. Данная система отличается от предшествующих следующими наиболее важными особенностями:

1) она основывается на выявленном (а не постулированном) фундаментальном значении основных типов семян — платиспермических, радиоспермических и вторично-платиспермических (соответственно, с учетом других признаков удается четко разграничить классы);

2) группа птеридоспермов оказывается гетерогенной и морфологически, и филогенетически (ее можно оставить лишь как неформальное объединение родов неопределенного систематического положения);

3) гинкговые вновь сближаются с лептострбовыми (чекановские), но оказываются близкими не к хвойным (сходство с ними преимущественно конвергентное), а к пельтаспермовым;

4) эфедровые оказываются в другой группе голосеменных, чем гнетовые и вельвичиевые (эти три группы почти неизвестны в ископаемом состоянии и далее не рассматриваются).

Изложенная система вскрывает параллелизм между классами по многим признакам, особенно в строении пыльцы и листьев. Это дает возможность легче осветить разнообразие голосеменных. Однако выявляющийся параллелизм в большей мере, чем раньше, побуждает к осторожности в отнесении форм-

родов, основанных на изолированных органах, к определенным порядкам и даже классам. Для уверенного размещения ископаемых родов в системе необходимо знать прижизненное сочетание органов. Это особенно касается листьев и пыльцы, очень сходные типы которых продуцировались растениям разных классов.

КЛАСС GINKGOOPSIDA. ГИНКГООПСИДЫ

В современном растительном мире гинкгоопсиды представлены родом *Ginkgo*, и возможно, родом *Ephedra* (здесь не рассматривается и не учитывается в характеристике класса). Первично платиспермические бескупульные семена располагаются на безлистных осях (*Calamopityales*, *Pentoxylales*), филоспермах (*Callistophytales*) и происходящих от них кладоспермах (*Peltaspermales* и их потомки) или на фертилигерах (*Arberiales*). Мужские фруктификации — безлистные ветвистые микроспороклады, иногда эпифильные (*Arberiales*), или микроспорофиллы, несущие синангии на нижней стороне неизменных перышек (*Gigantonomiales* и часть *Callistophytales*). Пыльца очень разнообразна и эволюционировала от трехлучевой предпыльцы у древнейших форм (рис. 38, № 2) до мешковой (рис. 38, № 3, 4) и квазисаккатной (рис. 38, № 5, 14) и далее до однолучевой (рис. 38, № 6) и однобороздной (рис. 38, № 7) безмешковой пыльцы. Среди гинкгоопсид были крупные деревья и мелкие стелящиеся кустарники, может быть, травянистые формы и лианы. Жизненные формы большинства вымерших родов неизвестны. Стебли эвстелические с одним кругом протоксилемных пучков. Реже развиваются дополнительные циклы первичных пучков. Вторичная древесина, иногда мощная, сложена трахеидами с точечными окаймленными порами на радиальных стенках и пронизана сердцевинными лучами. Проводящие пучки, направляющиеся в лист, чаще всего отходят от двух и более осевых первичных пучков. Листья от сложноперистых или дихотомически делящихся до простых, с веерным или параллельным, открытым или сетчатым жилкованием.

Гинкгоопсиды делятся на восемь порядков (см. выше), различающихся строением полиспермов. Близость некоторых порядков подчеркивается общностью строения листвы и микроспорокладов. Порядки *Callistophytales*, *Peltaspermales* и *Ginkgoales* связаны настолько постепенным переходом, что их разграничение становится условным, хотя крайние формы отличаются очень резко. С другой стороны, порядок *Calamopityales* еще очень плохо отграничен от радиоспермических *Lagenostomales* по анатомическому строению осей и черешков, морфологии листвы, микроспорокладов и предпыльцы.

Порядок Calamopityales. Каламопитиевые

Отпечатки семян каламопитиевых (рис. 41) относят к *Samaropsis* (например, *S. bicaudata*), а петрифицированные остатки — к родам *Lyrasperma* (C₁; рис. 41, а), *Eosperma*, *Deliosperma* и др. Семена эллиптические в сечении. В каждой половине интегумента проходит по одному пучку, иногда сопровождаемому в нижней части семени побочными пучками. Верхушка нуцеллюса несет короткий сальпинкс с небольшим базальным вздутием (лагеностомом), на дне которого располагается невысокая центральная колонка. Нуцеллюс сростается с интегументом почти на всю свою длину. Облик микроспорокладов недостаточно хорошо известен. Видимо они были такими же, как у более примитивных *Lagenostomales*. Предпыльца трехлучевая, округлая, найдена в пыльцевой камере

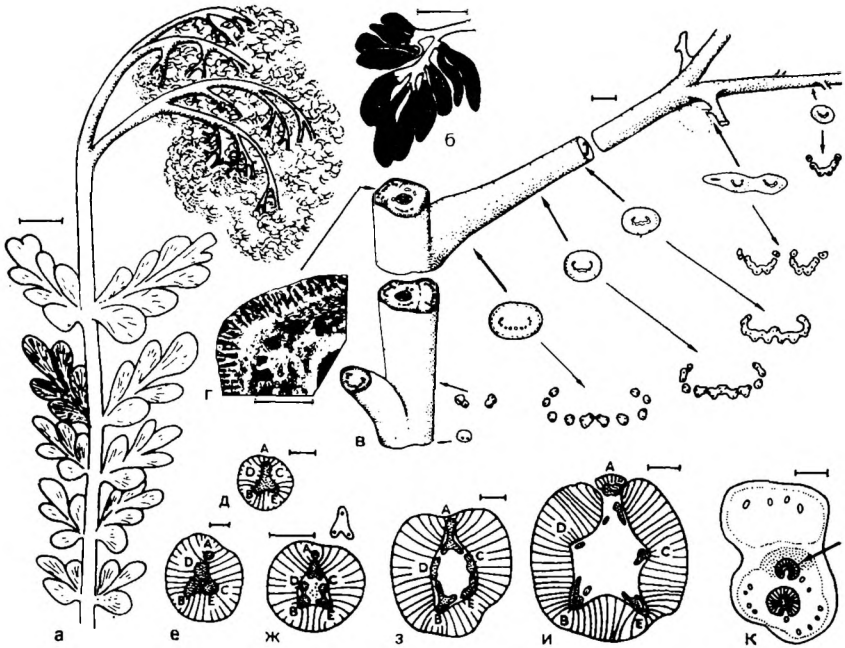


Рис. 41. Каламопитиевые и сближаемые с ними роды (а, б, д, е)

Нижний карбон; Северная Америка (а, б, д, ж—и), Западная Европа (в, г, е, к); а, б — *Triphyllopteris uberis* Skog et Gensele, реконструкция спороносного пера (а), пучок спорангиев (б); в, г — *Calamopityes embergeri* Gal., реконструкция оси с перьями типа *Kalymma*, показано изменение листового следа в разных местах (в), сектор оси с начинающим отходить черешком, кора спарганового типа (г); д—и — образование эвстелического стебля, первичная древесина показана крапом, вторичная древесина — радиально изогнутыми линиями, последовательность листовых следов — буквами А—Д, протостелическая ось *Stenomyelon* sp. (д), разделенная на секторы первичная древесина *S. tuedianum* Kidst. et Gw. - Vaugh. (е), стебель со смешанной сердцевинной, *S. americana* Scott et Jeff. (ж; наверху — расположение протоксилены в сегменте первичной древесины), эвстелические стебли *Calamopityes* sp. (з) и *C. foersteri* Rea d (и); к — *Calamopityes* sp., ось с черешком типа *Kalymma* (наверху) и пазушной веткой (стрелка); линейка 1 см (а, в), 3 мм (г—к), 1 мм (б)

семян. Вегетативные вайи, вероятно ассоциировавшие с *Lyrasperma*, — сложноперистые, типа *Sphenopteridium*, с рассеченными клиновидными перышками. Главный рахис вильчатый, иногда нес перышки ниже места ветвления. Жилкование перышек веерное (как у археоптерневых).

Стебли тонкие, иногда несколько сантиметров в диаметре, эвстелические (рис. 41, в, г, ж—к). По периферии сердцевины, иногда смешанной (среди паренхимы встречаются трахеиды), расположено несколько первичных пучков. Они, как и у археоптерневых, делятся радиально [22], но уже наблюдается пазушное ветвление осей. Из-за долгого прохождения веточного следа в коре пазушная и подстилающая ветви оказываются соответствующими далеко отстоящим друг от друга узлам (гетероаксиллярность). К осевым пучкам снаружи примыкает довольно широкая зона вторичной древесины, сложенной трахеидами с ямчатыми порами на радиальных стенках. Лучи многорядные. Кора спарганового типа (рис. 41, г), т. е. по ее периферии расположены короткие радиальные склеренхимные пластины, идущие вдоль стебля и изредка анастомозирующие. У *Calamopitys* в вайю направляется несколько пучков, расположенных полукругом, обращенным выпуклостью вниз (рис. 41, в). Выше пучки сливаются. После первого (дихотомического) деления рахиса в каждом из ответвлений проходит V-образный пучок с несколькими протоксилемными тяжами. Далее рахис ветвится перисто. Более тонкие оси тех же растений протостелические, относятся к роду *Stenomyelon* (рис. 41, д, е), а черешки — к *Kalymma*. В осях и черешках часто наблюдаются секреторные каналы. Интересен раннекарбонный род *Diichnia*, у которого двойной листовой след отходит от смежных осевых пучков, как у более поздних родов *Ginkgoopsida*.

К каламопитиевым, возможно, относятся вайи родов *Sphenopteridium*, *Diploptema* и *Triphyllopteris*. С *Triphyllopteris* ассоциируют микроспороклады (рис. 41, а, б). Это агрегаты из интенсивно ветвящихся осей, несущих свободные удлиненные спорангии, споры трехлучевые.

Достоверные каламопитиевые известны из верхов девона и из нижнего карбона, но могли существовать и в среднем карбоне. К каламопитиевым близки некоторые изолированные позднедевонские черешки и протостелические оси, сближаемые с прогимноспермами. С другой стороны трудно разграничить стебли и черешки каламопитиевых и наиболее примитивных лагеностомовых. Предполагалось, что каламопитиевые — предки лагеностомовых, но возможно, что обе группы независимо возникли от древнейших голосеменных с варьирующей симметрией семени. К каламопитиевым могут принадлежать древнейшие известные платиспермические семена *Spermolithus* (рис. 39, ж). Их анатомическое строение неизвестно.



Рис. 42. Каллистофитовые и сближаемые с ними роды (а—в, п—ч)

Средний (а—д, з, и, о, у, ф) и верхний (ж, к—и, п—т) карбон пермь (х—ч); Западная Европа (а, и, к), США (б—д, ж, з, л—о, у—х), Сибирь (п—т), КНР (ц, ч); а — семя *Cornucarpus acutus* (L. et H.) Arber, ассоциирующее с ваями *Eremopteris artemisiaefolia* (Stegnb.) Schimper; б, в — семя *Cornucarpus* (б) и перстный полисперм с опавшими семенами (в), ассоциирующее с ваями *E. zamioides* (Bertr.) Kidst.; г — перышки *Callistophyton boyssettii* (Ren.) Rothw., с секреторными органами; д — *Callistophyton*; е — строение стебля *Callistophyton* (1 — листовый след, 2 — кора спарганового типа, 3 — флоэма, 4 — вторичная древесина, 5 — первичная древесина); ж — *Callistophyton*; з — строение стебля *Callistophyton* (1 — листовый след, 2 — кора спарганового типа, 3 — флоэма, 4 — вторичная древесина, 5 — первичная древесина); ж — микроспорофил *Callandrium* (al. *Idanothekion*) *callistophytoides* Stidd et Hall; з — продольный и поперечный разрезы синангия *Idanothekion glandulosum* Mill. et E. g. (секреторные каналы зачернены, пунктир — проводящие пучки); и — вая *Dicksonites pluckenettii* (Schl.) Steg. с семенными рубцами на неизмененных перышках;

Порядок Callistophytales. Каллистофитовые

Название порядка каллистофитовых произведено от рода *Callistophyton*, установленного для петрифицированных стеблей, которые первоначально были описаны под незаконным названием *Poroxyton* и выделены в семейство *Poroxytaceae*, ошибочно фигурировавшие среди кордаитантовых. Каллистофитовые в стелярной организации сходны с каламопитиевыми, а семена (*Callospermarion*) близки к *Lyrasperma*, но имеют свободный интегумент с полностью сформировавшимся микропиле. По строению семян и пыльцы сходны с пельтаспермовыми, кейтониевыми, арбериевыми и некоторыми хвойными. Строением и расположением синангиев напоминают мараттиевых. На реконструкции (рис. 42, д) показан стелящийся по земле стебель диаметром до 3 см с отходящими от него придаточными корнями. Плагнотропный характер ствола следует из отчетливо билатеральной симметрии в расположении первичной ксилемы, окружающей уплощенную сердцевину (рис. 42, е), и нередко в преимущественном нарастании вторичной древесины с двух противоположных сторон. Ветвление пазушное. Почка снабжена чешуевидными листьями (катафиллами). Проводящий пучок, идущий в почку, образуется из сливающихся ответвлений смежных осевых пучков. Листовой проводящий пучок имеет небольшое количество абаксиальной вторичной древесины. После отделения от осевого пучка в тангентальном направлении он идет рядом с ним на протяжении 2,5 междоузлий, затем дихотомирует и эти ветви идут вверх по стволу параллельно еще 1,5 междоузлия, вместе входят в черешок и несколько дальше сливаются в один пучок. В стеблях, как и у каламопитиевых, отмечены спаргановая кора, секреторные полости и каналы.

Семена (*Callospermarion*; рис. 40, б) мелкие. Интегумент трехслойный, уплощенный, с секреторными полостями. Осевой проводящий пучок входит в халазу и заканчивается чашевидным расширением. Два боковых ответвления проходят в саркогесту и идут в ней почти до верхушки семени. Два дополнительных остаточных пучка отходят в перпендикулярной плоскости и быстро исчезают. Сальпинкс формируется в онтогенезе за счет разрушения центральных верхушечных клеток нуцеллюса. Параллельно происходит разделение интегумента и нуцеллюса. У молодых семезачатков нуцеллюс и интегумент слившиеся, как у *Lyrasperma* (*Calamopityales*). Семезачатки выделяют пыльцеулавливающую секреторную каплю. К каллистофитовым, видимо, принадлежат и семена *Taxospermum*,

к — перо *D. pluckenetii* с семенными рубцами на измененных перышках; л — н — пыльца *Callandrium*, продольный разрез (л), микрогаметофит (м), дистальный вид (н); о — пыльцевая трубка *Callospermarion*; п, р — *Paragondwanidium sibiricum* (Pet.) S. Meyen; с — *Gondwanotheca sibirica* Neub.; т — *Angarocarpus ungenensis* (Zal.) Radcz.; у, ф — *Spermopteris coriacea* (Goerpp.) Cridl. et Mogg.; филлосперм (у) и жилкование листа; х — филлосперм *Tinsleya kansana* Matay; д, ч — филлосперм (д) и жилкование (ч) *Emplectopteris triangularis* Haller; линейка 10 см (д), 1 см (в, и, р, х), 5 мм (б, п, с, т, ф), 1 мм (г, ж, з, к, ч), 10 мкм (л, о)

у которых интегумент срастался в нижней части с нуцеллюсом. Отпечатки филлоспермов описывались как *Dicksonites pluckenetii*. Среднекарбоновые формы несли по одному семени на нижней базископической лопасти неизменных перышек (рис. 42, и). Базальные перышки пера были стерильными. Позднекарбоновые формы имели филлоспермы с модифицированными перышками, несшими большее количество семян (рис. 42, к).

Синангии (род *Idanothekion*; С; рис. 42, ж, з) располагались, как и семена, на неизменных или несколько измененных перышках и состояли из 5—9 спорангиев, сросшихся нижними частями и открывавшимися с внутренней стороны. У некоторых *Idanothekion* в наружной стенке спорангия проходит проводящий пучок. Пыльца одномешковая (типа *Vesicaspora*), но мешок разделен на два баллона, соединенных экваториальными перемычками. Внутренняя поверхность мешка несет сетку, как у пыльцы хвойных (рис. 42, л—н). У более ранних каллистофитовых есть проксимальная щель, исчезающая у более поздних форм, прорастание которых было дистальным (рис. 42, о). В некоторых зернах были найдены проталиальные клетки с проксимальной стороны и крупная эмбриональная клетка дистально от них (рис. 42, м). Микрогаметофит такой же, как и у современных хвойных. Позже формировалась небольшая генеративная (антеридиальная) клетка, располагавшаяся в более крупной спорогенной клетке. Все эти стадии прослежены у пыльцы, еще заключенной в спорангии. Сходство в строении и онтогенезе пыльцы и микрогаметофита каллистофитовых и хвойных — один из самых замечательных примеров параллелизма в эволюции растений.

Промежуточное положение между Callistophytales и Calamopityales занимают роды *Eremopteris* и *Paragondwanidium*. К первому относят папоротниковидные вайи (рис. 43, а), ассоциирующие с двурогими семенами (рис. 42, а, б), сидевшими на перистых безлистных полиспермах (рис. 42, в). Семена похожи на *Lyrasperma* двурогой верхушкой, но доли интегумента у них уже явно были сомкнутыми вокруг короткого микропиле. По этому признаку *Eremopteris* ближе к каллистофитовым, а по безлистности полиспермов — к Calamopityales. С вайями *Paragondwanidium* (рис. 42, п, р) сочетались перистые полиспермы с редуцированными базальными перышками или без них (*Gondwanotheca*; рис. 42, с) и семена с двурогой верхушкой и длинным микропиле (*Angarocarpus*; рис. 42, т). Другие органы этих растений неизвестны.

Возможна принадлежность к каллистофитовым филлоспермов *Spermopteris* (рис. 42, у, ф; этот род считался возможным предком дикадовых, что мало вероятно), *Tinsleya* (рис. 42, х) и *Emplectopteris* (рис. 42, ц, ч). Последний род рассматривался предковым по отношению к порядку Gigantonmiales («гигантоптеридам»).

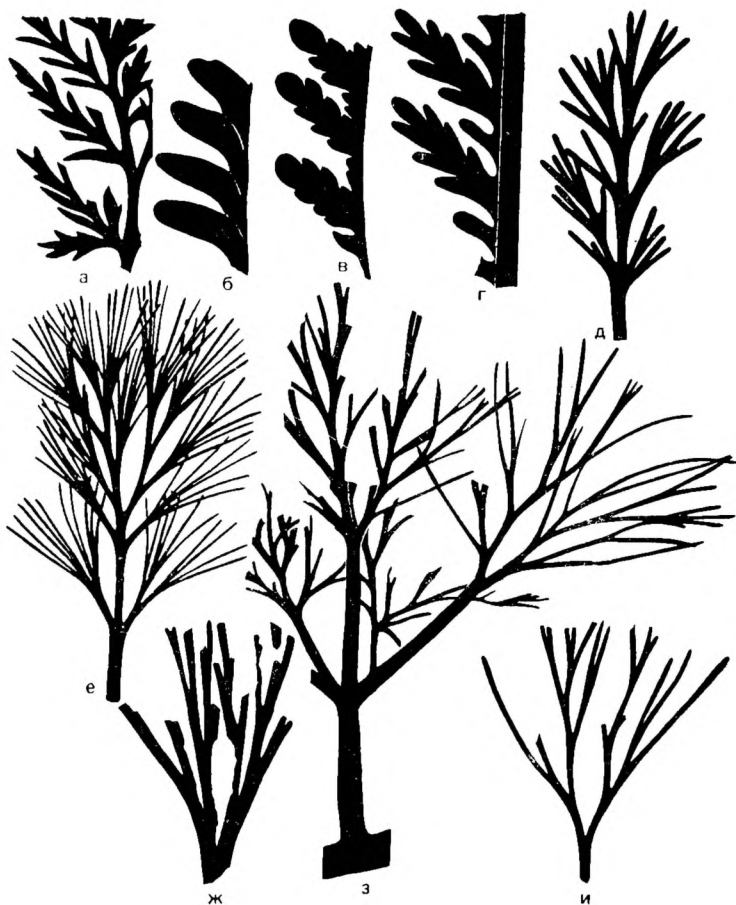


Рис. 43. Переход от папоротниковидных листьев к гинкговидным у палеозойских Ginkgoopsida

Средний (а) и верхний (е) карбон, нижняя (б—д, ж, з) и верхняя (и) пермь; Западная Европа (а—д, и), США (е), Приуралье (ж, з); а — *Eremopteris artemisiaefolia*; б — *Callipteris conferta* (Sternb.) Brongn.; в — *C. naumannii* (Gutb.) Gein.; г — *C. lyratifolia* f. *stricta* Zeill.; д — *C. flabellifera* (Weiss) Zeill.; е — *Dichophyllum* (al. *Callipteris*) *moorei* Elias; ж з — *Mauerites gracilis* Zal.; и — *Sphenobaiera digitata* (Brongn.) Florin; не в масштабе

Что касается форм-родов, установленных по вегетативным вайям, то из них к каллистифитовым могут принадлежать *Mariopteris* (см. сателлитные роды классов Ginkgoopsida и Cycadopsida), *Kariopteris*, некоторые *Pecopteris* и *Eusphenopteris*.

Порядок Peltaspermales. Пельтаспермовые

В большинстве случаев семейства Peltaspermaceae и Coniospermaceae (ниже для последнего семейства употребляется правильное название Umkomasiaceae) помещаются в неформальную группу «мезозойских птеридоспермов» вместе с кей-

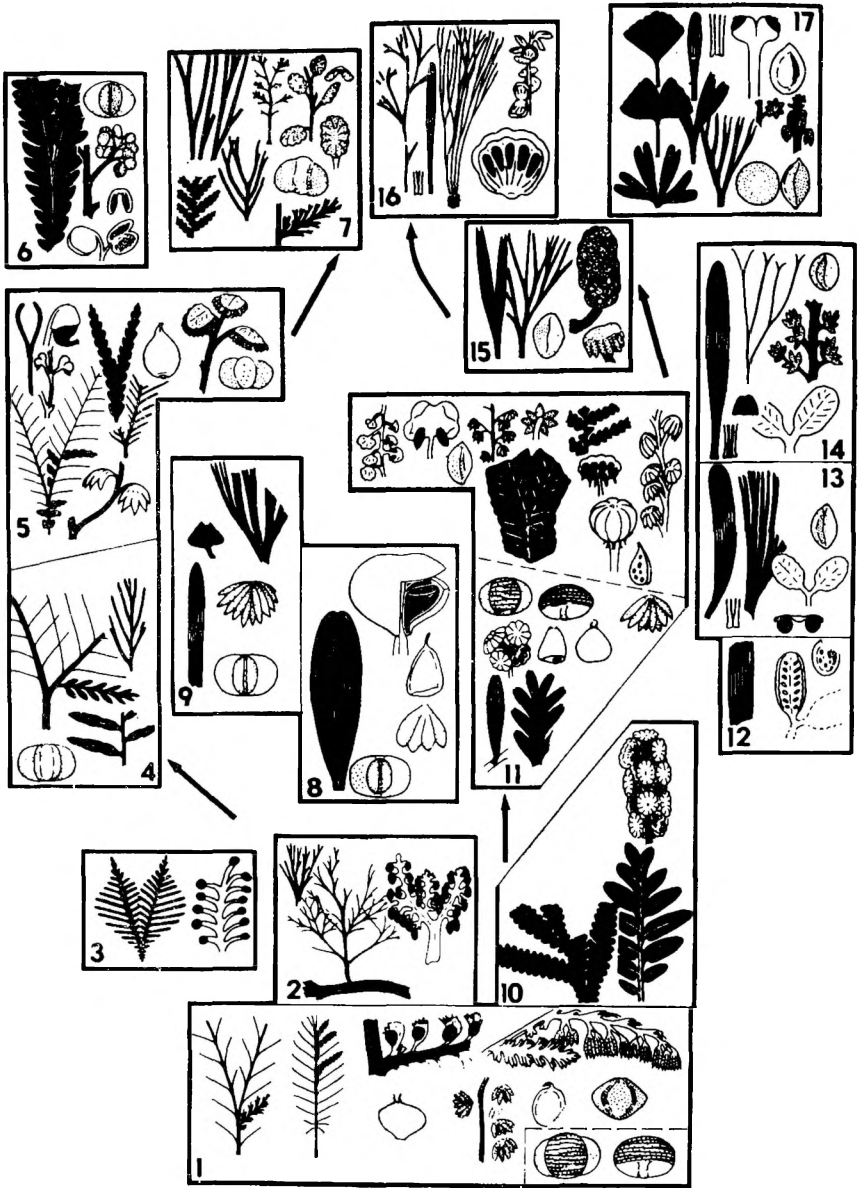


Рис. 44. Peltaspermales (1—14), Ginkgoales (15, 17) и Leptostrobales (16)

Семена в прикреплении зачернены, микроспорангии, синангии и пыльца показаны крапом; нижняя перь (1—3), триас и рэт—лейас (4, 8—10, 11 ниже пунктирной линии, 12, 13), триас и рэт—лейас (5, 6, 11 выше пунктирной линии, 14, 15), рэт—лейас и юра (7, 15—17); 1 — еврамерийские *Callipteris*, *Autunia*, *Callipterianthus*, семена, *Pterispermotrobus*, *Vesicaspora*, *Protohaploxypinus* и *Vittafina*; 2 — субангарские *Maurites* и *Biarmopteris*; 3 — североамериканские *Supata* и ассоциирующий полисперм; 4 — субангарские *Rhaphidopteris* и *Alisporites*; 5 — гондванские *Umkomasiaceae*: *Johnstonia*, *Pilophorosperma*, *Dicroldium*, *Pteruchus*, *Alisporites*, *Umkomasia*, *Xylopteris*; 6 — гренландские *Pillozamites* и *Harrisiothecium*; 7 — гренландские и европейские *Rhaphi-*

тониевыми. Иногда пельтаспермовые возводятся в ранг порядка и даже подкласса [32]. В других случаях они сближаются с медуллезовыми. После более детального сравнительного изучения многих пермских и мезозойских Ginkgoopsida (рис. 44) был выделен порядок Peltaspermales с семействами Trichopteridaceae, Peltaspermataceae, Cardiolepidaceae и Umkomasiaceae [29]. Пельтаспермовые филогенетически связываются с каллистофитовыми, но отличаются от них тем, что семенные листья преобразуются в кладоспермы, все более утрачивающие сходство с вегетативной листвой и приобретающие облик специализированных фертильных побегов. Кладоспермы более примитивных родов сходны с вегетативными листьями типом расчленения и микроструктурой, поэтому провести границу между пельтаспермовыми и каллистофитовыми трудно. У более продвинутых родов кладоспермы чаще всего пельтатные (пельтоиды) или купуловидные. Семенной диск венчает ножку и несет снизу семена, окружающие ножку. Семенная пластинка может быть также перистонервной с семенами, сидящими двумя рядами, и пальчатонервной, когда семена сидят на концах радиусов, расходящихся от основания кладосперма. Она может редуцироваться до купуловидного вместилища единственного семени (Umkomasiaceae). Края кладосперма в разной степени подвернуты вниз. При сильном подворачивании образуется почти закрытая капсула (Cardiolepidaceae). Семена сидят на нижней стороне кладосперма. Важно, что у семян пельтаспермовых и их потомков главная плоскость симметрии расположена радиально по отношению к несущей оси. В классе Pteropsida ориентировка той же плоскости по отношению к несущей оси тангентальная.

У мужских фруктификаций редукция листовой пластинки шла гораздо быстрее. Синангии древнейших пельтаспермовых расположены перисто, так что конструкция фертильного пера та же, что и у вегетативного (*Callipterianthus*, *Schuetzia*). У Umkomasiaceae сохраняется уплощенность пластинки, несущей спорангии. У остальных пельтаспермовых спорангии сидят пучками у концов веточек, слегка сливаясь у основания. Пыльца (рис. 38, № 5—7, 9, 10, 14) от квазимоносаккатной и квазидисаккатной (иногда билатеральной), с ребристым или нерребристым телом, до безмешковой (гладкой или ребристой).

dopteris, *Pteroma*, *Allsporites*, *Pachypteris*; 8 — печорские Cardiolepidaceae: *Phylloderma*, *Cardiolepis*, *Nucicarpus*, *Permotheca*, *Vesicaspora*; 9 — субангарские Cardiolepidaceae: *Phylloderma* subgen. *Aequistomia*, *Doltostomia*, *Permotheca*, *Vesicaspora*; 10 — печорские *Callipteris*, *Compsopteris*, *Peltaspermum*; 11 — семейство Peltaspermataceae: выше пунктирной линии — *Peltaspermum*, *Cycadopites*, *Antevsia*, *Lepidopteris*, *Vittaphyllum*, семя, ниже пунктирной линии — *Prolophloxypinus*, *Vittatina*, *Permotheca*, *Peltaspermum*, семена, *Tatarina*; 12 — субангарские *Glossophyllum*, *Stiphorus*, семя; 13 — тунгусские *Kirjamkenia*, *Stiphorus*, *Cycadopites*; 14 — европейские *Glossophyllum*, *Sphenobatera*, *Cycadopites*, *Antevsia*, *Leuthardita*; 15 — европейские и гренландские *Sphenobatera*, *Bernetia*, *Cycadopites*; 16 — европейские и сибирские *Czekanowskia*, *Phoenicops*, *Leptostrobus*; 17 — современный *Ginkgo biloba* и ископаемые *Eretmophyllum*, *Baiera*, *Ginkgo*, *Sphenobatera*, *Stachyopitys*

Листва очень разнообразна. Чаще всего листья перистые с открытым жилкованием. Характерна вильчатость рахиса. Есть роды с цельными листьями и параллельным или веерным жилкованием, дланевидно расчлененными листьями. Пальчатое и перистое расчленение могут комбинироваться. Отмечается срастание перьев и перышек с сохранением системы жилок. Листья при таком срастании называются когерентными. В зависимости от того, какого порядка элементы сростаются, получаются листья уникогерентные (сливаются перышки пера), бикогерентные (сливаются уникогерентные перья последнего порядка) и трикогерентные (сливаются бикогерентные перья). В ходе этого процесса жилкование иногда становится сетчатым. У некоторых пельтаспермовых обнаружены катафиллы в основании побегов (как у каллистофитовых) и чередование укороченных и удлиненных побегов (как у гинкговых). Анатомическое строение стеблей известно лишь у родов *Kirjamkenia* (Peltaspermataceae) и *Rhexoxylon* (Umkomasiaceae). В обоих случаях наблюдается вхождение в лист проводящих пучков, отходящих от разных осевых первичных пучков (как у каламопитиевого *Diichnia* и гинкговых). Для пельтаспермовых характерны секреторные каналы или полости, что объединяет их с каламопитиевыми, каллистофитовыми и гинкговыми.

В порядке выделяются четыре семейства: Trichopityaceae (кладоспермы сохраняют листовидность, делятся перисто или перисто-дихотомически, семена прикрепляются субапикально к конечным долям), Peltaspermataceae (характерны пельтоиды и выводимые из них многосеменные открытые кладоспермы), Cardiolepidaceae (пельтатные капсулы почти замкнутые) и Umkomasiaceae (одиночные семена в купуловидных инвертированных вместилищах).

Если ранние пельтаспермовые связаны переходными формами с каллистофитовыми, то поздние, особенно триасовые,— с гинкговыми и лептострбовыми (рис. 44). Род *Sphenobaiera*, традиционно включаемый в Ginkgoales, отчасти вероятно принадлежит к пельтаспермовым. Затруднение в распределении родов по семействам и в отделении самих пельтаспермовых от каллистофитовых, гинкговых и лептострбовых свидетельствуют о родственных связях этих порядков.

Семейство Trichopityaceae. Трихопитиевые включались в число дикранофилловых или гинкговых из-за неверной трактовки кладоспермов Р. Флорином. Он считал, что у *Trichopitys* семена обращенные и прикреплены к концам веточек, сидящих спирально на пазушной оси. Семеновые оси, по мнению Р. Флорина, располагались на главной оси сложного полисперма спирально. В действительности, и весь сложный полисперм, и боковые простые кладоспермы были уплощенными (рис. 37, д; 45, д). Семена прикреплялись субапикально и абаксиально (рис. 45, б, в). Пластинки вегетативных листьев (в том числе подстилающих кладоспермы) дихотомически или

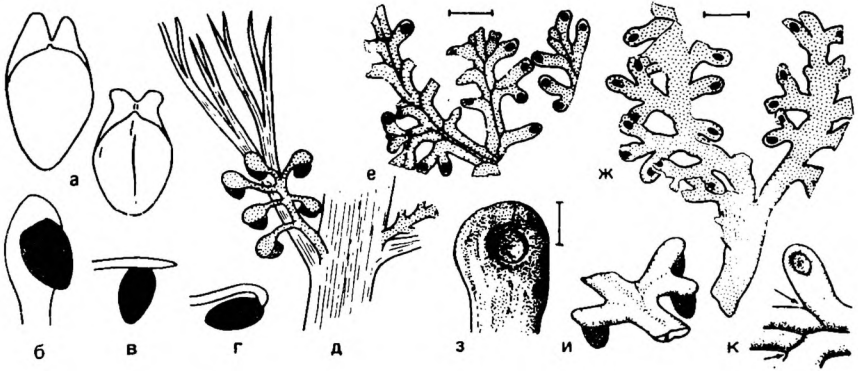


Рис. 45. Семейство Trichopityaceae

Верхний карбон (а), нижняя пермь (б—к); США (а), Франция (б—д), Приуралье (е—к); а — семена, ассоциирующие с *Dichophyllum moorei*; б—д — *Trichopitys heteromorpha* S a p. (б — дистальное расширение полнсперма с абаксially прикрепленным семенем, в — то же, вид сбоку, г — то же по представлениям Р. Флорина, д — реконструкция части фертильного побега, пазушный кладосперм выделен крапом); е—к — *Biomopteris pulchra* Z a l. emend. S. Me u e n (е — кладосперм с абаксially стороны; ж — кладосперм с вильчатим делением пластинки, з — перышко кладосперма с абаксially семенным рубцом, и — реконструкция кладосперма, к — то же с абаксially стороны, показан семенной рубец и пазушные швы, отмеченные стрелками); лнейка 5 мм (е, ж), 1 мм (з)

перисто-дихотомически делящиеся. К *Trichopitys* очень близок род *Mauerites* (рис. 44, № 2, 43, ж, з). Его кладоспермы перисто-дихотомические (*Biarmopteris*; рис. 45, е—к), семена прикреплялись субапикально (рис. 45, и) и оставляли по опадении четкие семенные рубцы (рис. 45, з, к). Перистые кладоспермы с субапикальными семенами ассоциировали с листьями рода *Supaia* (рис. 44, № 3), который явно близок к *Callipteris* (сем. Peltaspermataceae). Род *Dichophyllum* (рис. 43, е) занимает промежуточное положение между *Mauerites* и *Callipteris*; ассоциирующие семена двурогие (рис. 45, а), как у многих Ginkgoopsida.

Семейство Peltaspermataceae. Название семейства Peltaspermataceae произведено от рода *Peltaspermum* (P—T; рис. 37, к; 44, № 11), объединяющего пельтоиды с фестончатым или глубоко надрезанным краем и пальчатонервные кладоспермы. Пельтоиды собраны в сложные кистевидные полиспермы. Семена сидящие со свободным интегументом. У рода *Stiphorus* (рис. 44, № 12, 13) кладоспермы несут два ряда семян и сидят на концах вильчатой ножки. К Peltaspermataceae можно условно относить и роды, связывающие порядки Peltaspermales и Callistophytales (*Callipteris*, *Tinsleya* и др.). С листьями *Callipteris* (C₃—P; рис. 43, б—д; 44, № 1, 10; 46, б) ассоциируют кладоспермы с округлоромбической пальчатонервной двусеменной пластинкой (*Autunia*; P₁; рис. 46, а) и кистевидные собрания пельтоидов (рис. 44, № 10), свойственные более молодым видам.

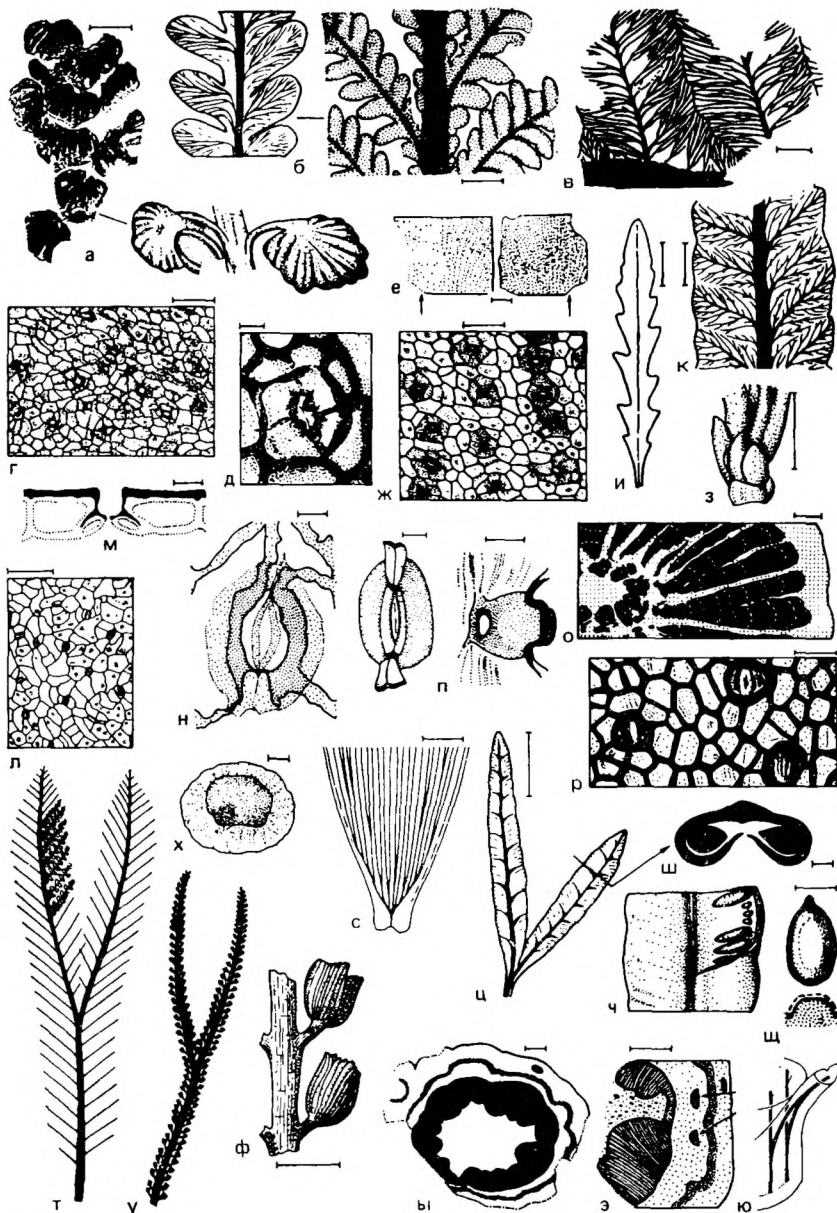


Рис. 46. Порядок Peltaspermales

Нижняя (а-в, т-х) и верхняя (д-з, п-с, ц-ш) пермь, пермо-триас (и, ы-ю), триас (г, к-о); Западная Европа (а, б, т-х), США (в), Гренландия (г), европейская часть СССР (д-з, п, справа), Сибирская платформа (и, ы-ю), Печорский бассейн (к, п, слева, р, с, ц-ш), Гондвана (л-о), в том числе Австралия (и) и Южная Африка (о); а — *Autunia milleryensis*, собрание кладоспермов и кладосперм с семенем; б — ваия *Callipteris conifera*; в — *Gigantopteris americana* White; г — куткула *Lepidopteris ottonis* (Гоерр.) Schimper; д — *Tatarina olferievii* S. Meuep, устьице; е-з — *T. conspicua* S. Meuep, расположение устьиц (е) на нижней (слева) и верхней сторонах листа (стрелки — ось

Микроспороклады древних форм (*Callipterianthus*; P₁; рис. 44, № 1) — это видоизмененные перья с полностью редуцированной пластинкой, сидящие на одном рахисе предпоследнего порядка вместе с вегетативными перьями (как у археоптериевых). За синангии, якобы ассоциирующие с листьями *Callipteris*, были приняты палочковидные копролиты (*Thuringia*). У более поздних форм спорангии почти свободные (или становились такими при созревании), расположены радиальными пучками на сложно ветвящихся системах осей (рис. 44, № 11). Видимо пучки сидели на веточках не терминально, а на нижней стороне. Иногда в стенке спорангия встречаются смоляные тельца. Пыльца древних представителей (рис. 44, № 1, 11 под пунктирной линией (квазисаккатная с кольцевидным или двукрылым (с экваториальными перемычками) квазисаккусом (типа *Vesicaspora*), с двумя квазисаккусами и ребристым телом (типа *Protohaploxyrinus*) и безмешковая ребристая (типа *Vittatina*). Эти типы пыльцы иногда связаны переходами. Два последних типа пыльцы несомненно продуцировались позднепермскими растениями с листовой типа *Tatarina*. В конце перми — начале триаса в семействе появились роды, продуцировавшие безмешковую монокольпатную пыльцу (типа *Cycadopites*; рис. 44, № 11 [над пунктирной линией], 13, 14).

Характерны почти все типы листьев (рис. 43, б — д; 44, № 1, 10—14; 46, б, в — к), известные у *Peltaspermales* (см. выше), причем многие типы известны в ассоциации с пельтоидами типа *Peltaspermum*. Это простые с веерным жилкованием (*Tatarina*), лопастные (*Tatarina*), простоперистые (*Tatarina*, *Compsopteris*) и сложноперистые (*Lepidopteris*, *Scytophyllum*, *Callipteris*) листья. Известны листья пальчато-рассеченные (*Kirjamkenia*), перистые со слившимися перышками (*Scytophyllum*) и перьями (*Vittaphyllum*), в последнем случае иногда с сетчатым жилкованием (*Furcula*, часть *Gigantopteris*). Простые листья *Tatarina* спирально располагались на укороченных и удлинённых побегах, причем, как и у гинкговых, укороченные побеги сопровождалась катафиллами (рис. 46, з). Устьица расположены на обеих сторонах листа, радиально

листа), устьица (ж), катафиллы (з); н — *T. lobata* S. М е у е п; к — *Scytophyllum neuburgianum* D o b r.; л, м — *Dicroidium odontopteroides*, кутикула листа (л), поперечный разрез устьица (м); н — устьице с утолщенными замыкающих клеток *D. superbium* (S h i f f.) T o w n r.; о — *Rhexoxylon tetrapteroides* W a l t., древесина зачернена; п — замыкающие клетки *Phylladoderma* subgen. *Phylladoderma* с кутинными утолщениями и боцонквидная куткула переднего дворика устьица *P.* subgen. *Aequistomia* (справа); р — куткула *P.* subgen. *P. arberti* Z a l.; с — жилкование *P.* subgen. *Phylladoderma*; т — х — *Sphenopteris germanica* W e i s s (т), *Schuetzia anomala* G e i n. (y), его синангии (ф) и пыльца (x); ц — щ — *Sporophyllites petschorensis* (S c h m a l h.) F e f. emend. S. М е у е п, кладосперм (ц), схема его поперечного сечения (ш), часть кладосперма с удаленным краем, семенным рубцами и семенами (ч), семя (щ); y — ю — *Kirjamkenia lobata*, поперечное сечение стебля (y); древесина зачернена, двойной листовой след в коре (э), схема отхождения листового следа от осевых первичных пучков (ю); линейка 1 см (а, б, н, о, с, ф), 5 мм (в, з, к, ц), 1 мм (е, ш — з), 100 мкм (г, ж, л, р), 20 мкм (д, п, х), 10 мкм (м, н)

лежащие побочные клетки обычно несут папиллы, нависающие над замыкающими клетками (рис. 46, г — ж).

Анатомия стебля известна у *Kirjamkenia* (рис. 46, ы — ю) и напоминает то, что мы видим у *Callistophytales*. Стебли эвстелические, зона вторичной древесины неширокая. В коре расположены крупные секреторные полости. Два листовых следа отходят от соседних осевых пучков и выше сливаются, так что в лист входит один пучок, далее дихотомирующий. По эпидермальным признакам *Kirjamkenia* близка к *Tatarina* и *Glossophyllum*. Стебли и листья *Kirjamkenia* ассоциируют с парными перистонервными кладоспермами *Stiphorus* (рис. 44, № 13). К *Stiphorus* близки вильчатые кладоспермы *Sporophyllites* (рис. 46, ц — щ), у которых семена сидят двумя рядами и скрыты завернутым краем пластинки кладосперма. Семена мелкие, похожи на семена, ассоциирующие со *Stiphorus* (рис. 44, № 12) и мезозойскими гинкговыми (рис. 44, № 17). Ассоциирующая пыльца (типа *Vitreisporites*) такая же, как у кейтониевых. Вероятно эти кладоспермы продуцировались растениями с листьями рода *Rhipidopsis* (см. сателлитные роды отдела *Pinophyta*), имеющими пальчаторассеченную пластинку и в этом отношении сходными с листьями кейтониевых. Листья *Rhipidopsis* также похожи на гинкговые, но их жилки выходят в боковые края долей, чего не бывает у гинкговых.

К *Peltaspermales*, по-видимому, принадлежат и растения с вайями *Sphenopteris germanica* (P₁; рис. 46, т) и микроспорокладками *Schuetzia* (рис. 46, у — х), спорангии которых были собраны в головчатые группы, сидевшие двумя рядами на толстой вильчатой оси.

Семейство Cardiolepidaceae. Листья кардиолепидиевых, отнесенные к роду *Phylladoderma* (P₂; рис. 44, № 8, 9; 46, с), ошибочно приписывались к кордаитам, гинкговым и хвойным. Семенные капсулы *Cardiolepis* (P₂; рис. 37, к) имеют пельтатную организацию, причем края пельтоида загнуты вниз и вовнутрь, охватывая ножку. Микропиллярные трубки семян, расположенных вокруг ножки, подходят к щели между ножкой и краем капсулы. В стенке капсулы отмечен толстый слой смолоносных клеток. Смоляные тельца встречаются и в семенах (в дисперсном виде они относятся к роду *Nucicarpus*; рис. 44, 8, 9). Изолированные мужские синангии (часть видов *Permotheca*; рис. 44, № 8) состоят из сросшихся в основании спорангиев с пыльцой типа *Vesicaspora*, т. е. с одним квазисаккусом, разделенным на два крыла (как у ранних *Peltaspermales*). Листья *Phylladoderma* цельные, обратнойцевидные до линейных, с множественными параллельными жилками, сходящимися в верхушке. В основание листа входит одна жилка. Листья амфистомные. Замыкающие клетки несут такие же крыловидные кутиновые утолщения (рис. 46, п, р), как и у мезозойских умкомазиевых (рис. 46, м, н), гинкговых (рис. 47, б, е) и беннеттитов. В мезофилле проходили смоляные тяжи



Рис. 47. Гинкговые (а—е), лептострбовые (ж, з), кейтониевые (и—с), род *Iralia* (т—ф)

Верхний триас (к, т—ф), юра (а—и, л—с); Западная Европа (а—д, ж, к, м—р), Узбекистан (е), Буренский бассейн (з), Грузия (и, л), Мексика (с), Иран (т—ф); а — *Eretmophyllum pubescens* Thoms; б — *Sphenobaiera longifolia* (Pom.) Florin, устье; в — *S. pecten* Haggis; г, д — *Baiera furcata*, лист (г), отпечаток половинки «косточки» семени и вид «косточки» в разрезе (д); е — *Pseudotorellia* sp., вид устья снаружи и изнутри листа, замыкающие клетки с крыловидными утолщениями; ж — *Solenites utmius* (Phill.) Haggis; з — *Czekanowskia rigida* Heeg, кутикула листа и отдельное устье; и — *Sagenopteris heterophylla* Dolud. et Svan., жилкование; к — *S. rhoifolia* Presl; л — *S. heterophylla*, устье; м, н — *Caytonia nathorstii* (Thoms) Haggis, продольный разрез семени (м) и часть полисперма с капсулами (н); о — пыльца *Caytonianthus oncodes* Haggis; п, р — *Caytonia arberi* (Thoms) Haggis, микроспороклад (п) и синангий (р); с — *Perzilaria oaxacensis* Delev. et Gould; т—ф — *Iralia hermaphroditica* Schweitzer, фертильный побег (т), часть полисперма (у) и микроспороклад (ф); линейка 1 см (а, в, г, к, н, с), 5 мм (д, ж, и, п, т), 1 мм (м, у, ф), 50 мкм (з), 10 мкм (б, е, л, о)

или лежали смоляные тельца. Характерна тонкая ребристость кутикулы нижней стороны листа (как у *Mauerites* и пермских *Rhaphidopteris*). По строению листьев *Cardiolepidaceae* близки к *Kirjamkenia* (*Peltaspermacae*), но отличаются организацией замыкающих клеток.

Семейство Umkomasiaceae (=Corystospermacae). Признаки фруктификаций умкомазиевых особенно полно изучены у мало отличающихся родов *Umkomasia* и *Pilophorosperma* (рис. 44; № 5). Их полиспермы ветвятся в нескольких плоскостях. Ответвления выходят из пазух небольших чешуевидных листьев. На концах веточек располагаются обращенные одиночные или парные купулы с одним семенем. Микропилярная трубка длинная, отогнутая кнаружи. Интегумент двурогий, свободен от нуцеллюса, несущего вытянутый сальпинкс. Микроспороклады (*Pteruchus*; Т; рис. 44, № 5) безлистные, к рахису перисто прикрепляются щитки (иногда сильно редуцированы) с лопастным краем и множеством одиночных спорангиев на нижней поверхности. Пыльца квазисаккатная двукрылая, с неребристым телом. Стволы (*Rhexoxylon*; Т; рис. 46, о) диаметром до 25 см. Древесинный цилиндр разбит на клинья широкими сердцевинными лучами. По периферии широкой сердцевины располагаются дополнительные (перимедуллярные) массивы древесины, каждый из которых нарастал и к центру, и к периферии ствола. Древесина хвойного типа. На радиальных стенках располагаются 1—2 ряда округлых окаймленных пор. В главный рахис пера входит несколько пучков, расположенных полумесяцем (веточные следы расположены по кругу) и отходящих от разных осевых пучков.

Вайи (роды *Dicroidium*, *Xylopteris* и др.; Т; рис. 44, № 5; 46, л — н) перистые, расчлененные в разной степени, с одонтоптероидным или перистым жилкованием. Иногда в конечных долях проходит лишь одна жилка. Характерна вильчатость рахиса. По эпидермальным признакам некоторые *Umkomasiaceae* близки к *Peltaspermacae* и *Cardiolepidaceae*.

Сателлитные роды семейства Umkomasiaceae. Род *Ptilozamites* (Т₃ — J₁; рис. 44, № 6). Рахис вильчатый, короткие перышки прикреплены широким основанием, жилкование параллельное, эпидермальное строение, близкое к *Peltaspermacae*. Ассоциирующие микроспороклады (*Harrisiothecium*) состоят из ветвящейся системы осей с двустворчатыми вместилищами спорангиев на концах. Пыльца квазисаккатная.

Род *Rhaphidopteris* (P₂ — J; рис. 44, № 4, 7). Листья крайне полиморфные, от простоперистых до триждыперистых, нередко с вильчатым рахисом. Листья амфистомные. Замыкающие клетки несут такие же кутиновые утолщения, как у *Cardiolepidaceae*. Близкий род *Pachypteris* (J; рис. 44, № 7) отличается гипостомными листьями и своеобразными выростами («беретами») на рахисе, сравнимыми с чешуевидными выростами на рахисах *Lepidopteris* (*Peltaspermacae*). С *Pachypteris* ас-

социруют мужские фруктификации *Pteroma*, сходные с *Pieruchus*, но с прижатыми к щитку спорангиями. Пыльца квазисаккатная (типа *Alisporites*).

Порядок, *Ginkgoales*. Гинкговые

Ископаемые листья сближали с гинкговыми еще в прошлом веке и часто ошибочно. Так, к *Ginkgo* относили листья, сейчас выделяемые в род *Nephropsis* (*Cordaitanthales*). Род *Ginkgophyllum* (С—Р) и сейчас сближается с гинкговыми, хотя это основано лишь на пальчатом расчленении листовой пластинки. Многие роды, ранее считавшиеся гинкговыми, переведены в порядок *Leptostrobales*. Род *Eoginkgoites* оказался беннеттитом, а *Phylladoderma* вошла в семейство *Cardiolepifaceae*. Ниже гинкговые приняты в состав одного семейства *Ginkgoaceae* (рис. 44, № 15, 17). Предлагавшиеся семейства *Sphenobaieraceae*, *Karkeniaceae*, *Torelliaceae* и *Pseudotorelliaceae* введены по дисперсным листьям и недостаточно изученным фруктификациям. Хорошо изучены лишь *Ginkgo* и близкие к нему роды дисперсных листьев (рис. 44, № 17; 47, а—е). Полиспермы *Ginkgo* — это вильчатая (реже более разветвленная) ножка с двумя семенами, из которых одно часто недоразвивается. Семенная пластинка кладосперма редуцирована до небольшого асимметричного воротничка под семенем (рис. 40, в; 44, № 17). Семена выглядят апикальными, но, с эволюционно-морфологической точки зрения, семенная поверхность воротничка — абаксиальная. Микроспорокляды также сильно редуцированы. Они имеют вид микростробилов, сложенных или пельтатными микроспорофиллами (*Bernettia*; рис. 44, № 15), примерно такими же, как у умкомазиновых, или ножками с парой или пучком микроспорангиев на конце (*Ginkgo*, *Stachyopitys*; рис. 44, № 17). Пыльца безмешковая (иногда, вероятно, с сильно редуцированным кольцевым квазисаккусом), монокольпатная, обычно сворачивается в лодочку. Листья ромбические, двулопастные (*Ginkgo*), у других родов — дихотомически рассеченные или простые, вытянутые (рис. 44, № 17; 47, а, в, г). Разные типы листьев связаны постепенными переходами. Жилкование веерное или параллельное. В основание листа входят две жилки, отходящие от соседних осевых первичных пучков. Жилки несколько раз дихотомизируют и входят в верхушку листа. Для гинкговых характерны секреторные каналы между жилками или вдоль них. Листья амфи- и гипостомные. Устьица свободно разбросаны между жилками и беспорядочно ориентированы. Побочные клетки кутинизированы так же, как и прочие клетки эпидермы, и часто снабжены папиллами (рис. 47, е, слева), нависающими над замыкающими клетками. Последние нередко с крыловидной кутинизацией (рис. 47, б, е, справа).

В отдельное семейство *Karckeniaceae* выделялся род *Karckenia* ($J_3 - K_1$). Это кистевидные полиспермы, прикреплявшиеся к укороченным побегам и состоящие из оси с короткими семеножками. Семена типа *Allicospermum*. В отличие от *Ginkgo*, интегумент свободен до основания. Верхушка нуцеллюса осложнена нуцеллярным клювиком. Часто сохраняется только склеротеста, имеющая вид скорлупы ореха. Неясно, был ли при семенах *Karckenia* воротничок. С полиспермами ассоциируют листья типа *Ginkgoites* и *Sphenobaiera*.

Сателлитные роды семейства *Ginkgoaceae*. Род *Ginkgoites* (Т — К) объединяет виды, несколько отклоняющиеся от *Ginkgo* эпидермальными признаками или вовсе не имеющие эпидермальной характеристики. Такие листья могут принадлежать как *Ginkgoales*, так и другим порядкам голосеменных.

Род *Baiera* (P?; Т — К; рис. 47, г). Листья сходны с наиболее рассеченными листьями *Ginkgo* или рассечены еще сильнее, причем центральный синус доходит почти до черешка. В конечных долях проходит более одной жилки (у близкого рода *Baierella* — одна жилка). Устьица ориентированы преимущественно продольно и образуют нечеткие ряды (у *Ginkgo* и *Ginkgoites* они ориентированы и разбросаны беспорядочно). Смоляные тельца между жилками округлые или овальные. У части видов микроструктура листа неизвестна. Граница между *Baiera* и *Ginkgoites* нечеткая. С листьями иногда ассоциируют семена с толстой внешней кутикулой, устьицами на интегументе и обильными секреторными каналами, чем эти семена сходны с семенами *Ginkgo* (рис. 47, д). Вполне возможно, что пермские виды рода принадлежат *Mauerites* и *Trichopitys* (*Peltaspermales*).

Род *Sphenobaiera* (P?, Т — К; рис. 43, и; 44, № 13—15, 17; 47, в). Листья прикреплялись к укороченным побегам. Пластина бесчерешковая (это отличает *Sphenobaiera* от *Baiera*), пальчато рассечена. Доли листа собраны в две симметричные группы, клиновидно сужаются, иногда надрезаны на верхушке. В основание листа входят две жилки. Эпидермальное строение известно лишь у части видов. Листья амфистомные. Устьичные ряды нечеткие. Устьица ориентированы преимущественно продольно. Кутикула побочных клеток утолщена со стороны замыкающих клеток. Иногда над побочными клетками нависают папиллы побочных клеток. Между жилками располагаются продолговатые смоляные тельца. Некоторые пермские и триасовые виды скорее всего относятся к *Peltaspermales*.

Порядок *Leptostrobales*. Лептострбовые

Из двух названий порядка — *Leptostrobales* и *Czekanowskiales* — выбрано первое, так как оно произведено от названия рода *Leptostrobus*, установленного для фруктификаций.

Своеобразие лептострбовых выяснилось еще в 30-х годах. Полиспермы (род *Leptostrobus*) кистевидные, с сидящими на тонкой оси двустворчатými капсулами. Наиболее вероятно, что предками лептострбовых, как и гинкговых, были *Peltaspermals* [29]. Семенная створка *Leptostrobus* с подвернутым краем вполне сопоставима с билатеральными пальчатонервными *Peltaspermum* (рис. 44, № 11, 16), а парное положение створок — с парными кладоспермами *Stiphorus* (рис. 44, № 12, 13) и *Umkomasiaceae* (рис. 44, № 5). С лептострбовыми предположительно связывают микроспороклады рода *Ixostrobus*, сходные с микроспорокладами *Ginkgo*, но с сильно сросшимися четырьмя спорангиями. Пыльца, лептострбовых, гинкговых и триасовых пельтаспермовых неразличима в световом микроскопе. У всех трех групп известны укороченные побеги с катафиллами. Свойственные большинству лептострбовых дихотомирующие листья известны и у *Peltasperms*. Филогенетическая связь с *Peltasperms* объясняет и сходство с гинкговыми (тоже потомками пельтаспермовых) в строении листьев, пыльцы и микроспорокладов, присутствии катафиллов на укороченных побегах (рис. 47, ж). Обычно лептострбовые притовопоставляются гинкговым, так как в основании листа входит лишь один пучок. В действительности это различие в рамках класса *Ginkgoopsida* второстепенное. Один проводящий пучок в черешке (например, у *Kirjamkenia*) образуется путем слияния листовых следов, отходящих от разных осевых пучков. Это слияние происходит на небольшом участке. Чтобы получить две жилки, входящие в лист, достаточно подавить слияние пучков или сместить участок слияния в глубь коры. Надо еще учесть, что соседние осевые пучки, дающие начало парному листовому следу, вполне могут оказаться ветвями тангентально разделившегося одного осевого пучка, далеко идущими параллельно вдоль оси (как у *Callistophyton*).

Род *Leptostrobus* ($T_3 - K_1$; рис. 44, № 16). Ось полисперма с мелкими катафиллами в основании, несет по разреженной спирали двустворчатые почти сидячие капсулы. Створки округлые, со сглаженной радиальной ребристостью. Недалеко от дистального края к створке прикрепляется несколько семян, оставивших после опадения округлые рубцы. Створки контактируют по краевой кайме, иногда покрытой большим количеством папилл. Предполагается, что папиллозная кайма иногда функционировала как рыльце, на котором прорастала пыльца. В семенах (типа *Amphorispermum*), ассоциирующих с одним из видов, не найдена пыльца в микропиле (и нет мегаспоровой мембраны). У других форм внутри капсулы найдены семена с мегаспоровой мембраной. Рыльцеподобная кайма не обнаружена у более древних видов рода. Ассоциирующие листья относятся к родам *Czekanowskia*, *Solenites*, *Stenophyllum* и *Windwardia* (?).

Род *Phoenicopsis* (Т — К; рис. 44, № 16). Линейные листья с тупой, иногда зубчатой верхушкой и параллельным жилкованием, собраны в пучок на верхушке укороченного побега, покрытого катафиллами. Если такие листья имеют эпидермальную характеристику, они относятся к родам *Stephenophyllum* (листья гипостомные в верхней части и амфистомные в нижней, устьица расположены полосами между жилками), *Culgoweria* (листья амфистомные, устьица собраны в ряды, а не полосах) и *Windwardia* (листья амфистомные, устьица на нижней стороне собраны в узкие амфосы, а на верхней в ряды). Устьица всех трех родов ориентированы преимущественно продольно, побочные клетки кутинизированы сильнее прочих клеток и нередко несут папиллы, нависающие над замыкающими клетками. К *Stephenophyllum* близок род *Arctobaiera*, листья которого иногда рассечены в верхней части.

Род *Czekanowskia* (Т₃ — К; рис. 44, № 16, 47, з) отличается от *Phoenicopsis* очень тонкими, повторно дихотомирующими, или перистодихотомическими, прямоугольными в сечении листьями. В лист входит одна жилка, дихотомирующая вслед за делением листовой пластинки. Род *Solenites* (рис. 47, ж) возможно является старшим таксономическим синонимом *Czekanowskia*. Род *Hartzia* отличается от *Czekanowskia* простыми или однажды вильчатыми листьями. Листья *Hartzia* ассоциируют с полиспермами *Staphidiophora*, близкими к *Leplostrobos*.

С лептострбовыми сравнивался род *Irania* (Т₃; рис. 47, т — ф), имеющий обоеполые фертильные побеги. К нижней части оси прикрепляются микростробилы, а выше — короткие вильчатые придатки с женскими капсулами. Микростробилы цилиндрические, с плотно сидящими по спирали спорангиофорами, к расширенной дистальной части которых прикрепляются два висячих спорангия. Женские капсулы веретеновидные, при созревании раскрывавшиеся (?) и становившиеся сердцевидными. Их более детальное строение неизвестно. Предлагалось выделять особый порядок Iraniales, но до более полного исследования рода *Irania* лучше помещать его в качестве сателлитного в Leplostrobales.

Порядок Caytoniales. Кейтониевые

Кейтониевые обособлялись среди голосеменных из-за своеобразных инвертированных капсул с семенами внутри. Эта их особенность, вместе с сетчатым жилкованием листьев и вытянутыми четырехгнездными синангиями, приводила к предположению, что кейтониевые были предками покрытосеменных. Инвертированные капсулы легко выводятся из кладоспермов *Peltaspermales*, например, путем преобразования пельтоидов *Peltaspermum* или радиальных капсул *Cardiolepidaceae* в билатеральный орган, либо замыкания билатеральных клудо-

спермов типа *Stiphorus* (Peltaspermeaceae) или *Sporophyllites*. Семена кейтониевых и *Nucicarpus* (Cardiolepidaceae) сходны своими длинными микропиллярными трубками. Микроспороклады и пыльца Caytoniales и Peltaspermales в общем однотипны. Сетчатое жилкование, характерное для кейтониевых, известно и у Peltaspermales. Скорее всего кейтониевые произошли от Peltaspermales.

Род *Caytonia* (J—K; рис. 47, м, н) введен для женских капсул, с которыми ассоциируют микроспороклады *Caytonanthus* (рис. 47, п, р), пыльца *Vitreisporites* (рис. 47, о) и листья *Sagenopteris* (рис. 47, и, л). Сложные полиспермы состояли из оси с перисто отходящими ребристыми ветками, на которых двумя сближенными рядами сидели инвертированные округлые капсулы. Характер прикрепления семян не вполне ясен. Возможно они располагались по U-образной линии. Капсулы разных видов несколько различаются. У одних видов семена, возможно, были погружены в стенку капсулы, а у других этого не было. У семян (рис. 47, м) отмечались верхушечные волоски, возможно, направлявшие пыльцу в микропиле. Интегумент многослойный с двумя проводящими пучками и слоем каменистых клеток (подобный слой наблюдался в капсулах Cardiolepidaceae и семенах *Karckenia*), свободен от нуцеллюса, верхушка которого несла короткий сальпинкс (как у некоторых Peltaspermales и Ginkgoales). Мелкая квазисаккатная пыльца проникала в капсулу с помощью секреторной капли. Микроспороклады были перистыми. С конечных ответвлений свисали вытянутые синангии из 3—6 полностью сросшихся спорангиев. Полагают, что кейтониевые были двудомными растениями (микроспороклады и полиспермы встречаются в разных захоронениях). Листья пальчатые, с длинным черешком, на конце которого парами сидят четыре (редко три) листочка. Иногда каждая пара листочков прикрепляется к собственному ответвлению черешка. Средняя жилка есть или отсутствует. Жилкование сетчатое. Устьица разбросаны без видимого порядка на нижней стороне листа. Такие листья встречаются с верхнего триаса до низов верхнего мела. Пыльца типа *Vitreisporites*, известная в перми, принадлежала Peltaspermales.

К кейтоניים можно отнести и род *Perezlaria* (J; рис. 47, с), установленный по микроспорокладам. Ось несла боковые ветки с звездчатыми группами спорангиев (как у некоторых Peltaspermales). Ассоциирующие листья (*Mexiglossa*) первоначально ошибочно относились к *Glossopteris*.

Порядок Gigantonomiales (= Gigantopteridales).

Гигантономиевые

Растения, включаемые в порядок гигантономиевых, обычно фигурируют в литературе под названием гигантоптерид (от рода *Gigantopteris*; P; рис. 48, г—е). Это листья с сетчатым

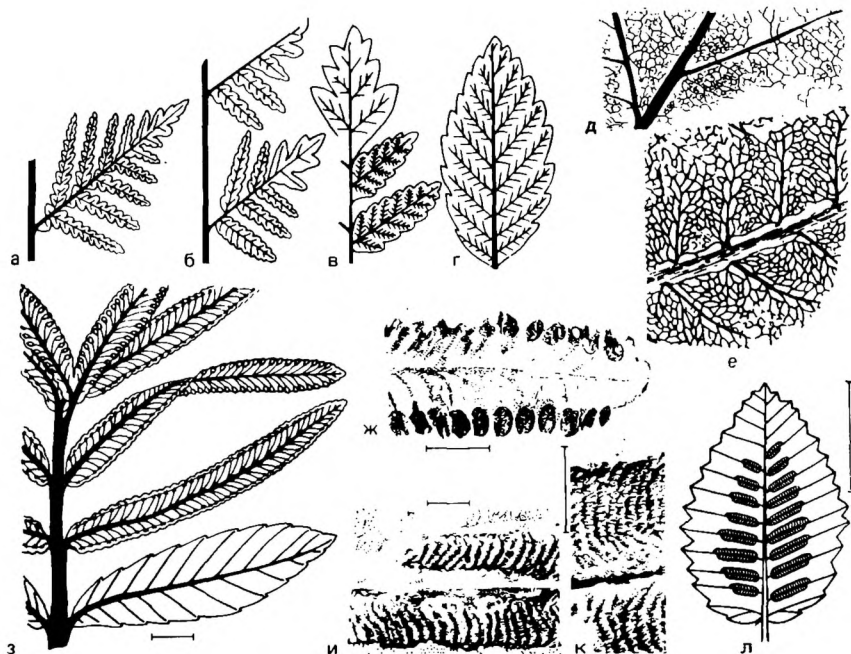


Рис. 48. Гигантономиевые

Пермь; КНР: а—г — возможное преобразование листьев от сложноперистых к простым [а — *Emplectopteridium*, б — *Gigantonoclea lagrelii* (Hallé), в — *Gigantonoclea* (al. *Bicoemplectopteris*) *halleyi* (Asama), г — *Gigantopteris* (al. *Tricoemplectopteris*) *taiyuanensis* (Asama)]; д — жилкование *Gigantopteris dictyophylloides* Gu et Zhi; е — жилкование *Gigantopteris* (al. *Tricoemplectopteris*) *taiyuanensis*; ж, з — *Gigantonoclea* (al. *Gigantonoclea*) *fukiensis* (Yabe et Oishi) Let Yaо, семенное перо (ж) и реконструкция семенной вайи (з); и—л — *Gigantotheca paradoxa* Li et Yaо, часть пера со спорангиями (и, к), реконструкция (л); линейка 10 см (л), 2 см (з), 5 мм (ж), 2 мм (и, к)

жилкованием. Листья *Gigantopteris* и морфологически близких родов можно расположить в ряд, в котором будет происходить последовательное срастание перышек одного пера, а затем перьев разного порядка (рис. 48, а—е). Эти сливающиеся элементы листа удерживают прежнее жилкование. Это то же образование листьев с когерентностью разного порядка, что и в семействе *Peltaspermaceae*, но для гигантономиевых более характерно образование сетчатого жилкования. Подобный ряд строился для пермских родов Катазии; исходным был в нем род *Emplectopteris*, перышки которого уже имеют сетчатое жилкование (рис. 42, ц, ч). Платиспермические семена сидят на неизменных перышках, и есть все основания относить этот род к *Callistophytales*. Далее в предлагавшемся ряду (*Gigantonoclea lagrelii* — уникагерентные листья, *Gigantonoclea halleyi* — бикогерентные листья, *Gigantopteris taiyuanensis* — трикогерентные листья; рис. 48, а—г) фруктификации известны только у бикогерентных листьев. Филлоспермы были описаны

как *Gigantonomia* (рис. 48, ж, з), а микроспорофиллы — как *Gigantotheca* (рис. 48, и—л). Семена сидят в ряд недалеко от края пера на его нижней стороне. Их строение неясно, но, вероятно, они были платиспермическими, ориентированными главной плоскостью перпендикулярно к краю. Указание, что рядом с семенами в месте их прикрепления были отверстия в пластинке листа, нуждается в подтверждении. Микроспорофиллы несут многочисленные спорангии (синангии?), расположенные плотными рядами вдоль боковых жилок в их нижней части. Строение спорангиев не удалось изучить. Предположение, что ряды спорангиев прикрывались общим индузием, не вполне убедительно.

Существует тенденция сближать с гигантоптеридами или относить к *Gigantopteris* все конгерентнолистные формы верхнего палеозоя и триаса. Как уже говорилось, некоторые из растений с такими листьями принадлежат семейству *Peltaspermaceae*. Очевидно, между гигантономиевыми и пельтаспермовыми наблюдается далеко идущий параллелизм в образовании листьев разного порядка когерентности. Учítывая, что к *Peltaspermaceae* на верное принадлежат листья из нижней перми США, часто относимые к *Gigantopteris* (рис. 46, в; они ассоциируют с кладоспермами типа *Autunia* — *Sandrewia*), неформальную группу «гигантоптериды» нельзя отождествлять с порядком *Gigantonomiales*. Соответственно название *Gigantopteridales* приходится отвергнуть. До более детального изучения фруктификаций гигантономиевых можно рассматривать в составе единственного семейства *Gigantonomiaceae* fam. nov. Если упомянутый выше ряд последовательного увеличения когерентности листьев отражает филогенетическую последовательность, а *Emplectopteris triangularis* действительно принадлежит *Callistophytales*, можно предположить, что гигантономиевые произошли от каллистофитовых.

Порядок *Arberiales* (= *Glossopteridales*). Арбериевые

Трудно назвать группу ископаемых растений, морфология, систематика и филогенетическое значение которых служили бы источником такого количества ошибок и противоречий, как арбериевые. С другой стороны непрерывно поступают новые данные о разнообразии всей группы. Поэтому систематика арбериевых далека от стабилизации. Подразделить их на семейства пока невозможно.

Рассмотрим более полно реконструированные растения. Таковы кладоспермы рода *Dictyopteridium* (C₃—P; рис. 49, е), сидевшие в пазухе листа типа *Glossopteris*, образуя фертилигер. Края кладосперма заворачивались вниз и полностью скрывали многочисленные семена, рассеянные по всей пластинке и заключенные в рыхлую сетку ветвящихся волосков. Интегумент

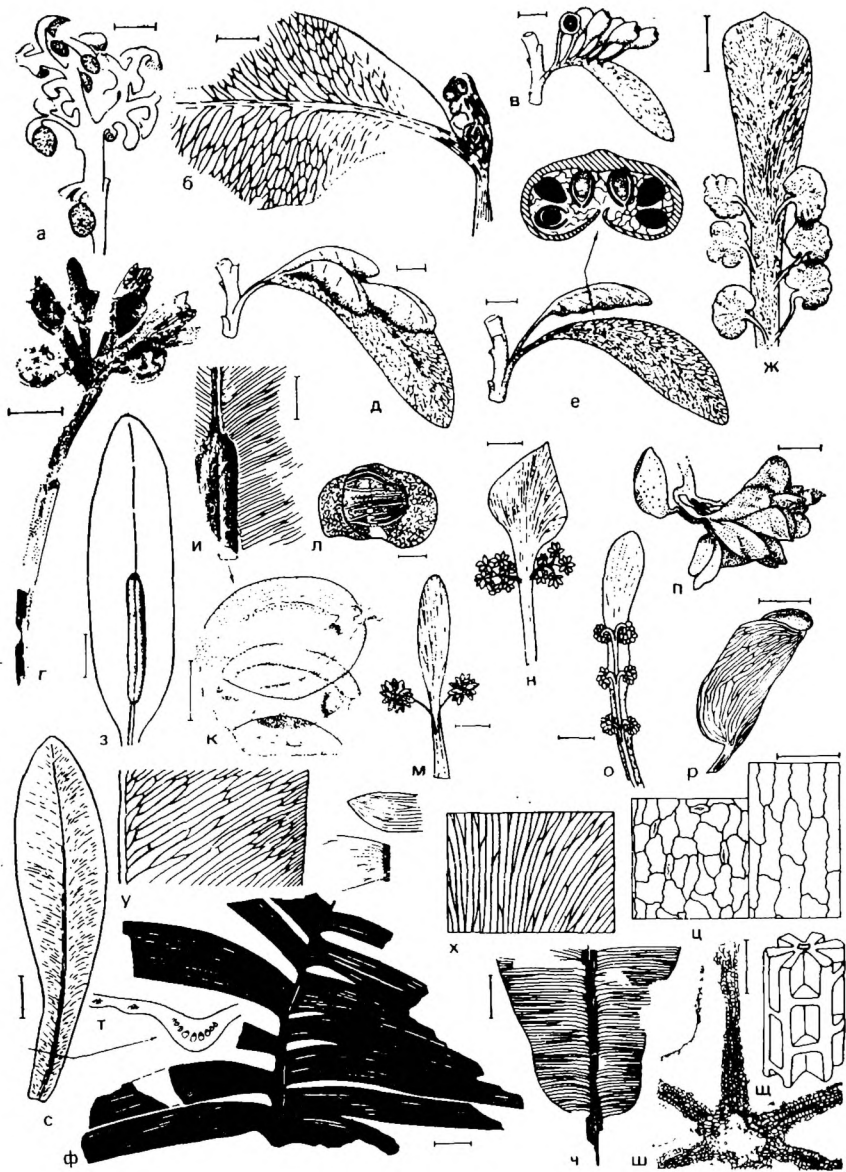


Рис. 49. Арбериевые

Верхний палеозой Гондваны; а — *Arberia minasica* White; б — *Australoglossa waltonii* Holmes, лист с полиспермом; в — *Denkania indica* Sur. et Chandра; г — *Rigbya arberioides* Lacey et al.; д-ж — *Jambadostrobus pretiosus* Chand. et Sur. (д), *Dictyopteridium* (е; наверху — поперечный разрез) и *Lidgettonia mucronata* Sur. et Chandра (ж); з-к — *Senothesca murulidhensis* Van., лист с приросшим полиспермом (з), верхняя часть полисперма и жилкование листа (и), семена (к); л — пыльца *Protohaploxyrinus* из спорангия *Arberietta vulgaris* Pant et Naut.; м-о — микроспоролкды *Eretmonia cooyalensis* Holmes (м), *E. utkalensis* Sur. et Mahesh. (н) и *Glossothea* (о); п, р — часть микроспоролкда (п) и спорангий (р) *Arberietta africana* Pant et Naut.; с, т — лист *Glossopteris* (с) и его сечение (т); у — жилкование *G. indica* Schimp.; ф — *Pteronilssonsonia gopalii* Pant et Mehra; х — жилкование

свободен от нуцеллуса. Хорошо развит нуцеллярный клювик. В пыльцевой камере встречена квазидисаккатная пыльца с ребристым телом (типа *Protohaploxylinus*). Такая же пыльца встречена в ассоциирующих микроспорокладках *Eretmonia* (рис. 49, м, н), состоящих из видоизмененного листа с сетчатым жилкованием. От оси листа отходят в противоположные стороны две ножки, каждая из которых повторно ветвится. Конечные веточки несут бобовидные спорангии. Эти растения были деревьями с толстыми пикноксилитическими стволами. Древесина типа *Araucarioxylon* (см. сателлитные роды *Pinophyta*). В корнях (*Vertebraria*; рис. 49, ш, щ) от осевого массива первичной древесины отходят узкие клинья вторичной древесины, соединенные горизонтальными перегородками, также составленными трахеидами. Промежутки между клиньями заполнены рыхлой паренхимой (азренхимой). У более толстых корней эта септированная и разбитая на клинья центральная часть покрывалась сплошной вторичной древесиной.

Полиспермы встречаются изолированно от подстилающих (несущих) листьев или в соединении с ними. Отдельные типы полиспермов выделены как роды, но лишь немногие из них достаточно детально изучены и удовлетворительно интерпретированы. Несколько родов было установлено для различно сохранившихся кладоспермов *Dictyopteridium*. Из-за того, что степень заворачивания краев кладосперма различна, а плоскость скола проходила на разных уровнях, создавалось впечатление оси, окруженной семенами (одна из прежних интерпретаций *Dictyopteridium*), двустворчатой структуры из стерильной и семенной створок (другая интерпретация того же рода; такие остатки относились также к родам *Scutum*, *Hirsutum*, *Cistella*, *Plumsteadiostrobis* и др.). Можно наметить несколько основных типов полиспермов. Наиболее примитивными были неправильно ветвящиеся полиспермы *Arberia* (рис. 37, е; 49, а). Уплотнение и срастание ветвей привело к образованию фертилигеров типа *Rigbya* (рис. 49, г), *Australoglossa* (рис. 49, б) и, наконец, *Ottokaria* (рис. 37, п). Округлый или овальный кладосперм *Ottokaria* с расчлененным краем прикреплялся с помощью длинной ножки к средней жилке листа типа *Glossopteris*, образуя типичный фертилигер. Степень слияния кладосперма с подстилающим листом варьирует от рода к роду. У *Lidgettonia* (рис. 49, ж) к листу прикрепляется несколько кладоспермов, а у *Partha* — длинные ножки с группой семян на концах. У *Denkania* (рис. 49, в) ножки несут по одному семени окруженному купуловидным образованием

Gangamopteris; ц — кутикула нижней (слева) и верхней (справа) сторон листа *Glossopteris harrisi* P a n t et G u p t a; ч — *Rhabdotaenia danaoides* (R o u l e) P a n t; ш, щ — *Vertebraria*, первичная древесина до отложения вторичной древесины, поперечное сечение (ш) и общий вид (щ); линейка 1 см (а—в, д—з, о, с, ф, ч), 5 мм (г, и, м, н), 1 мм (к, л), 0,5 мм (р, ш), 100 мкм (ц), 10 мкм (л)

(?). Прирастание билатерального полисперма к средней жилке наблюдается у *Senotheca* (рис. 49, з—к), причем в микропиле семян найдена пыльца типа *Protohaploxypinus*, как и у *Dictyopteridium*.

Таким образом, внешнее разнообразие полиспермов сводится к немногим преобразованиям: 1) уплощению, срастанию и редукции семяножек, 2) образованию кладосперма и его разным модификациям, 3) прирастанию кладосперма к измененному или неизмененному листу и образованию фертилигера, 4) вариациям в числе кладоспермов, прикрепленных к листу.

Микроспороклады *Eretmonia* уже были описаны. У *Glossotheca* от видоизмененного листа отходит большее число элементарных микроспороккладов (рис. 49, о). У *Kendostrobus* вокруг оси сидели ножки с радиальными группами спорангиев на верхушке. Из микроспорангиев была извлечена различная пыльца, преимущественно типа *Protohaploxypinus* (рис. 49, л), но также безмешковая с ребристым телом (напоминает *Vittatina*). Часть родов, видимо, обладала квазимоносаккатной и квазидисаккатной пыльцой с нерребристым телом. Примечателен параллелизм в строении пыльцы арбериевых, *Peltaspermales* и хвойных.

В отложениях с доминирующими арбериевыми встречается большое количество пикноксилитических стволов с древесиной типа *Araucarioxylon*, *Dadoxylon* и др., отличающихся поровостью трахеид, строением сердцевины и другими признаками. Установить соответствие описанных родов древесины с определенными родами фруктификаций и листы пока нельзя. Корни (*Vertebraria*, см. выше) достигают 30 см в диаметре. Есть данные, что структуру типа *Vertebraria* несли и облиственные ветви. Листья большей частью простые, с сетчатым жилкованием. Такие листья со средней жилкой, с четкой несколькими параллельными, изредка анастомозирующими проводящими пучками, относят к роду *Glossopteris* (рис. 49, с—у, ц). В нем выделено множество видов, различающихся размерами и очертанием листа, формой и ориентацией петель жилкования и другими признаками, в том числе эпидермальными. У некоторых видов основание листовой пластинки несет направленные назад треугольные выросты. Если выросты увеличены и лист становится стреловидным, то такие формы относят к *Belemnopteris*. У *Rhabdotaenia* (рис. 49, ч) боковые жилки отходят от средней под почти прямым углом, анастомозы отсутствуют. К *Pteronilssonina* (рис. 49, ф) отнесены перистые листья с вильчатым рахисом и линейными перышками с параллельным жилкованием. Листья этих двух типов сходны с цикадовыми и беннетитовыми, но по эпидермальным признакам неотличимы от типичных *Glossopteris*. Видимо лишь конвергентное сходство с цикадовыми (*Dictyozamites*) и тригонокарповыми (*Linopteris* и др.) имеют и перистые листья *Dunedoonia*, перышки которых имеют сетчатое жилкование. Простые

листья, отличающиеся от *Glossopteris* отсутствием средней жилки, выделяют в род *Gangamopteris* (рис. 49, х) с многочисленными видами, а листья с укороченной средней жилкой и открытым жилкованием — в *Palaeovittaria*. Возможно, что к арбериевым относятся и некоторые листья с веерным жилкованием, принимаемые за кордаитовые и относимые к роду *Noeggerathiopsis*.

Прижизненная ассоциация определенных листьев и фруктификаций установлена лишь в единичных случаях и пока касается лишь *Glossopteris*, с которыми найдены в органической связи *Dictyopteridium*, *Senoithecra*, *Ottokaria* и некоторые другие фруктификации.

Пазушные полиспермы ранних арбериевых сравнивались с пазушными сложными полиспермами кордаитантовых. Более вероятно связь арбериевых с теми примитивными голосеменными (типа *Calamopityales*), которые имели эвстелические стволы, платиспермические семена, собранные в ветвящиеся полиспермы, и микроспороклады, ветвящиеся в трех измерениях. Если в линии от каламопитиевых к калистофитовым на листья переместились отдельные семена, то у арбериевых — целый ветвистый полисперм. Аналогичные преобразования претерпели и микроспороклады. Далее произошло посттетеротопное преобразование листьев, подстилающих полиспермы и микроспороклады. Ассоциирующие с *Calamopityales* вайи типа *Sphenopteridium* и *Triphylopteris* известны в карбоне Гондваны в отложениях, залегающих ниже флороносных толщ с арбериевыми. Если арбериевые произошли от каламопитиевых, то можно полагать, что их семена — первично платиспермические. Возможными потомками арбериевых считались *Umkomasiaceae*, *Pentoxylales*, *Cycadales*, *Bennettitales* и покрытосеменные. Умкомазиевые скорее произошли от пермских *Peltaspermataceae*. Цикадовые и беннеттитовые (класс *Cycadopsida*) филогенетически связаны с палеозойскими радиоспермическими голосеменными. Покрытосеменные, по-видимому, произошли от радиоспермических голосеменных. Происхождение *Pentoxylales* от арбериевых не исключено.

Порядок *Pentoxylales*. Пентоксилеевые

К пентоксилеевым (рис. 50) относят несколько мезозойских (J—K₁) родов, установленных для минерализованных стеблей (*Pentoxylon*, *Nipanioxylon*), листьев (*Nipaniophyllum*), микроспороккладов (*Sahnia*) и колосовидных (или головчатых) полиспермов (*Carnoconites*). Вероятно, это — дисперсные части двух видов (может быть родов) растений, имевших сходные листву и фруктификации при различной анатомии стеблей (*Pentoxylon*, *Nipanioxylon*). Микроспороклады, ассоциирующие с *Pentoxylon*, относят к *Sahnia*, а ассоциировавшие с *Nipanioxylon* пока неизвестны. Пентоксилеевые по анатомии стеб-

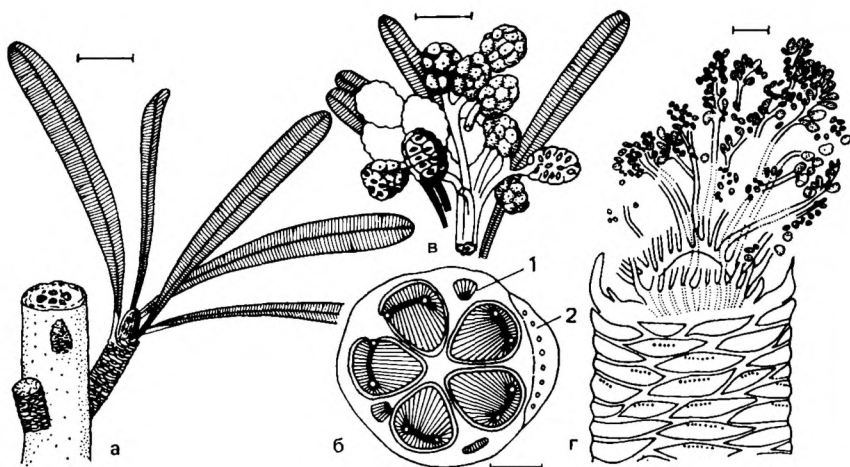


Рис. 50. Пентоксилеевые

Верхняя юра — низы мела; Индия; а — стебель (*Pentoxylon sahnii* S g i v.) с листьями (*Nipaniophyllum raoi* S a h n i) на укороченных побегах; б — поперечное сечение *P. sahnii*, метаксилема зачернена, протоксилема показана светлыми точками, вторичная древесина заштрихована (1 — листовая след, 2 — черешок листа, прижатый к стеблю); в — собрание полиспермов *Carnoconites compactum* S g i v. и окружающие его листья типа *N. raoi*; г — фертильный побег с микроспорокладями *Sahnia nipanensis* V.-M i t t.; линейка 1 см (а, в), 2 мм (г), 1 мм (б)

лей несколько напоминают тригонокарповых (типа *Medullosa*). У более полно изученного рода *Pentoxylon* (род *Nipanioxylon* сходен с ним в общих чертах) древесина состоит из 3—9 (чаще всего 5) мезархных пучков, окруженных вторичной древесиной, которая нарастала преимущественно со стороны сердцевины (рис. 50, б). Эксцентрические массивы обычно описываются как меристелы. Однако, как и в случае тригонокарповых (*Medullosa*), это разновидность эвстелической организации. У *Medullosa* также изредка встречаются формы с более сильным нарастанием вторичной древесины со стороны сердцевины. Трахеиды вторичной древесины с одно-двурядными, плотно расположенными, округлыми или многоугольными окаймленными порами. Сердцевинные лучи однорядные, 2—7 клеток в высоту.

Найдены укороченные побеги (рис. 50, а) с плотно расположенными рубцами опавших листьев и чешуй. В удлиненных побегах листовые рубцы редкие, объем древесины больше и есть дополнительные периферийные пучки древесины, чередующиеся с основными. Листья цельные, лентовидные, с мощной средней жилкой из нескольких лежащих параллельно проводящих пучков (как у *Glossopteris*). Как и у цикадовых, проводящие пучки в листьях диплоксилные (верхний и нижний тяжи древесины разделены паренхимой). В основание листа входит шесть проводящих пучков, выходящих независимо от разных осевых пучков. Боковые жилки отходят от средней под почти прямым углом, изредка дихотомируют и иногда соеди-

няются анастомозами. Вначале считали, что листья имеют мезоперигенные устьица и извилистые радиальные стенки эпидерматных клеток как у беннеттитовых, а позже, что по строению эпидермы пентоксилеевые близки к цикадовым.

Полиспермы состоят из оси, прикрепленной к верхушке укороченного побега (рис. 50, в). Ось несла до восьми ответвлений, концы которых служили семяложем. Платиспермические семена сидели по плотной спирали, имели двуслойный интегумент, свободный от нуцеллуса и сложенный внешним мясистым слоем и внутренним каменистым, миндалевидной формы. Мясистые слои смежных семян плотно смыкались, так что полиспермы внешне напоминали плод малины. Микроспороклады (рис. 50, г) располагались на верхушке укороченного побега мутовчато и срастались основаниями. На концах вильчато ветвящихся осей сидели овальные спорангии. Пыльца безмешковая, однобороздная.

Происхождение пентоксилеевых неизвестно. Из более древних растений к ним ближе всего *Arberiales* и *Peltaspermales*. Отдельные черты сходства с тригонокарповыми и цикадовыми, очевидно, конвергентные.

КЛАСС CYCADOPSIDA. ЦИКАДОПСИДЫ

К цикадопсидам принадлежат голосеменные с радиоспермическими семенами и купулами, превращающимися у более продвинутых порядков во внешний интегумент. Это порядки *Lagenostomales*, *Trigonocarpales*, *Cycadales* и *Bennettitales* (еще более продвинутые порядки *Gnetales* и *Welwitschiales* здесь не рассматриваются, так как они достоверно неизвестны в геологической летописи). *Lagenostomales* (= *Lyginopteridales*) и *Trigonocarpales* (= *Medullosales*) до сих пор относились к птеридоспермам. Именно изучение этих растений привело к открытию птеридоспермов в начале XX в. и к убеждению, что все растения, имеющие семена и папоротниковидные листья, принадлежат единому крупному таксону. Наличие таких листьев считалось чрезвычайно важным признаком, а поэтому принималось значение других: строения мужских фруктификаций и семян, существование купулы. Прослеживание филогений голосеменных убеждает в том, что папоротниковидный облик листьев был унаследован от прогимноспермов разными голосеменными и сам по себе не имеет определяющего таксономического значения.

Порядок *Lagenostomales*. Лагеностомовые

К лагеностомовым принадлежат наиболее примитивные цикадопсиды с ветвящимися безлистными полиспермами, несущими односемянные или многосемянные купулы. У более

примитивных форм (*Eurystoma*, *Hydrasperma* и др.) купула состоит из ветвящихся неуплощенных осей (рис. 39, д, е). Их уплощение и постепенное слияние приводит к чашевидному покрову (рис. 37, л). Купула дистально расчленена на доли. Интегумент также часто расчленен на доли, причем можно построить ряд, ведущий от семян с глубоко расчлененным интегументом (*Genomosperma*; рис. 40, л) к семенам со слитным интегументом (*Stamnostoma*; рис. 40, н). Заметим, что у древнейших семян конца девона — начала карбона (*Hydrasperma*, *Archaeosperma*; рис. 39, д, е; 40, г) элементы интегумента слились довольно сильно. Таким же путем могла образовываться и купула. У древнейших лагеностомовых купула билатерально-симметричная. Ось, несущая купулу, вильчато делится, затем дочерние ветви делятся в перпендикулярной плоскости и к каждой из вновь образовавшихся ветвей изнутри присоединяется семезачаток. Выше его прикрепления ветви купулы снова делятся один — два раза. В зависимости от последовательности ветвлений и расстояния между уровнями ветвления билатеральность купулы выступает то ярче, то слабее. Сближение первых ветвей придает купуле радиальность. Двураздельность древнейших купул сравнивается с вильчатостью рахисов, свойственной многим примитивным голосеменным. Дальнейшие ответвления купулы сопоставимы с боковыми и терминальными перьями вайи.

По симметрии купулы лагеностомовые делятся на группы BS и RS, имеющие разную эволюционную судьбу. В группе BS сохранилась билатеральная симметрия купулы (*Archaeosperma*, *Hydrasperma*, *Stamnostoma*, *Gnetopsis*), а в группе RS купулы стали радиально-симметричными (*Lagenostoma*, *Tyliosperma*, *Calathospermum*). Возможно, что этим группам соответствовали разные семейства, которые нецелесообразно выделять до получения более полных реконструкций форм, имеющих различные купулы. С лагеностомовыми сближается и род *Conostoma*, установленный для радиоспермических семян, вероятно, выпавших из купул.

Мегаспора древнейших форм (*Archaeosperma*) несет на верхушке три абортивных мегаспоры тетрады. В одном случае (у *Conostoma*) была описана трехлучевая щель на верхушке мегаспоры под пыльцевой камерой. Это подтверждает гомологичность мегаспоровой мембраны лагеностомовых мегаспоре высших споровых.

С лагеностомовыми связываются различные типы микроспорокладов, отличающихся характером ветвления осей, степенью слияния спорангиев и симметрией синангиев. Разграничить наиболее примитивные микроспороклады лагеностомовых и *Calatopityales* сейчас невозможно. Так, микроспороклады типа *Telangium*, видимо были у обоих порядков. Некоторые микроспороклады (например, *Feraxotheca*), вероятно, принадлежали лагеностомовым. Микроспороклады безлистные, иногда несут

отдельные редуцированные перышки в нижних частях споросных ветвей. Синангии могут быть рассеянными среди перышек облиственных вай. У наиболее древних форм свободные спорангии собраны радиальными группами на концах веточек, у рода *Paracalathiops* (рис. 51, а, б) отходящих с одной стороны вильчато делящихся осей (как у некоторых прогимноспермов). В других случаях радиальные группы свободных спорангиев венчают дихотомически делящиеся оси (*Zimmermannitheca*, *Simplothecca*; рис. 51, в). При слиянии спорангиев одной группы образуются радиальные синангии (*Telangiopsis*; рис. 51, д, е). Синангии наиболее продвинутых форм сидят на верхушках осей, расширенных в виде округлой или стреловидной подушечки (*Feraxothecca*; рис. 51, г). Стенка спорангия толстая, утоньшается со стороны, обращенной вовнутрь синангия, откуда происходило вскрытие. К лагеностомовым обычно относят род *Crossothecca* с эполетовидными синангиями, сходными с *Feraxothecca*. Установлено, что типовой вид *C. crepinii* Zeill. принадлежит папоротникам (рис. 30, ж, и). Однако не исключено, что часть видов рода действительно принадлежит к лагеностомовым.

Предпыльца (рис. 38, № 2, 51, а, д, г) округлая, трехлучевая или однолучевая, мелкобугорчатая или мелкошиповатая (типа *Cyclogranisporites* и *Granulatisporites*). Строение спородермы изучено лишь у одного экземпляра *Crossothecca* (не определенного до вида), принадлежность которого к лагеностомовым не очевидна. Экзина двуслойная и состоит из тонкой неслоистой экзины и толстой, тоже неслоистой сэкзины. Вдоль трехлучевой щели слой экзины резко изгибается и подходит близко к поверхности зерна (рис. 38, № 24). Такое же строение имеет спородерма многих гомоспоровых папоротников. У некоторых родов расслоение экзины приводит к образованию кавы («псевдосаккатная пыльца»; рис. 51, а), а у других сэкзина альвеолярная.

Провести четкое разграничение лагеностомовых и калампитиевых по анатомическим признакам стволов и веток, как и по структуре микроспорокладов, трудно. Вторичная древесина сложена трахеидами с многорядными эллиптическими, округлыми, реже многоугольными окаймленными порами на радиальных и (у части родов) тангентальных стенках. Сердцевинные лучи разной ширины и высоты у разных родов. Среди лагеностомовых описаны протостелические (рис. 51, ж, р, с, х, ц) и эвстелические (рис. 51, з, и, л) формы. Неясно, были ли среди лагеностомовых растения с протостелическим строением главной оси. Лагеностомовые с купулами *Calathospertum scoticum* (рис. 37, м; 40, м) имели оси разных порядков, причем самые толстые (типа *Tetrastichia*; рис. 51, ж) были протостелическими с крестовидной первичной древесиной, окруженной тонким равномерным слоем вторичной древесины. Купулы другого вида того же рода (*C. fimbriatum*), видимо, ассоциировали с осями

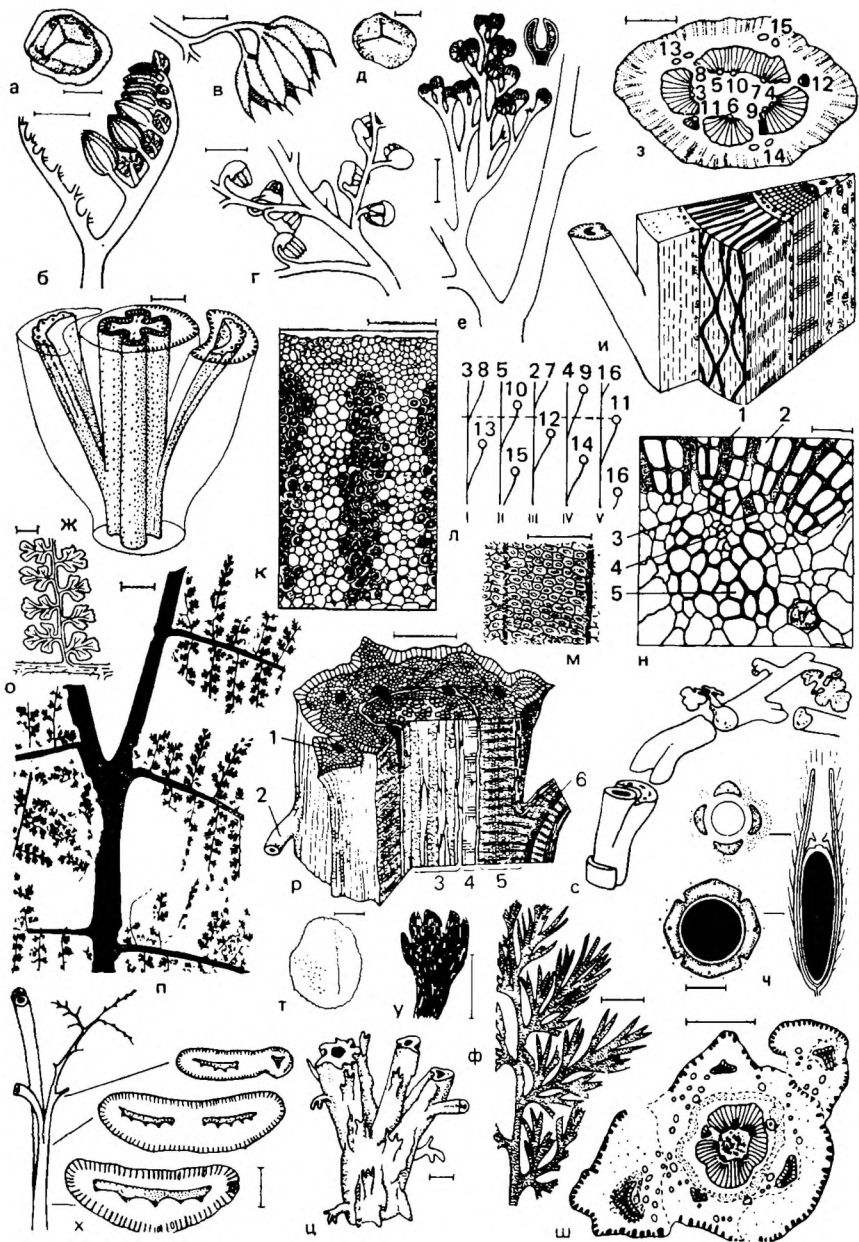


Рис. 51. Порядок Lagenostomales и сближаемые с ним роды

Нижний (а-в, д-ж, т-ф, ч, ш) и средний (г, з-с, х, ц) карбон; Западная Европа (а-в, ж-р, ч, ш), США (г-е, с-ц); а, б - *Paracalathiops stachei* W. Remy, пыльца (а) и микроспороклад (б); в - *Zimmermanniopsis cupulaeformis* W. et R. Remy; г - *Feraxothisa culcitaus* Mill. et Taylor; д - пыльца *Telangiothisp arkanianum* Egg. et Taylor; е - *Telangiothisp*, справа сверху продольный разрез синангия (древесина зачернена); ж - *Tetrastichia bupalitides* Gogdon (вторичная древесина показана радиальными штрихами, протоксилема - крупными точками); з-н - *Lygnopteris oidihamla*

Calathopteris, тоже протостелическими, но уже со смешанной сердцевинной. Род *Calathopteris* по многим признакам боковых веток близок к роду *Pitus*, имевшему эвстеллические пикноксилемные стволы до 2,5 м в диаметре с широкой сердцевинной. По-видимому, с *Pitus* ассоциировали купулы *Stamnostoma* (рис. 40, н). Протостелические ветки *Pitus* (описываются как *Tristichia*) устроены сходно с наиболее толстыми осями *C. scoticum* и *C. fimbriatum*. Может быть за главные оси двух последних видов принимают толстые боковые ветки.

Без знания осей всех порядков трудно провести различия в анатомическом строении между лагеностомовыми и прогимноспермами, среди которых также есть протостелические и эвстелические формы. Повторяются и конфигурации протостелы — трехлучевой (*Triloboxylon* — *Tristichia*) и крестовидной (*Tetraxylopteris* — *Tetrastichia*). Однако есть и отличия. Для осей характерна кора спарганового типа. У других родов внешний слой коры диктиоксилоновый, т. е. в нем располагаются радиально ориентированные и часто анастомозирующие склеренхимные пластины (рис. 51, з—к). Отпечатки таких осей имитируют побеги плауновидных с мелкими листовыми подушками. Подобной структуры коры у прогимноспермов неизвестно. Правда, и у лагеностомовых встречается кора (например, у *Stauroxylon*), не принадлежащая упомянутым типам. Более существенны различия лагеностомовых с прогимноспермами в васкуляризации боковых ответвлений. Симподиальные тяжи первичной ксилемы у прогимноспермов и примитивных лагеностомовых ветвятся радиально, а у продвинутых лагеностомовых (как обычно у голосеменных) — тангентально и лишь затем отклоняются в радиальном направлении, уходя в лист или ветку. У лагеностомовых в вайи направлялись или уплощенный V-образный листовый след с несколькими протоксилемными тяжами, или несколько самостоятельных листовых следов, причем оба типа наблюдались у одного вида рода *Calathopteris*. V-образные следы проходят в стерильные вайи

В и п. (з — поперечное сечение, вторичная древесина — радиальные сплошные линии, пучки первичной древесины пронумерованы по филлотаксису, и — блок-диаграмма стебля, черные линии в коре — склеренхимы, образующая диктиоксилоновую структуру, к — поперечный срез коры со склеренхимными пластинами, л — расположение первичных пучков на развертке стебля, арабские цифры — порядок отхождения листовых следов, римские цифры — осевые симподии; м — поровость на радиальных стенках трахеид вторичной древесины, н — первичный проводящий пучок; 1 — луч, 2 — трахеида вторичной древесины, 3 — центробежная метаксилема, 4 — протоксилема, 5 — центро-стремительная метаксилема); о — *Sphenopteris* (al. *Lyginopteris*) *hoeninghausii* Brongn.; п — *S. larischii* St u r; р — стебель *Heterangium grievii* Will. (1 — основание черешка, 2 — воздушный корень, 3 — первичная древесина, смешанная с паренхимой, 4 — вторичная древесина; 5 — кора, 6 — проводящий пучок); с — *H. americanum* A p d r.; т, у — *Telangloptis*, пыльца (т) и синангий на конце оси (у); ф — лист *Rhodopteridium* *trichomanoides* (B r o n g n.) Z i m m., ассоциирующий с *Telangloptis* и пыльцой (на «е», «т» и «у»); х — *Schopfiastrum decussatum* A p d r., стебель с черешками; ц — пазушное ветвление *Microspermopteris aphyllum* В а х т.; — ч — *Tantaloosperma setigera* В а г n. et L o n g.; ш — *Buteoxylon gordonianum* В а г n. et L o n g., сечение стебля и оснований черешков, вторичная древесина показана радиальными линиями, первичная древесина зачернена; линейка 1 см (п, х), 5 мм (е, з, р, ш), 2 мм (в, г, ж), 1 мм (б, о, у, ц, ч), 0,5 мм (к), 100 мкм (а, м, н), 10 мкм (т)

и полиспермы, а многопучковые — в микроспороклады. От стеблей иногда отходили воздушные корни, как у папоротников.

Несколько особняком стоят протостелические формы, изолированные стебли которых описаны как роды *Microspermopteris*, *Heterangium* и *Schopfiastrum*. Они имеют экзархную протостелу, ее метаксилема пронизана паренхимой, которая у *Microspermopteris* (рис. 51, ц) и *Heterangium* (рис. 51, р) собрана в несколько лучей, отходящих от центра. У *Microspermopteris* (как у эвстелического рода *Lyginopteris*) отмечено пазушное ветвление (рис. 51, ц). У *Schopfiastrum* (рис. 51, х) листовые следы отходят в чередующемся порядке двумя рядами (вайи этого рода возможно принадлежат *Karinopteris*). Листовые следы *Heterangium* парные или одиночные в месте выхода из стелы. Стебли этого рода ассоциировали с микроспорокладами *Telangiosis*, одно-трехлучевыми округлыми спорами и листвой *Rhodopteridium* (рис. 51, р—ф). К протостелическим относится и род *Buteoxylon* (рис. 51, ш), у которого листовые следы Т-образные в сечении (в отличие от V-образных и многопучковых следов других лагеностомовых) и сопровождаются небольшим количеством вторичной древесины. В метаксилеме рассеяны паренхимные клетки. Кора спарганового типа. Этот род, с которым, возможно, ассоциировали радиоспермические семена *Tantalosperma* (рис. 51, ч), относят к семейству *Buteoxylaceae*.

Листва была нескольких типов. Характерно вильчатое разветвление рахиса недалеко от его прикрепления к оси. Достоверно установлена принадлежность к лагеностомовым отдельных видов родов *Rhodopteridium* (рис. 51, ф), *Diplotnema* и *Sphenopteris* (рис. 51, о, п).

Род *Calathospermum* (C₁; рис. 37, м; 40, м) описан по кувшиновидным, глубоко рассеченным на доли купулам с большим количеством (до 70) сильно вытянутых семян (*Salpingostoma*). Семяножки простые или вильчатые. Интегумент состоит из долей, слившихся на половину длины. Сальпинкс длинный с расширением (лагеностомом) у основания. Купулы располагались на осях перисто. Отпечатки сложных полиспермов относят к роду *Megatheca*. Микроспорофиллы (*Telangium? affine*) сложно ветвятся в разных плоскостях. На концах веточек сидят синангии из 4—5 спорангиев, сросшихся в основании. Предпыльца округлая, трехлучевая. Оси (*Tetrastichia*, *Calathopteris*), ассоциирующие с *Calathospermum*, рассмотрены выше.

Род *Lagenostoma* (C₂; рис. 37, л) установлен по изолированному односемянному купулам с расчлененным на доли краем. Внешняя стенка купулы покрыта редкими булавовидными трихомами. Оси полисперма безлистные, ветвятся перисто, у некоторых видов оси последнего порядка ветвились дихотомически. Интегумент семян срастался с нуцеллюсом. Короткий сальпинкс венчал лагеностом с сильно развитой центральной колонкой. Микроспороклады (*Telangium scottii*) безлистные, перистые, синангии из 7—8 сросшихся у основания спорангиев.

Предпыльца округлая, трехлучевая, с сетчатым рельефом. Стебли (*Lyginopteris*; рис. 51, з—н) эвстелические, с мощной диктиоксилонной корой. Осевые проводящие пучки делятся тангентально. Веточные следы в виде полумесяца, обращенного выпуклостью вниз. Вайи типа *Sphenopteris* (рис. 51, о, п). Главный рахис вильчато делится на некотором расстоянии от стебля. Дальнейшее ветвление рахиса перистое.

Порядок *Trigonocarpales*. Тригонокарповые

Название порядка тригонокарповых произведено от рода *Trigonocarpus*, установленного по каменным ядрам семян с неизвестной внутренней структурой. Такие же семена, но с сохранившимся анатомическим строением, относят к роду *Pachytesta*. Эта группа растений отличается от лагеностомовых васкуляризованным нуцеллюсом (внутренним интегументом), свободным от интегумента (внешнего, или купулы), синангиями из полностью сросшихся спорангиев и своеобразной организацией стеблей имитирующей полистелию. Пыльца преимущественно однолучевая с характерной альвеолярной сэкзиной. Некоторые роды по отдельным признакам ближе к лагеностомовым, чем к тригонокарповым, что хорошо подчеркивает родство обоих порядков.

Семена радиоспермические. Полнее других изучены семена *Pachytesta* (C_2-P_1 рис. 40, к), они до 11 см в длину и до 6 см в поперечнике. Тонкий внутренний интегумент пронизан расположенными по кругу проводящими пучками и венчается небольшим лагеностомом с центральной колонкой. Внешний интегумент толстый трехслойный, с одревесневшим средним слоем (склеротестой), несущим три крупных ребра и различное количество дополнительных ребер. Внешний слой мясистый (саркотеста). Во внешнем интегументе проходит от трех до нескольких десятков проводящих пучков. Три радиальных слоя клеток во внешнем интегументе интерпретируются как места срастания (сутуры) ранее свободных долей купулы. У близкого рода *Stephanospermum* наблюдается апикальная расчлененность внешнего интегумента, указывающая на неполное срастание долей купулы. Другие семена отличаются количеством основных ребер и иными второстепенными признаками. Переход между семенами, свойственными тригонокарповым и лагеностомовым, пока не обнаружен. Древнейшие семена тригонокарповых имеют серпуховский возраст. Это род *Rhynchogonium*, с которым внешне сходны визейские семена *Boroviczia*, но их анатомическое строение не изучено. Прикрепление семян недостаточно ясно. Нередко за семена принимали крупные синангии. Судя по редким находкам не очень хорошей сохранности, семена замещали перышки на вайях или прикреплялись к рахису перьев последнего порядка, т. е. тригонокарповые имели филлоспермы.



Рис. 52. Мужские фруктификации и анатомия тригонокарповых

Нижний (г), средний (а, б, д—з, н—с, у), средний — верхний (л, м, ц—ш), верхний, (в, г, и, к, ф, ш) карбон, нижняя пермь (х); США (а—к, н—п, т—ф, ч—щ), Западная Европа (р, х). Евразийская область (л, м, с): а — *Halletheca reticulata* Таул.; б — *Aulacotheca towensis* Egg. et Kud., микроспороклад; в, г — *Parasporotheca leismanii* D e n. et Egg., микроспороклад (в) и разрез синангия (г); д, е — *Sullitheca dactylifera* S t i d et al., общий вид (д), срез в нижней части синангия (е), крапом показана полость, в которую открываются спорангии, точками — проводящие пучки; ж, з — *Dolerotheca formosa* J. M. S c h o r f, вид синангия снизу (ж) и увеличенный фрагмент, трубчатые синангии показаны открывшимися; н, к — *Dolerotheca*, поперечные срезы на уровне спорангиев и межспорангиальных лакун (н; ветвящаяся линия — склеренхимные пластины) и проводящей системы (к); ветвящаяся линия — основные пучки; л, м — пыльца *Monoletes*, проксимальная сторона и поперечное сечение (л), дистальная сторона (м); н — сечение экзины *Aulacotheca towensis* в области проксимальной щели; о, п —

Мужские фруктификации представлены синангиями. Лишь у некоторых родов концы спорангием оставались свободными. Синангии очень разнообразны (рис. 52, а—к, о, п). Иногда они сложены тремя-четырьмя спорангиями, окружающими осевую колонку паренхимной ткани (*Rhethinotheca*) или осевую полость (*Aulacotheca*, *Halletheca*; рис. 52, а, б). В других случаях спорангии срастаются в очень сложные агрегаты, интерпретация которых остается дискуссионной. У *Dolerototheca* (С₂₋₃; рис. 52, ж—к) пластины со спорангиями, образовывали колоколовидную структуру. Согласно одной интерпретации, они располагались радиально и дихотомировали, а согласно другой — были собраны в три сегмента. У *Sullitheca* (рис. 52, д, е) система пластин существенно проще. Пластины рода *Parasporotheca* (рис. 52, в, г) треугольные, завернутые вовнутрь. Соседние синангии вложены друг в друга, так что образуются перистые агрегаты. Синангии *Potoniaea* (рис. 52, о—с) близки к *Dolerototheca*, *Sullitheca* и *Stewartiotheca*, но спорангии были собраны в пределах синангия в группы по четыре-шесть. Эти группы спорангиев, видимо, соответствуют первичным синангиям, слияние которых затем привело к образованию сложной колоколовидной структуры. Это подтверждается прохождением проводящих пучков, лежащих вдоль каждого спорангия с наружной стороны группы. Такое же внешнее расположение проводящих пучков отмечено у синангиев *Halletheca* (рис. 52, а), состоящих лишь из одного ряда спорангиев, и у минерализованных синангиев других родов. Синангии тригонокарповых легко выводятся из синангиев лагеностомовых, а более сложные формы из менее сложных.

У большинства тригонокарповых, в отличие от лагеностомовых, предпыльца эллипсоидальная с продольной проксимальной щелью, к которой могут добавляться две дистальные щели (рис. 52, л—н). Внешне эти зерна легко принять за однобороздную и трехбороздную пыльцу. Экзина трехслойная. На тонкой экзине лежит толстый слой альвеолярной сэкзины, за которым следует тектум, усеянный большим или меньшим количеством полых внутри зерен (орбикул, или телец Убиша) тапетального происхождения (рис. 52, н). Особняком стоит род *Potoniaea*, у которого предпыльца трехлучевая, как и у лагеностомовых (рис. 52, р, с). У *Parasporotheca* сэкзина отслоена, так что

Potoniaea illinoense St I d d, синангий (о), звездовидные сечения групп спорангиев (п); р — предпыльца из синангия *Potoniaea*, ассоциирующего с *Paripteris linguafolia* В е r t г. с — экзина *P. illinoense*, недозревшее (наверху) и зрелое состояние; т — *Quaestora amplexata* М а r e s e t R o t h w., сечение стебля и прижатых к нему черешков, метаксилема зачернена, вторичная древесина заштрихована, листовые следы в черешках — кружки; у — *Medullosa primaeva* В а x t., обозначения те же; ф — *M. noi* S t e i d t m., сечение стебля и черешков; х — *M. solmsii* S c h e n k var. *lignosa* W e b. e t S t e r z., сечение стебля с двумя внепучковыми слоями вторичной древесины; ц — первичная проводящая система *Medullosa*; ч — вайя *Medullosa* с черешками *Myeloxylon*, листьями *Alethopteris* и синангием *Dolerototheca* (стрелка); ш — перышко *Alethopteris* и его сечение; щ — васкуляризация перышка *A. typ grandinii* (В г о п г н.) G o e r p.; лилейка (л, м) (б, в, ж, т, у), 5 мм (г, д, ф, ш) 2 мм (а, е, и, к, о), 1 мм (з, п), 100 мкм (л, м), 20 мкм (р), 5 мкм (н)

образуются два мешка со сложной системой наружных складок. В отличие от *Ginkgoopsida* и *Pinopsida*, к мешкам обращены узкие концы дистальной борозды (не ее бока), а проксимальная щель параллельна (не перпендикулярна) борозде. Во всех случаях проксимальная щель устроена так же, как у птеридофитов. Именно поэтому можно говорить о том, что у лагеностомовых и тригонокарповых была не пыльца, а предпыльца. Известен онтогенез спородермы (рис. 52, с).

О прикреплении синангиев к ваям известно мало. Синангии *Aulacotheca* были найдены собранными на безлистной веточке (рис. 5, б). Показана связь *Potoniaea* с парноперистыми невроптеридами и расположение этих синангиев на ветвящихся безлистных осях. Синангии *Dolerotheca* прикреплялись к рахису, замещая перья последнего порядка на ваях *Alethopteris* (рис. 52, ч). Пластинчатые синангии *Whittleseyea* найдены прикрепленными к вайе непарноперистых видов *Neuropteris*, причем они замещают боковые перышки пера последнего порядка. Таким образом, у тригонокарповых как и в классе *Ginkgoopsida*, произошел переход фруктификаций со специализированных безлистных побегов на облиственные вайи.

Стебли описываются как роды *Medullosa* и *Sutcliffia*, а многопучковые черешки перьев как род *Myeloxylon*. Считалось, что стелярная организация *Medullosa* (рис. 52, у—ц) в корне отличается от таковой лагеностомовых. На поперечных сечениях стеблей первичные проводящие пучки отдельные и каждый из них окружен своим собственным массивом вторичной древесины. Поэтому эти стебли описывались как полистелические, сложенные несколькими меристелами, погруженными в паренхиму.

Более тщательное изучение первичной проводящей системы у *Medullosa* [22, 43] показало ошибочность такой интерпретации. Каждый пучок состоит из тангентально вытянутого массива метаксилемы с протоксилемными гнездами, расположенными на концах и вдоль наружного края пучка. При ветвлении происходит расчленение пучка, причем протоксилемные тяжи располагаются в дистальной части дочернего пучка. Прослеживая соотношение отдельных пучков и их протоксилемных тяжей на последовательных срезах, можно видеть, что они объединяются в такую же систему симподиев, как и у эвтелических прогимноспермовых и лагеностомовых. При этом из-за того, что ветвление пучков происходит под очень острым углом к оси стебля, ответвления разных уровней оказываются вместе на одном поперечном срезе, отчего создается впечатление множества независимых пучков. Их принадлежность к единой системе симподиев маскируется и нарастанием вторичной древесины, придающей каждому вторичному пучку вид независимой меристелы. К роду *Sutcliffia* относятся стебли с одним — двумя пучками того же типа, что и у *Medullosa*. Самостоятельность рода *Sutcliffia* подвергалась сомнению. Черешки *Myeloxylon*

(рис. 52, ч) пронизаны множеством проводящих пучков и обычно имеют кору спарангового типа.

Происхождение структуры стеблей типа *Medullosa* неизвестно. Сегментация ксилемного цилиндра с отложением вторичной древесины во все стороны в каждом сегменте известна уже в раннем карбоне (*Bostonia*). У раннекарбонного рода *Quaestora* (рис. 52, т) черешки (типа *Myeloxylon*) такие же, как у *Medullosa*, но стебли протостелические с крестовидной в сечении стелой, а филлотаксис декуссатный (попарно-перекрестный). По-видимому, сегментация древесины у *Medullosa* возникла путем фрагментации протостелы, имевшей в сечении вид звезды или креста.

Корни с экзархной актиностелой и тремя-пятью протоксилемными пучками.

Метаксилема сложена лестничными и ямчатыми трахеидами. Во вторичной древесине трахеиды ямчатые, причем некоторое количество пор расположено на тангентальных стенках. Массив вторичной древесины пронизан паренхимными лучами.

Достоверно установлена связь осей *Medullosa* с облиственных вайями *Neuropteris* (рис. 53, а, б, д, е) и *Alethopteris* (рис. 52, ч—щ), а также осей *Sutcliffia* с *Linopteris* (рис. 53, ж,

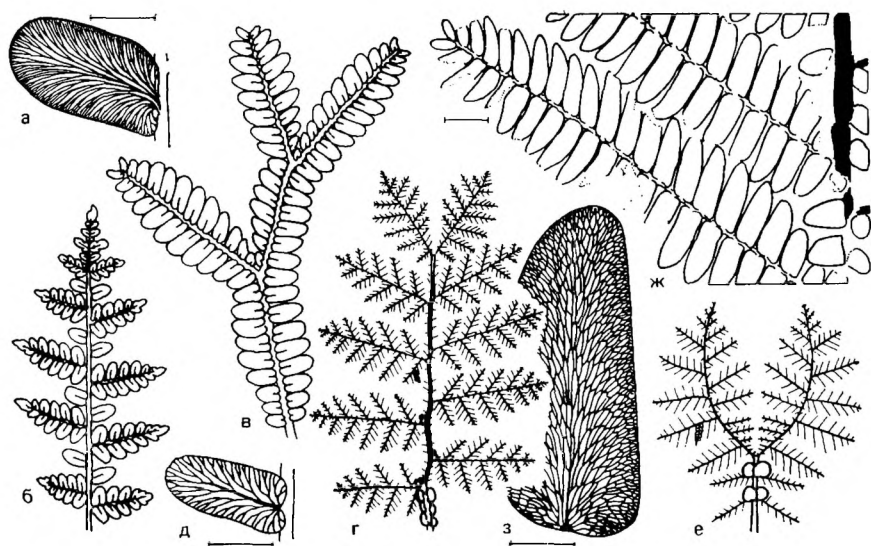


Рис. 53. Листва тригонокарповых

Средний карбон; Западная Европа; а — перышко *Neuropteris ovata* Hoffm.; б — парноперистая вайя *Neuropteris*; в — парноперистая вайя *Paripteris*; г — конструкция вайи *Neuropteris* с афлебиями внизу; д, е — перышко и конструкция вайи *N. rarinerolis* V. u. b.; ж — *Linopteris neuropteroides* (G. u. f. b.) H. Pot., главный рахис несет промежуточные перышки; з — жилкование перышка *L. subbrongiartii* G. g. - E. u.; л — линейка 1 см (ж), 5 мм (а, д, з)

з). Более подробно эти, а также другие роды, установленные по остаткам листьев и иногда связываемые с тригонокарповыми, рассмотрены вместе с сателлитными родами порядков *Ginkgoopsida* и *Cycadopsida*.

Порядок *Cycadales*. Цикадовые

Цикадовые близки к тригонокарповым по строению семян и, отчасти, по анатомии стеблей, но резко отличаются расположением семян на кладоспермах (рис. 54, г, д, и). У немногих форм (*Cycas*) кладоспермы сохраняют листоподобную пластинку, к краям которой прикрепляются семена. Такие кладоспермы образуют рыхлые собрания на верхушке ствола. У большинства современных родов кладоспермы имеют вид деревянистых чешуй с двумя семенами, свисающими вниз. Эти кладоспермы собраны в компактные шишки, внешне напоминающие шишки хвойных. Таким образом, в филогенетической линии, идущей от тригонокарповых к цикадовым, происходит такое же преобразование филлоспермов во все более специализированные кладоспермы, как и в классе *Ginkgoopsida*.

Ископаемые цикадовые известны преимущественно по остаткам листьев. Фруктификации и анатомическое строение стеблей описаны лишь у отдельных родов. Судя по листьям, ископаемые цикадовые были разнообразнее нынешних. Современные роды имеют толстые клубневидные или колоннообразные неветвящиеся (пахикаульные) стволы, известные и у некоторых вымерших цикадовых. Так, триасовые роды *Michellioa* и *Lyssoxylon* описаны по фрагментам стволов, близких по анатомическим признакам к современному *Dioon*. Среди ископаемых цикадовых были и лептокаульные формы, т. е. имеющие крону с тонкими, повторно делящимися ветками. Это, например, юрские нильсонии (род *Nilssoniocladus*; рис. 54, а) и триасовый *Leptocycas*. Лептокаульные и пахикаульные формы имеют маноксилитические стволы, т. е. их основная часть занята сердцевинной и корой. Первичные проводящие пучки с обращенной вовнутрь ксилемой располагаются в один круг или несколькими концентрическими кругами. Количество вторичной древесины невелико. Она сложена трахеидами с округлыми или лестничными окаймленными порами. Листовые следы парные, отходят от осевого пучка, расходятся в разные стороны, огибают стембель и входят в лист с противоположной стороны ствола. Проходя через кору, они делятся, так что в лист входит несколько пучков.

Листья ископаемых цикадовых классифицируются с учетом эпидермальных признаков и могут относиться к разным родам в зависимости от того, известны эти признаки или нет. Например, простые листья с толстой средней жилкой и многочисленными свободными боковыми жилками, отходящими под открытым углом, относят к форм-роду *Taeniopteris*, если их эпидер-

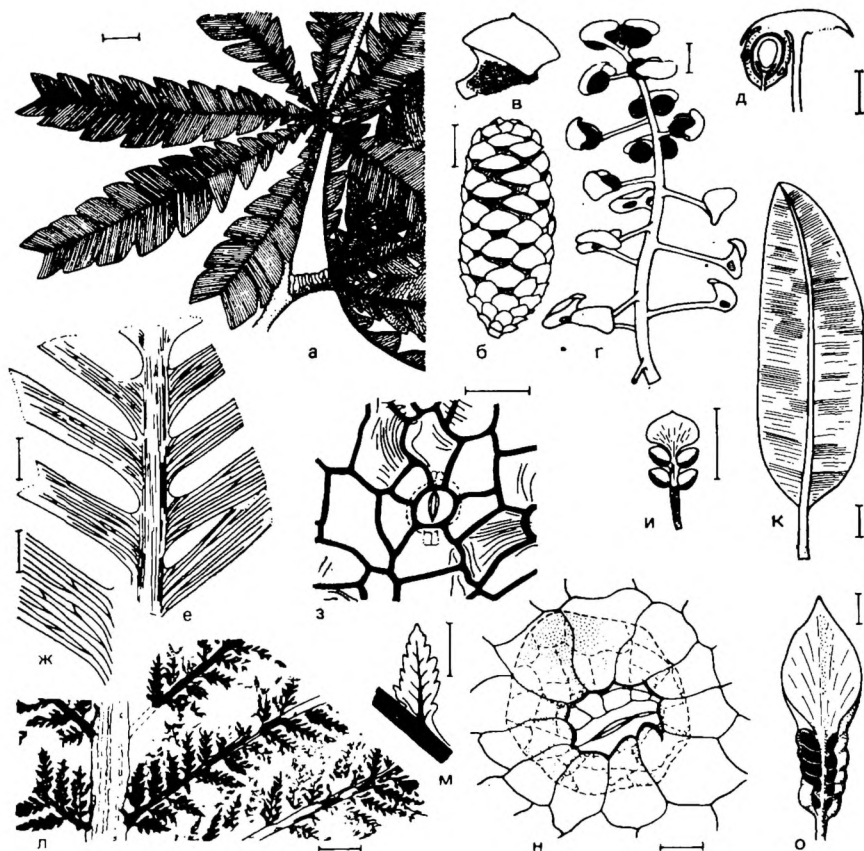


Рис. 54. Цикадовые и сближаемые с ними роды

Нижняя пермь (о), верхний триас (и, к), средняя юра (б, ж), нижний мел (а, л—н); Япония (а), Западная Европа (б—к), Аргентина (л—н), США (о); а — *Nilssoniocladus* (a.l. *Nilssonia*) *nitponensis* K i m. et S e k.; б, в — *Androstrobus manis* H a g g i s, микростробил (б) и микроспорифилл (в); г, д — *Beania gracilis* S a r t., семена зачернены, на нижних придатках — семенные рубцы (г), семенной придаток, семя в продольном разрезе (д); е, ж — *Ctenis falcata* S e w., лист (е), жилкование (ж); з — устьице *C. nathorstii*; и, к — кладосперм *Palaeocycas integer* (N a t h.) F l o g. (и) и ассоциирующий лист *Bjuvia simplex* F l o g. (к); л, м — *Ticoa harrisi* A g s h., вайя (л), перышко (м); н — устьице *T. magnipinnulata* A g s h. с погруженными замыкающими и соседними (показаны крапом) клетками; о — кладосперм *Archaocycas whitei* M a t a u; линейка 10 см (и, к), 1 см (а, б, г, е, л), 5 мм (д, ж, м, о), 50 мкм (з), 20 мкм (н)

мальное строение неизвестно. Такие же листья с эпидермой цикадового типа относят к роду *Doratophyllum*. Если эпидерма беннеттитового типа, то эти листья относят к роду *Nilssoniopteris*. Сходную листву имели и другие растения. Листья изредка простые (рис. 54, к), но чаще перистые (рис. 54, а, е, ж, л, м) с линейными, ланцетными, овальными, клиновидными или иными перышками (сегментами). Жилкование открытое или сетчатое. Край листа ровный или зубчатый. Радиальные стенки эпидермальных клеток прямые или изогнутые, изредка извили-

стые. Устьица перигенные (гаплохейльные). Замыкающие клетки обычно погружены, их стенки утолщены обычно за счет накопления лигнина, редко — кутина (рис. 54, з, н).

У ископаемых цикадовых обнаружены уплощенные кладоспермы типа *Cycas* (рис. 54, и), но семена в прикреплении не встречались. Сильно специализированные кладоспермы, собранные в компактные шишки, у ископаемых форм пока не описаны. Особняком стоят полиспермы рода *Beania* (J; рис. 54, г, д). На тонкой оси сидят в спиральном порядке тонкие кладоспермы, завершающиеся отогнутыми вверх и назад щитками с парой семян. Судя по кутинизированным мембранам, интегумент сильно срастался с нуцеллюсом. Каменистый средний слой интегумента окружен мясистыми внешним и внутренним слоями. Внутренний слой пронизан проводящими пучками. В микропиле обнаружена такая же пыльца, как и в микроспорангиях *Androstrobis*. Полиспермы *Beania* ассоциировали с листьями типа *Nilssonia* и чешуями типа *Deltolepis*. С *Beania* сравнивался род *Dirhopalostachys* (J_3-K_1), у которого семена, вероятно, были укрыты в разросшиеся и замкнутые кладоспермы. Предлагалось выделять семейство *Dirhopalostachya-ceae*, что нецелесообразно при современной изученности рода *Dirhopalostachys*.

Микростробилы разительно отличаются от тригонокарповых синангиев. Это компактные органы с мясистыми спорофиллами, несущими на нижней стороне сорусы из микроспорангиев. Такие стробилы известны у мезозойских цикадовых (*Androstrobis*, J; рис. 54, б, в; *Leptocycas*). Пыльца безмешковая, однобороздная, часто свернута в лодочку. Внешний слой эскины сплошной с тонкой скульптурой, а внутренний губчатый. Нэксина ламеллярная (как у большинства голосеменных).

Цикадовые, видимо, произошли от растений, близких к тригонокарповым, но достоверные промежуточные формы неизвестны. В качестве таковых фигурируют раннепермские роды *Archaeocycas* (рис. 54, о) и *Phasmaticycas* с листовой пластинкой типа *Taeniopteris* и семенами на черешке листа. Эти роды можно сравнить и с карбоновым *Spermopteris* (см. порядок *Callistophytales*; рис. 42, у, ф). Пока неясно, были ли семенами упомянутых раннепермских родов радио- или платиспермическими. Судя по строению кутикулярных мембран, семена *Phasmaticycas* не имели на верхушке нуцеллюса пыльцевой камеры, окруженной валиком, и по этому признаку ближе к *Beania*, чем к родам *Cycadaceae*, имеющим пыльцевую камеру.

Принято считать, что кладоспермы типа *Cycas* наиболее примитивны среди современных цикадовых, но листья, отвечающие *Cycas* по эпидермальным признакам, появляются лишь с середины верхнего мела.

Среди цикадовых выделялось несколько семейств. Все современные и близкие к ним ископаемые роды чаще всего объединяются в одно семейство *Cycadaceae* (иногда род *Cycas*

выделяется в отдельное семейство). В семейство Nilssoniaceae (иногда возводимое в ранг порядка) включаются растения с полиспермами *Beania*, микростробилами *Androstrobilus* и листовой *Nilssonia*.

Роды, установленные по изолированным листьям, рассматриваются ниже как сателлитные для Cycadales в целом. Такой же статус придается и роду *Nilssonia*, так как эти листья ассоциировались с разными фруктификациями.

Сателлитные роды порядка Cycadales. Род *Ctenis* (Т—К; рис. 54, е, ж). Листья простоперистые. Перышки удлиненные, с тупой или слабо приостренной верхушкой, прикреплены к рахису под открытым углом. Жилки почти параллельные, дихотомируют и анастомозируют (жилкование сетчатое). Средней жилки нет. Устьица перигенные, располагаются на нижней стороне листа, ориентированы беспорядочно. Радиальные стенки клеток прямые. Фруктификации неизвестны. Очертание листьев рода *Pseudoctenis* (Т₃—К₁) примерно то же, что и у *Ctenis*, но жилкование открытое. В основание перышка входит несколько жилок, идущих параллельно, изредка дихотомирующих. Устьица перигенные, собраны на нижней стороне листа, ориентированы перпендикулярно жилкам. Радиальные стенки эпидермальных клеток прямые. Вид *P. lanzi* ассоциировал с микростробилами *Androstrobilus prisma*.

Род *Nilssonia* (Т—К). Листья ланцетные до почти линейных, цельные или в различной степени, иногда неравномерно, сегментированные, край цельный или зубчатый. Листья собраны на боковых укороченных побегах (род *Nilssoniocladus*; рис. 54, а). Жилки параллельные; отходят от рахиса под прямым углом и очень редко дихотомируют. Радиальные стенки эпидермальных клеток прямые. Устьица перигенные, неправильно ориентированные. Побочные клетки в числе 5—6, несут папиллы, нависающие над устьичной ямкой.

Другие роды установлены по листьям с линейными перышками и параллельным жилкованием (*Paracycas*), цельным листьям с перистым открытым жилкованием, прямыми редко дихотомирующими жилками (*Doratophyllum*, *Bjuvia*, рис. 54, к). Судя по эпидермальным признакам, к цикадовым могут относиться и некоторые папоротниковидные формы, например, меловые роды *Ticoa* (рис. 54, л—н), *Ruflorinia*, *Mesodescolea*, *Almargemia* и *Mesosingeria*.

Порядок Bennettitales. Беннеттитовые

Открытие обоеполюх фруктификаций беннеттитовых в конце прошлого века привело к гипотезе происхождения цветковых от беннеттитовых, которые оказались единственной группой вымерших голосеменных с обоеполюми фруктификациями. Сейчас эта гипотеза утратила популярность. До сих пор существуют устаревшие представления о беннеттитовых, а именно,

что все они имели обоеполюе фруктификации; воспроизводится первая и ошибочная реконструкция «цветка» *Cycadeoidea*.

Среди радиоспермических голосеменных нет других растений, кроме тригонокарповых, с которыми можно, хотя бы косвенно, связать происхождение беннеттитовых. Бросается в глаза сходство в организации синангиев обеих групп. Семена беннеттитовых радиоспермические, но, в отличие от тригонокарповых, иногда имеют свободную купулу. Васкуляризация семян сильно редуцирована, как это часто бывает у голосеменных, семена которых укрыты различными покровами. Пыльца однобороздная, а не однолучевая. Есть и другие различия между обоими порядками, так что дистанция между ними достаточно велика.

Беннеттитовые обычно подразделяются на семейства *Williamsoniaceae* и *Bennettitaceae* (= *Cycadeoideaceae*). Стебли вильямсониевых тонкие, интенсивно ветвящиеся (лептокаульная организация; рис. 55, ж). Эти растения, видимо, были кустарниками. Стволы *Bennettitaceae* толстые, колонно- или бочонкообразные (пахикаульная организация; рис. 55, а). Возможно, что пахикаульными были и некоторые вильямсониевые. Разграничение обоих семейств по жизненным формам нуждается в уточнении. Если жизненные формы в основном такие же как у цикадовых, то фруктификации принципиально иные. Микроспорофиллы (рис. 55, б—г, з, л) листовидные, иногда перистые, пальчатые или чашевидные, несут на верхней стороне или по краю микроспорангии или синангии. Семена сидят не на кладоспермах, а на расширенной верхушке бокового побега (семяложе, или рецептакуле) вперемешку с межсеменными чешуями (рис. 55, б, ж—к, м). Расширенные верхушки чешуй подогнаны друг к другу так, что образуется сплошная ровная поверхность с отверстиями в углах сходящихся чешуй (рис. 55, м). К отверстиям подходят микропилярные трубки семян. Листья беннеттитовых и цикадовых морфологически сходны, но могут быть отделены по строению эпидермы.

Реконструкции общего облика существуют лишь для немногих форм, так что судить как сочетаются разные типы стеблей, листьев и фруктификаций трудно. Поэтому характеристика семейств дается ниже по фруктификациям, а роды, установленные по листьям, рассматриваются как сателлитные для всего порядка.

Семейство *Bennettiaceae* известно, главным образом, по роду *Cycadeoidea* (J—K; рис. 55, а—д). Возможно, что этот род — старший синоним рода *Bennettites*, который плохо изучен. Столы *Cycadeoidea* толстые, бочонковидные, конические или цилиндрические, до 60 см в диаметре. Если ствол ветвился, растение выглядело как несколько сросшихся ананасов. Центр ствола занят широкой сердцевинной, окаймленной кольцом мезархных пучков первичной древесины. Вторичная древесина маломощная, обращена к периферии ствола, сложена лестничными трахеидами. Помимо многочисленных широких сердце-

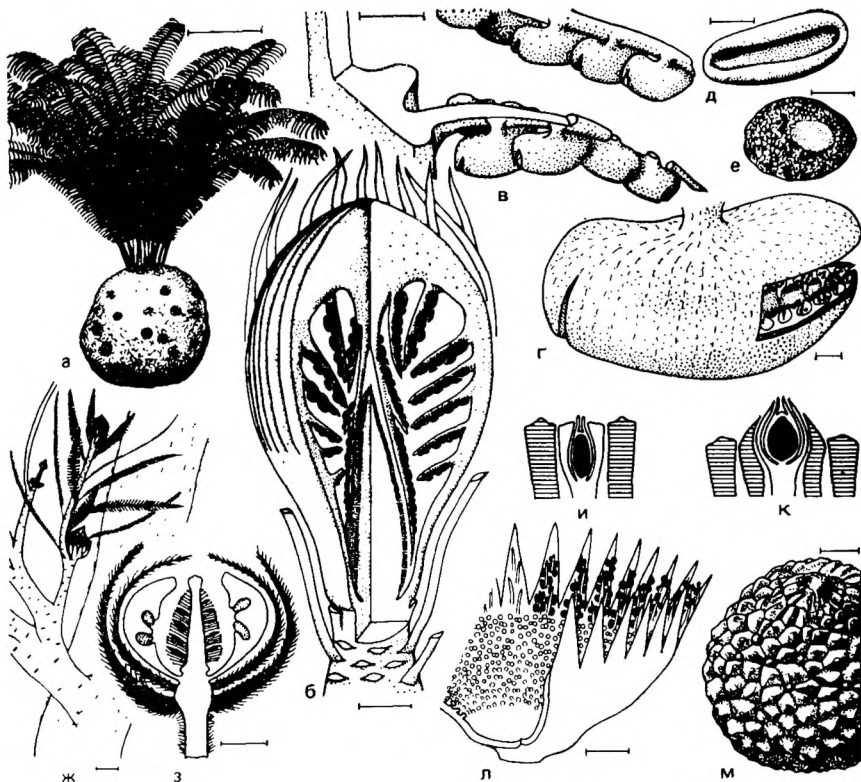


Рис. 55. Фруктификации беннеттитовых

Верхи триаса — низы юры (и, к), юра (а—з, л, м); США (а—д), Англия (е—з, л), Гренландия (и, к), Мексика (м); а—д — *Cycadeoidea dacotensis* (Mc Bride) Ward, реконструкция габитуса (а), фруктификации (б); синангии зачернены, микроспорофилла (в) и синангия (г), пыльца (д); е — пыльца *Williamsoniella ligneri* Nath.; ж — реконструкция осей *Bucklandia pustulosa* Haggis, фруктификаций *Williamsonia leckenbyi* Nath. и листьев *Ptilophyllum pecten* (Phil.) Nath.; з — *Williamsoniella coronata* Thomas (семена и брактей зачернены, спорангии показаны крапом); и, к — соотношения семян и межсеменных чешуй (заштрихованы) у *Bennetticarpus crossospermus* Haggis (и) и *Vardekloeftia conica* Haggis (к); л — *Weltrichta sol* Haggis, синангии зачернены, белые кружки — смолоносные органы; м — реконструкция *Williamsonia neizahuacoyotilli* Wiel.; линейка 10 см (а, ж), 5 мм (б, з, л, м), 1 мм (в), 100 мкм (г), 10 мкм (д, е)

винных лучей, сопряженных с листовыми следами, были еще узкие одно-двурядные лучи. Листовой след, вначале С-образный, вскоре делится на несколько мезархных проводящих пучков, располагающихся (в сечении) по подковообразному контуру. Вся эта группа пучков, направляется прямо в лист и не разбивается, как у цикадовых, на два пучка, огибающих стембель. Поверхность ствола покрыта плотным чехлом из оснований опавших листьев. В верхней части ствола встречены почки с неразвернувшимися перистыми листьями.

По всему стволу разбросаны обоеполые фруктификации, часто изображавшиеся в виде распустившихся цветков. Изоб-

ражали околоцветник из перистых брактеей, прикрепляющихся к основанию рецептакула и сменяемых выше по оси сначала раскидистыми перистыми микроспорофиллами, а затем многочисленными семенами, разделенными межсеменными чешуями. Позже обратили внимание, что микроспорофиллы в развернутом состоянии не встречаются и что синангии на свернутых микроспорофиллах зрелые или даже освободившиеся от пыльцы. Сейчас установлено, что микроспорофиллы были согнутыми. Их нижняя часть несла боковые отростки, подходившие к верхней части микроспорофилла, но не срастившиеся с ней (рис. 55, б). Синангии (рис. 55, в—д) состояли из 20—30 удлинненных спорангиев, сидевших двумя рядами по обе стороны от щелевидной полости. Зрелые синангии раскрывались на две створки. Пыльца однобороздная, с двуслойной экзиной. Экзина часто смята в систему складок, которые ошибочно принимались за клетки гаметофита. Женская часть обоеполой фруктификации состояла из конического рецептакула, покрытого сотнями радиоспермических семян и межсеменных чешуй. В основании семян, возможно, была рудиментарная купула. Интегумент срастался с нуцеллюсом. Фруктификации подстигались обверткой из перистых брактеей.

Семейство Williamsoniaceae. Часть родов, входящих в это семейство, иногда выделяется в семейство Wielandiellaceae, для которого характерны тонкие ветвящиеся побеги. Предполагается, что вильямсониевые в узком смысле были пахикаульными, как на реконструкции *Williamsonia seawardiana*. В дальнейшем оказалось, что эта реконструкция ошибочна и что побеги *W. seawardiana* довольно интенсивно ветвились и не были толстыми. Тем не менее фруктификации *Williamsonia*, видимо, продуцировались и пахикаульными растениями. Анатомическое строение стеблей почти неизвестно. Фруктификации сидели в развилках дихазально ветвившихся побегов или прикреплялись к боковым веткам. Фруктификации были как однополыми, так и обоеполыми. Полиспермы принадлежат к родам *Williamsonia* (рис. 55, ж, м), *Bennetticarpus* (рис. 55, и), *Vardekloeftia* (рис. 55, к) и *Wielandiella*, мужские — к *Weltrichia* (рис. 55, л) и *Bennettistemon*, обоеполые — к *Williamsoniella* (рис. 55, е, з) и *Sturiella*. Есть и другие роды. Общая конструкция полиспермов и «гинецея» обоеполых фруктификаций одинакова. У *Vardekloeftia* была свободная купула, а интегумент свободен от нуцеллюса. У *Wielandiella* купула не обнаружена. Таким образом в одном семействе объединены роды с купулой и без нее. Вполне возможно, что у бескупульных семян купула обращена во внешний интегумент (как у тригонокарповых), а у купульных вновь стала свободной (как у лагеностомовых). Сравнимые вариации в числе оболочек семян наблюдаются и у покрытосеменных, где этот признак имеет второстепенное таксономическое значение и иногда изменчив даже в пределах одного рода. Остаются неясными и гомологии межсеменных че-

шуй. Может быть это испытывшие стерилизацию моноспермы. Как и у *Cycadeoidea* фруктификации подстилалась одним или несколькими рядами брактеей, часто в различной мере сраставшихся. Встречаются изолированные фруктификации с сомкнутыми частями, внешне сходные с бутонами цветковых.

Микростробиллы (рис. 55, л) состоят из мутовки микроспорофиллов, сросшихся в основании или на значительном протяжении в чашеобразный орган. Сами микроспорофиллы простые или перистые, покрытые рядами синангиев, детали строения которых не изучены. Пыльца того же типа, что и у *Cycadeoidea*.

Листья вильямсониевых типа *Nilssoniopteris* (рис. 56, л, м), *Ptilophyllum* (рис. 56, а—г), *Anomozamites* и др. Ветвлевые облиственных побегов было как боковым, так и дихазальным.

Рассмотрим некоторые форм-роды листьев. Довольно ярко выражен параллелизм в разнообразии листьев беннеттитовых и цикадовых. Точное разграничение этих порядков по листьям возможно лишь по эпидермальным признакам. Считается, что устьица беннеттитов мезоперигенные, хотя анализ недоразвитых устьиц показывает, что развитие могло идти и по мезогенному типу. Так или иначе при характеристике устьиц лучше пользоваться терминами, отражающими не типа онтогенеза, а строение готовых устьичных аппаратов (см. главу 4). Соответственно устьица беннеттитовых будут парацитными, а устьица цикадовых — актино- или петалоцитными. У беннеттитовых замыкающие клетки имеют с каждой стороны лишь по одной латеральной побочной клетке, так что те и другие клетки оказываются заключенными в прямоугольную рамку радиальных стенок (рис. 56, ж, р). В эту рамку попадают и вечно латеральные клетки, если они имеются. Свообразно устройство замыкающих клеток (рис. 56, в, г, ж, м, р). Они имеют оттянутые полюса и расширенную среднюю часть, несущую с дорсальной (обращенной к поверхности листа) стороны кутиновые утолщения. Последние хорошо сохраняются при мацерации, так что пара замыкающих клеток выглядит на внутренней стороне кутикулы как бабочка с распростертыми крыльями, туловищу которой соответствуют утолщения вдоль устьичной щели и сама щель. Кутиновые «крылья» соединены на обоих концах устьичной щели кутиновой перемычкой. Утолщение вдоль устьичной щели сливается с кутиновым окаймлением устьичной ямки. Поэтому, если замыкающие клетки погружены, их бабочковидное утолщение оказывается подвешенным на кутиновой воронке, соответствующей проксимальным (обращенным к устьичной щели) стенкам побочных клеток. Иногда бабочковидное утолщение неравномерно и обращается в довольно широкую рамку с полярными выростами. Устьица цикадовых имеют сходную систему утолщений замыкающих клеток, но обычно за счет не кутинизации, а одревеснения (лигнификации) оболочек.

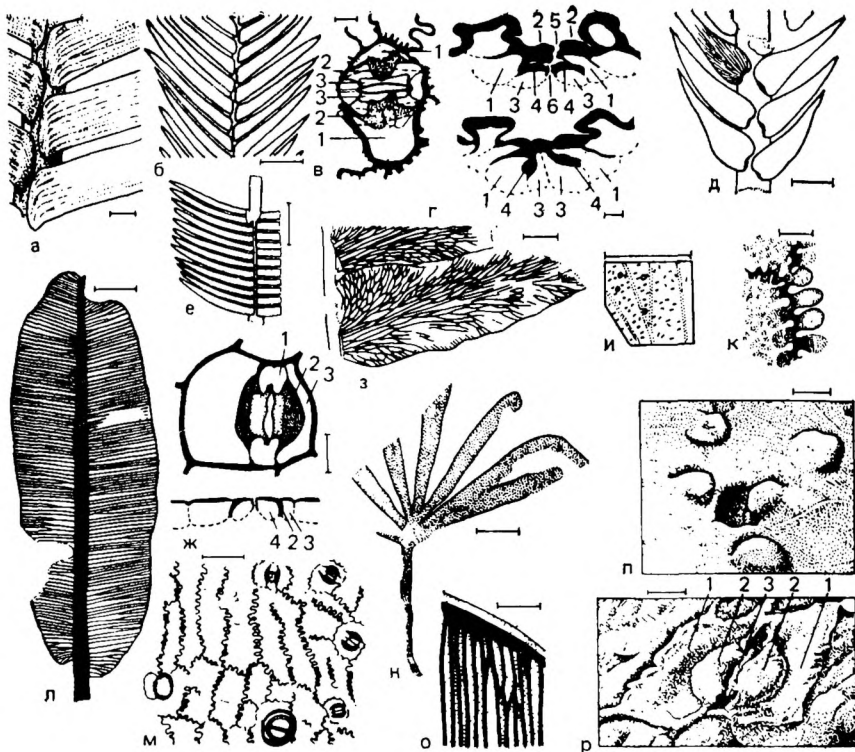


Рис. 56. Листья беннеттитовых

Верхний триас (ж, н—р), средняя (а—д, з—м) и верхняя (е) юра; Англия (а—д, з—м), Грузия (е), Гренландия (ж), США (н—р); а—в — *Ptilophyllum pectinoides* (P h i l.) M o g., прикрепление перышек (а), часть пера (б), устьице (в); побочные клетки (1) и папиллы на них (2), замыкающие клетки (3); г — *P. pecten*, поперечный разрез кутикулы устьица в его средней части (вверху) и у полюсов (внизу) (1 — побочные клетки, 2 — папиллы на них; 3 — замыкающие клетки; 4 — дорсальная кутинизация их, 5 — устьичная ямка, 6 — апертюра с кутиновым окаймлением); д — *Zamites quiniae* H a g g i s; е — *Pterophyllum paradoxum* D o l u d.; ж — *P. rosenkrantzii* H a g g i s, полюса (1) и кутинизированные крылья (2) замыкающих клеток, побочная клетка (3), полость замыкающей клетки (4); з, и — *Dictyozamites hawellii* S e w., жилкование перышек (з) и топография эпидермы (и); кружки — основания волосков, черточки — ориентировка устьиц, точки — жилки; к — зубчато-извилистый шов над радиальными стенками у *Anomozamites nilssonii* (P h i l.) S e w.; л, м — *Nilssoniopteris major* (L. et H.) F l o g., лист (л) и его эпидермальное строение (м), показаны четыре устьица и два основания волосков; и — *Eoginkgoites sectoralis* W o s k., лист; о—р — *E. davidsonii* A s h, жилкование с краевой жилкой (о), вид устьица снаружи (п) и изнутри кутикулы листа (р; 1 — побочные клетки, 2 — крыловидные утолщения замыкающих клеток, 3 — кутикулярная кайма вдоль апертюры); линейка 1 см (б, д, е, л, н), 2 мм (а, з, о), 1 мм (и), 50 мкм м), 10 мкм (в, г, к, п, р)

Радиальные стенки эпидермальных клеток чаще всего извилистые на одной или обеих сторонах листа (рис. 56, в, к, м). Амплитуда извилистости может достигать половины поперечника клетки. Нередко радиальные стенки выглядят зубчатыми из-за системы боковых кутиновых утолщений с обеих сторон кутинового ребра, проходящего вдоль радиальной стенки (рис. 56, к). Считалось, что беннеттитовым свойственны извилистые, а цикадовым — прямые радиальные стенки. Затем

были обнаружены прямые стенки у беннеттитовых и извилистые у цикадовых. Извилистые стенки могут быть и у папоротников, в том числе имеющих листья, сходные с беннеттитовыми. Но у папоротников кутикула очень тонкая или отсутствует, а замыкающие клетки не несут кутиновых утолщений.

Рассмотрим сателлитные роды листьев беннеттитовых.

Род *Nilssoniopteris* (T_3-K_1 ; рис. 56, л, м). Простые овально-лентовидные листья с черешком. Листовая пластинка прикреплена к средней жилке таким образом, что она (пластинка) одинаково открыта с обеих сторон листа. Боковые жилки простые или вильчатые, отходят под открытым углом. Устьица расположены на нижней стороне листа в полосах между жилками и беспорядочно ориентированы. Верхняя эпидерма сложена рядами прямоугольных клеток. Обычны волоски на поверхности листа.

Род *Pterophyllum* (T_2-K ; рис. 56, е, ж). Листья перистые, с линейными перышками, прикрепляющимися к широкому рахису всем основанием, иногда слабо расширенным. Перышки прикрепляются к рахису не строго с боков, а со сдвигом к его верхней поверхности. Жилки параллельные, иногда дихотомируют при выходе из рахиса. Устьица встречаются лишь на нижней стороне. Они собраны в четкие полосы и ориентированы перпендикулярно жилкам, или разбросаны равномерно по листу и ориентированы беспорядочно. Синонимами считают *Tyrmita* и *Bureja*.

Род *Ptilophyllum* (T_3-K_1 ; рис. 56, а—г). Листья ланцетные до почти линейных, перистые, с длинным, свободным от перышек черешком с базальным расширением. Перышки чередуются, наклонены к верхушке листа, их основания перекрывают рахис с верхней поверхности. Перышки перетянуты у основания, иногда яйцевидные или параллельнокрайние, но и тогда с закругленной асимметричной верхушкой. Жилки расходятся слабо и изредка дихотомируют. Устьица собраны в полосы между жилками на нижней стороне листа и беспорядочно ориентированы.

Род *Dictyozamites* ($J-K_1$; рис. 56, з—и). Листья сходны с *Ptilophyllum*, но перышки закругленные, жилки чаще дихотомируют и соединены анастомозами. Эпидермальное строение почти как у *Ptilophyllum*.

К сателлитным родам также принадлежат *Otozamites* (отличается от *Dictyozamites* открытым жилкованием, а от *Ptilophyllum* округленными перышками, чаще дихотомирующими и сильнее расходящимися жилками), *Zamites* (рис. 56, д; этот род близок к *Ptilophyllum*, но перышки реже расставлены и часто прикрепление к рахису сопровождается мозолевидным утолщением, устьичных полос нет), *Zamiophyllum*, *Neozamites*, *Sphenozamites*, *Anomozamites*, *Pseudocycas*, *Cycadolepis* (чешуевидные листья). У рода *Eoginkgoites* (рис. 56, н—р) листья напоминают гинкговые по расчленению листовой пластинки.



Рис. 57. «Птеридоспермы» (сателлитные роды классов Ginkgoopsida и Cycadopsida)

Нижний (з-к) и средний — верхний (а-ж, л-р, у) карбон, верхний триас (с, т); Западная Европа (а-о, р, у), Кузбасс (п, у), Гренландия (с, т); а — *Sphenopteris elegans* Bronn; б — схема вайи *Martopteris*; в — *M. muricata* (Schl.) Zeill.; г, д — *Odontopteris minor* Bronn, схема вайи (г), базальные перышки (д); е, ж — *O. brardii* Bronn, жилкование нижней части перышка в середине пера (е), перо (ж); з — *Cardiopteridium spetsbergense* Nath.; и — *Fryopsis* (al. *Cardiopteris*) *polymorpha* (Goerpp.) Wolfe; к — схема вайи *Fryopsis*; л, м — схема вайи *Callipteridium pteridium* (Schl.) Zeill. модификации В (л) и А (м); н — промежуточные перышки

САТЕЛЛИТНЫЕ РОДЫ КЛАССОВ GINKGOOPSIDA И CYCADOPSIDA

Приводимые ниже роды обычно относятся к птеридоспермам. Разные виды некоторых из этих родов могут принадлежать разным семействам, порядкам и даже отделам (*Sphenopteris*).

Род *Sphenopteris* (со среднего девона; рис. 57, а). Вайи сложноперистые, иногда с вильчато делящимся главным рахисом. Перышки цельнокрайние или лопастные, с перетянутым основанием. Жилкование перышек от неравнодихотомического до перистого. Рахис часто окрыленный. Род понимается в разном объеме. Иногда в него включают лишь птеридоспермы. Часть видов нередко выделяется в самостоятельный род *Eusphenopteris*.

Род *Mariopteris* (C₂; рис. 57, б, в). Вайи сложноперистые, перышки прикреплены широким основанием или сфеноптероидные (как у *Sphenopteris*). Базальные перышки перьев крупнее прочих за счет разрастания катадромной части, которая расчленена в разной степени. Спороносные вайи выделялись в род *Fortopteris*, отнесенный к папоротникам, хотя более вероятно его принадлежность к Callistophytales. В зависимости от типа ветвления рахисов и очертания вайи, часть видов иногда выделяется в род *Karinopteris*.

Род *Odontopteris* (C₂—P; рис. 57, г—ж). Вайи разные по конструкции, несут цельные перышки с «одонтоптероидным» жилкованием, т. е. из рахиса в перышко входит несколько жилок, в разной мере расходящихся. Средней жилки нет. Жилки сильно избегают и дихотомируют вблизи рахиса. Поэтому трудно понять, сколько жилок входило в перышко. За одонтоптероидное принимали дихотомическое жилкование, начинающееся с одной сильно избегающей жилки (*O. brardii*, рис. 57, е, ж; *O. minor*, рис. 57, г, д; и др.). Иногда (*O. subcrenulata* и близкие виды) в перышко входит несколько жилок. Род нуждается в ревизии.

Род *Alethopteris* (C—P₁; рис. 52, ч—ш). Вайи сложноперистые. Перышки от субтреугольных до почти линейных, соединены окаймлением рахиса. Жилкование перистое, средняя жилка проходит до верхушки перышка. Боковые жилки простые или вильчатые. В окаймление из рахиса входят короткие жилки. Большинство видов, вероятно, принадлежит Trigono-sarcales.

Род *Lonchopteris* (C₂; рис. 57, р). Вайи сходны с *Alethopteris*, но имеют сетчатое жилкование. Можно построить ряд форм

между перьями у *Callipteridium*: о — жилкование *C. gigas* (Gutb.) Weiss; п — *Angaridium potaninii* (Schm.) Zall.; р — жилкование *Lonchopteris rugosa* Brongn. p. c, т — *Furcula granulifera* Nagai s, жилкование (с) и общий вид листа (т); у — *Angaropteridium cardiopteroides* (Schm.) Zall.; линейка 30 см (д, м), 1 см (а, в, ж, з, п, т, у), 5 мм (и, р), 1 мм (с)

от одного рода к другому с постепенным увеличением числа анастомозов, среди которых боковые жилки теряются. Виды со свободными жилками выделяют в род *Lonchopteridium*.

Род *Callipteridium* (C_2-P_1 ; рис. 57, л—о). Вайи сходны с *Alethopteris*, но отличаются дополнительными перьями и перышками (дополнительные перышки прикрепляются между перьями прямо к рахису более высокого порядка; такой же сдвиг в порядке ветвления происходит и у перьев; перья, сидящие на рахисе пера, на два порядка более высокого, чем они сами называются дополнительными). Перышки языковидные или субтреугольные, слабо срastaются в основании. Дополнительные перышки треугольные. Жилкование перистое. Средняя жилка сильная, доходит до верхушки перышка. Вероятно, типичные представители принадлежат *Trigonocarpaceles*.

Род *Neuropteris* (C_1-P ; рис. 53, а, б, г—е). Вайи сложноперистые. Наиболее крупные вайи достигают 2—3 м в длину, но встречаются и мелкие формы. Есть дополнительные перышки и перья. Перышки сливаются в верхушке пера, заканчивающегося непарным перышком. Перышки перетянуты в основании, иногда с ушками, сидячие или с небольшим черешком. Вдоль оси перышка проходит средняя жилка или пучок параллельных дихотомирующих жилок. Боковые жилки отгибаются назад и часто дихотомируют. В основании вайи у некоторых видов сидели округлые афлебии, которые встречаются изолированно и относятся к роду *Cyclopteris*. Многочисленные виды различаются по форме, размерам и жилкованию перышек, эпидермальным признакам. Переходные виды между *Neuropteris* и другими родами иногда выделяют в особые роды (*Neuraleopteris*, *Neurodontopteris* и др.). От *Neuropteris* наблюдаются переходы к крупным вайям с мелкими широкоязыковидными перышками (род *Margaritopteris*). Виды без средней жилки иногда выделяются в род *Cardioneura*. Большинство видов принадлежит к *Trigonocarpaceles*. Вайи рода *Reticulopteris* (C_2-P_1) устроены так же, как у *Neuropteris*, но жилкование сетчатое. Оба рода связаны переходными формами, имеющими небольшое число анастомозов между жилками.

Род *Paripteris* (C_{1-2} ; рис. 53, в). Вайи сложноперистые, но перистое расчленение совмещено с симподиальным. Перья последнего порядка венчаются парой перышек. Строение перышек то же, что и у *Neuropteris*. Разграничение обоих родов возможно лишь по строению верхушек перьев. Поэтому самостоятельность рода признается не всеми (так, все ангарские парноперистые вайи включаются в *Neuropteris*). С частью видов ассоциируют синангии *Potonia* (*Trigonocarpaceles*).

Род *Linopteris* (C_2 ; рис. 53, з). Вайи такие же, как у *Paripteris*, но жилкование сетчатое. Если парноперистость отвергается в качестве родового признака, то в *Linopteris* включаются виды рода *Reticulopteris*. Перья найдены в прикреплении к осям *Sutcliffia* (*Trigonocarpaceles*).

Род *Fryopsis* (= *Cardiopteris*; C₁; рис. 57, и, к). Вайи простоперистые или с вильчатым рахисом. Перышки округлые или яйцевидные, сидячие. В основание перышка входит пучок сближенных жилок, которые дихотомируя и отгибаясь назад, следуют к краям (кардиоптериодное жилкование).

Род *Cardiopteridium* (C₁; рис. 57, з). Вайи дваждыперистые, часто с вильчатым рахисом. Перышки округлые или асимметричные, иногда слабо расчленены, сидячие или с коротким черешком. Жилкование кардиоптериодное, но в перышко входит одна (?) жилка.

Род *Angaropteridium* (C—P; рис. 57, у). Вайи простоперистые или с вильчатым рахисом (виды с вильчатым рахисом выделялись в род *Abacanidium*). Перышки округлые или более вытянутые, часто с сильно развитыми ушками, иногда асимметричными, прикреплены к рахису толстым черешком. Жилкование кардиоптериодное, но в перышко входит одна широкая жилка. У видов с эпидермальной характеристикой устьица собраны в компактные полосы на одной стороне листа, иногда погруженные в желобки, пробегающие между жилками. Расчлененные афлебиевидные перышки, встречающиеся изолированно, относятся к роду *Tchirkoviella*. Соотношение с родом *Bergiopteris* неясно.

Род *Angaridium* (C₂—P₁; рис. 57, п). Вайи просто- или дваждыперистые. Перышки от обратнотреугольных с округленным дистальным краем и веерным жилкованием (концы жилок выходят в мелкие краевые зубчики) до сильно расчлененных на линейные доли. Срастание конечных сегментов дваждыперистых форм приводит к формам, относимым к *Paragondwanidium* (Callistophytales; рис. 42, п, р).

Род *Furcula* (T; рис. 57, с, т). Листья простые с лентовидной, вильчато разделенной пластинкой. От средней жилки отходят под открытым углом боковые жилки, ответвления которых образуют густую сетку. Вероятно, род относится к порядку *Peltaspermales*, в котором известны сходные когерентные листья со слившимися перышками и перьями разных порядков (роды *Scytophyllum* и *Vittaephyllum*; рис. 44, № 11, 46, к). У некоторых таких листьев отмечается сетчатое жилкование.

КЛАСС PINOPSIDA (CONIFEROPSIDA). ПИНОПСИДЫ (КОНИФЕРОПСИДЫ)

В составе пинопсид выделяется три порядка — *Cordaitanthales*, *Dicranophyllales* и *Pinales*. Их объединяют платиспермические семена. В отличие от *Ginkgoopsida*, платиспермия вторичная (см. общую характеристику отдела *Pinophyta*). У некоторых *Cordaitanthales* еще сохраняется васкуляризация нуцеллуса, исчезающая у остальных пинопсид. Проводящая система в семенах большинства хвойных вообще редуцируется и остается лишь у немногих родов, семена которых открытые,

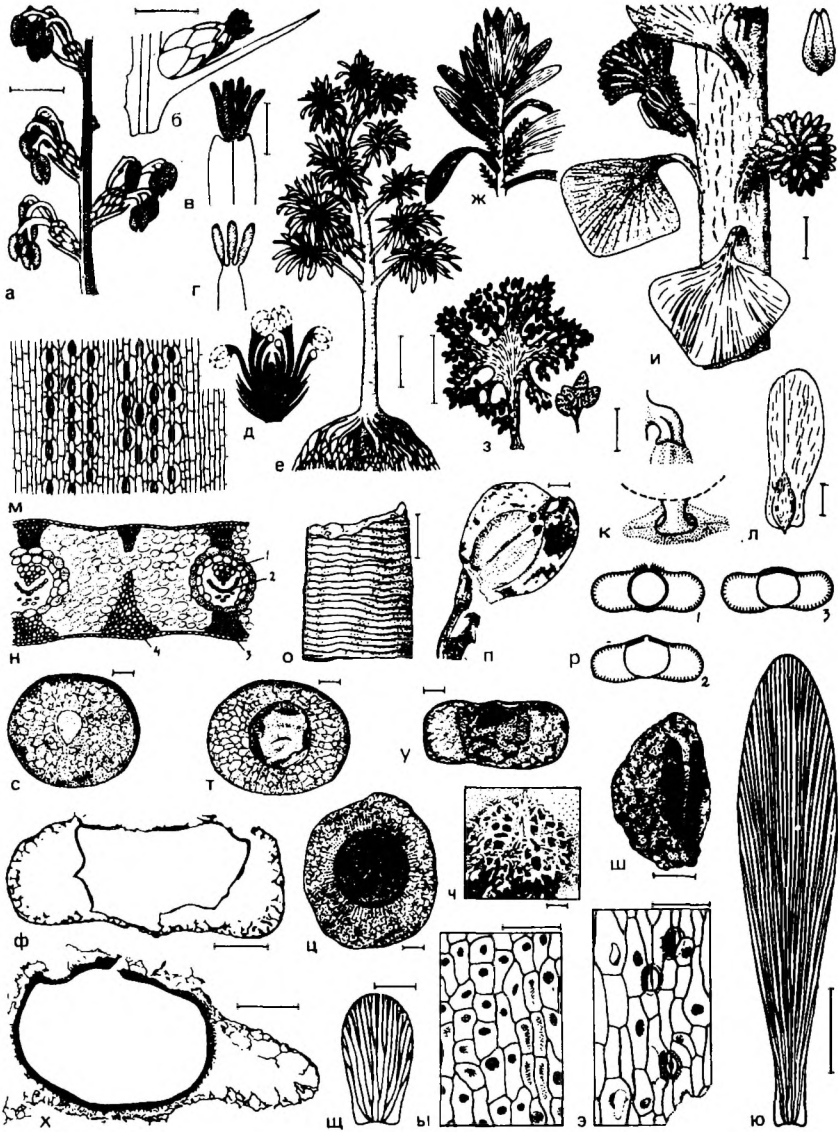


Рис. 58. Cordaitanthaceae (а—ж, м—ч) и Vojnovskyaceae (з—л, ш—ю)

Средний — верхний карбон (а—ж, м—ч), пермь (з—л, ш—ю); Западная Европа (а, в, ж, о, п), США (б, г—е, м, и, р—ч), Кузнецкий (з, л, ш), Печорский (и к) и Тунгусский (щ—ю) бассейны; а — сложный полисперм типа *Cordaitanthus pseudofluitans* (Kidst.) Sgook; б — пазушный комплекс микростробила *C. concinnus* Delev. sp.; в, г — микроспорофиллы *C. penjonii* Rep. sp. (в) и *Gothania* (г); д — пазушный полисперм *C. duquesnensis* Rothw. sp.; е, ж — реконструкция дерева (е) и фертильной ветки (ж) *Cordaites*; з — микроспорклад *Kuznetskia planiuscula* S. Meuep; и — полисперм и семя *Vojnovskya paradoxa* Neub.; к — семяножка *V. paradoxa*, вид сбоку и сверху; л — *Sylvella alata* Zasl.; м, н — *Cordaites crassus* Rep., нижняя эпидерма (м) и поперечное сечение (н) листа (1 — центробежная ксилема, 2 — центростремительная ксилема. 3 — гиподерма, сопровождающая жилку, 4 — гиподерма, соответствующая ложной жилке); о — сердцевинный отлив (*Artisia*); п — *Cordaitanthus pseudofluitans*, семя на семяножке; р — преобразование пыльцы от форм с проксимальной щелью и внеш-

не спрятаны среди семенных чешуй (Taxaceae, *Cephalotaxus*, некоторые Podocarpaceae). Для класса характерны пикноксилитические стволы и простые по строению листья — игловидные, чешуевидные или более крупные с веерным или параллельным жилкованием, известны филлодии. Полиспермы обычно сложные, реже семена сидят изолированно, не в полиспермах. Мужские фруктификации настолько разнообразны, что им нельзя дать единой характеристики. Судя по строению семян и анатомии стволов, можно предполагать происхождение пинопсид от лагеностомовых группы BS. Преобразование билатерально-симметричной купулы привело к формированию внешнего интегумента, подобно тому, как преобразование радиальной купулы лагеностомовых группы RS завершилось образованием внешнего интегумента тригонокарповых.

Происхождение других органов, свойственных классу, более гипотетично. Наиболее примитивные представители — *Cordaitanthus* и *Dicranophyllum* из серпуховского яруса нижнего карбона — изучены очень слабо. О строении их фруктификаций можно судить лишь косвенно, опираясь на сведения о среднекарбонových и даже позднекарбонových видах. У них семена собраны в стробиловидные полиспермы, возникновение которых неизвестно. С ветвистыми полиспермами лагеностомовых можно сопоставить ветвящиеся семяножки среднекарбонového вида *Cordaitanthus pseudofluitans* (рис. 58, а), а с чешуями пазушного комплекса того же вида — катафиллы, известные у основания вай лагеностомовых (*Lyginopteris*). Микроспороклады некоторых кордаитантовых (*Kuznetskia*) ветвистые, сравнимые с микроспорокладами лагеностомовых, но сильно редуцированные, ветвящиеся в одной плоскости и со свободными спорангиями. Листья резко отличаются от папоротниковидных вай лагеностомовых, но можно предполагать, что листья кордаитантовых возникли путем филлодизагии, т. е. редукции перьев и перышек вай и преобразования черешка в нормальный фотосинтезирующий лист. Чешуевидные листья могли возникнуть за счет катафиллов лагеностомовых.

ней скульптурой около нее (1 — *Felixipollenites*) к форме с проксимальной щелью и только внутренней структурой (2 — *Sullisaccites*) и далее к формам без проксимальной щели (3 — *Florintites*); с, т, у — пыльца *Cordaitanthus concinnus*, дистальная сторона с лептотмой (с), проксимальная сторона с щелью (т), вид сбоку (у); ф — *Sullisaccites kentuckiensis* Mill. et Ta u l., продольный разрез пыльцевого зерна; х, ц, ч — *Felixipollenites macroreticulatus* Mill. et Ta u l., пыльца в разрезе (х) и со стороны проксимальной щели (ц), скульптура, окружающая проксимальную щель (ч), ш — пыльцевое зерно *Kuznetskia tomtensis* G o r e l. et S. M e y e n; щ — *Crassinervia tungusana* S c h v.; Ы, э — кутикула верхней (Ы) и нижней (э) эпидермы *Cordaites* (al. *Sparsistomites*) *gorelovae* S. M e y e n; ю — *Cordaites* (al. *Sparsistomites*) *gracilentus* (G o r e l.) S. M e y e n — *C. gorelovae*; линейка 50 см (е), 1 см (а, з, и, о, ю), 5 мм (б, л, щ), 1 мм (в, к, п), 100 мкм (Ы, э), 20 мкм (ц, ч), 10 мкм (с—х, ш)

Порядок Cordaitanthales. Кордаитантовые

Обычное название порядка (Cordaitales) производится от *Cordaites*. Этот род установлен для листьев, ассоциировавших с существенно разными фруктификациями по крайней мере двух семейств (Cordaitanthaceae, Vojnovskyaceae). Возможно, что гондванские виды *Cordaites* (относимые без достаточных оснований к *Noeggerathiopsis*) принадлежали Arberiales. Поэтому порядок переименован в Cordaitanthales.

У кордаитантовых семена собраны в простые полиспермы, состоящие из расположенных по спирали стерильных чешуй и моноспермов, причем взаимное расположение тех и других вдоль оси полисперма меняется от одного рода к другому и от семейства к семейству. Простые полиспермы подстилалась брактеей и были собраны в сложные полиспермы. У некоторых родов встречены лишь изолированные простые полиспермы и неизвестно объединялись ли они в сложные полиспермы. Микроспороклады или ветвистые, или стробиловидные, различные по конструкции. Листья простые, с веерным или почти параллельным жилкованием. В семействе Rufflogiaceae устьица собраны в дорсальные (т. е. на нижней стороне листа) желобки. Для листьев кордаитантовых характерны «ложные жилки» (рис. 58, н) — пучки гиподермальной ткани (склеренхимы), проходящие в различном количестве между жилками и вдоль них. Если допустить, как сказано выше, происхождение листьев кордаитантовых от черешков лагеностомовых, то система «ложных жилок» гомологизируется с корой спарганового типа, характерной для черешков лагеностомовых. Разделение ксилемы в проводящем пучке листа кордаитантовых на центробежную и центростремительную (рис. 58, н, № 1 и 2) можно сопоставить с аналогичным делением ксилемы в листовом следе лагеностомовых (рис. 51, н, № 3 и 5).

По строению фруктификаций и, отчасти, листьев кордаитантовые делятся на семейства Cordaitanthaceae, Vojnovskyaceae и Rufflogiaceae, из которых достаточно полно охарактеризовано лишь первое.

Семейство Cordaitanthaceae. Внешний облик обычно реконструируется по аналогии с современными высокоствольными хвойными. Однако среди кордаитантовых были низкорослые деревья с воздушными корнями, населявшие мангровые заросли (рис. 58, е). На то, что некоторые корни были воздушными указывают следы сверлений, оставленных в них насекомыми.

Ниже характеристика семейства дается по фруктификациям. Хотя с ними ассоциировали листья *Cordaites* (рис. 58, ж, м, н), стволы *Mesoxylon* и *Araucarioxylon*, корни *Amyelon* и *Premnoxylon*, сердцевинные отливки *Artisia* (рис. 58, о) и пыльца *Florinites*, эти роды лучше трактовать как сателлитные для порядка в целом, а отчасти даже для голосеменных вообще, по-

сколько некоторые из этих родов ассоциировали с иными, чем у Cordaitanthaceae фруктификациями. Это особенно касается родов, установленных по фрагментам стволов и корней с сохранившимся анатомическим строением. Известно, что Cordaitanthaceae имели стволы с вторичной древесиной типа *Araucarioxylon*, а их сердцевина (род *Artisia*) содержала поперечные полости. Сходные стволы с септированной сердцевиной, видимо, имели разные голосеменные, в том числе арбериевые и хвойные. Род *Mesoxylon*, ассоциирующий с микроспорокладами *Gothania*, семенами *Mitrospermum*, листьями *Cordaites felicis* и пыльцой *Felixipollenites* или *Sullisaccites*, пока неизвестен в ассоциации с иными частями. К Cordaitanthaceae также относится род *Pennsylvanioxylon*, установленный по минерализованным стволам.

Род *Cordaitanthus* (C_2-P_1 ; рис. 58, а—д, ж) охватывает как женские, так и мужские фруктификации, хотя их следовало бы относить к разным форм-родам. Фруктификации имели вид сережек с билатерально-симметричной осью. Ее стела была эллиптической в сечении и состояла из множества соприкасающихся мезархных пучков, иногда с небольшим количеством вторичной древесины. От узких сторон стелы поочередно отходили проводящие пучки брактей. С каждой стороны оси эти пучки складывались в два сближенных ряда. Поэтому, хотя брактей сидели в четыре ряда, их расположение на отпечатках кажется двурядным (рис. 58, а). В пазухе брактей сидели или боковые полиспермы, или микроспороклады. Те и другие состоят из оси, проводящий пучок которой происходит из слившихся ответвлений двух проводящих пучков главной оси. Выше слияния в пучке появляется сердцевина. Как полиспермы, так и микроспороклады несли внизу спирально расположенные стерильные чешуи. В полиспермах некоторые из чешуй замещались ветвящимися семяножками с семенами на концах или одиночными семенами с более короткими семяножками. В других случаях все стерильные чешуи были собраны в нижней части бокового полисперма, а все семяножки в его верхней части (рис. 58, д). Дисперсные семена относятся к родам *Nucellangium* (рис. 40, д), *Mitrospermum* (рис. 40, е), *Samaropsis* и, может быть, *Rhabdocarpus*, *Cordaicarpus* и др. Для них характерен свободный интегумент с двумя проводящими пучками. У *Mitrospermum compressum* интегументальные пучки делятся в главной плоскости семени. У некоторых видов в нуцеллюсе располагаются по кругу трахеиды (из чего следует первичная радиально-симметричная структура семян).

Микроспороклады несли пучки микроспорангиев на концах чешуй (рис. 58, б—г), собранные на конце оси или (реже) размещенных среди стерильных чешуй. Чешуи пересечены проводящим пучком, который у спороносных чешуй доходит до верхушки и здесь дихотомически делится. Конечные ответвления пучка входят в основание каждого спорангия. У некоторых ви-

дов деление пучка происходит в разных плоскостях, так что и спорангии не располагаются в одной плоскости. Пыльца одно-мешковая (рис. 58, р—ч), типа *Florinites*, *Sullisaccites* и *Felixipollenites*. Мешок настоящий, с большой полостью и внутренней сеткой (остаток альвеолярной сэкзины). У более примитивных форм имеется хорошо развитая проксимальная трехлучевая щель, которая у более продвинутых форм редуцируется. Параллельно происходит становление дистальной борозды. Очевидно, прорастание сменялось с проксимального (стадия предпыльцы) на биполярное и далее на дистальное (стадия пыльцы). Род *Gothania* установлен для микроспорокладов примерно того же облика, но спорангии сидят по краю чешуи в один ряд (рис. 58, г), а пыльца типа *Felixipollenites* (рис. 58, р, № 1, х—ч), она встречена в семенах *Mirospermum*.

Учитывая, что микроспороклады войновские не были стробиловидными, можно предполагать такой же их облик у древнейших *Cordaitanthaceae* или общих предков этого семейства и войновские. Следовательно, стробилоподобный облик, свойственный женским фруктификациям всех кордаитантовых, появился у мужских фруктификаций *Cordaitanthaceae* вторично. Не исключено, что этот признак был перенесен с одного пола фруктификаций на другой (гамогетеротопия).

Семейство *Vojnovskyaceae*. Первоначально войновские были описаны как особый порядок, поскольку предполагалось, что им свойственны обополые стробилы. Более детальные исследования показали ошибочность этой интерпретации и возможность сопоставления с *Cordaitanthaceae* по общей организации полиспермов, хотя микроспороклады войновские во всем иные. Полиспермы известны лишь у *Vojnovskya* (S_3 — P ; рис. 58, и, к). На толстой оси по разреженной спирали сидят чешуевидные листья типа *Nephropsis*. Несколько выше прикрепления такого листа к оси прикрепляется обратноконический полисперм. Его ось снизу голая, может быть с недоразвитой стерильной чешуей, а расширяющаяся часть покрыта загнутыми назад семяножками с расширенной верхушкой. Очевидно, семена прикреплялись к семяножке таким образом, что их главная плоскость симметрии была ориентирована тангентально по отношению к оси полисперма. Расширенная верхушка покрыта линейными межсеменными чешуями, между которыми сидели еще несколько семян. Обычно семена опадали до захоронения. Листья *Nephropsis* сопоставимы с брактейми, а полиспермы — с боковыми полиспермами (пазушными комплексами) *Cordaitanthus*. *Vojnovskya* отличается от *Cordaitanthus*: 1) спиральным расположением брактей и боковых полиспермов, 2) размещением полиспермов не непосредственно в пазухе брактей, а выше по оси, 3) листовидностью брактей, 4) обратным расположением семяножек и стерильных чешуй на оси. Семена, найденные в ассоциации с *Vojnovskya*, башенковидные, типа *Samaropsis*, с довольно толстым окрылением

и выемчатой верхушкой. К войновскиевым также принадлежат некоторые семена типа *Samaropsis* с тонкой крылаткой, семена рода *Sylvella* (P; рис. 58, л) с вытянутой асимметричной крылаткой и очень длинным микропиле, а также часть семян *Tungussocarpus* с мясистым интегументом.

Если у Cordaitanthaceae мужские фруктификации имеют ту же общую конструкцию, что и сложные полиспермы, то у войновскиевых конструкция мужских и женских фруктификаций резко различна. Микроспорокляды (род *Kuznetskia*; P; рис. 58, з, ш) имеют вид уплощенной интенсивно ветвящейся системы осей, иногда срастающихся в центральный лимб. Конечные веточки несут одиночные спорангии с квазимоносаккатной пылью (типа *Cordaitina*). В стенке спорангиев разбросаны продольно ориентированные палочковидные утолщения.

С фруктификациями ассоциируют листья типа *Cordaites* (рис. 58, ы—ю), иногда не отличимые по морфологическим признакам от листьев, ассоциирующих с *Cordaitanthus*, но отличающиеся эпидермальными признаками (не отмечались столь правильные устьичные ряды, как у большинства листьев Cordaitanthaceae). Анатомическое строение стволов неизвестно. В захоронениях войновские обычно ассоциируют с руфлориевыми. Поэтому неясно, какому семейству принадлежат встречающиеся в тех же захоронениях стволы, относимые к родам *Araucarioxylon*, *Mesopitys*, *Eristophyton*, *Metacaenoxylon*, *Septomedullopitys*, *Amyelon*, *Dadoxylon*. Из них часть видов *Araucarioxylon*, *Eristophyton* и *Mesopitys*, а также роды *Septomedullopitys* и *Metacaenoxylon* пока встречены лишь в слоях, где руфлориевые отсутствуют.

Семейство Ruffloriaceae. Название семейства руфлориевых неудачно, так как оно образовано от *Ruffloria* (C₂—P; рис. 59, а—д) — рода, установленного для листьев. Однако пока нет данных, что такие листья были свойственны разным семействам. Листья отличаются устьичными желобками, пробегаящими между жилками на нижней стороне листа (дорсальные желобки). По прочим признакам листья *Ruffloria* сходны с *Cordaites*. Оба рода обнаруживают полный параллелизм видов по форме и размерам листа, строению основания (широкое и окаймленное, узкое, иногда оттянутое) и верхушки (ровной или с мелкими зубчиками).

Полиспермы большей частью кистевидные, но ось иногда сильно укорочена, а семяножки складываются в зонтик (*Gausia*; C₂—P; рис. 59, и, к). Степень укорочения оси варьирует в роде *Krylovia* (C₂₋₃; рис. 59, е, ж). В других случаях ось остается длинной, а семяножки редуцируются, так что получается колосовидный полисперм (*Bardocarpus*; P; рис. 59, з). Пермским руфлориевым больше свойственны полиспермы с длинной осью и короткими семяножками. Таков род *Suchoviella* (P; рис. 59, р, с), у которого ось полисперма несет ниже семенной части розетку из чешуй, типа *Lepeophyllum*). Возможно, что и

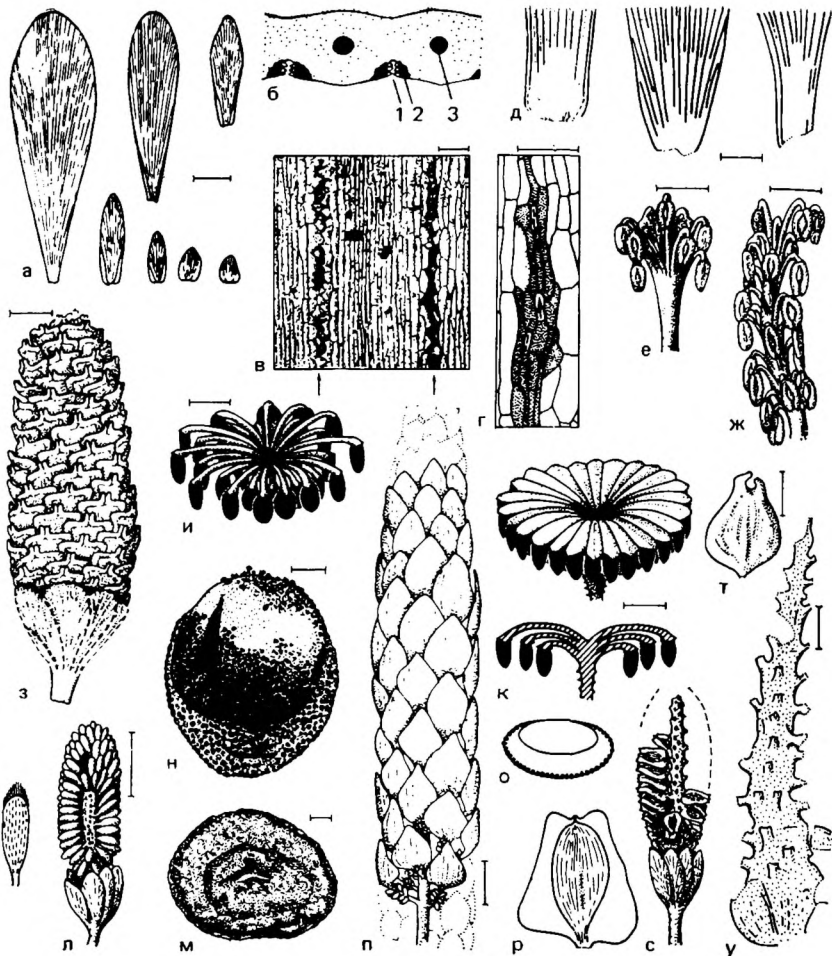


Рис. 59. Руфлориевые

Верхний карбон (е, ж, и), пермь (а, в—д, з, к—у); Сибирь (а, в—к, и—п), Печорский бассейн (л, м, р—у); а — переход от нормальных листьев к катафиллам у *Ruffloria brevifolia* (G o r e l.) S. M e y e r; б — схема поперечного сечения листа *Ruffloria* (1 — дорсальный желобок, 2 — гиподерма, 3 — жилка); в — дорсальные желобки (стрелки) *Ruffloria*; г — устьичная полоса *Ruffloria*; д — распределение дорсальных желобков (сплошные линии) и жилок (точки) в основании листа *Ruffloria*; е, ж — *Krylovia sibirica* S h a s h l. с укороченной (е) и удлиненной (ж) осью; з — *Bardocarpus depressus* (S c h m.) Z a l. (чешуи в основании гипотетические); и — *Gaussia cristata* N e u b.; к — *G. scutellata* N e u b.; л — *Pechorostrobis bogovii* S M e y e r, спорангий и микростробил; м — пыльца *P. bogovii*; н — п — *Cladostrobis lutuginii* Z a l., пыльца (н) и ее разрез (о), микростробил (п); р, с — *Suchoviella synensis* I g n a t. et S. M e y e r, семя (р) полисперм (с); т, у — *Suchoviella* sp., семя (т) и ось полисперма (у); линейка 1 см (а, з), 5 мм (д—ж, и—л, п, т, у), 100 мкм (в, г), 10 мкм (м, н)

у других родов ось несла внизу стерильные чешуи. В этом случае можно сопоставить полиспермы руфлориевых и других Cordaitanthales, от которых руфлориевые будут отличаться листовидностью чешуй и их смещением в основание полисперма, а семян — в его верхнюю часть. Возможно, что у некоторых

кими же, как у *Rufloria*. Семена относятся к родам *Bardocarpus*, *Samaropsis* и *Tungussocarpus*.

Микроспороклады известны лишь у позднепермских руфлориевых и относятся к родам *Pechorostrobos* (рис. 59, л, м) и *Cladostrobos* (рис. 59, н—п). У первого рода на оси по спирали сидят микроспорангии, ниже которых к оси прикреплен циркандр из чешуевидных листьев (типа *Lepophyllum*). Спорангии иногда несут тонкие дистальные волоски. Пыльца квазимоносаккатная (типа *Cordaitina*) с проксимальной щелью. У *Cladostrobos* ось микростробила несет не непосредственно спорангии, а микроспорофиллы, состоящие из тонкой ножки и дистальной ромбической пластинки. Спорангии большими скоплениями прикрепляются к средней части ножки и, вероятно, располагались вокруг нее. Пыльца (типа *Cladaitina*) с мешком, охватывающим тело с экватора и дистально (рис. 38, № 8; 59, н, о). Степень отслоения мешка от тела сильно варьирует. У части зерен мешок совсем незаметен. Мешок несет внутренние полигональные выступы с узкими щелями между ними, так что получается негативная сетка (интрагетикулоид). Проксимальной апертуры нет. Пыльца более древних руфлориевых была более сходной с пылью войновскиевых. С семенами *Bardocarpus* ассоциирует пыльца типа *Potonieisporites* с экваториальным квазисаккусом. Внешне эта пыльца похожа на *Cordaitina* и *Florinites*, но еще больше на пыльцу древнейших хвойных (*Lebachiaceae*). Интересно, что *Cladostrobos* по общей организации также несколько сходен с хвойными семейств *Lebachiaceae* и *Voltziaceae*.

Филогенетические соотношения с семействами *Vojnovskyaceae* и *Cordaitanthaceae* неизвестны. *Cordaitanthaceae* появляются раньше остальных семейств, но хорошо изученные представители *Cordaitanthaceae*, известные со среднего карбона, явно не могли быть предками руфлориевых и войновскиевых. Примитивными признаками порядка *Cordaitanthales* можно считать разветвление семяножки и ветвистые (а не стробиловидные) микроспороклады. Роды, у которых соединялись оба признака, неизвестны. У *Cordaitanthaceae* известны только стробиловидные мужские фруктификации. Представить образование такой структуры из системы ветвящихся осей довольно трудно. В то же время бросается в глаза сходство общей организации мужских и женских фруктификаций кордаитантовых. Возможно, что онтогенетическая программа стробилоподобных мужских фруктификаций была заимствована от сложных полиспермов (перенос признаков с одного пола на другой не является чем-то совершенно необычным у организмов). Такое же объяснение применимо к необычайному для голосеменных сходству *Pechorostrobos* и *Suchoviella* (рис. 59, л, с) — микростро-

билам и полиспермам, ассоциирующим с листьями *Rufloria synensis*. Кажется весьма вероятной такая общая последовательность в эволюции фруктификаций *Cordaitanthales*. У наиболее примитивных и пока неизвестных форм были сложные полиспермы со спирально расположенными боковыми полиспермами, в которых стерильные чешуи перемежались с ветвящимися семяножками. Микроспороклады этих растений были примерно такими же, как у лагеностомовых. В дальнейшем у *Cordaitanthaceae* произошло преобразование микроспороккладов по образцу сложных полиспермов, а у войновскиеих микроспороклады сохранили примитивную организацию, но сильно редуцировались. В боковых полиспермах войновскиеих и *Cordaitanthaceae* семяножки стали неветвистыми и этот же признак свойствен руфлориевым. Какими были микроспороклады древнейших руфлориевых, точно неизвестно, но есть косвенные данные, что они не были стробиловидными. Возникновение стробиловидной организации у них произошло, вероятно, с помощью того же генетического механизма, как и в *Cordaitanthaceae*. Как будет показано при рассмотрении порядка *Dicranophyllales*, предложенная последовательность форм еще нуждается в согласовании с тем, что мы знаем о его истории.

Сателлитные роды порядка *Cordaitanthales*. Род *Cordaites* (С—Р; рис. 58, ж, м, н, ы—ю) был введен для изолированных листьев, но к нему относили и реконструированные растения с фруктификациями *Cordaitanthus*. Поскольку листья такого типа встречаются и с другими фруктификациями, целесообразно вернуть роду первоначальное значение. Листья ремневидные, овальные, ланцетные, а расширенным (иногда окаймленным) или оттянутым основанием, в него входят две или более жилок, которые дихотомируют вслед за расширением пластинки и идут почти параллельно в лентовидных пластинках. Между жилками и вдоль них часто проходит тяжи механической (гиподермальной) ткани, оттиски которой образуют ложные жилки, их число варьирует. Эпидермальное строение листьев нескольких типов: с правильными рядами устьиц в узких или широких полосах, с рассеянными по нижней поверхности устьицами; различия наблюдаются и в строении устьиц. Эти различия в эпидермальных типах достаточны для выделения особых родов. Так как у типового материала рода строение эпидермы неизвестно, было предложено оставить название *Cordaites* для листьев с неизвестной характеристикой эпидермы. Листья с изученной эпидермой выделялись в роды *Sparsistomites*, *Angophyllites*, *Europhyllites* и др. Развитые листья могут быть связаны переходами с чешуевидными, относимыми к родам *Crassinervia* (рис. 58, щ), *Lepeophyllum* и *Nephropsis*. Ветки с рубцами от опавших листьев относят к роду *Cordaicladus*.

Род *Artisia* (С—Р; рис. 58, о). Сердцевинные отливы со следами поперечных диафрагм, соответствующих пластинам

паренхимы. В зависимости от толщины и конфигурации диафрагм и участков между ними меняется облик сердцевинного отлива. Септированную сердцевину имели роды *Cordatioxylon*, *Mesoxylon*, *Solenoxylon*, *Septomedullopitys*, а также стволы некоторых других голосеменных, прогимноспермов и отдельных покрытосеменных.

Порядок *Dicranophyllales*. Дикранофилловые

В подавляющем большинстве систем голосеменных дикранофилловые или не рассматриваются совсем или им не придается статус особого порядка. Ф. Немейц [32] выделял класс *Dicranophyllopsida* с порядками *Dicranophyllales* и *Trichopityales*. Трихопитиевые относятся к порядку *Peltaspermales* (см. выше). Определяя систематическое положение порядка, важно учитывать признаки родов, образующих естественный круг форм, в который несомненно входит *Dicranophyllum* (С—Р; рис. 60, а—д, е, № 1). Этот род установлен для облиственных побегов и изолированных листьев, пластинка которых может быть линейной или дихотомирующей до четырех раз. У нескольких видов (в том числе типового) вдоль краев листа пробегает устьичные (дорсальные) желобки, имеющие такой же облик, как у древних представителей *Rufloia* (см. выше). Иногда устьичная полоса, оставаясь компактной и четко отделенной от остальной эпидермы, не погружается (рис. 60, д). Очень характерны микроскопические краевые зубчики. К *Dicranophyllum* близок род *Mostotchkia* (С—Р; рис. 60, е, № 1, о, п). Его листья только простые, а краевые зубчики наблюдаются очень редко. Далее в ряду листьев следует род *Entsovia* (С—Р). У одного из его видов вдоль краев линейной листа находится по паре сближенных желобков (рис. 60, е, № 2), а у остальных видов парные желобки распределены по всей ширине листа (рис. 60, е, № 3, ж—к). Многочисленные и изредка сдвоенные желобки свойственны роду *Slivkovia* (рис. 60, е, № 4, л—н), но его листья чешуевидные, а облиственные побеги напоминают хвойные. У *Slivkovia*, как и у *Dicranophyllum*, край листа микрозубчатый (рис. 60, н). Существенно, что строение желобков и устьиц у *Mostotchkia*, *Entsovia* и *Slivkovia* одинаково. Для *Mostotchkia* характерны пазушные почки (рис. 60, п), вероятно, соответствующие органам *Dicranophyllum* (рис. 60, а), интерпретированным как микростробилы. Таким образом, вегетативные части перечисленных родов указывают на их принадлежность к одной группе. К ней же может принадлежать раннепермский вид *Lesleya delafondii* (типовой вид *L. grandis*, вероятно, относится к *Noeggerathiales*), установленный по широким простым листьям со средней жилкой и многочисленными повторно дихотомирующими боковыми жилками. По строению устьичных полос и устьиц, а также по микрозубчатости края этот вид сходен с *Dicranophyllum*. Такие же устьичные полосы и ус-

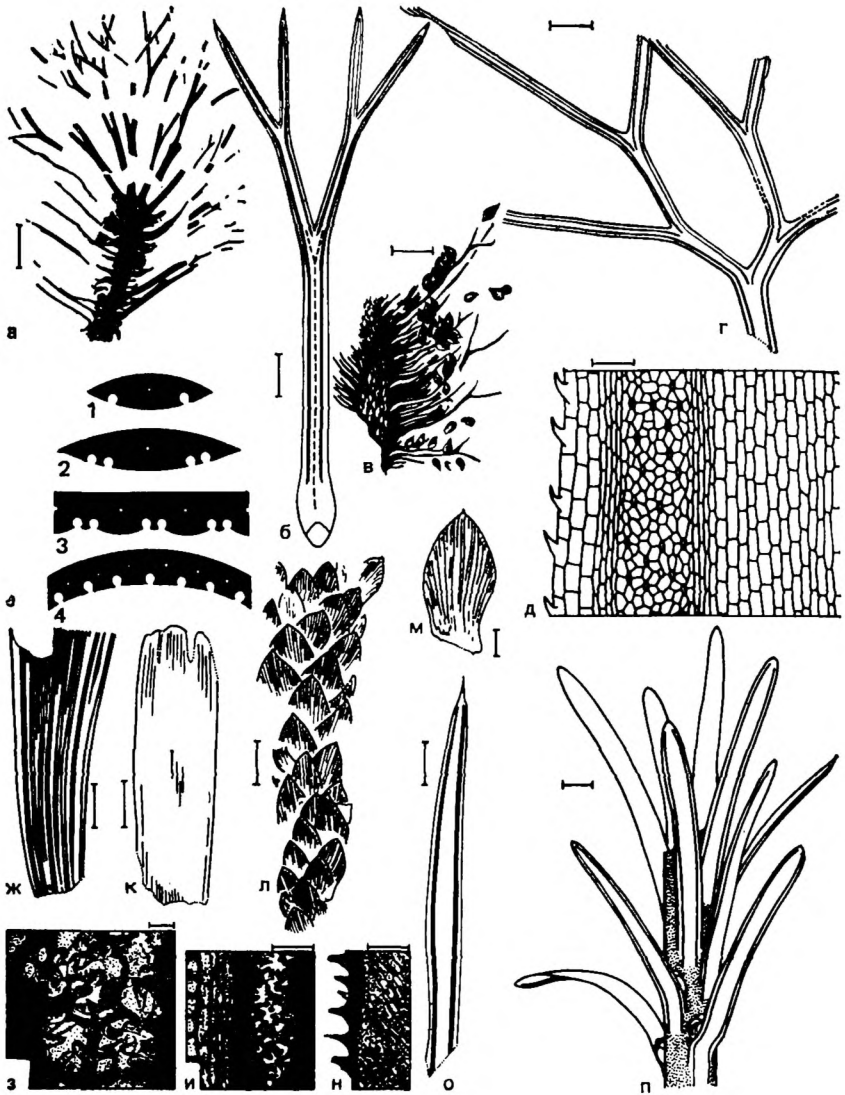


Рис. 60. Дикранофилловые

Верхний карбон (а—г, о), нижняя (д, к) и верхняя (ж—и, л—н, п) пермь; Западная Европа (а—в, д), Кузбасс (г), европейская часть СССР (ж—и, п), Приуралье (к), Печорский (л—н) и Тунгусский (о) бассейны; а—в — *Dicranophyllum gallicum* G r a n d E u g u, вегетативный побег (а), схема строения листа черные полосы — устьичные желобки, жилка показана пунктиром лишь внизу листа (б), женский фертильный побег (в); г — *D. effusum* C h a s h l.; д — *Dicranophyllum* sp., эпидерма нижней стороны листа с устьичной полосой; е — схема поперечного сечения листьев *Dicranophyllum* и *Mostotchkia* (1). *Entsovia lorata* F e i. (2), *E. rarisulcata* S. M e u e n (3), *Slivkovia* (4); ж—л — *E. rarisulcata*, схема расположения парных устьичных желобков на листе (ж), устьица (з), устьичный желобок (и); к — *E. kungurica* S. M e u e n; л—н — *Slivkovia peischorensis* S. M e u e n, побег (л), лист (м), кутикулярные краевые зубчики (н); о — *Mostotchkia longifolia* C h a s h l., черные полосы — устьичные желобки; п — *M. gomankovii* S. M. et S m o l., побег с пазушными почками, устьичные желобки — сплошные линии, низбегающие на стебель; линейка 2 см (к), 1 см (а, в), 5 мм (б, г, ж, л), 2 мм (м, о, п), 200 мкм (д), 100 мкм (и, н), 20 мкм (з)

тьица имеет и *Zamiopteris* (см. сателлитные роды Pinophyta). Микрозубчатость края никогда не указывалась у Ginkgoopsida, характерна для хвойных и отмечалась у *Cordaites*.

Полиспермы известны у *Dicranophyllum*. На боковых вильчатых придатках ниже места разветвления сидят семена, но неясно располагались ли они по спирали или двумя рядами. Возможно, что к дикранофилловым относятся также изолированные кистевидные полиспермы с семенами, сидящими по спирали на коротких семяножках. По строению полиспермов дикранофилловые могут быть отнесены только к Pinopsida и сближены с Cordaitanthales и примитивными хвойными (Lobachiaceae).

Порядок Pinales (Coniferales). Хвойные

Систематика ископаемых хвойных сильно запутана. В основном это связано с тем, что без применения специальной палеоботанической техники (прежде всего — эпидермального анализа) часто невозможно систематизировать вегетативные побеги и разобраться в строении фруктификаций, особенно женских. Часто опирались на внешние признаки фруктификаций, пыльцы и облиственных побегов, уверенно относя плохо изученные остатки к современным родам и семействам. Многие роды и виды были установлены по слабо изученному материалу.

За остатки хвойных нередко принимали части других растений. Членистостебельные *Phyllopteryx* первоначально сближались с таксодиевыми. Мхи *Polyssaievia* сначала были описаны как *Walchia*. Стробилы и дисперсные микро- и мегаспорофиллы плауновидных (особенно семейства Pleurogomeiaceae) принимались за шишки и семенные чешуи араукариевых. Смешивались и облиственные побеги хвойных и плауновидных. Остатки стволов хвойных считали фрагменты древесины кордантантовых, прогимноспермов и лагеностомовых. Листья пельтаспермовых *Pachypteris* были описаны как род хвойных (*Retinosporites*). К хвойным ошибочно отнесены и листья пельтаспермового *Phylladoderma*. Эти ошибки не случайны. Они указывают на разносторонний параллелизм в морфологии и анатомии разных групп высших растений. Ланцетные листья *Phylladoderma* с одним проводящим пучком в основании и параллельными жилками, сходящимися в верхушке, такие же как у некоторых хвойных. Не менее разительно сходство микростробилов вольциевых и рода *Cladostrobos* (Ruffloriaceae). Повторяются и типы мешковой у квазисаккатной пыльцы. Сходство разных органов хвойных и плауновидных даже породило гипотезы об их прямой филогенетической связи. В обеих группах повторяются сходные типы и самой листвы, и даже ее микроструктурных признаков (расположение устьиц компактными полосами, дисперсно или в желобках, остроконечие на верхушке, микрозубча-

тость края и др.). Спорофиллы плауновидных напоминают одnoseмнные чешуи хвойных. Можно привести и другие черты сходства.

Иной круг проблем связан с разногласиями в интерпретации морфологии хвойных, прежде всего их женских шишек. Одни видели в семенной чешуе видоизмененный лист, несущий семена (т. е. кладосперм), а другие — сильно модифицированный побег. После классических работ Р. Флорина возобладали вторая точка зрения. Правда, сохранились и сторонники первой точки зрения, апеллирующие к наблюдениям над уродствами современных хвойных. Оживленные дискуссии издавна происходят и по поводу покровов семезачатков, особенно ариллуса тиссовых и эпиматия подокарповых. Морфологическая интерпретация органов осложняется многочисленными явлениями параллелизма, к которым добавляется деспециализация органов. Например, сложные полиспермы позднепермского рода *Sashinia* выглядят примитивнее, чем у всех прочих палеозойских *Pinopsida*, из-за того, что брактен и элементы циркасперма отличаются от вегетативных листьев только величиной, да и семяножки очень похожи на них. Однако по строению микроспорофиллов и пыльцы эти же роды нельзя считать столь примитивными. Несомненно, уподобление частей сложного полисперма друг другу и вегетативной листе вторичного происхождения и связано с распространением на всех них одной онтогенетической программы. Такую возможность необходимо учитывать при реконструкции филогении хвойных.

Остановимся на общей характеристике хвойных. По формам роста они близки к кордаитантовым и некоторым *Ginkgoopsida*. Среди них есть как очень крупные деревья, так и небольшие кустарники. Хвойные рода *Aethophyllum* (*Voltziaceae*) были травянистыми. Стволы в общих чертах такие же, как и у других пикноксилных прогимноспермов и голосеменных. Они эвстелеческие, с мощной вторичной древесиной и тонкой корой. Первичная древесина состоит из пучков («симподиев»), расположенных по кругу и отдающих тангентально и затем наружу листовые следы (рис. 61, а—в). У наиболее продвинутых хвойных (*Taxodiaceae*, *Cupressaceae*, некоторые *Podocarpaceae*) ответвления соседних симподиев сливаются попарно (рис. 61, б) и от места слияния идет листовая след. Система первичных проводящих пучков таких хвойных внешне напоминает диктиостелу папоротников, но имеет совершенно иное происхождение [22]. Вторичная древесина состоит из трахеид (с точечными окаймленными порами на радиальных стенках) и лучевой паренхимы. У лебахиевых поровость трахеид многорядная, поры плотно упакованы и имеют многоугольные очертания. Такую же поровость (араукароидную) имеет древесина кордаитантовых и араукариевых. В палеозое же у хвойных были и трахеиды с менее плотно расположенными округлыми порами, характерными для большинства современных хвойных.

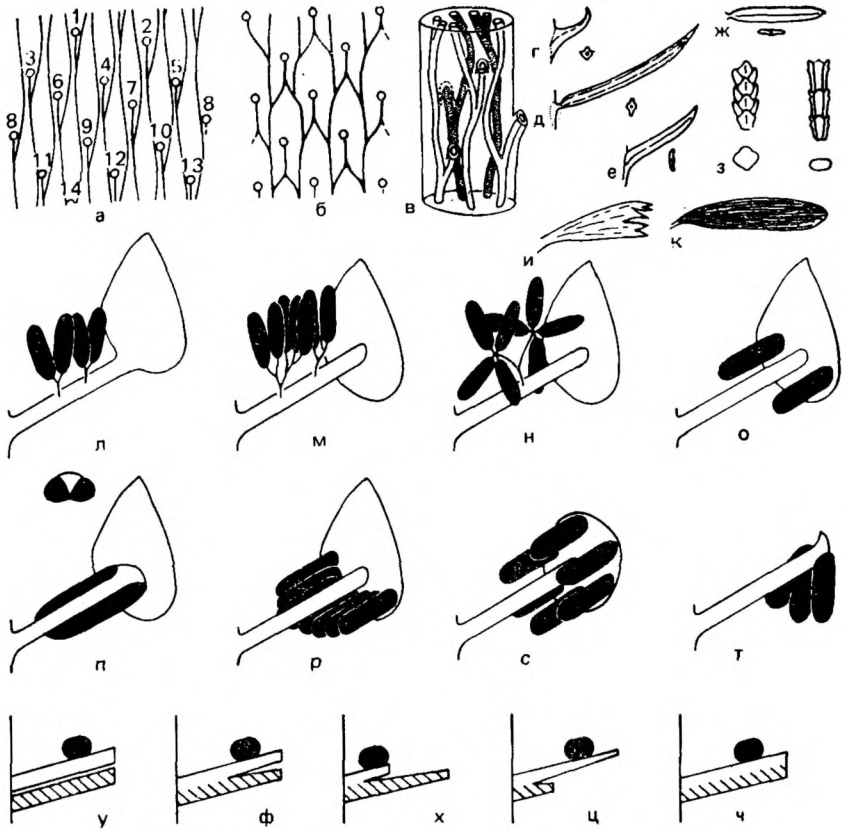


Рис. 61. Диагностические признаки хвойных

а-б — развертка первичной проводящей системы, кружками обозначены листовые следы (а — ундулирующие свободные пучки, б — анастомозирующие пучки); в — расположение ундулирующих и тангентально делящихся первичных пучков; г-к — листья, побегов и их поперечные сечения (г — тип I, *Dacrydium*, д — тип I, *Picea*, е — тип I, *Dacrydium*, ж — тип II, *Sequoia*, з — тип III, *Cupressus*, *Tetraclinis*, и — расчлененный лист *Burialdia*, к — тип IV, *Podocarpites*); л-т — микроспорофиллы л — эписпорангиатный с нещитовидной пластинкой, *Dvinostrobus*; м, н — эписпорангиатный щитовидный, *Dar-leuca* (м), *Sertostrobus* (н); о — периспорангиатный щитовидный; п — гипоспорангиатный щитовидный, с — приросшими к ножке микроспорангиями; р — периспорангиатный щитовидный, с — периспорангиатный щитовидный; т — гипоспорангиатный без дистальной пластинки, *Cephalotaxus*); у-ч — соотношение брактен (заштрихована) и семенной чешуи у зрелых полиспермов (у — брактен свободная; ф — брактен, частично сросшаяся с семенной чешуей; х — семенная чешуя редуцированная, частично сросшаяся с брактен; ц — брактен редуцированная, частично сросшаяся с семенной чешуей; ч — полное срастание семенной чешуи и брактен)

На пересечении лучевых клеток и трахенд, т. е. на полях перекреста, поры отличаются от прочих пор трахенд и могут быть разного типа, что широко используется в систематике. У палеозойских хвойных неизвестны смоляные каналы в древесине, появляющиеся лишь у мезозойских родов, но смоляные ходы в листьях известны с перми. Обзор родов хвойных, описанных

по фрагментам минерализованных стволов, дан У. Н. Стьюартом [43].

Листья четырех типов (рис. 61, г—к). Самые древние листья (рис. 61, г), удержавшиеся у некоторых современных хвойных,—это шиловидные, с широким основанием, расположенные на стеблях по спирали и не прижатые к стеблям. В перми появляется второй тип (рис. 61, з) — листья чешуевидные, прижатые к стеблю, расположены по спирали или попарно-перекрестно. С триаса известны узкие уплощенные листья с несколько оттянутым основанием (третий тип; рис. 61, ж) и более широкие листья с множественными параллельными жилками (четвертый тип; рис. 61, к). Изредка встречаются листья с вильчатой верхушкой (*Buriadia*). У современного рода *Phyllocladus* (Podocarpaceae) и поздне мелового рода *Protophyllocladus* вместо листьев развиваются филлодии. Опадающие листья с отделяющим слоем, оставляющие на стебле низбегающую листовую подушку, известны с поздней перми (*Quadrocladus*). Устьица перигенные (гаплогейльные), разбросаны по всему листу или сосредоточены на одной из сторон, собраны в ряды, полосы или группы, иногда не упорядочены. Чаще всего замыкающие клетки погружены и ориентированы вдоль листа, но могут располагаться косо или поперек к оси листа. Край листа часто несет микроскопические зубчики.

По строению женских фруктификаций современные хвойные делятся на две группы — тиссовых и всех остальных. У тиссовых семена располагаются по одному на концах веточек и укутаны мясистой оболочкой (ариллюсом). В палеозое известны хвойные и с одиночными (без ариллюса) семенами на облиственных ветках (*Buriadiaceae*). У остальных современных хвойных семена прикрепляются к различного облика семенным чешуям, подстилаемым кроющей чешуей (брактеей) и собранным у большинства хвойных в сложные полиспермы (шишки). Иногда шишки редуцированы до единственного семени, сидящего на расширенном мясистом семязложе в пазухе редуцированной брактей. У карбоновых и пермских лебахиевых вместо семенной чешуи в пазухе брактей расположен укороченный побег (пазушный комплекс), несущий в верхней части длинные семяножки (моноспермы) с терминально или абаксиально прикрепленными семенами, а в нижней — стерильные чешуи (циркасперм). У примитивных хвойных (рис. 62) пазушный комплекс может быть очень сходным с боковыми полиспермами *Ruffloriaceae* и *Vojnovskyaceae*. Первоначально семенная чешуя была свободной от подстилающей брактей (рис. 61, у; 62, е, и—л). Затем в разных эволюционных линиях оба органа все более срастаются (рис. 61, ф, ч; 62, м—о), а также наблюдается редукция или семенной чешуи (рис. 61, х) или брактей (рис. 61, ц).

Мужские фруктификации представлены микростробилами, собранными у продвинутых хвойных в компактные группы, в которых каждый стробил располагается в пазухе брактей. Микростро-

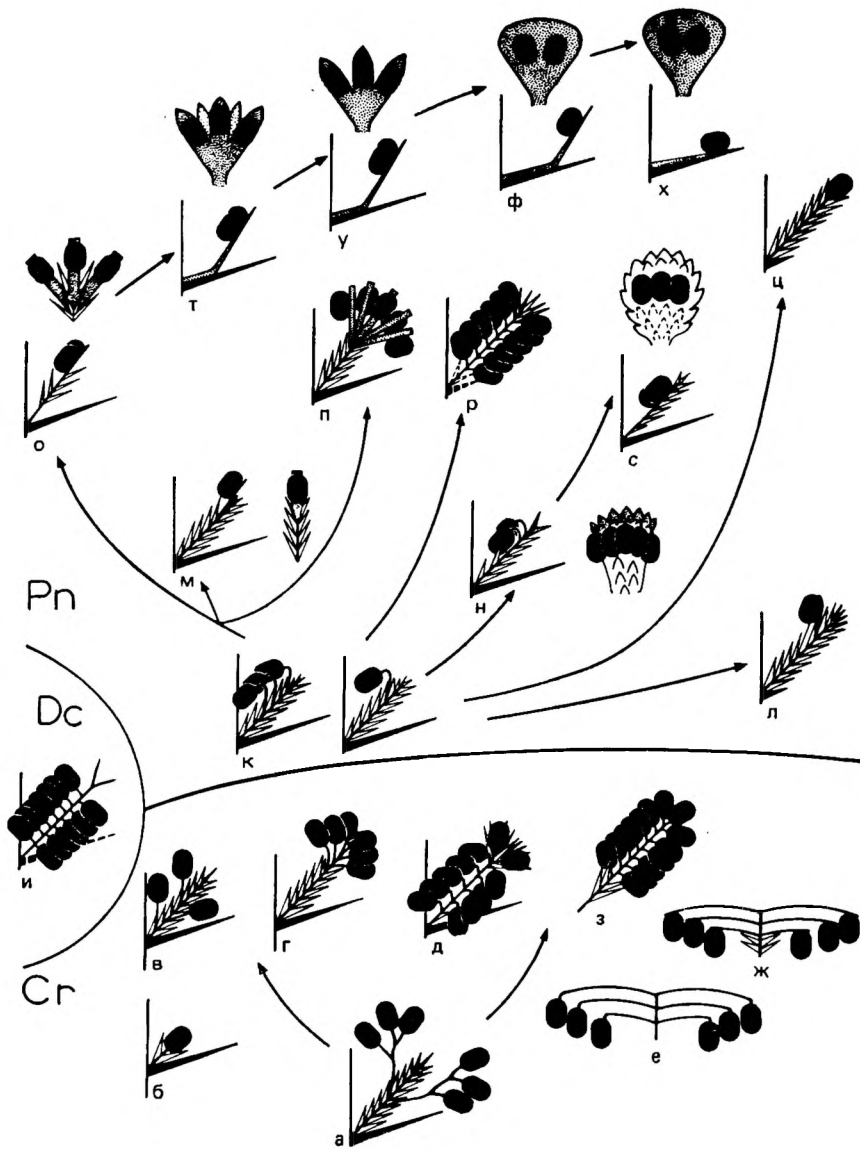


Рис. 62. Преобразование пазушных комплексов Cordaitanthales (Cr), Dicotylales (Dc) и Pinales (Pn)

Брактеи и семена зачернены, семенные чешуи (о, т—х) и стерилизованные семяножки (м, п) и стерилизованные чешуи (циркасперма) — узкими белыми треугольниками; а — *Cordaitanthus pseudofluitans*; б — *C. typ. diversiflorus*; в — *C. zeileri*; г — *C. duquesnensis*; д — *Vojnovskia*; е — *Gaussia cristata*; ж — *G. scutellata*; з — *Suchovietella*; и — *Dicranophyllum*; к — «*Lebachia*» *lockardii*; л — *Burardia*; м — *Lebachia* (al. *Walchia*) *piniformis*; н — *Kungurodendron*; о — *Walchlostrobus*; п — *Sashinia*; р — *Timanostrobus*; с — *Concholepis*; т — *Pseudovoltzia*; у — *Swedenborgia*, *Aethophyllum* и близкие роды; ф, х — более продвинутые хвойные, ц — тисовые

филлы сидят на оси по спирали. Выделяется несколько основных типов микроспорофиллов (рис. 61, л—т). Реже всего встречаются радиальные микроспорофиллы, когда ножка венчается щитком, на котором сидят спорангии, окружающие ножку со всех сторон (пельтатные микроспорофиллы тиссовых). У большинства хвойных микроспорофиллы билатеральные. Ножка завершается треугольным, ромбическим или иным дистальным щитком. Спорангии прикрепляются к нему на уровне ножки или ниже места ее прикрепления. Наконец, спорангии могут прикрепляться к самой ножке. Они или прямо сидят на ней или на концах тонких веточек, отходящих от ножки.

Пыльца (и предпыльца) квазисаккатная (у большинства палеозойских и триасовых родов), мешковая и безмешковая. Количество мешков от одного до трех (редко до пяти). Аналоги одно- и двумешковых форм есть среди квазисаккатной пыльцы. У примитивных хвойных наблюдается только проксимальная и биполярная апертура, у более продвинутых форм остается только дистальная апертура или же пыльца безапертурная.

Ниже хвойные разделены на 12 семейств, из которых пять вымершие. Подробно характеризуются лишь вымершие семейства. Из признаков, используемых для разграничения семейств у ископаемых хвойных, особое значение имеют наличие сформированных семенных чешуй и степень срастания чешуи с брактеей, количество и положение семян на чешуе, положение семян при отсутствии семенных чешуй, наличие и строение дополнительных оболочек вокруг семян, строение семян, облик микроспорофиллов, тип листвы и ее эпидермальные признаки. В новейших системах намечается тенденция к группировке семейств в порядки и возведения хвойных в ранг подкласса или даже класса. Особенно часто выделяются в отдельный таксон высокого ранга (вплоть до класса) тиссовые. С современными представлениями о филогении и разнообразии хвойных лучше согласуется принимаемая система из далее никак не группируемых 12 семейств.

Считается, что хвойные произошли от кордаитантовых. Это следует из многочисленных сходств лебахиевых с кордаитантовыми. Действительно, боковые полиспермы войновские и некоторых лебахиевых (*Timanostrobus*) устроены почти одинаково. Очень похожи пыльца лебахиевых и древних руфлюриевых, древесина хвойных и *Cordaitanthaceae*. В процессе исследований открываются все новые черты сходства с *Cordaitanthales*. Однако хвойные сходны и с *Dicranophyllales* по специфическим признакам, на независимом возникновении которых трудно настаивать. С этими признаками мы познакомимся при характеристике *Lebachiaceae*. От лебахиевых произошли вольциевые, они дали начало другим семействам, имеющим пазушные полиспермы (таксодиевым, сосновым, араукариевым и др.). Вероятно, от лебахиевых же происходят буриадиевые и тиссовые.

По мере исследований корни современных родов и семейств вроде бы уходят все дальше в глубь геохронологической шкалы. В юре и раннем мелу обнаружены почти все современные семейства. Однако более детальное изучение вымерших таксонов приводит к выводу, что о времени возникновения современных родов и семейств можно судить лишь тогда, когда удастся восстановить прижизненное сочетание разных органов. находка изолированных органов, неотличимых от тех же органов современного рода, недостаточна для заключения, что перед нами именно тот род. Так, известно, что в эоцене с облиственными побегами, такими же как у *Taxodium*, сочетались женские шишки и микростробилы, свойственные сейчас роду *Metasequoia*. Эти эоценовые хвойные были «синтетическими типами», в них соединялись признаки разных современных таксонов, в данном случае — родов одного семейства. В более древних отложениях мы встречаем «синтетические типы», соединяющие признаки разных современных семейств. Показателен юрский род *Pararaucaria*, установленный по петрифицированным шишкам. У него сочетаются признаки сосновых и таксодиевых, а отдельные признаки свойственны также араукариевым и кипарисовым. Мнение о филогенетическом единстве перечисленных семейств как будто подтверждается.

Семейство Lebachiaceae. Хотя названия Lebachiaceae и *Lebachia* номенклатурно незаконны (и должны быть заменены на Walchiaceae и *Walchia*), но оставлены, следуя давней традиции. Лебахиевые отличаются от кордаитантовых иглоподобными, иногда вильчатыми листьями и начинающимся уплощением пазушного комплекса (не у всех родов) с одновременным смещением семяножек (моноспермов) на его адаксиальную сторону. Количество семяножек может сокращаться, так что в конце концов остается лишь одна семяножка. Семена сидят или на загнутых назад верхушках семяножек или прикрепляются к нижней стороне семяножки под верхушкой (эта сторона семяножки, смещенной на адаксиальную сторону пазушного комплекса, оказывается обращенной в сторону верхушки сложного полисперма). Брактеи подобны вегетативным листьям, но обычно крупнее их (у кордаитантовых брактеи и листья сильно различаются, даже если брактеи листовидны). Стерильные чешуи пазушного комплекса также бывают подобны вегетативным листьям, но мельче их. У некоторых лебахиевых в пазушном комплексе можно видеть вторично возникший и не наблюдаемый у кордаитантовых постепенный переход от стерильных чешуй к семяножкам, причем промежуточные органы несли в разной степени недоразвитые семена. Такие промежуточные органы можно называть стерилизованными семяножками. Строение микроспорофиллов изучено недостаточно. Пыльца (или предпыльца) одномешковая или квазимоносаккатная. Сложные полиспермы («шишки») и микростробилы венчают обычные облиственные побеги и не имеют специализиро-

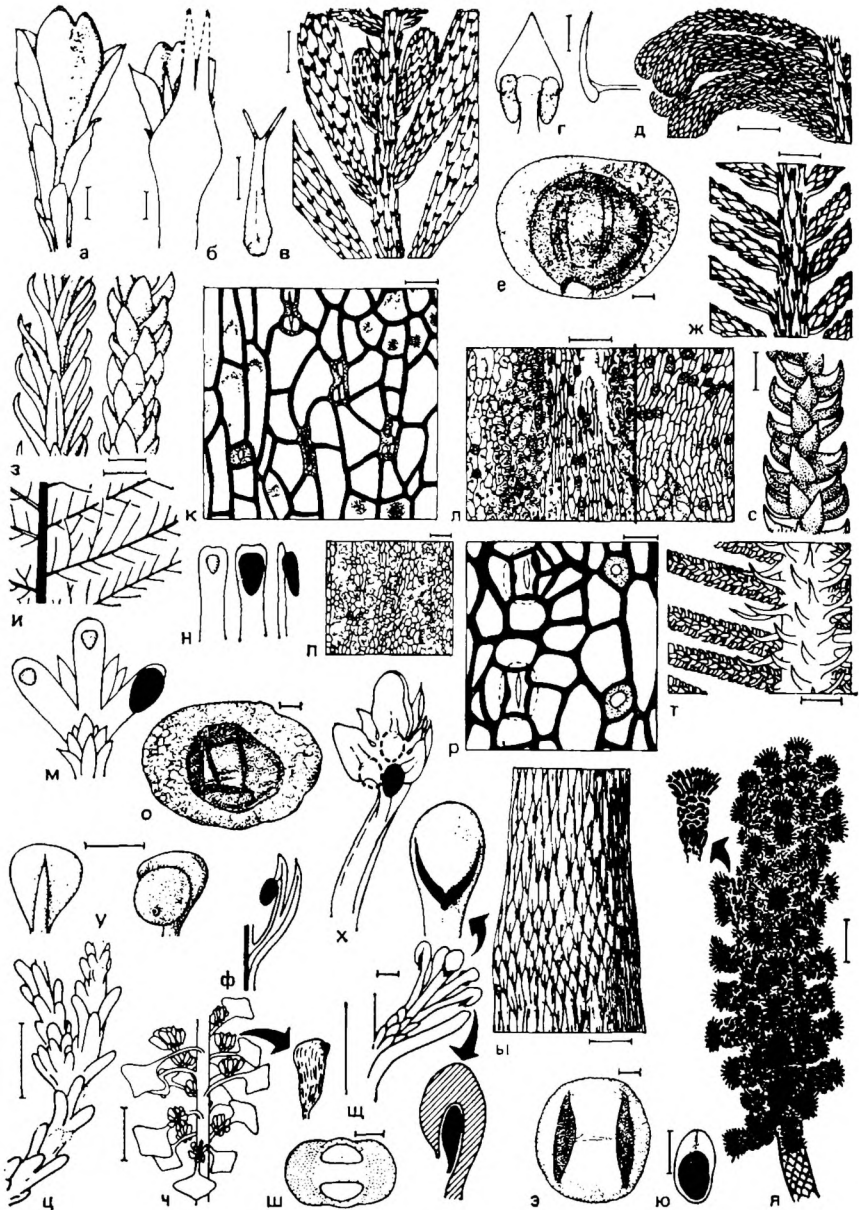


Рис. 63. Лебахиевые (а—л, ц—я) и ранние вольцневые (м—х)

Верхний карбон (ж), нижняя (а—е, з—т, ы) и верхняя (у—щ, э—я) пермь; Западная Европа (а—х, ы), север европейской части СССР (ц—щ, э—я); а — пазушный полисперм *Lebachia piniformis* (Schl.) Flögr. со стороны булавовидной семяножки (слева, семя опало) и вильчатой брактей; б — *Gomphostrobus bifidus* (Gein.) Zeill.; в — полиспермы *L. piniformis*; г — микроспорофилл *L. hypnoides* (Brongn.) Zeill.; д, е — микростробилы (д) и пыльцевое зерно (е) *L. piniformis*; ж — *L. hirmert* Flögr.; з — *L. parvifolia* Flögr. (слева) и *L. hypnoides*; и—л — *L. hypnoides*, схема ветвления побега (и), устьица и основание волоска (к), верхняя эпидерма с устьичными полосами (слева)

ванной ножки, как у более продвинутых хвойных. Примитивный признак — уменьшение размера листьев от более толстых веток к более тонким.

Род *Lebachia* (C_2-P_1 ; рис. 63, а, в—л). Более детально изученные виды — небольшие деревья. Вторичная древесина как у кордаитантовых (типа *Dadoxylon*). Сердцевина, видимо, иногда была септированной, но сердцевинные отливы (типа *Tylodendron*; рис. 63, ы) совершенно иные, чем у кордаитантовых (*Artisia*). Они покрыты веретеновидными подушками с острыми концами. Борозды между подушками соответствуют оттилкам первичных проводящих пучков, вдававшихся в сердцевину. Ветки последнего порядка расположены перисто. Листья на них шиловидные, с микроскопическими зубчиками или волосками по краю. Устьица собраны в короткие и широкие полосы, по одной на каждой грани листа. Листья на ветках предпоследнего порядка и более толстых с вильчатой верхушкой (род *Gomphostrobus*; рис. 63, б). Сложные полиспермы удлиненно-эллиптические, брактей вильчатые (типа *Gomphostrobus*). Боковые полиспермы уплощенные, их ось несет в нижней части спирально расположенные стерильные чешуи, а выше единственную булавовидную семяножку с вырезкой на верхушке (рис. 63, а). Под вырезкой прикреплялось семя. Строение пазушного комплекса было ошибочно интерпретировано Р. Флорином: он принял семяножку за само семя, и его неправильная интерпретация широко распространилась в литературе. Семена соответствуют роду *Samaropsis*. В отличие от Cordaitanthaceae, микростробилы устроены совершенно иначе, чем сложные полиспермы: нет ни брактей, ни пазушных побегов, а на оси сидят микроспорофиллы с дистальным щитком, несущим по сторонам от места прикрепления ножки пару спорангиев. К *Lebachia* условно отнесен вид „*L. lockardii*“, у которого семяножки были загнуты назад и несли семена на верхушке (рис. 64, а). К *Lebachia* близки роды *Kungurodendron* и *Ortiseia*. В пазушных комплексах *Kungurodendron* (Р; рис. 64, б) было несколько адаксиально расположенных и загнутых назад семяножек, а абаксиально располагались стерилизованные семяножки, сменяемые вниз по оси стерильными чешуями, сходными с вегетативными листьями микрозубчатым краем. Предпыльца ква-

и нижняя эпидерма (справа) с устьицем и основаниями волосков (л); м, н — *Walchlostrobus goikhanii* Flö g., семенная чешуя со стерильными чешуями (м) и семяножка с семенным рубцом (слева) и прикрепленным семенем (н); о—т — *Ernestiodendron filiciforme* (S ch l.) Flö g., пыльцевое зерно (о), кутикула листа (п), устьица и основания волосков (р), ветка последнего порядка (с), ветка предпоследнего порядка (т); у — *Ullmannia frumentaria* (S ch l.) Go e r r., семенная чешуя; ф, х — *Pseudovoltzia liebeana* (G e i n.) Flö g., пазушный комплекс в разрезе (ф) и со стороны семян (х); ц — *Quadrocladus divinisii* S. M e u e p.; ч — *Duinostrobus sagittalis* G o m. et S. M.; ш—пыльца *Scutasporites* из микроспорангия *D. sagittalis*; щ — *Sashinta*, схема строения пазушного комплекса и семяножки, семена зачернены; ы — *Tylodendron spectosum* W e i s s; э—я — *Timanostrobus muravievii* S. M e u e p., пыльцевое зерно с проксимальной стороны (э), семя (ю), реконструкция сложного полисперма (я); линейка 1 см (б, в, д, ж, и, т, у, ц, ы, я), 5 мм (ч), 2 мм (з, с, щ), 1 мм (а, г, ю), 100 мкм (л, п), 20 мкм (е, к, о, р, ш), 10 мкм (э)

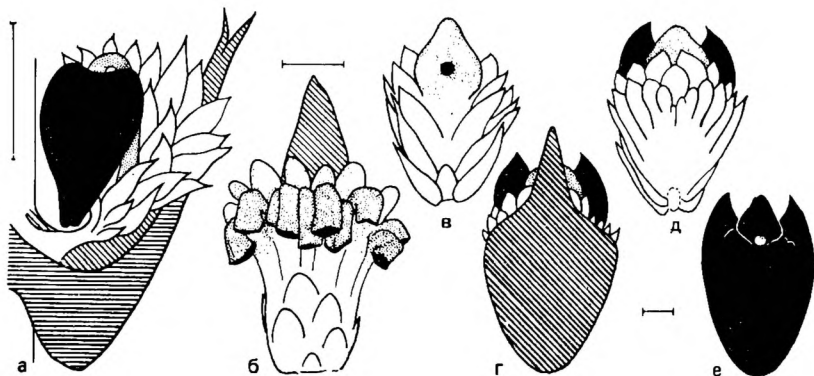


Рис. 64. Брактейно-пазушные комплексы лебахиевых

Семена зачернены, брактен показаны штриховкой, семяножки — густым крапом, стерилизованные семяножки — редким крапом, семенной рубец зачернен (в) или показан крапом (е); верхний карбон — низы перми (а), нижняя (б) и верхняя (в—е) пермь; США (а), Приуралье (б), Западная Европа (в—е); а — «*Lebachia*» *lockardii* M a p e s et R o t h w.; б — *Kungurodendron*, вид с адаксиальной стороны; в—е — *Ortiseia leonardii* F l o r. et e n d. C l e m. - W e s t e r g., вид с адаксиальной стороны, брактя удалена (в), абаксиальный вид с брактеей (г) и без нее (д), семя, ориентированное халазой вверх (е); линейка 2 мм

зимоносаккатная с тонким квазимоносаккусом, закрывающим всю дистальную сторону и оставляющим свободной проксимальную сторону иногда с однолучевой щелью. У *Ortiseia* (P; рис. 64, в—е) пазушный комплекс несет лишь одну широкую семяножку с абаксиально прикрепленным семенем. Халаза семени (рис. 64, е) осложнена выступами. Предпыльца типа *Nuskoisporites*, с кольцевидным мешком и трехлучевой проксимальной апертурой.

Более примитивные боковые полиспермы имел род *Timanostrobos* (P; рис. 64, э—я). Они не были уплощенными и несли большое количество семян, которые вблизи верхушки сменялись стерильными чешуями. Интересно, что брактен при боковых полиспермах не обнаружены. Предпыльца примерно такая же, как у *Kungurodendron*.

Своеобразен род *Sashinia* (P₂; рис. 64, ц—щ), близкий к прочим лебахиевым листоподобными брактеей и примитивными боковыми полиспермами, циркасперм которых сложен обычными вегетативными листьями. Семяножки собраны пучком на верхушке оси, они имеют то же эпидермальное строение и такую же верхушку, как и листья, но верхушка была загнута, а семена сидели ниже изгиба на абаксиальной стороне (рис. 64, щ). По строению пыльцы, микроспорофиллов и эпидермы листьев *Sashinia* более сходна с вольщиевыми. Пыльца квазисаккатная, с экваториальной и проксимальной полосами, также имеющими квазисаккатную структуру. Микростробилы (*Dvinostrobos*) сложены микроспорофиллами, имеющими тонкую ножку с сидящими на ней спорангиями и ромбический дистальный щиток. *Sashinia* ассоциирует с облиственными побегами

рода *Quadrocladus* (рис. 63, ц). Побеги ветвятся неупорядоченно, есть боковые укороченные побеги с более мелкими листьями. Листья от коротких субтреугольных и языковидных до длинных линейных. Пластинка в сечении от линзовидной до округлой. Устьица встречаются по всему листу, иногда расположены короткими рядами. Иногда край мелкозубчатый. Побеги *Quadrocladus*, вероятно, ассоциировали с фруктификациями, относимым к разным родам.

К лебахиевым иногда относят роды *Carpentieria* и *Lecrosia* с вильчатыми листьями. В равной степени, вероятно, что эти роды принадлежат Dicranophyllales.

Из приведенной характеристики видна общность лебахиевых и дикранофилловых сразу по нескольким признакам — вильчатости части листьев, микрозубчатости края, компактным устьичным полосам (у части семейства). Если семена у дикранофилловых располагались в боковых полиспермах по спирали, как у *Timanostrobos*, это будет еще одним существенным признаком сходства обеих групп растений.

Семейство Buriadiaceae. Род *Buriadia* (C_3 ?—P; рис. 65, а—е). Побеги ветвились нерегулярно и имели древесину с округлыми окаймленными порами. Листья или игловидные, или с вильчатой верхушкой, реже обратнотреугольные с зубчатой верхушкой. Край листа с микроскопическими зубчиками. Устьица собраны на нижней поверхности (или на нижних гранях у листьев, треугольных в сечении) в рыхлые устьичные полосы. Семена разбросаны по всему побегу без видимого порядка. Они обращенные, длинная микропилярная трубка примыкает к тонкой семяножке. Семена уплощенные, покрыты по краям многочисленными волосками. Внутри семян не обнаружена мегаспоровая мембрана. У *Walkomiella* листья не бывают вильчатыми, они шире и плотнее прижаты к оси, а устьица в полосах расположены компактнее. Семена, в отличие от *Buriadia*, ортотропные. Микростробилы буриадиевых неизвестны. О филогенетических связях этого семейства пока ничего нельзя сказать.

Семейство Voltziaceae. Вольциевые отличаются от лебахиевых формированием семенной чешуи, которая образовалась путем слияния моноспермов (семяножек) на адаксиальной стороне бокового полисперма. Семена сначала прикреплялись абаксиально вблизи верхушки семяножек, а потом сдвигались проксимально. У более примитивных семенная чешуя сопровождалась стерильными чешуями, частью, вероятно, соответствующими стерилизованным семяножкам. Позже стерильные чешуи исчезают, а брактая частью сливается с семенной чешуей. Микростробилы пельтатные, с тонкой ножкой и дистальным щитком, имевшим сильно развитую пятку. Спорангии прикреплялись непосредственно к щитку под ножкой или к ножке с помощью тонких ветвящихся спорангиофоров. Пыльца квазисаккатная.

К вольциевым можно отнести и хвойные, выделяемые в отдельное семейство *Cusadocarpidiaceae* (= *Podozamitaceae*). Их основ-



Рис. 65. Бурриадиевые (а—е), вольщиневые (ж—ч) и палиссиновые (ш, щ)

Верхний палеозой (а—е), средний (ж—м, о, п, ч) и верхний (н, р—ц, ш, щ) триас; Индия (а—е), Западная Европа (ж—м, о—р, ц—щ). Украина (н, с—ф), Япония (х); а—е — *Burladia heterophylla* (Feistm.) Sew. et Sahnj, побег с семенем (зачернено) (а), семя (б), вильчатый лист (в), развертка эпидермы, кружками показаны устьица (г), устьица (д), пыльца из микропиле (е); ж—к—*Aethophyllum stipulare* Brongn., пазуш-

ное отличие в строении листьев и брактеей, имеющих множество параллельных, сходящихся в верхушке жилок. Однако этот признак недостаточен для выделения семейства, поскольку у некоторых триасовых хвойных, явно близких по прочим признакам, брактеей могут быть или узкие с одной жилкой, или более широкие с множеством жилок. Листья соответствующих двух типов вполне могут сочетаться в одном семействе, что видно на примере современных араукариевых и подокарповых.

Наиболее примитивен род *Walchiostrobus* (C₃—P₁; рис. 63, м—т), к которому относятся и облиственные побеги, обычно помещаемые в род *Ernestriodendron* (рис. 63, п—т). Целесообразно использовать для изолированных сложных полиспермов, а также для реконструированных растений название *Walchiostrobus*. Сложные полиспермы известны только по отпечаткам. Брактеи линейные. Семенная чешуя сложена тремя-пятью уплощенными и сросшимися при основании моноспермами (рис. 63, м, н) с субапикальными семенами, по опадении которых остаются крупные рубцы. Моноспермы сопровождаются стерильными чешуями. Строение микростробилов неизвестно. Пыльца (рис. 63, о) примерно такая же, как у *Lebachia*. Побеги ветвятся перисто, листья шиловидные, устьица расположены рядами по всему листу. Характерны такие же основания, волосков, как у *Lebachia* (рис. 63, к, р).

Боковые полиспермы более продвинутых родов теряют внешнее сходство с полиспермами лебахиевых, образуется лопастная семенная чешуя с низко расположенными семенами, редуцируется число стерильных чешуй (или стерилизованных семяножек), брактеей частично сростается с семенной чешуей. Эту стадию эволюции представляют *Pseudovoltzia* (P₂; рис. 63, ф, х) и *Voltzia*. Семенная чешуя *Ullmannia* (P₂; рис. 63, у) нерасчлененная, несет лишь одно семя и, вероятно, соответствует одному моносперму *Ortiseia* или одной лопасти семенной чешуи *Pseudovoltzia*. По эпидермальным признакам *Ullmannia* и *Pseudovoltzia* очень близки. С *Ullmannia* ассоциируют микростробилы, сложенные пельтатными микроспорофиллами с множеством спорангиев, прикрепленных к нижней части дистального щитка. Пыльца квазидисаккатная (типа *Jugasporites*).

Род *Voltzia* (рис. 65, л) установлен по вегетативным гетерофильным побегам. Строение его семенных чешуй изучено плохо. Вероятно, они были того же типа, что и у *Pseudovolt-*

ный комплекс (ж); семена зачернены, брактеей заштрихована), пыльца (з; 1 — лезура проксимальной стороны, 2 — субэкваториальное утоненное экзаны, 3 — квазисаккус; 4 — борода), микроспорофилл (и), общий вид обополюй побег (к), л — *Voltzia heterophylla* В г о п г п.; м — *Sertostrobus laxus* Г р а у в. -S t., микроспорофилл; н — *Cycadocarpidium* (а), *Podozamites* *toretziensis* S t a n i s l.; о, п — *Darneya peltata* S c h a a r. et M a u b., микроспорофилл (о) и микростробил (п); р — *Swedenborgia cryptomeroides* N a t h., пазушный комплекс, брактеей показана стрелкой; с — *S. tyttosperma* S t a n i s l.; т—ф — *Borysthenea fasciculata* S t a n i s l., побег с полиспермом (у), пазушные комплексы; х — *Cycadocarpidium osawae* К о н' н о; ц — *C. schwabii* N a t h.; ч — *Yuccites vogesiacus* S c h i m p. et M o u g.; ш, щ — *Palissyia sphenolepis* В г а у п.; линейка 10 см (к, ч), 1 см (л, п, т, щ), 5 мм (а, н, о, с, у—ц), 2 мм (ж, р, ш), 1 мм (б, г, и, м), 0,5 мм (в), 50 мкм (д), 25 мкм (е, з)

zia, т. е. у них были такие же стерильные лопасти. Из более продвинутых вольциевых лучше всего изучен род *Aethophyllum* (Т; рис. 65, ж—к). Это было травянистое растение со стелящимся корнем, имевшим вторичную древесину, и воздушными двудомными побегами без вторичной древесины. Листья длинные и очень узкие, с несколькими параллельными жилками. Верхушки верхних веток заняты рыхлыми женскими шишками. Они длинные, со спирально сидящими копьевидными брактеейми, сливающимися в нижней части с пятилопастной семенной чешуей. Микростробилы (типа *Willsiostrobos*) сложены пельтатными микроспорофиллами, спорангии прикреплены к бокам и пятке щитка и вытянуты вдоль ножки. Пыльца квазидискатная.

Род *Cycadocarpidium* (Т—J₁?; рис. 65, н, х, ц). Чаще всего встречаются изолированные брактеей с прикрепленным к ним пазушным полиспермом. Брактеей от листовидных, сходных с *Podozamites*, до редуцированных, не выступающих за лопасти семенной чешуи, но все же имеющих характерное параллельное жилкование. К лопастям прикрепляются обращенные семена, детали строения которых не изучены. Чаще всего бывает два семени, но иногда их бывает до четырех. Семена прикреплялись в средней части лопастей. Полиспермы ассоциировали с листьями *Podozamites*. С одним видом ассоциировали микростробилы *Willsiostrobos*. Можно составить ряд форм, в котором брактеей будет постепенно редуцироваться до небольшого отростка (*Swedenborgia*; Т; рис. 65, р, с).

Род *Boristhenia* (Т; рис. 65, т—ф). Листья длинные, с одной жилкой, собраны пучками на концах укороченных побегов. Сложные полиспермы сходны с таковыми *Aethophyllum*, но более короткие, брактеей очень длинные, линейные, с одной жилкой.

Род *Yuccites* (Т₁; рис. 65, ч). Листья крупные, лентовидные, с широким основанием. В него входит несколько жилок, вскоре дихотомирующих и далее параллельно следующих к верхушке листа, выходящих и в боковые края. Стебли были неветвящимися, с толстой корой, суккулентными. С *Yuccites* ассоциировали микростробилы *Willsiostrobos*.

Род *Podozamites* (P₂?; Т—К; рис. 65, н) можно отнести к вольциевым в качестве сателлитного. Листья ланцетные, с острой или притупленной верхушкой. В суженное основание входит одна жилка, которая вскоре дихотомически делится несколько раз. Далее жилки идут параллельно и сближаются в верхушке. Эпидермальное строение двух типов. К самому роду *Podozamites* относят листья, нижняя сторона которых четко разделена на устьичные и безустьичные зоны, а на верхней стороне устьиц нет. Устьица собраны в правильные ряды и ориентированы преимущественно поперек листа. Две четырехугольные побочные клетки охватывают устьичную щель по всей ее длине. Замыкающие клетки слабо погружены. Листья

с продольно ориентированными устьицами, собранными в ряды между жилками, относят к роду *Lindleycladus*. Триасовые виды ассоциируют с женскими шишками *Cycadocarpidium* и *Swedenborgia*, которые не обнаружены в более молодых отложениях. Фруктификации, ассоциировавшие с юрскими и меловыми видами, неизвестны.

Семейство Cheirolepidiaceae. Остатки хейролепидиевых часто включались в семейство Agassziaceae. Соотношения этих семейств остаются во многом неясными. Если принять новейшую интерпретацию рода *Hirmeriella* и близкого рода *Tomaxellia*, то хейролепидиевые будут отличаться от араукариевых сильно развитой лопастной семенной чешуей (у араукариевых она редуцирована до небольшой лигулы), а также свободной брактеей, так что при распадении шишки брактеей и семенные чешуи захороняются раздельно. Вероятно, в будущем оба семейства будут объединены. Микростробилы (*Classostrobus*; рис. 66, з, и) прикрепляются по одному к облиственным побегам. Микроспорофиллы пельтатные, с 2—8 спорангиями, прикрепленными к щитку под ножкой. Очень характерна пыльца (*Classopollis*; Т—Р; рис. 66, к, л). Она округлая безмешковая, в дисперсном виде часто собрана в тетрады. Вокруг зерна проходит желобок, смещенный от экватора дистально и сопровождаемый круговым пояском с полосчатой структурой. На дистальном полюсе располагается округлый участок, лишенный сэкзины (псевдопора), на проксимальном — плохо выраженная, иногда вовсе отсутствующая трехлучевая щель. Сэкзина сложена столбиками, накрытыми тектумом с микропорами. Микростробилы с такой пыльцой относили к роду *Masculostrobos*, но типовой вид этого рода имеет иную пыльцу. Предложено относить к *Masculostrobos* микростробилы с пельтатными микроспорофиллами, щиток несет два свободных микроспорангия.

Общий признак листьев хейролепидиевых — распределение устьиц, которые или беспорядочно разбросаны, или собраны в ряды, но не в полосы. Замыкающие клетки ориентированы по-разному, глубоко погружены. В округлую устьичную ямку часто вдаются папиллы побочных клеток (рис. 66, ж). Некоторые хейролепидиевые были крупными деревьями с вторичной древесиной типа *Protocupressinoxylon* и листьями типа *Cupressinocladus* (рис. 66, а—в). Хейролепидиевые распространены от верхнего триаса до мела (пыльца *Classopollis* — до палеогена). Их происхождение неизвестно (семенную чешую можно вывести из вольциевой).

Род *Hirmeriella* (= *Cheirolepidium*; Т₃—J; рис. 66, м, н) установлен для женских шишек, обычно представленных изолированными семенными чешуями, реже — изолированными брактеей. В проксимальной части чешуи лежит одно (реже два) обращенное семя, прикрытое крыловидным выростом семенной чешуи. Дистальная часть чешуи разделена на несколько лопастей. Изолированные брактеей крупнее семенных чешуй и

могут оставаться на оси после опадения семенных чешуй. Ассоциирующие вегетативные побеги типа *Brachyphyllum*, *Pagiophyllum* (рис. 66, п) и *Geinitzia* (?). К *Hirmeriella* близок род *Tomaxellia* (рис. 66, о), имеющий два семени в чешуе и ассоциирующий с листьями типа *Elatocladus* и микростробилами, микроспорифиллы которых не имеют дистального щитка.

Род *Frenelopsis* (К; рис. 66, г—ж). Побеги ветвящиеся, членистые. Цилиндрическое междоузлие переходит в мутовку из трех маленьких чешуевидных листьев, прижатых к следующему междоузлию и прикрывающих самую нижнюю часть его.

Семейство Palyssiaceae. Палиссиевые — плохо изученное семейство. Принято считать (вслед за Р. Флорином), что женская шишка состоит из длинных копьевидных брактеев, сидящих на оси по спирали и подстилающих пазушный полисперм. Последний у *Palyssia* (Т₃) ветвится симподиально несколько раз (два верхних ответвления стерильные), а у *Stachyotaxus* (J₁) — вильчато один раз. На концах ответвлений сидят семена, частично закрытые мясистым ариллюсом. Однако опубликованные иллюстрации не убеждают в приведенной интерпретации боковых полиспермов; на них видно только то, что к оси сложного полисперма прикрепляются боковые полиспермы, несущие нечто похожее на семена на адаксиальной стороне (рис. 65, ш, щ).

Листья расположены спирально. Они узколинейные или линейно-лацентные, с одной жилкой, гипостомные. По обе стороны от жилки проходит по устьичной полосе с правильными рядами устьиц. Микростробилы неизвестны.

Семейство Araucariaceae. Ранее к араукариевым относили множество остатков, принадлежащих и другим семействам, в том числе все облиственные побеги родов *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*. Под названием *Araucarites* описывались семенные чешуи и других хвойных, а также спорифиллы плауновидных. Род *Dammarrites* объединяет каменные ядра, внешне похожие на шишки араукариевых, но в действительности принадлежащие вегетативным побегам с сохранившимися основаниями мясистых листьев. Фрагменты древесины, отнесенные к роду

pollis, ассоциирующей с побегами *F. oligostomata* R o m. (1 — дистальная «пора», 2 — дистальный поясок, 3 — римула; 4 — экваториальный поясок, 5 — проксимальный поясок); л — структура экваториального пояска *Classopollis* из микроспорангия *S. comptonensis* (см. «з»); м, н — *Hirmertella muensteri* (S c h e n k) J u p g, сложный полисперм до опадения семенных чешуй, показанных крапом (м), семенная чешуя (крап) и брактеев с обеих сторон (н; семя зачернено); о — *Tomaxellia teguistoi* A r c h. (семенная чешуя показана крапом); п — листья *Pagiophyllum maculosum* K e n d., ассоциирующая с *H. kendalliae* H a g g l s; р—ф — араукариевое с побегами *Brachyphyllum mamillare* L. et H. (р, ф), полиспермами *Araucarites phillipsii* S a r g. (т, у; лигула показана крапом; и микростробилами (ф); х—ш — сосновое с листьями *Pityocladus scarburgiensis* H a r - g i s (х), брахистамами (ц), семенными чешуями и брактееями *Schizolepis lasiokeuperianus* В г a u п (ч — сильно расчлененная семенная чешуя и редуцированная брактеев; щ — семенная чешуя с отгисками двух семян); щ—я — *Elatides williamsonii* (L. et H.) N a t h., вегетативные побег типа *Geinitzia* (щ), устьица на семенной чешуе (ы), часть полисперма (э), пыльца (ю), продольное сечение микростробила (я); линейка 1 м (а), 1 см (б, е, з, н, о, ф), 5 мм (д, т, у, х, щ), 2 мм (п, р, ч, ш, э), 1 мм (ц), 200 мкм (я), 100 мкм (в), 20 мкм (с, ы, ю), 10 мкм (к, л)

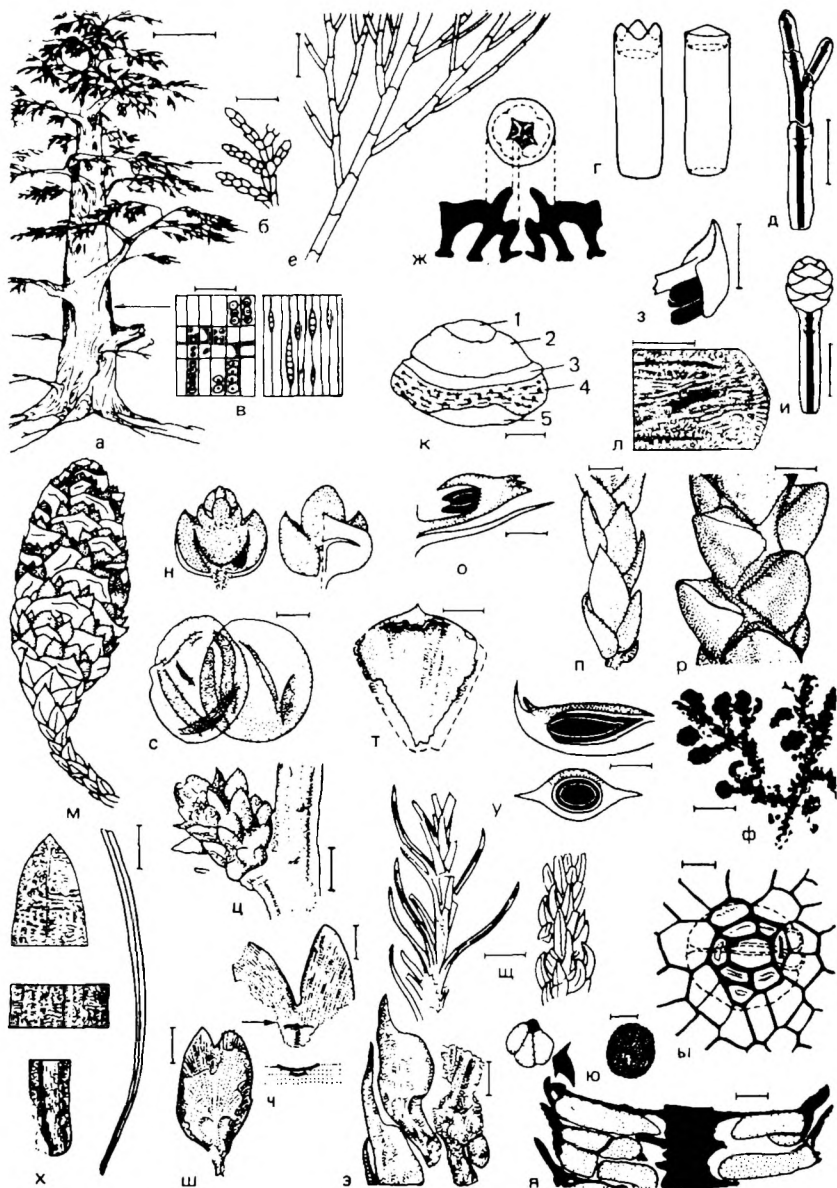


Рис. 66. Хейролепидиевые (а—п), араукариевые (р—ф), сосновые (х—ш) и таксодиевые (щ—я)

Верхний триас — низы юры (м, и), средняя (п—я) и верхняя (а—в) юры, мел (г—л); Западная Европа (а—н, п—я), Аргентина (о), а—в — хвойное с побегами *Cupressinocladus valdensis* Sew. (б), древесиной *Protocupressinoxylon* (?) *purbeckense* Frap. cis (в) и стробилами *Classostrobus*; г — членик стебля *Frenelopsis* с зубовидными сросшимися (слева) и цилиндрическим (справа) листьями; д—ж — *F. alata* (K. Feistm.) Knob l., схема ветвления побега, древесина зачернена (л), общий вид побега (е), строение устьица (ж); з — микроспорангий *Classostrobus comptonensis* Alvin et al. (ассоциирует с *Pseudofrenelopsis*); и — *F. alata*, микростробил *Classostrobus*; к — схема пыльцы типа *Classo-*

могут оставаться на оси после опадения семенных чешуй. Ассоциирующие вегетативные побеги типа *Brachyphyllum*, *Pagiophyllum* (рис. 66, п) и *Geinitzia* (?). К *Hirmeriella* близок род *Tomaxellia* (рис. 66, о), имеющий два семени в чешуе и ассоциирующий с листьями типа *Elatocladus* и микростробилами, микроспорофиллы которых не имеют дистального щитка.

Род *Frenelopsis* (К; рис. 66, г—ж). Побеги ветвящиеся, членистые. Цилиндрическое междоузлие переходит в мутовку из трех маленьких чешуевидных листьев, прижатых к следующему междоузлию и прикрывающих самую нижнюю часть его.

Семейство Palyssiaceae. Палиссиевые — плохо изученное семейство. Принято считать (вслед за Р. Флорином), что женская шишка состоит из длинных копьевидных брактеев, сидящих на оси по спирали и подстилающих пазушный полисперм. Последний у *Palyssia* (Т₃) ветвится симподиально несколько раз (два верхних ответвления стерильные), а у *Stachyotaxus* (J₁) — вильчато один раз. На концах ответвлений сидят семена, частично закрытые мясистым ариллюсом. Однако опубликованные иллюстрации не убеждают в приведенной интерпретации боковых полиспермов; на них видно только то, что к оси сложного полисперма прикрепляются боковые полиспермы, несущие нечто похожее на семена на адаксиальной стороне (рис. 65, ш, щ).

Листья расположены спирально. Они узколинейные или линейно-лацентные, с одной жилкой, гипостомные. По обе стороны от жилки проходит по устьичной полосе с правильными рядами устьиц. Микростробилы неизвестны.

Семейство Araucariaceae. Ранее к араукариевым относили множество остатков, принадлежащих и другим семействам, в том числе все облиственные побеги родов *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*. Под названием *Araucarites* описывались семенные чешуи и других хвойных, а также спорофиллы плауновидных. Род *Dammarrites* объединяет каменные ядра, внешне похожие на шишки араукариевых, но в действительности принадлежащие вегетативным побегам с сохранившимися основаниями мясистых листьев. Фрагменты древесины, отнесенные к роду

pollis, ассоциирующей с побегами *F. oligostomata* R o m. (1 — дистальная «пора», 2 — дистальный поясок, 3 — римула; 4 — экваториальный поясок, 5 — проксимальный поясок); л — структура экваториального пояска *Classopollis* из микроспорангия *S. comptonensis* (см. «з»); м, н — *Hirmertella muensteri* (S c h e n k) J u l g, сложный полисперм до опадения семенных чешуй, показанных крапом (м), семенная чешуя (крап) и брактеев с обеих сторон (н; семя зачернено); о — *Tomaxellia teguistol* A g s. (семенная чешуя показана крапом); п — листья *Pagiophyllum maculosum* K e n d., ассоциирующая с *H. kendalliae* H a g g l s; р—ф — араукариевое с побегами *Brachyphyllum mamillare* L. et H. (р, ф), полиспермами *Araucarites phillipsii* S a g g. (т, у; лигула показана крапом; и микростробилами (ф); х—ш — сосновое с листьями *Pityocladus scarburgiensis* H a g g i s (х), брахибластами (ц), семенными чешуями и брактеевыми *Schizolepis liasokeuperianus* В г а и п (ч — сильно расчлененная семенная чешуя и редуцированная брактеев; ш — семенная чешуя с оттисками двух семян); щ—я — *Elatides williamsonii* (L. et H.) N a t h., вегетативные побеги типа *Geinitzia* (щ), устьица на семенной чешуе (ы), часть полисперма (э), пыльца (ю), продольное сечение микростробила (я); линейка 1 м (а), 1 см (б, е, з, и, о, ф), 5 мм (д, т, у, х, ш), 2 мм (п, р, ч, ш, э), 1 мм (ц), 200 мкм (я), 100 мкм (в), 20 мкм (с, ы, ю), 10 мкм (к, л)

Araucarioxylon, частично действительно принадлежат араукариевым (мезозойские виды), но принадлежат и к другим голосеменным. В это семейство включались малоизученные роды (*Agathopsis*, *Albertia* и др.). Более детальные исследования позволили отнести некоторые юрские и меловые остатки к роду *Araucaria*.

Древесина примерно та же, что и у кордаитантовых. Окаймленные поры на радиальных стенках трахеид часто скупенные и шестиугольные (араукариодная поровость). Смоляные каналы отсутствуют. Листья сидят по спирали. Они шиловидные, чешуевидные или с ланцетной листовой пластинкой и множественным жилком, которые редко дихотомируют и направляются в верхушку листа, где сходятся. Устьица собраны в правильные ряды, реже в неясные полосы. Облиственные побеги относят к родам *Brachyphyllum* (рис. 66, р), *Pagiophyllum* (рис. 66, п), *Allocladus*, *Araucariodendron*, *Ussuriocladus* (?) и др.

Женские шишки компактные. Деревянистые брактей сростаются с семенной чешуей, которая несет одно инвертированное семя. Одной стороной интегумент прирастает к семенной чешуе (рис. 66, у). У *Araucaria* семенная чешуя выступает в виде небольшого язычка — лигулы. Фертильная единица, опадающая с оси шишки целиком, включает брактею, семенную чешую и семя. Лишь у немногих видов семена отделяются от чешуи при захоронении. Фрагменты шишек относят или к *Araucarites* (рис. 66, т, у) или к *Araucaria*, известной с юры. Петрифицированные шишки юрской *Araucaria mirabilis* позволили отнести этот вид к современной секции *Bunya*; в них сохранились разные стадии развития гаметофита. В семенах найдены и зародыши с двумя семядолями, что раньше считалось признаком высокой продвинутой в пределах рода. У юрских араукариевых найдены односеменные чешуи, что тоже считается признаком продвинутой.

Микростробилы (рис. 66, ф) крупнее, чем у других хвойных, и достигают 25 см в длину. Микроспорофиллы пельтатные. К щитку ниже ножки прикрепляется до 20 длинных спорангиев. Изолированные микроспорофиллы араукариевых, хейролепидиевых и вольциевых можно различить только по эпидермальным признакам щитка и строению пыльцы. Пыльца (рис. 66, с) безмешковая, округлая, лишенная пор и настоящей борозды. Дисперсную пыльцу относят к роду *Araucariacites*, известному с триаса.

Семейство Pinaceae. Сосновые — наиболее распространенное современное семейство хвойных, а род *Pinus* — наиболее многочисленное дерево в мире. Сосновые играют ведущую роль в растительном покрове по крайней мере с конца палеогена. С ними нередко сближали остатки других растений. Например, линейные листья с одной жилкой типа *Pityophyllum* относили к сосновым, не имея данных о строении кутикулы. Такие же листья были у других хвойных, а также гинкговых (*Toretzia*).

Юрский род *Pseudaraucaria*, включавшийся в *Araucariaceae*, отнесен к сосновым, поскольку он близок к *Pseudolarix*.

Древнейшие сосновые известны в отложениях средней юры (семенные чешуи *Schizolepis* и ассоциирующие побеги *Pityocladus*). Фрагменты вторичной древесины относят к родам *Pinoxylon*, *Piceoxylon*, *Keteleerioxylon*, *Pseudolaricioxylon* и др. Трех- и пятилистные укороченные побеги, характерные для *Pinus*, известны в верхнем мелу. Типичные для *Pinus* женские шишки встречаются с нижнего мела. Семенные чешуи *Schizolepis* (Т₃—К; рис. 66, ч, ш) двулопастные, синус между лопастями может быть очень глубоким. Весьма обычна ископаемая пыльца — двумешковая, одномешковая или безмешковая.

У юрских и меловых родов по-разному сочетаются признаки современных родов одной или разных триб, а у *Pararaucaria* — признаки сосновых и таксодиевых с некоторыми признаками араукариевых. К сожалению, эти синтетические типы мало способствуют филогенетическим реконструкциям. К тому же сходства с другими семействами могут быть конвергентными. То же можно сказать и о родах. Признаки разных современных родов сочетаются у меловых видов *Pityostrobus*. К синтетическим типам относятся *Nellostrobus* (J₁), *Pseudoaraucaria* и *Nansenia* (K₁). Последний род установлен по облиственным побегам и напоминает *Keteleeria* и *Tsuga*, а по некоторым признакам также *Abies* и *Picea*. Раннемеловой род *Keteleerioxylon* установлен по петрифицированной древесине. Строением смоляных ходов он близок к *Pinus*, *Picea* и *Larix*, а по другим признакам — к *Keteleeria*. Неогеновая *Colchidia* сочетает признаки *Pinus* (длинная и узкая хвоя в пучках) и *Cathaya* (строение устьиц).

Поскольку в нижнем мелу встречаются помимо синтетических типов также и типичные шишки *Pinus*, можно предполагать, что именно этот или близкий к нему род стоит в истоках филогенетического древа сосновых. Род *Schizolepis* по ряду признаков (отсутствии окрыления у семян, свободная брактя, отсутствие правильных рядов устьиц на ассоциирующих листьях *Pityocladus*) близок к вольциевым, у которых известна и дифференциация побегов на укороченные и удлиненные (такая дифференциация намечается уже у *Sashinia* — *Lebachiaceae*). К сосновым близок и поздне триасовый род *Compsostrobus*. Его двусемянные чешуи сидят в пазухе брактей, микроспорофиллы несут под ножкой два спорангия, пыльца квазидисаккатная или двумешковая (типа *Alisporites*). Ассоциирующие листья близки к роду *Thomasiocladus* (J). У них правильные ряды продольно ориентированных устьиц, собранные в две полосы по обе стороны от жилки. Впрочем, *Thomasiocladus* по эпидермальным признакам ближе к *Cephalotaxaceae*, а отличие от вольциевых резкое.

В качестве сателлитных к *Pinaceae* можно отнести уже упоминавшийся *Schizolepis*, а также *Pityostrobus* и *Pityocladus*.

Род *Pityostrobus* (J—P). Виды этого рода не относят к современным родам или из-за неполной сохранности, или из-за совмещения признаков разных родов. Например, у *P. palmeri* сочетаются признаки *Pinus* и *Cedrus*, у *P. hallii* — *Pinus* и *Picea*, у *P. hueberi* — *Picea*, *Keteleeria*, *Pseudolarix* и *Tsuga*, у *P. virginiana* — *Picea*, *Pinus* и *Cedrus*. Известны и другие сочетания. Поэтому роду *Pityostrobus* можно дать лишь очень обобщенный диагноз. Это компактные шишки с двусемянными чешуями. Обращенные семена лежат на проксимальной части чешуи. Брактея, если ее удается наблюдать, в разной степени сросшаяся с семенной чешуей. При выделении видов и сравнении с современными родами учитываются форма шишек и чешуй, признаки семян, распределение смоляных ходов, васкуляризация семенной чешуи и брактей и др.

Род *Pityocladus* (T₃—K; рис. 66, х, ц) включает вегетативные удлиненные побеги, несущие опадающие листья и укороченные неоппадающие побеги, покрытые тесно расположенными чешуями и линейными, легко опадающими листьями типа *Pityophyllum* с единственной жилкой. Эпидермальные признаки примерно те же, что и у родов *Pinaceae*. У *Pityocladus scarburgensis*, ассоциирующего с женскими шишками *Schizolepis*, устьица разбросаны в беспорядке, что не свойственно сосновым. Принадлежность к сосновым видам, у которых неизвестны признаки эпидермы, неопределенна. К *Pityocladus* близок род *Archaeolarix* (K₁).

Семейство Taxodiaceae. Остатки таксодиевых описывались как *Abietites* (*Pinaceae*), *Podocarpoxylon* (*Podocarpaceae*), *Cephalotaxopsis* (типовой вид относится к *Taxaceae*, а некоторые виды к таксодиевым) и др. В систематике облиственных веток часто не учитывался внутривидовой полиморфизм, так что к разным видам и даже родам относились экземпляры одного вида. Вымершим родам (как у сосновых) были свойственны иные комбинации признаков, чем у современных родов, т. е. среди таксодиевых также были синтетические типы. Например, у *Parataxodium* сочетаются признаки *Taxodium* и *Metasequoia*, а у *Elatides* — признаки *Cryptomeria*, *Cunninghamia* и *Taxodium* в строении шишек и листвы, и признаки *Cryptomeria* и *Sequoia* в строении древесины. *Parasequoia* совмещает черты *Sequoia* и *Sequoiadendron*. К *Sequoia coulttsiae* (палеоген) отнесены побеги и шишки с признаками *Sequoiadendron*, *Sequoia*, *Athrotaxis* и даже *Cupressus*. Если современная *Metasequoia* достаточно хорошо отличается от *Taxodium* и *Sequoia*, как бы занимающая промежуточное положение между ними, то ископаемые виды включаются в этот род условно. У *M. occidentalis* побеги с супротивными листьями (как у метасеквойи) несут шишки со спиральными чешуями (как у секвойи). Листва *M. milleri* такая же, как у *Taxodium*. Поэтому находя изолированные шишки, листья и другие фрагменты и не зная их сочетания, нельзя относить их к современным родам.

Современные таксодиевые — деревья, но в прошлом среди них, вероятно, были и кустарники, по многим признакам близки к сосновым. Первичные осевые проводящие пучки могут анастомозировать (рис. 61, б), что неизвестно у сосновых. Фрагменты древесины относят к родам *Taxodioxyton*, *Cupressinoxyton*, *Podocarpoxyton*, *Glyptostroboxyton*, *Taiwanioxyton* и др.

Листья разных типов: 1) линейно-ланцетные с черешковидным основанием, 2) шиловидные, ромбические в сечении, иногда сплюснутые с боков, 3) чешуевидные. Эти три типа соответствуют форм-родам *Elatocladus*, *Geinitzia* и *Pagiophyllum*. По эпидермальным признакам с таксодиевыми сближают роды *Sewardiodendron*, *Haiburnia* и *Farndalea*. Первые два морфологически соответствуют *Elatocladus*, а третий — *Pagiophyllum*. Эпидермальные отличия между ними существенны: у *Sewardiodendron* листья гипостомные с двумя полосами поперечно ориентированных устьиц, у *Haiburnia* — амфистомные с разбросанными, продольно ориентированными устьицами, у *Farndalea* — эпистомные с двумя полосами устьиц, ориентированных преимущественно поперечно (иногда отдельные устьица или короткая устьичная полоса есть и на нижней стороне). Эти же типы эпидермальной структуры и некоторые дополнительные встречаются и у более молодых таксодиевых.

Шишки небольшие, округлые, сложены щитовидными или плоскими семенными чешуями, почти полностью сросшимися с брактями. Срастание происходит в онтогенезе шишки. У *Cryptomeria* дистальная часть семенной чешуи расчленена (как у вольциевых). Семена меловых таксодиевых отнесены к родам *Taxodiastrum*, *Alapaja* и др.

Микростробилы мелкие, сидят на концах веточек или в пазухах листьев, они одиночные, собраны в группы или кистевидные агрегаты. У *Elatides* микроспорангии срастаются с ножкой и между собой (как у сосновых). Пыльца округлая, без мешков и борозды, пора обычно выражена коническим или крючковидным выступом. Реже пора простая и отсутствует. Пыльца часто разрывается на две половины. С таксодиевыми сближаются роды пыльцы *Perinopollenites*, *Taxodiaceapollenites*, *Sequoiapollenites* и др.

Сходство некоторых таксодиевых с вольциевыми свидетельствует об их филогенетической связи. Однако уже упоминавшаяся *Paraucaria* сочетает признаки таксодиевых и сосновых. Наиболее древние таксодиевые (*Elatides*) известны из средней юры. В юре же, видимо, отделились сциадоптиевые. По древним синтетическим типам трудно судить о конкретных филогенетических отношениях родов. Можно полагать единство происхождения *Sequoia*, *Metasequoia*, *Sequoiadendron* и, вероятно, *Taxodium*. Показательно, что эоценовый вид *Metasequoia milleri*, установленный по микростробилам, ассоциирует с ветками, шишками и древесиной того же рода. Однако ассоциирующие листья почти неотличимы от таковых *Taxodium*.

Род *Elatides* (J_2-K_1 ; рис. 66, ш—я). Деревья с опадающими побегами. Листья неоппадающие, ромбические в сечении, сидят по спирали на избегающих листовых подушках. Проводящий пучок сопровождается смоляным ходом. Устьица в полосах, ориентированы поперечно или неупорядоченно. Побочные клетки снабжены папиллами. Древесина (типа *Cupressinoxylon*) с большим количеством ксилемной паренхимы и таксодиоидными порами на полях перекреста. В коре проходят смоляные каналы. Женские шишки терминальные, овальные, до 6 см в длину, сложены неоппадающими чешуями, сидящими по спирали. Чешуи уплощены, с длинной ножкой и острой верхушкой. Свободная от брактей часть (лигула) слабо лопастная. Три-пять ортотропных семян сидят в проксимальной части лигулы. Микростробилы собраны в верхушечные гроздья. Три сросшихся микроспорангия прикрепляются к щитку микроспорофиллы и идут вдоль ножки, срастаясь с ней. Пыльца округлая, пора заметна плохо, видимо, располагалась на пологой папилле. С частью видов, возможно, ассоциировали микростробилы *Stenomischus* со свободными спорангиями.

Кроме того, к таксодиевым принадлежат *Parasequoia*, *Cunninghamiostrobis*, *Parataxodium*, *Sphenolepis*, *Protosequoia*.

Особняком стоит современный род *Sciadopitys*, часто выделяемый в особое семейство. Его листья двух типов. Одни бурые, чешуевидные, покрывают удлиненные побеги по спирали. На верхушках побегов они располагаются ложными сближенными мутовками и несут в пазухах небольшие укороченные побеги, завершающиеся одним линейным листом с устьичной бороздкой на верхней стороне. По сторонам от бороздки проходит по жилке. Эти листья образовались от слияния двух листьев, нижней поверхности которых соответствует бороздка. Подобные листья известны с юры и относятся к *Sciadopitytes* или к *Sciadopitys*. Облиственные побеги с такими листьями относят также к *Sciadopitophyllum*. Пыльца *Sciadopitys* эллипсоидальная, с короткой бороздкой, поверхность с шиповатыми гранулами. Сходная пыльца ассоциирует с юрскими *Sciadopitytes*.

Семейство Cupressaceae. Среди кипарисовых есть такие своеобразные фруктификации, как «шишкоягоды» можжевельников, но по остальным признакам фруктификаций большинство кипарисовых близко к таксодиевым. Сходное строение имеют древесина, эпидерма листьев, пыльца. Главное отличие между семействами — в листорасположении (преимущественно попарно-перекрестном, или декуссатном, у кипарисовых) и иных признаках вегетативных побегов. Ископаемые кипарисовые известны по остаткам древесины, облиственных побегов, иногда несущих фруктификации, а также семян и пыльцы. Обычно ископаемые виды включают в современные роды или в немногочисленные ископаемые роды, например, *Thuites* и *Cupressinocladus*, введенные для вегетативных побегов. Принадлежность последних к кипарисовым порой сомнительна. Так,

к роду *Cupressinocladus* отнесены юрские виды, принадлежащие Cheirolepidiaceae (рис. 68, а—в), хотя поздне меловые виды того же рода скорее всего относятся к кипарисовым.

Без знания эпидермы отличить облиственные побеги разных родов часто невозможно (например, листья *Cupressus*, *Juniperus* sect. *Sabina*, *Diselma* и *Widdringtonia* очень сходны). Весьма сходные уплощенные побеги с подвернутыми краями боковых листьев имеют *Microbiota* и *Biota*, а также часть видов *Cupressus*, *Chamaecyparis*, *Thuja*, *Libocedrus* и др. Напомним, что декуссатное и мутовчатое листорасположение, а также уплощение побегов свойственны и хейролепидиевым.

Судя по большому срастанию семенной чешуи и брактее, кипарисовые произошли от таксодиевых (а не наоборот). С кипарисовыми сближают облиственные побеги, фрагменты древесины типа *Cupressinoxylon* или *Juniperoxylon* и женские шишки с декуссатными чешуями, найденные в отложениях верхнего триаса. Однако эти остатки недостаточно изучены. Вполне достоверные кипарисовые известны с верхнего мела. С палеогена известны остатки большинства современных родов. С кипарисовыми сравнивались по эпидермальным признакам филлодии рода *Protophyllocladus* (K₂), обычно относимые к подокарповым, но отличающиеся от них отсутствием устьичных рядов.

Семейство Podocarpaceae. Поскольку современные подокарповые — растения Южного полушария, Р. Флорин выдвинул гипотезу, что так же было и в прошлом. Поэтому остатки северных подокарповых сближались с другими семействами. Подокарповые гораздо разнообразнее по строению листы и женских фруктификаций, а также расположению микростробиллов, чем другие семейства хвойных. У одних подокарповых есть обычные по облику шишки, а у других от шишки остается лишь мясистое семяложе (рецептакул) с единственным семенем. Дисперсные части ископаемых подокарповых легко спутать с другими растениями. Двусемянные чешуи принимали за кладоспермы цикадовых типа *Beania*. Мешковую пыльцу легко спутать с пыльцой сосновых и пельтаспермовых. Показательно, что пыльца части мезозойских подокарповых была названа *Tsugaepollenites*. С современным родом *Actinopyle* сближали юрский род *Retinosporites*, который оказался пельтаспермовым (младшим синонимом *Pachypteris*). Побеги типа *Cyparissidium* ошибочно относили к кипарисовым. Род *Tritaeonia* (K₁), отличия которого от *Podocarpus* не вполне ясны, описан по листьям, сначала отнесенным к *Abietites* и сближавшимся с сосновыми.

Среди подокарповых есть и деревья, и кустарники. Указать диагностические признаки древесины, характерные для всего семейства, нельзя. Фрагменты древесины относят к родам *Podocarpoxylon* и *Circoporoxylon*. Чаще всего встречаются трахеиды с однорядными окаймленными порами, но есть и виды

с преобладающей араукариоидной поровостью. Смоляные ходы отсутствуют.

Листья могут быть всех типов, известных у хвойных, причем два-три типа листьев могут сменяться в онтогенезе от проростка до взрослой особи. У нескольких родов листья сплюснуты не в дорзовентральном, а латеральном направлении (билатеральные листья; рис. 61, е). У *Phyllocladus* помимо игольчатых листьев развиваются филлокладии с перистым жилкованием. Изолированные листья или облиственные побеги включаются в роды *Elatocladus*, *Brachyphyllum*, *Pagiophyllum*, *Cyparissidium*. Видимо всем родам свойственна продольная ориентировка устьиц. У узких листьев с одной жилкой устьица располагаются двумя полосами по обе стороны от нее у широких листьев с множественными жилками и филлокладиев — по всей поверхности пластинки.

Микростробилы мелкие, похожи на сосновые. Они состоят из оси и пельтатных микроспорофиллов. Два спорангия прикрепляются к щитку под ножкой и иногда срастаются с нижним килем ножки. Микростробилы или одиночные, сидящие в пазухе листа, или собраны в группы разного облика. Иногда группа состоит из микростробилов, сидящих в пазухе одного листа. Группа микростробилов может состоять из простой или ветвящейся оси с несколькими брактееми, каждая из которых несет в пазухе микростробил. Считается, что эволюция шла от групп к одиночным микростробилам, что сомнительно, так как у всех примитивных хвойных микростробилы одиночные.

Пыльца преимущественно двумешковая, реже с тремя и более мешками. У современной *Saxegothaea* мешков нет. Разнообразие двумешковых зерен по размеру, наклону и контуру мешков сопоставимо с наблюдаемым у сосновых. Иногда встречается и трехлучевая структура на проксимальном полюсе.

Женские шишки могут быть редуцированы до единственной семенной чешуи, сидящей в пазухе брактееи на рецептакуле (мясистой верхушке побега). Семенная чешуя обтягивает семя почти целиком или только нижнюю его часть и называется эпиматием.

У некоторых подокарповых семена ортотропные и эпиматий чашевидный. Степень слияния интегумента и нуцеллуса, а также инвертированность семян варьируют даже в пределах одного рода. Так же варьирует степень слияния эпиматия с интегументом и брактеей. Существует мнение о соответствии эпиматия ариллосу палисиевых и купуле лагеностомовых, но данные по триасовым и юрским родам не подтверждают эту точку зрения. У *Rissikia* в пазухе трехлопастной брактееи сидят три семенные чешуи с обращенными семенами. У *Mataia* дистальная часть семенной чешуи завернута внутрь и охватывает нижние части семян. У современных подокарповых степень охвата семян еще больше, так что к микропиле ведет лишь отверстие в кувшиноподобном эпиматии. Сравнение *Rissikia* с другими

хвойными подтверждает гомологизацию эпиматия и семенной чешуи.

Женские фруктификации изучены у *Rissikia*, *Mataia*, *Scarburgia*, *Trisacocladus* (ассоциирует с микростробилами, продуцировавшими пыльцу с тремя квазисаккусами), *Nipaniostrobis*, *Nipanioruha*, *Mehtaia* и *Sitholeya*. Шишки, условно относимые к *Podocarpus*, известны с раннего мела.

Семенная чешуя, преобразованная в покров семени, свойственна араукариевым и хейролепидиевым, которые в геологической летописи появляются с верхов триаса — юры, т. е. они сосуществовали с первыми подокарповыми. Триасовая *Rissikia* сходна с вольциевыми и *Cryptomeria* из таксодиевых. Род *Tricranolepis*, обычно относимый к цикадокарпидиевым, предлагалось включить в подокарповые. *Rissikia* отличается от перечисленных семейств сильно расчлененной брактеей. По строению пыльцы и микростробиллов подокарповые тяготеют к сосновым и тем вольциевым, у которых микроспорофиллы гипоспорангиатные. Правда, у вольциевых число спорангиев больше. Вполне возможно происхождение подокарповых от вольциевых.

Род *Rissikia* (Т; рис. 67, г—л). Ветки последнего порядка несут в основании мелкие чешуевидные листья, а выше — спирально расположенные линейные, латерально уплощенные (как у *Podocarpus* секции *Dacrycarpus*) или ромбические в сечении листья. Вдоль каждой грани листа проходит нечеткая полоса устьиц, расположенных неправильными рядами и продольно ориентированных. Четыре побочные клетки несут небольшие папиллы или проксимально утолщены. Микростробилы округлые. Микроспорофиллы пельтатные, с двумя спорангиями, прикрепленными к нижней части щитка и ножке. Пыльца двумешковая. Экзина на проксимальной стороне ребристая, чем *Rissikia* отличается от всех известных подокарповых. Женские шишки сидят на концах облиственных побегов. Брактея разделена на три глубокие лопасти, края каждой из которых, в свою очередь, надрезаны на три неглубокие лопасти. Трем главным лопастям соответствуют по одной лопасти рассеченной натрое семенной чешуи. Каждая ее лопасть несет одно-два инвертированных семени, прикрепляющихся длинной ножкой к нижней части семенной чешуи.

Род *Mataia* (J; рис. 67, м, н). Листья уплощены дорзивентрально, с четкой средней жилкой. По сторонам от нее проходит по устьичной полосе, сложенной рядами продольно ориентированных устьиц. Шишка рыхлая, ее ось снизу облиственна, затем идет голый участок, а далее сидят брактей и семенные чешуи. Брактея небольшая, треугольная. Семенная чешуя имеет толстую ножку и широкую стреловидную пластинку, дистальная часть которой завернута и закрывает нижние части обращенных семян.

Род *Scarburgia* (J; рис. 67, а—в). Облиственные побеги (типа *Cyparissidium*) тонкие, с тесно расположенными и слабо



Рис. 67. Подокарповые (а—н), тиссовые (о—р, т, у) и их сравнение с Lebachiaceae (с), род *Lasiostrobus* (ф—ц)

Верхний карбон (ф—ц), верхний триас (г—л), средняя юра. а—в, м—р), современные (т, у); Западная Европа (а—в, о—р), Южная Африка (г—л), Новая Зеландия (м, н), Северная Америка (ф—ц); а—в — *Scarburgia blackii* (Harris) Harris, побег типа *Cyparissidium blackii* (Harris) Harris (а), микростробил *Pityanthus scabtiensis* van Koen. van Cist. (б), пыльца (в); г—л — *Rissikia media* (T. & W. n.) T. & W. n., побег (г) и его часть (д), устье (е), пыльца (ж), микроспорифилл с опавшими микроспорангиями (з), сложный полисперм (и), комплекс из трех семенных чешуй с подстилающими брактеей (к), диаграмма того же комплекса (л); м, н — *Mataia podocarpoides* (Ett.) T. & W. n., семенная чешуя с брактеей (показана пунктиром), семена зачернены (м), побег (н); о—р — *Marskea jurassica* (Flor.) Harris, моносперм в прикреплении к побегу (о), побег типа *Elatocladus* (п), моносперм и окружающие его чешуи, последовательные пары которых приуменьшены (р); с—у — предложение Т. М. Гаррисом сопоставление укороченных фертильных побегов Lebachiaceae (с), *Taxus* (т) и *Amentotaxus* (у); ф—ц — *Lasiostrobus polysacci* T. & W. n., микростробил (ф), пыльца с пятью мешками, на врезке немного увеличенная проксимальная трехлучевая щель (х), поперечное сечение пыльцы (ц; в середине контур коллапсировавшего содержимого); линейка 1 см (г, з, н), 5 мм (и, ф), 2 мм (а, д, и, к, о, р), 1 мм (м), 0,5 мм (б), 20 мкм (в, е, ж), 5 мкм (х, ц)

отклоняющимися ланцетными амфистомными листьями. Устьица разбросаны беспорядочно, ориентированы чаще всего продольно. Край листа с микроскопическими зубчиками. Женские шишки рыхлые, с тонкой осью: Семенная чешуя с короткой ножкой и треугольной пластинкой. Семя округлое, укрыто эпиматием. Нуцеллус несет апикальный клювик. Микростробилы (типа *Pityanthus*) цилиндрические, с небольшим количеством стерильных чешуй в основании. Ножка спорофилла длинная, треугольная в сечении, завершается щитком с пяткой. Два спорангия прикрепляются к нижней части щитка и килью ножки. Пыльца двумешковая.

Семейство Тахасеае. Современные тиссовые — кустарники и небольшие деревья. У большинства тиссовых отмечаются дополнительные спиральные утолщения на стенках трахеид вторичной древесины. На этом основании даже палеозойские фрагменты древесины с этим признаком (роды *Taxopitys*, *Prototaxoxylon*, *Parataxopitys*, *Platyspiroxylon*) условно сближались с тиссовыми. Однако подобные утолщения известны и у других хвойных (например, сосновых), а также может быть были у других порядков голосеменных.

Листья линейные, с суженным или черешковидным основанием, обычно развернуты в плоскости побега. Листья гипостомные, устьица расположены двумя полосами по сторонам от средней жилки, а в полосах — рядами, продольно ориентированы.

Микростробилы одиночные (реже собраны в небольшие группы). Микроспорофиллы радиальные, с дистальным щитком, к центру которого прикрепляется ножка, а вокруг нее — спорангии (*Taxus*). У *Torreya* и *Marskea* спорангии прикрепляются снизу к дистальному расширению ножки. Тогда щиток может редуцироваться. У *Austrotaxus* микростробилы состоят из спорангиофоров, каждый из которых подстилается брактеей и венчается синангием из трех-четырех спорангиев. Из-за своеобразия микростробил выделялось особое семейство *Austrotaxaceae*. Пыльца округлая, безмешковая, иногда несет следы борозды.

Женские фруктификации внешне напоминают шишки некоторых подокарповых, но в действительности устроены иначе. На верхушке побега или небольшой боковой веточки располагается одно семя, окруженное мясистым покровом — ариллюсом, оставляющим верхушку семени открытой (рис. 67, т, у). В нижней части ариллюс закрыт чешуями. Ариллюс может сливаться с интегументом. Васкуляризация интегумента и ариллюса у разных тиссовых неодинакова. Интегумент имеет два (очень редко три-четыре) пучка или вовсе лишен пучков. Ариллюс тоже может быть без проводящей системы. Если она есть, то состоит из нескольких проводящих пучков, расположенных по кругу. В онтогенезе интегумент появляется, как и у всех хвойных, в виде двух бугорков, которые по мере роста превра-

щаются в кольцевидный валик, далее разрастающийся вверх. Ариллюс в онтогенезе возникает из кольцевидного валика. В гомологичности интегумента тиссовых и прочих хвойных нет оснований сомневаться. Ариллюс нередко сопоставляют с эпиматием подокарповых, т. е. семенной чешуей. Соответственно оспаривается истинно верхушечное положение семени тиссовых, которое якобы развивается сбоку от верхушки. Согласно другой концепции, у тиссовых вовсе нет семенной чешуи, являющейся видоизмененным пазушным побегом. Ариллюс гомологизируется с ариллюсом палиссиновых, рассматриваемым как новообразование. Предполагается возникновение ариллюса путем слияния чешуй, расположенных ниже семени. Ископаемые формы пока не дают недвусмысленных свидетельств в пользу одной из этих точек зрения. Семена с ариллюсом известны с триаса (род *Palaeotaxus*).

Верхушечное положение семян подтверждается их проводящей системой, в которой нет следов того, что семя располагается в пазухе одной из чешуй, окружающих ариллюс. Проводящая система ариллюса продолжает проводящую систему оси. Расположение чешуй, ариллюса и семян у наиболее детально изученной юрской *Marskea* то же, что и у современных тиссовых. Одиночные семена, не собранные в шишки, известны у палеозойских буриадиевых, но здесь семена не верхушечные. Высказывалось мнение, что тиссовые филогенетически никак не связаны со всеми рассмотренными хвойными и образуют независимую филогенетическую линию голосеменных. Однако есть возможность вывести их из лебахиевых (рис. 67, с—у), гомологизируя покрытый чешуями укороченный семеносный побег тиссовых с пазушным побегом лебахиевых. При этом приходится допускать смещение семени из бокового положения в верхушечное, что весьма вероятно, учитывая довольно высокую «мобильность» семян у примитивных *Pinopsida* (такое смещение свойственно покрытосеменным). Тогда полного филогенетического обособления тиссовых от остальных хвойных не потребуется. Важно учитывать и черты сходства с разными семействами хвойных. Показательно, что род *Austrotaxus* занимает промежуточное положение между тиссовыми и подокарповыми, почему его помещают то в одно, то в другое семейство. У подокарповых известен чашеобразный радиально симметричный эпиматий, сходный с ариллюсом. Пыльца тиссовых сходна, в том числе и по тонкой структуре экзины, с безмешковой пылью других хвойных, особенно таксодиевых. Дополнительные спиральные утолщения трахеид сближают тиссовых с некоторыми сосновыми. Много черт сходства у тиссовых с *Cephalotaxaceae*. Если выделяется самостоятельный порядок *Taxales*, то *Cephalotaxaceae* включается в него или не включается.

Тиссовые появляются в геологической летописи вполне оформленными одновременно с другими семействами современных хвойных (сосновыми, араукариевыми, таксодиевыми,

подокарповыми). У мезозойских родов также обнаружены синтетические типы, совмещающие признаки разных современных родов. Так, декуссатное расположение чешуй под семенем сближает *Marskea* с *Torreya* и *Amentotaxus*, а эпидермальное строение (валикообразное ограничение устьичных полос и концентрация папилл в них) — с *Taxus*. У *Marskea* и *Amentotaxus* укороченный фертильный побег голый в основании, а по строению микроспорофиллов *Marskea* ближе к *Torreya*. К тиссовым, вероятно, принадлежат, описанные по облиственным побегам, мезозойские роды *Tomharrisia*, *Bartholinodendron*, *Florinia* и др.

Род *Marskea* (J; рис. 67, о—р). Ветки последнего порядка прикрепляются почти супротивно и в одной плоскости. Листья супротивные, накрестлежащие в смежных парах, но из-за закрученности оснований распростерты в плоскости побега. Листовая пластинка плоская, с двумя устьичными полосами из плохо выраженных рядов продольно ориентированных монотрихных устьиц. Побочные и все покровные клетки устьичной полосы несут папиллы. Семена расположены на концах боковых укороченных побегов, отходящих поодиночке. Нижняя часть укороченного побега голая, вблизи семени появляются тесные декуссатно прикрепляющиеся чешуи. Ариллюс тонкий, но с толстой кутикулой, с небольшим отверстием для верхушки семени, по-видимому, свободный от интегумента на небольшом протяжении. Микростробилы одиночные, дистальные концы микроспорофиллов заострены и загнуты вверх. Микроспорофиллы несли снизу 2—3 (?) микроспорангия. Пыльца шаровидная, гладкая, имеется участок с утоненной оболочкой.

Семейство Cephalotaxaceae. Головчатотиссовые представлены одним родом *Cephalotaxus*. В мелу известны стерильные побеги, которые отнесены к этому роду по морфологическим и эпидермальным признакам. Род *Thomasiodendron* (J—K₁?) близок по эпидермальным признакам и листорасположению к *Cephalotaxus*. Меловой род *Cephalotaxopsis*, иногда включаемый в это семейство, частично относится к подокарповым, а частью к таксодиевым. Головчатотиссовые имеют большое значение для систематики хвойных. По строению древесины (трахеиды несут спиральные утолщения) и облиственных побегов головчатотиссовые близки к тиссовым. Особенно велико сходство с *Torreya*. У них листья прикрепляются супротивно. Образующиеся пары листьев сидят по двурядной спирали. Листья гипостомные, а у проростков амфистомные, т. е. как у тиссовых. Сходно устроены устьичные полосы и устьица. Микростробилы собраны в головчатые структуры, подстилаемые чешуями. Каждый микростробил подстилается брактеей, сидящей на его ножке. Микроспорофиллы немногочисленные, состоят из ножки, заканчивающейся остроконечием, ниже которого прикреплено 3—8 висячих спорангиев. Иногда брактею микростробила сопоставляют с дистальной пластинкой микроспорофилла прочих хвойных, а сам микростробил — с системой ветвящихся спорангиофоров

вольциевых (?) *Darneya* и *Sertostrobos*. По строению пыльцы головчатотиссовые близки к вольциевым.

Женская шишка состоит из оси с несколькими декуссатно сидящими брактелями, несущими по паре пазушных семезачатков (в дальнейшем по всей шишке развивается только одно семя). Семяножки короткие и несут поперечный валик, нередко интерпретируемый как редуцированный эпиматий. Более вероятно, что этот валик соответствует дистальному расширению семяножки, характерному для *Cordaitanthales* (рис. 59, д, к). Можно предположить, что ось пазушного побега, несущего два семени, почти полностью срослась с брактеей. Тогда пара семян с их проводящими пучками сопоставляется со всем пазушным комплексом лебахиевых. Подтверждением этого считают тератологические формы, у которых семена (их число в пазухе брактеей может возрасти до четырех) сопровождаются чешуями, окружающими снаружи группу семян. Эти тераты действительно устроены так же, как и полиспермы *Lebachiaceae*. Через весь интегумент проходят два проводящих пучка — признак, свойственный еще кордаитантовым.

Таким образом, по разным признакам головчатотиссовые близки к подокарповым (не случайно часть меловых *Cephalotaxopsis* перешла в подокарповые), лебахиевым и тиссовым, что свидетельствует о единстве тиссовых с прочими хвойными.

САТЕЛЛИТНЫЕ РОДЫ ПОРЯДКА PINALES

Род *Lasiostrobos* (C₃; рис. 67, ф—ц). Известны только микростробилы. Они овальные с приостренной верхушкой. Толстая ось несет плотно расположенные по спирали мясистые, гипостомные и покрытые волосками микроспорофиллы, верхняя часть которых изогнута вверх и заканчивается длинным острием. В месте перегиба есть небольшая мясистая пятка. К нижней поверхности микроспорофилла прикрепляются по всей длине от оси до пятки 7—10 удлинённых толстостенных микроспорангиев, расположенных в один поперечный ряд и раскрывавшихся продольной щелью. Пыльца округлая с 3—8 небольшими мешкоподобными вздутиями на дистальной стороне недалеко от экватора. Изредка наблюдается трехлучевая щель. Эскина состоит из гомогенной нэскины и трехслойной сэскины, средний слой которой столбчатый и напоминает столбчатый слой покрытосеменных. Поверхность сэскины густо покрыта бугорками и морщинами.

ФОРМ-РОДЫ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ

Приводимый ниже ключ и диагнозы родов заимствованы из работ Т. М. Гарриса, но несколько изменены. В ключе указаны многие роды, определяемые с учетом эпидермальных признаков. Если известны эпидермальные признаки, то они исполь-

зуются или для разграничения видов, или для выделения особых родов. Например, по эпидермальным признакам различают виды *Elatocladus* или такие же морфологические листья по этим же признакам выделяют в отдельные роды *Thomasiocladus* (Cephalotaxaceae?), *Tomharrisia* и *Bartholinodendron* (Taxaceae), *Farnsdalea* и *Sewardiodendron* (Taxodiaceae). Целесообразность выделения родов, основанных лишь на эпидермальных признаках вегетативных листьев, решается отдельно в каждом конкретном случае [43].

- (1) Листья нерасчлененные 2
 Листья вильчатые *Carpentieria*
 (см. также: сем. Lebachiaceae; *Buriadia*, сем. Buriadiaceae).
- (2) Листья суживающиеся к основанию и верхушке 3
 Листья суживающиеся только к верхушке 5
- (3) В листьях одна жилка 4
 В листьях много жилок *Podozamites*, *Lindleycladus*, *Yuccites*, *Aethophyllum* (см. сем. Voltziaceae и его сателлитные роды), *Araucariodendron* (сем. Araucariaceae?).
- (4) Листья очень длинные (отношение длины к ширине более 20 : 1, иногда до 100 : 1), обычно сидят на укороченных побегах *Pityocladus* (сателлитный род сем. Pinaceae), *Boristhenia* (сем. Voltziaceae).
 Листья более короткие (отношение длины к ширине менее 20 : 1), сидят на удлиненных побегах *Elatocladus*
- (5) Листорасположение спиральное 6
 Листорасположение декуссатное или мутовчатое *Cupressinocladus* (см. также *Frenelopsis*, сем. Cheirolepidiaceae).
- (6) Листья удлиненные, отношение длины к ширине не меньше 5 : 1 7
 Листья более короткие 8
- (7) Листья плоские в сечении *Elatocladus*
 Листья округлые или ромбические в сечении *Geinitzia*
- (8) Свободная часть листа длиннее ширины подушки в основании листа 9
 Свободная часть листа короче ширины подушки в основании листа *Brachyphyllum*.
- (9) Свободная часть листа прижата к стеблю *Cyparissidium*
 Свободная часть листа отклоняется от стебля 10
- (10) Свободная часть листа тонкая, плоская, развернута в плоскости побега *Elatocladus*
 Свободная часть листа толстая, направлена вверх без развертывания в плоскости побега *Pagiophyllum* (см. также *Haiburnia*, сем. Taxodiaceae).

Родам приведенного ключа могут соответствовать хвойные любого возраста.

Род *Brachyphyllum* (рис. 66, р). Листорасположение спиральное. Лист состоит из утолщенного основания (подушки), сужающегося в свободную часть, длина которой (т. е. длина

верхней поверхности) или вся длина листа меньше ширины подушки.

Род *Cupressinocladus* (рис. 66, б). Листорасположение декусатное или в чередующихся мутовках. Листья мелкие, чешуевидные или более длинные, дорзивентрально уплощенные и отклоняющиеся от стебля, но не сужающиеся в черешок.

Род *Cyparissidium* (рис. 67, а). Листорасположение спиральное. Свободная часть листа постепенно сужается от подушки, несколько уплощена, прижата к стеблю, удлинненная. Ее длина превышает ширину подушки.

Род *Elatocladus* (рис. 67, п). Листорасположение спиральное, реже супротивное, но тогда листья располагаются в одной плоскости. Листья удлинненные, дорзивентрально уплощенные, отклоняющиеся от стебля. Через лист проходит одна жилка. У некоторых видов основание листа черешковидное.

Род *Geinitzia* (рис. 66, щ). Листорасположение спиральное. Свободная часть листа серповидная или отогнутая, игловидная, одинаковой толщины в вертикальном и горизонтальном направлениях, сливается с подушкой без сужения.

Род *Pagiophyllum* (рис. 66, п). Листорасположение спиральное. Ширина листа примерно та же, что и подушки, а длина больше ширины подушки. Листовая пластинка иногда слабо сужается в основании, ее ширина превышает толщину.

САТЕЛЛИТНЫЕ РОДЫ ОТДЕЛА PINOPHYTES

Приведенные ниже роды условно сближались с определенными порядками. Так, листья с пальчатым расчленением пластинки (*Rhipidopsis*, *Psygmoephyllum*, *Ginkgophyllum*) условно относились к Ginkgoales, а перистые листья (*Yavorskyia*) — к цикадофитам (Cycadales и Bennettitales). Такое, даже условное размещение родов по порядкам нередко вводит в заблуждение, создавая мнение о возможном появлении гинкговых в карбоне, о присутствии цикадофитов в центре Ангариды в перми и т. п., хотя основание для такого мнения отсутствует. Целесообразно размещать подобные роды по паратаксонам, принятым в палеопалинологии (антетурма, турма и т. д.). Это уже делалось для листьев с цельной пластинкой и параллельным или веерным жилкованием. Листья, предположительно принадлежащие птеридоспермам, делились на группы Gondwanides, Compsopterides, Cardiopterides, Syniopterides [12]. Более детальная классификация листьев, принадлежащих голосеменным, предложена Ф. Немейцем [32]. Отдельно рассматриваются роды, установленные по фрагментам минерализованной древесины, отпечаткам и фитолеймам семян.

Род *Ginkgophyllum* (C—P). Облиственные побеги со спирально сидящими листьями. Обычно встречаются лишь изолированные листья. Они клиновидные, повторно разделенные на лентовидные сегменты с небольшим числом жилок в каждом.

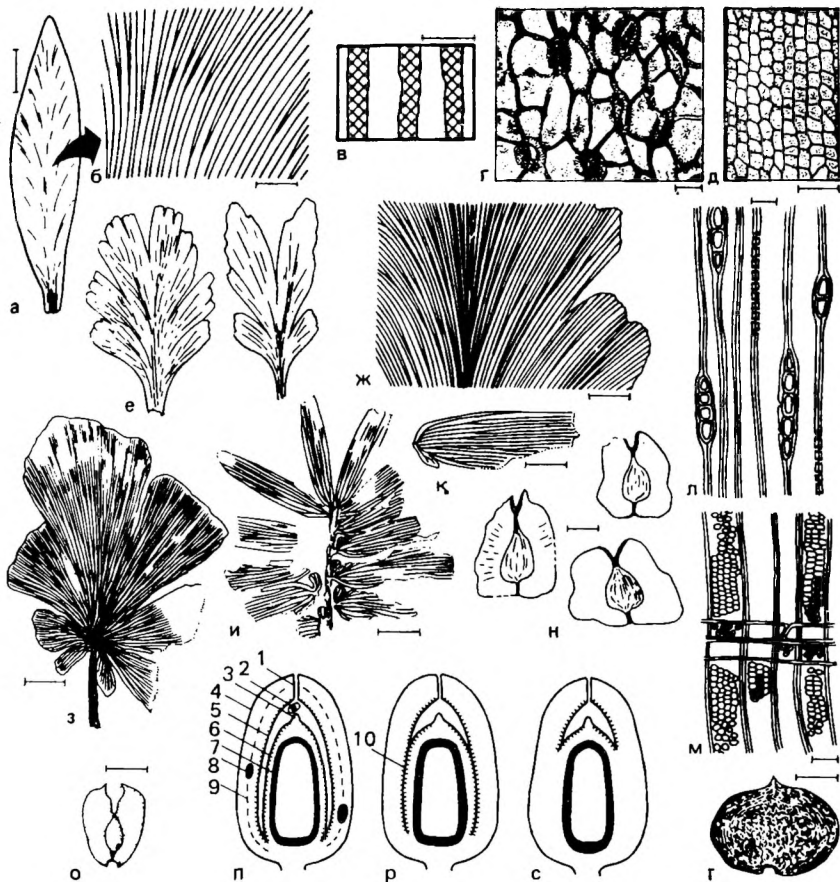


Рис. 68. Сателлитные роды отдела Pinophyta, (а—о, т), признаки семян, изучаемые путем мацерации (п—с)

Пермь; Сибирь (а, б, и—н, т), Печорский бассейн (в—д, з), Приуралье (е, ж), Западная Европа (о); а, б — *Zamiopteris glossopteroides* Schmalh.; в, г — *Zamiopteris* sp., расположение устьичных и безустьичных полос (в), устьица (г); д — *Z. neuburgiana* S. Meyen, верхняя эпидерма; е, ж — *Psugmophyllum expansum* (Brongn.) Schimp.; з — *Rhipidopsis ginkgooides* Schmalh.; и, к — *Yavorskiya mungatica* Radcz.; л, м — *Araucarioxylon rangeiforme* Lер., однорядные лучи на тангентальном срезе (л); поровость на трахеидах и полях перекреста (м); н — *Samaropsis irregularis* Neub.; о — *S. ulmiformis* Goerl.; п—с — семя с интегументом, свободным от нуцеллуса (п), семя со слившимися кутикюлярными мембранами интегумента и нуцеллуса (р), семя со сросшимися интегументом и нуцеллусом (с), внутренняя кутикюла интегумента и кутикюла нуцеллуса помечены штрихами; 1 — микропиле, 2 — пыльца, 3 — нуцеллярный клювик, или сальпинкс, 4 — наружная кутикюла интегумента, 5 — внутренняя кутикюла интегумента, 6 — кутикюла нуцеллуса, 7 — мегаспоровая мембрана, 8 — секреторный орган, 9 — след проводящего пучка, 10 — слившиеся кутикюлы интегумента и нуцеллуса, швы направлены в противоположные стороны; т — *Tungussocarpus tychtenis* (Zal.) Suoh.; линейка 2 см (а, з), 1 см (ж, н), 5 мм (к, о, т), 2 мм (б, н), 0,5 мм (в), 100 мкм (д, л, м), 20 мкм (г)

Род *Psygmoptyllum* (P; рис. 68, е, ж). Объем рода понижается по-разному. Если исходить из узкого понимания рода и принимать типовым вид *P. expansum*, то к роду будут относиться крупные листья (или филлодии?), расчлененные на лопасти неправильных очертаний. Расчленение смешанное перистое, пальчатое и вильчатое. Из суженного основания в лист и его лопасти проходит мощная средняя жилка, видимо сложенная несколькими тяжами. Боковые жилки изгибаются наружу. Край крупнолопастный. У более мелких листьев пластинка расчленена слабее, у самых мелких нерасчлененная, с пологими краевыми лопастями и средней жилкой лишь вблизи черешка. Устьица не образуют полос и рядов. С *Psygmoptyllum* иногда объединяют роды *Syniopteris*, *Iniopteris* и *Comipteridium*; от него намечается переход к *Mauerites*, *Rhaphidopteris* и *Comia*, т. е. к родам, принадлежащим порядку Peltaspermales.

Род *Rhipidopsis* (P—T₁?; рис. 68, з). Листья пальчатые, черешковые. Доли клиновидные, с прямым или выпуклым краем. В основание доли входит одна жилка, несколько раз дихотомирующая. Ее ветви начинают выходить в края в нижней трети доли. Боковые доли мельче остальных, а иногда сильно редуцированы. Род отличается от гинкговых ранним выходом жилок в края листа. Листья, вероятно, продуцировались растениями с фруктификациями *Sporophyllites* (сем. Peltaspermales, рис. 46, ц—щ), но это касается только типового вида *R. ginkgoides*. С какими фруктификациями ассоциировали другие виды рода, пока сведений нет.

Род *Ruehleostachys* (T). Изолированные свечевидные микростробилы состоят из толстой оси с плотно сидящими по пологой спирали пучками из 6—8 длинных спорангиев, расширенных в средней части. Пыльца квазидисаккатная. К длинной голей ножке микростробила прикреплялся довольно длинный лист с черешковидным основанием и нечетким продольно ориентированным жилкованием. Лист амфистомный с большим количеством разбросанных в беспорядке продольно ориентированных устьиц. Замыкающие клетки не погружены, побочные клетки не выделяются среди покровных эпидермальных клеток. *Ruehleostachys* иногда относят к хвойным.

Род *Zamiopteris* (P; рис. 68, а—д). Листья похожи на *Cordaites*, но отличаются изгибом боковых жилок наружу, тогда как осевые жилки собраны в пучок. На нижней стороне между жилками проходят компактные устьичные полосы. Устьица ориентированы вдоль жилок или беспорядочно. По строению устьичных полос род близок к *Lesleya delafondii* и некоторым *Dicranophyllum*. Но встречаются листья, которые по морфологии и эпидермальным признакам образуют переход от *Zamiopteris* к *Cordaites*. Очевидно, *Zamiopteris* принадлежит или Cordatiantales, или Dicranophyllales.

Род *Yavorskyia* (P₂—T₁; рис. 68, и, к). Листья перистые, перышки примерно одинаковые, линейные или ланцетные, при-

крепляются суженным основанием, в которое входит одна жилка. Она вильчато делится и ее ветви идут к краям, выходя в них с середины перышка. От каждой из ветвей идут вверх дихотомирующие ответвления, направляющиеся в верхушку. У некоторых видов перышко сопровождается у основания с акроскопической (обращенной к верхушке листа) стороны небольшой лопастью, в которую входит одна, затем дихотомирующая жилка.

Роды для фрагментов древесины. Рассматриваемые фоссилии могут включать не только голосеменных, но и прогимноспермов, особенно если речь идет о раннекарбоновых и девонских остатках. Систематика фрагментов древесины строится преимущественно по признакам вторичной древесины. При этом учитываются: 1) поровость трахеид (араукариоидная или смешанная, присутствие торуса, расположение пор группами), 2) утолщения на стенках трахеид (трабекулы; крассулы, т. е. поперечные валики между порами или группами пор; тонкие или плоские лентовидные спиральные утолщения), 3) присутствие древесной паренхимы, 4) толщина стенок у клеток лучей, их поровость, 5) присутствие лучевых трахеид, 6) поры на полях перекреста (купрессоидные, пицеоидные, таксоидиоидные, пиноидные, оконцовые, подокарпоидные), 7) ширина и высота лучей, 8) присутствие и строение смоляных ходов. Если сохраняется первичная древесина, сердцевина и кора, то учитываются мезархное, экзархное или эндархное созревание первичной древесины, септированность сердцевины и присутствие в ней трахеид и секреторных полостей, различные признаки коры [12]. Основные роды (преимущественно хвойных), установленные по строению древесины, приводит У. Н. Стюарт [43].

Род *Araucarioxylon* (с карбона; рис. 68, л, м). Поровость на радиальных стенках трахеид араукариоидная, поры полей перекреста купрессоидные. Спиральных утолщений и древесной паренхимы нет. Тангентальные и горизонтальные стенки клеток лучей гладкие, без пор. Ширина (рядность) лучей до 5 клеток. Предлагалось включать в *Araucarioxylon* лишь формы с однорядными лучами, а с многорядными — относить к *Dadoxylon*. В составе обоих родов в любом их понимании есть виды кордаитантовых, хвойных и, видимо, других голосеменных.

Род *Dadoxylon* (с карбона). Стволы с такой же вторичной древесиной, как у *Araucarioxylon*, но с сохранившейся первичной древесиной, которая у *Dadoxylon* эндархная, и сердцевинной, лишенной септированности, гомо- или гетероцеллюлярной. Согласно другой трактовке, *Dadoxylon* отличается от *Araucarioxylon* рядностью лучей (см. выше).

Дисперсные семена. Многие дисперсные семена (и семезачатки; ниже для краткости изложения эти понятия объединяются) несут достаточно характерные признаки для отнесения к определенным порядкам. Таковы *Pachytesta* (*Trigonosagraptes*), *Lagenostoma* (*Lagenostomales*), *Mitrospermum* и *Nucellan-*

gium (Cordaitanthales) и др. Другие роды (например, *Samaropsis*) заведомо сборные. Систематика семян зависит от их сохранности. Одни роды выделяются по признакам, видимым на отпечатках, другие требуют мацерации фитолеймы, третьи основаны на петрифицированных остатках. При изучении отпечатков и немацерированных фитолейм учитываются очертания семян, строение их основания (выемчатое, округлое, оттянутое) и верхушки (плоской, округлой, с носиком, ушками, выемкой разной формы и т. д.), присутствие каймы или крылатки вокруг центральной части (ядра), их форма и пропорции, характер поверхности в разных частях семени (гладкая, морщинистая, ребристая, с отгисками волосков и др.), различные дополнительные признаки. К этой группе относятся, например, *Samaropsis* и *Tungussocarpus*.

Мацерация фитолеймы вскрывает дополнительные признаки (рис. 68, п—с). По количеству кутинизированных мембран можно установить, был ли у семян внешний интегумент (купула), по слипанию и протяженности мембран в направлении к халазе судят о степени слияния интегумента и нуцеллюса. По очертанию мембран восстанавливается форма микропиле, специальные структуры на верхушке нуцеллюса (клювик, лагеностом, сальпинкс). Верхушка семени может нести воронку, крючковидные ушки, волоски и иные выросты. При мацерации выявляются смоляные тельца и каналы, каменистый слой, иногда и прохождение проводящих пучков. Часто, но не всегда выделяется мегаспоровая мембрана. Изредка видны архегонии. В микропиле попадает пыльца, что позволяет судить о прижизненной ассоциации семян, пыльцы и мужских фруктификаций. В микропиле проникает и чуждая данному растению пыльца.

Если мацерированные семена имеют достаточно своеобразные признаки, то они выделяются в роды узкого объема. Такими семенами с воронкой на верхушке, выделяемыми в род *Stephanostoma*. Большое количество семян лишено достаточно бросающихся и удобных для классификации признаков. В этом случае выделяются роды широкого объема и отчасти заведомо сборные. Классификационными признаками выступают степень слияния интегумента и нуцеллюса, степень кутинизации того и другого, наличие мегаспоровой мембраны, каменистого слоя, смоляных каналов и полостей (роды *Amphorispermum*, *Butospermum*, *Allicospermum*, *Chitospermum*).

Род *Samaropsis* (с верхнего девона; рис. 68, н, о). Семена платиспермические (двусторонне-симметричные и уплощенные), различной формы (округлые, субтреугольные, трапециевидные, сердцевидные и др.). Четко различаются ядро и окружающая его широкая кайма более тонкой консистенции, часто пленчатая, прерывающаяся в основании или в верхушке. Возможно, что этот род охватывает и некоторые окрыленные плоды покритосеменных.

Род *Tungussocarpus* (P; рис. 68, г). Семена двусторонне-симметричные, мясистые, с плохо намечающимся ядром. Очертания семян от округлых до почковидных и поперечно-овальных. Верхушка слабо приострена, основание выемчатое. Разные виды, видимо, принадлежат семействам *Voipovskyaceae* и *Ruflogiaceae*.

ОТДЕЛ MAGNOLIOPHYTA (ANGIOSPERMAE). ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ (МАГНОЛИОФИТЫ)

Систематика ископаемых покрытосеменных в большей мере, чем остальных высших растений, испытывает влияние систематики нынеживущих форм. Показательно, что если для других отделов, доживших до наших дней, установлены вымершие семейства, порядки и классы, то среди вымерших покрытосеменных почти не выделялись таксоны рангом выше рода, да и ископаемые роды выделялись не из-за своеобразия, а из-за недостатка данных для сопоставления соответствующих остатков с современным родом. Не случайно и то, что названия многих ископаемых родов произведены от названий современных родов. Эта ситуация сложилась тогда, когда отпечатки древнейших форм, в том числе раннемеловых, сближались с современными семействами и родами, далеко отстоящими в системе. Создалось мнение, что уже к началу мела эти растения прошли долгий эволюционный путь. Остатки, относимые к разным порядкам отдела, указывались и в домеловых отложениях. Поэтому появление покрытосеменных относили к триасу и даже перми. Предполагалось, что они росли в таких местах, что их остатки не захоронялись (например, на возвышенностях). Поскольку палеоботанический материал якобы не давал свидетельств о происхождении и самих покрытосеменных, и их основных групп, филогенетика покрытосеменных развивалась исключительно путем сравнительного анализа современных таксонов, включая их географическое распространение.

Значение палеоботанического материала для филогенетики покрытосеменных недооценивается. Обширные палинологические исследования 50—60-х годов показали, что пыльцу палеогеновых и, тем более, меловых покрытосеменных далеко не всегда можно распределить по современным родам и даже семействам из-за ее своеобразия. Палинологические исследования не подтвердили предполагавшегося внезапного расселения покрытосеменных современного типа в середине мела и не давали оснований для предположения о длительной домеловой эволюции этих растений. С другой стороны, кутикулярные исследования часто вскрывали серьезные ошибки при определении остатков листьев лишь по их макроскопическим признакам. При ревизии палеогеновых флор с помощью кутикулярного метода до 60 % родовых определений, сделанных до этого, оказывались ошибочными.

Изучение силурийских, девонских и раннекаменноугольных растений в 60—70-х годах показало на примере происхождения основных таксонов высших растений, насколько ценным может быть палеоботанический материал, если он хорошо обработан. Может быть под влиянием этих успехов палеоботаники палеозоя были подвергнуты детальным исследованиям и документы о древнейших покрытосеменных. В результате были отвергнуты многие устоявшиеся представления. Пока невозможно предложить такую систему, в которой можно разместить наиболее интересные ископаемые формы древнейших покрытосеменных. Поэтому ниже излагаются лишь наиболее важные сведения о тех ископаемых родах, знание которых особенно ценно для познания эволюции группы в целом. Общая система, построенная по современным представлениям, не дается.

Покрытосеменные сделали следующий важный шаг в эволюции размножения. Если у голосеменных, по сравнению со споровыми, мегаспора перестает быть свободно живущей и заключена в семезачатке, остающемся открытым для доступа пыльцы непосредственно в микропиле, то у покрытосеменных сам семезачаток изолируется от прямого контакта с пыльцой и заключен в особое вместилище (плодолистик, завязь). Морфологическая тенденция к укрытию семезачатков наблюдается и у голосеменных. Так, у *Cardiolepidaceae* и *Caytoniales* семезачатки полностью скрыты в купулах. Но пыльца проникала в микропиле с помощью эксудатного механизма (секреторной капли, улавливающей пыльцу). У этих растений семезачатки изолированы от физической среды ничуть не хуже, чем у покрытосеменных, имеющих неполностью замкнутые плодолистики, но функционально, по стратегии опыления, эти растения остаются типичными голосеменными. У некоторых *Lepidostrobales* предполагается прорастание пыльцы на дистальной поверхности капсулы, так что в семезачатки проникала не пыльца, а пыльцевые трубки. У хвойных пыльца иногда прорастает на семенной чешуе или приросшей к ней брактее. Приближаясь к покрытосеменным функционально, эти растения морфологически неотличимы от тех растений, которые сохраняют стратегию опыления, свойственную голосеменным. У покрытосеменных совмещается укрытие семян в специальных вместилищах, недоступных для пыльцы, с прорастанием пыльцы на особых органах этих вместилищ — рыльцах. Образующаяся пыльцевая трубка растет в направлении семезачатка, по достижении которого происходит двойное оплодотворение, развитие семени и заключающего его плода. Захват пыльцы рыльцем и двойное оплодотворение — главные диагностические признаки покрытосеменных.

В отличие от большинства голосеменных у покрытосеменных появляется многоапертурная пыльца, сосуды в древесине, обычно обоополые фруктификации, листья со сложным сетчатым жилкованием, составленным жилками нескольких порядков, об-

разующимися в ходе интеркалярного роста листовой пластинки. Многие покрытосеменные травянистые, что пока достоверно установлено лишь у одного голосеменного — *Aethophyllum* (Voltziaceae). Не только рост, но и структура всего тела травянистого растения может быть высоко детерминированной. У голосеменных такая степень детерминации структуры свойственна лишь отдельным органам. Среди покрытосеменных широко развиты разные способы бесполого размножения (вегетативное, апомиктическое и др.), обычного у споровых и не характерного для голосеменных. Они гораздо разнообразнее голосеменных по жизненным формам, многим физиологическим и экологическим особенностям.

Согласно наиболее признанным системам, покрытосеменные делятся на два класса — двудольные (Magnoliopsida, Dicotyledones) и однодольные (Liliopsida, Monocotyledones). Совершенно выдержанных признаков, отличающих один класс от другого, нет. Можно говорить лишь о преобладании определенного признака в одном из классов. Например, для двудольных характерны две семядоли, сетчатое жилкование листьев и число членов околоцветника, кратное пяти, реже четырем. У однодольных чаще всего одна семядоля, листья с параллельным жилкованием и число членов околоцветника, кратное трем. Однако по этим и другим признакам в обоих классах наблюдается очень много исключений. Поэтому отнесение ископаемых родов к однодольным или двудольным, как правило, основывается не на таких обобщенных признаках, а на сравнении с тем или иными представителями современных родов или семейств.

Современные двудольные обычно делятся на семь подклассов, названия которых произведены от современных родов (в прежних системах употреблялись другие названия, отражающие какой-либо характерный признак и помещенные ниже в скобках. При этом надо помнить, что с введением новых названий изменялся объем подклассов).

Это Magnoliidae (многоплодниковые), Ranunculidae, Hamamelidae (сережкоцветные, однопокровные), Caryophyllidae (центросеменные), Dilleniidae, Rosidae и Asteridae, (Compositae, сложноцветные). Подкласс Ranunculidae часто включается в состав Magnoliidae.

Однодольные (класс Liliopsida) выводятся из двудольных и делятся на четыре подкласса — Alismatidae, Liliidae, Cammelinidae и Arecidae. Эти подклассы, как и классы, различаются не идеально выдерживаемыми признаками, а лишь тенденциями в распределении определенных признаков. Magnoliidae включают так называемый ранадиевый комплекс и некоторые другие семейства. Под ранадиевым комплексом понимают группу с хорошо развитым околоцветником, который дифференцирован или нет на лепестки и чашелистики. Эти растения имеют множество тычинок, развивающихся (в онтогенезе) от

периферии к центру (центрипетальные тычинки). Гинецей апокарпный, семезачатки двупокровные (битегмические), красинущеллятные (с массивным нуцеллюсом). В разных семействах встречаются незамкнутые плодолистки и бессосудистая древесина. Характерна одноапертурная пыльца. Перечисленный комплекс признаков считается примитивным для покрытосеменных в целом. Многие считают, что первые покрытосеменные принадлежали раналиевому комплексу и имели крупные одиночные обоеполые цветки с множественными членами околоцветника, большим количеством тычинок и свободных плодолистиков типа листовки. Все эти органы располагались по спирали. Опыление производилось насекомыми. В качестве примерной модели такого примитивного цветка нередко указывают цветок магнолии. Дальнейшая эволюция цветка мыслится в уменьшении числа членов, их срастании, переходе к мугочатому расположению, развитию однополых цветков, образовании различных соцветий, редукции околоцветника и т. п.

Далее подклассы делятся на большое количество порядков и семейств [2, 44]. Характеристика всех этих таксонов здесь не дается. Эта система применима к ископаемым покрытосеменным лишь тогда, когда ископаемые остатки прямо сопоставимы с современным таксоном по изолированным частям без вовлечения всего комплекса признаков, характеризующий данный надродовой таксон. Например, найдены листья, сходные с дубовыми, и ассоциирующие желуди. Тогда уверенно можно говорить о присутствии в данной флоре рода *Quercus*, который принадлежит порядку Fagales подкласса Hamamelidae. Часто подобное сравнение ископаемых остатков с современными формами оказывается слишком ненадежным из-за своеобразия найденных остатков.

В подобных случаях, имея дело с другими высшими растениями, выделяют особые вымершие надродовые таксоны. Тот же путь в принципе возможен и в систематике ископаемых покрытосеменных (но им не пользуются и ограничиваются выделением новых родов, которые по косвенным признакам включаются в современные надродовые таксоны или остаются вне таковых).

Знакомство с древнейшими покрытосеменными, особенно с их фруктификациями и пыльцой, дает возможность увидеть их своеобразие, которое порой вполне достаточно для выделения надродовых таксонов очень высокого ранга, может быть даже самостоятельных классов. По-видимому, большинство меловых покрытосеменных принадлежало вымершим порядкам и семействам, выделить которые еще предстоит.

Поскольку все меловые и многие кайнозойские формы соотносятся с современными семействами с большой долей условности, полезно распределить ископаемые покрытосеменные по специальным паратаксонам надродового ранга, выделенным для дисперсных частей. Система таких паратаксонов успешно

используется в классификации пыльцы ископаемых покрытосеменных. Подобная система была предложена В. А. Красиловым и для некоторых дисперсных листьев.

КЛАССИФИКАЦИЯ ДИСПЕРСНЫХ ЛИСТЬЕВ

Для листьев покрытосеменных особенно характерно сетчатое жилкование. Не случайно, что листья некоторых голосеменных из триасовых и юрских отложений принимались за листья покрытосеменных из-за сетчатого жилкования, а это подтверждало мнение о появлении этих растений в домеловое время. Между тем есть принципиальная разница в сетчатом жилковании голосеменных и покрытосеменных. У последних оно образовано жилками нескольких порядков, т. е. анастомозами связаны более толстые и более тонкие жилки. Концы самых тонких жилок, если они не выходят в края и не сливаются со смежными жилками, слепо оканчиваются в мезофилле ячеек жилкования. У голосеменных анастомозируют жилки одного порядка. В результате каждая ячейка сетки, если она не расположена вдоль средней жилки, оконтурена жилками одинаковой толщины или одинаково сужающимися в направлении края. Такое жилкование известно у тригонокарповых, арбериевых, кейтониевых, беннеттитов, цикадовых и других голосеменных (рис. 42, ч; 44, № 11; 46, в; 47, и; 48, е; 49, б, у, х; 53, з; 54, ж; 56, з, о; 57, р). Только у триасового рода *Furcula* (рис. 57, с, т), сближаемого с пельтаспермовыми, некоторых гигантономиевых (рис. 48, д) и современного *Gnetum* сетчатое жилкование сходно с наблюдаемым у покрытосеменных, особенно ранних: соединяются жилки разного порядка.

Различие в жилковании зрелых листьев голосеменных и покрытосеменных связано с различиями в онтогенезе листовой пластинки. Хотя зависимость архитектоники листа голосеменных от последовательности онтогенетических процессов не изучена, предполагается, что у них она та же, что и у папоротников со сходным, в том числе сетчатым жилкованием. У папоротников в онтогенезе листа наблюдаются две фазы меристематической активности. Апикальная фаза приводит к возникновению черешка и рахиса из апикальной меристемы. Во время маргинальной (краевой) фазы из рядов меристематических клеток по обе стороны от эмбрионального рахиса возникают перышки и их жилки. У простых листьев двудольных с перистым жилкованием наблюдаются три перекрывающиеся фазы. Апикальная фаза короткая и приводит к возникновению небольшого бугорка и прокамбия, который затем даст начало средней жилке. Далее следует короткая маргинальная фаза, когда две краевые меристемы производят эмбриональную листовую пластинку и вторичные жилки, располагающиеся перисто и дифференцирующиеся от оси зачатка к краю. После этого наступает растянутая во времени фаза диффузной интер-

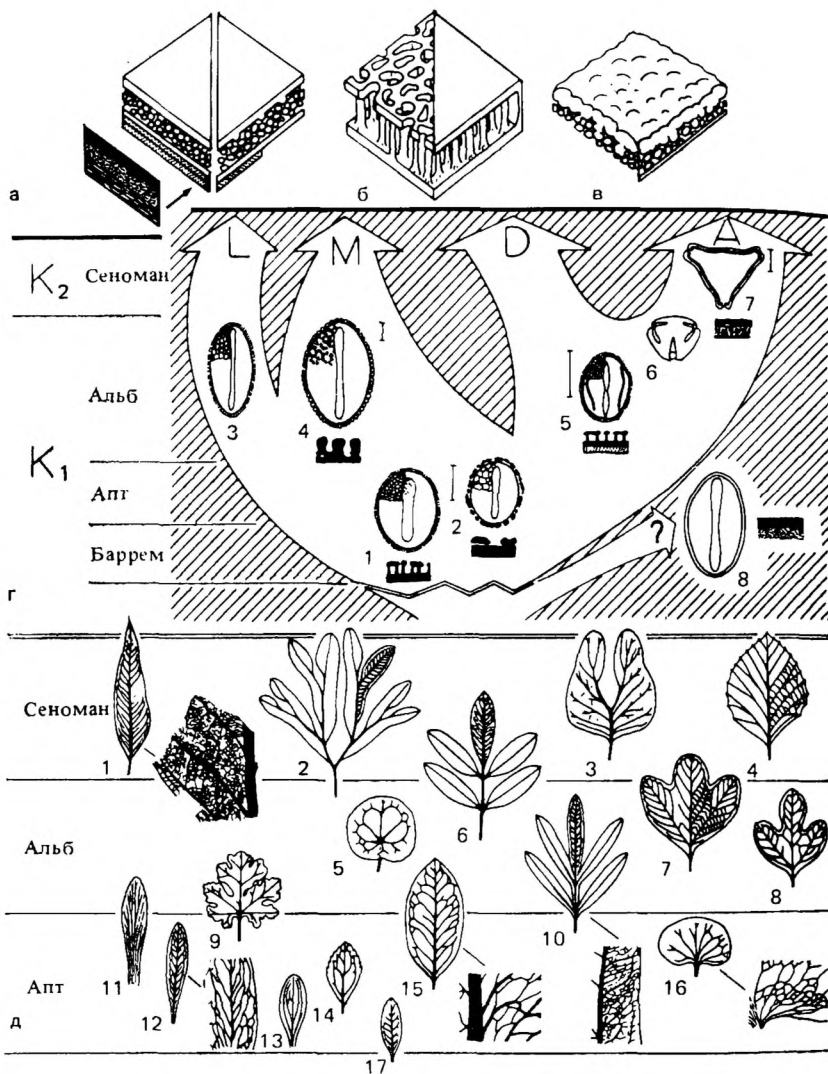


Рис. 69. Пыльца (а—г) и листья (д) древнейших покрытосеменных

а — строение эскины гнетовых, *Eucosmidites* и возможных предков покрытосеменных (левая половина; слева — схема эскины на срезе при изучении с электронным микроскопом), некоторых сержкоцветных, *Rosidae*, *Asteridae* и многих других покрытосеменных (правая половина); б — эскина *Clavatiipollenites* и других покрытосеменных с перфорированным (левая половина) и сплошным (правая половина) покровом; в — некоторые *Magnoliidae* и *Asteridae*; г — распределение пыльцы древнейших покрытосеменных в разрезе (1 — *Clavatiipollenites*, 2 — *Retimonocolpites*, 3 — *Liliaoidites*, 4 — *Stellatopollis*, 5 — *Tricolpites*, 6 — трикольпоратная пыльца, 7 — *Normapollis*; линейка 10 мкм); 8 — современные *Magnoliidae* с зернистой эскиной; L — линия к однодольным, M — линия к *Magnoliidae*; D — линия к наиболее продвинутым двудольным; A — линия к сержкоцветным); д — распределение листьев древнейших покрытосеменных в разрезе (1 — лист типа *Magnoliaephyllum*, ассоциирующей с соплодиями *Prisca reynoldsii* Re t. et Dilch, 2 — дихотомически сложный лист, 3 — *Liriophyllum*, 4 — платаноидный лист, 5 — пальчатый лист *Menispermites*, 6 — пернстосложный лист *Sapindopsis*, 7 — *Araliopsoides*, 8 — *Araliaephyllum*); 9 — *Vitiphyllum*, 10 — перистый лист *Sapindopsis*, 11 — *Plantaginopsis*, 12 — *Rogersia*, 13 — *Acaciaephyllum*, 14 — *Quercophyllum*, 15 — *Ficophyllum*, 16 — *Proteaephyllum*, 17 — лист из нижнего мела Забайкалья

и ассоциирующих органах, можно легко ошибиться в определении современного таксона, поскольку данный тип листьев всегда может оказаться компонентом синтетического типа (см. ниже: «Древнейшие покрытосеменные».)

ВОЗМОЖНЫЕ ПРЕДКИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Литература о происхождении покрытосеменных необозрима, но в своем подавляющем большинстве касается современных таксонов, из сравнения которых делаются попытки вывести наиболее примитивные семейства, по ним составить представление об облике предка, а далее реконструировать возможные филогенетические линии, связывающие этого предка с современными таксонами. Филогенетических схем очень много. Одни схемы монофилетические, помещающие в истоки раналиевый комплекс, другие — полифилетические. В этом случае раналиевому комплексу отводится роль лишь одного из корней покрытосеменных. Филогенетические схемы, основанные преимущественно на анализе современных форм, ниже не рассматриваются. Имеющихся же палеоботанических материалов недостаточно, чтобы предложить сколько-нибудь конкретную филогению таксонов и указать группу голосеменных в ранге порядка, давшую начало покрытосеменным. Поэтому ограничимся знакомством с древнейшими известными покрытосеменными и лишь в общих чертах обсудим вопрос о том, какие голосеменные в принципе могли дать начало покрытосеменным.

Больше всего дискуссий связано с происхождением плодолистика и гинецея в целом. Популярна гипотеза кондуктивного происхождения плодолистика, выводимого из листа, несущего семезачатки (филлосперма или кладосперма). Согласно этой гипотезе, в онтогенезе предка такой лист был сначала заключен в почке в сложенном виде, семезачатками вовнутрь. Эта ранняя онтогенетическая стадия предка и удержалась у взрослых форм первых покрытосеменных. Семезачатки созревали, а лист оставался сложенным вдоль средней жилки. Край листа постепенно преобразовывался в рыльцевую поверхность для приема пыльцы. В качестве возможных предков при этом указывались птеридоспермы с семенами, сидящими на вайях. Приводился пермский род *Archaeocycas* (см. рис. 54, о) (его считали возможным предком и цикадовых). Можно представить, как листовая пластинка *Archaeocycas* разрастается, а семезачатки оказываются спрятанными в подобие листовки.

Сторонники иных гипотез происхождения плодолистика выбирают в качестве прототипа другие ископаемые формы. Если плодолистик считается гомологом купулы, то внимание привлекают имеющие купулу лагеностомовые, в частности, обнаруженная у *Hydrasperma* купула (видимо, тератологическая), в которой помимо семян находились микроспорангии. Происхождение покрытосеменных связывалось также с *Arberiales* (глос-

соптеридами), а исходным типом фруктификации считался гонофилл — присосший к стерильной листовидной брактее семенной орган. Арбериевые казались особенно подходящими на роль предка, поскольку у них, в отличие от других «птеридоспермов», семенные купуловидные органы прикрепляются к верхней поверхности несущего листа (см. рис. 49, в, д—ж), а для многих покрытосеменных характерно как раз адаксиальное размещение семезачатков на плодолистиках. В качестве возможных предков фигурировали также голосеменные с обоеполыми фруктификациями, а именно беннеттитовые и *Irania* (рис. 47, г—ф). Внимание привлекали некоторые лептострбовые с подобием рыльца по дистальному краю капсулы, растения типа *Dirhopalostachys* с укрытыми в капсулах семенами, кейтониевые и некоторые другие ископаемые голосеменные.

Какие голосеменные дали начало покрытосеменным, неизвестно до сих пор. Каждый из предлагавшихся вариантов позволяя объяснить происхождение какой-то группы признаков, не позволяет объяснить происхождение прочих признаков. Например, лептострбовые указывают на возможный путь образования рыльца, но из их семезачатков слишком трудно вывести семезачатки покрытосеменных В. А. Красилов считает, что формирование характерного для покрытосеменных комплекса (синдрома) признаков происходило за счет «вклада» разных групп, между которыми происходил обмен генами неполовым путем, например, за счет вирусной трансдукции. Если этот процесс действительно происходил, то можно ожидать его проявления в становлении не только цветка, но и других органов. Между тем морфология пыльцы и листьев древнейших покрытосеменных дифференцируется достаточно постепенно.

При установлении предка покрытосеменных следует учитывать следующие обстоятельства. Во-первых, некоторые признаки голосеменных оказываются чрезвычайно выдержанными в течение долгой эволюции основных таксонов. Например, среди *Pinopsida* за всю их историю не появилось листьев с сетчатым жилкованием. В классе *Ginkgoopsida* семена прикрепляются к уплощенным семеносным органам только абаксиально. В классе *Gymnosopsida* отмечается повторное образование сетчатого жилкования и почти не отмечается тенденция к расслоению экзины с образованием мешков. С другой стороны, в разных классах голосеменных проявляются некоторые сходные преобразования, приводящие к независимому появлению очень сходных органов. Таково, например, поразительное сходство пыльцы (включая внутриклеточный гаметофит) *Callistophytales* и хвойных, листьев семейства *Cardiolepidaceae* и разных хвойных. Если изложенная выше филогения голосеменных в основных чертах правильна, то многочисленные черты сходства гинкговых с хвойными возникли параллельно.

Следовательно надо не просто искать среди голосеменных формы, сходные с покрытосеменными по выборочным, пусть

даже очень заметным признакам, которые всегда могут оказаться возникшими независимо. Надо попытаться найти у покрытосеменных признаки, особенно хорошо выдерживающиеся у голосеменных в их эволюции и дающие возможность разделения голосеменных на главные группы. Если такие признаки обнаружатся, можно установить, от каких голосеменных они унаследованы.

Как уже отмечалось, в ходе эволюции разных классов голосеменных из всех их признаков наиболее устойчивы типы семян — платиспермический, радиоспермический и вторично-платиспермический. Платиспермические семена всегда бескупульные, а если сопровождаются купулоподобным кладоспермом (вроде воротничка гинкго), то сохраняют главные признаки платиспермии. Вторично-платиспермические семена *Pinopsida* от карбоновых кордаитантовых до современных хвойных неизменно имеют интегумент, возникающий из двух примордиев и васкуляризованный двумя пучками у менее продвинутых форм (дополнительные пучки, если они есть, отходят от главных и расположены в одной с ними плоскости; у более продвинутых форм васкуляризация исчезает). У *Cusadopsida* сохраняется радиоспермия и купула, а у более продвинутых форм — образовавшийся из купулы внешний интегумент.

Учитывая поразительную устойчивость этих признаков семян в филогенетических линиях, можно ожидать, что они удержались и при переходе от голосеменных к покрытосеменным. Можно исключить из числа возможных предков всех *Pinopsida*, филогенетическая независимость которых от покрытосеменных видна по широкому комплексу признаков. Если допустить, что все остальные голосеменные принадлежат *Ginkgoopsida* или *Cusadopsida* (а не какому-нибудь еще неоткрытому классу), то следует сделать выбор между этими двумя классами, проанализировав тип семян покрытосеменных. У них, в отличие от голосеменных, количество интегументов сильно варьирует, иногда даже в пределах рода. Если интегумент один, то нельзя точно указать, какому органу голосеменных он соответствует, а именно: единственному интегументу *Ginkgoopsida*, внутреннему интегументу (васкуляризованному нуцеллусу) *Cusadopsida* или купуле, слившейся с интегументом. В битегмических (с двумя интегументами) семязачатках васкуляризация внешнего интегумента очень разнообразна или отсутствует. Васкуляризация внутреннего интегумента отмечается редко, но если во внутренний интегумент проходит более одного пучка, то они располагаются по кругу, т. е. как у радиоспермических форм. Можно предположить, что покрытосеменным в целом свойственна радиоспермия. Соответственно их предков надо искать среди радиоспермических голосеменных [29]. Тогда всех представителей класса *Ginkgoopsida*, в том числе каллистофитовых, арбериевых, пельтаспермовых, кейтониевых, пентоксилеевых и лептострбовых, уже нельзя рассматривать как возможных

предков. С этим согласуется и уже упоминавшееся абаксиальное прикрепление семян у *Ginkgoopsida*. Покрытосеменные с листоподобными плодолистиками характеризуются адаксиальной (на верхней поверхности) или краевой, но не абаксиальной плацентацией.

Приняв происхождение покрытосеменных от радиоспермических голосеменных, обратимся к мезозойским таксонам последних (лагеностомовые и тригонокарповые, видимо, вымерли до конца палеозоя), из которых известны лишь цикадовые и беннеттитовые. Полиспермы цикадовых могли преобразоваться в плодолистики, тем более, что у цикадовых встречаются краевая и адаксиальная плацентации. Труднее установить преемственность цикадовых и покрытосеменных по строению мужских фруктификаций, типу прохождения листового следа и некоторым другим признакам. Беннеттиты считались предками покрытосеменных, но не удавалось вывести плодолистик из головчатых полиспермов. Однако это затруднение можно преодолеть, если принять во внимание возможность гамогетеротопии (переноса признаков с одного пола на другой), известной у многих животных и предполагаемой у кордаитантовых; плодолистик мог возникнуть путем переноса структуры мужских фруктификаций на женские. Тогда предками покрытосеменных могли быть голосеменные с такими мужскими фруктификациями, которые по общей структуре близки к плодолистикам, но место семезачатков занимают синангии, сорусы или спорангии. Именно таково строение микроспорофиллов некоторых беннеттитовых (рис. 55, з). Мысленно заменив синангии битегмическими семезачатками, можно представить орган, который достаточно сложить вдоль, чтобы получить примитивную листовку. Тогда становятся понятными многочисленные черты сходства покрытосеменных и беннеттитов (парацитные устьица, строение древесины, неслоистая нэкина, присутствие нектарников и др.). Находит объяснение и давно отмечаемое сходство покрытосеменных и гнетовых. Происхождение гнетовых от беннеттитовых считается весьма вероятным. Следовательно, сходство гнетовых и покрытосеменных оказывается связанным с общим происхождением обеих групп от беннеттитовых. Изложенная гипотеза согласуется с общей фитогеографической ситуацией в начале мела. Считается, что покрытосеменные появились в семиаридных районах экваториального пояса, т. е. там, где беннеттиты были обычным компонентом растительности.

ДРЕВНЕЙШИЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ

При определении принадлежности древнейших остатков к покрытосеменным приходится опираться не на сравнение с определенными современными порядками и семействами, а на комплекс признаков, известный среди высших растений только у покрытосеменных. Приходится иметь дело лишь с дис-

персными частями — пыльцой, листьями, плодами, прижизненное сочетание которых большей частью неизвестно. В доальбских отложениях встречены лишь изолированные листья и дисперсная пыльца, причем пыльца появляется в разрезе примерно на ярус раньше листьев, а именно в барреме. Более древних находок достоверных покрытосеменных нет.

Рассмотрим меловые и лишь те более молодые таксоны, которые наиболее существенны для понимания эволюции отдела в целом.

Листья. К листьям покрытосеменных ранее относили триасовые *Furcula* (скорее всего принадлежащие пельтаспермовым; рис. 57, с, т) и *Sanmiguelia* (растение неопределенного систематического положения, возможно относящееся к членистостебельным) и некоторые другие домеловые остатки. Их принадлежность к покрытосеменным сейчас отвергнута. К древнейшим листьям покрытосеменных относится *Dicotylophyllum pusillum* (рис. 69, д, № 17) из нижнего мела (баррема или апта) Забайкалья. Это небольшой ланцетный лист с четкой средней жилкой, доходящей почти до верхушки. Боковые жилки (7—8 пар) слабо изгибаются вверх и не доходят до края. Третичные жилки не видны.

Более полные данные имеются по аптским и альбским листьям, стратиграфическая последовательность которых прослежена на Атлантическом побережье США. Эта последовательность, дополненная данными по другим районам, показана на рис. 69, д. Она привязана к аптскому, альбскому и сеноманскому ярусам. В апте — нижнем альбе пять типов листьев приурочены к низам разреза (зона 1). Листовые пластинки небольшие цельные, жилкование сетчатое, со слабой упорядоченностью вторичных жилок. Ячейки, образуемые вторичными жилками и их ответвлениями, неправильных очертаний и непостоянных размеров. Вторичные и соединяющие их жилки отличаются плохо. Только у рода *Quercophyllum* (рис. 69, д, № 14) край зубчатый, но зубцы размещены неравномерно. У верхушки зубца располагается широкая железковидная площадка. У *Quercophyllum*, *Rogersia* (рис. 69, д, № 12) и *Ficophyllum* (рис. 69, д, № 15) ясно выражена средняя жилка. У *Proteaphyllum* (рис. 69, д, № 16) она менее заметна и намечается тенденция к пальчатому жилкованию, а листовая пластинка почковидная. Если эти листья близки по жилкованию к двудольным (особенно к Magnoliidae), то *Acaciaephyllum* (рис. 69, д, № 13) с длинным оттянутым стеблеобъемлющим основанием можно сравнить с однодольными. Его вторичные жилки, отходящие под острым углом от нижней части средней жилки, изгибаются вовнутрь и следуют в верхушку, где сходятся. Эти листья сравнимы с листьями подкласса Liliidae (обычно наиболее примитивным считают подкласс Alismatidae).

В верхах описываемого интервала среди *Ficophyllum* появляются более крупные листья (длиной до 20 см) с более упо-

рядочным жилкованием. Встречаются листья со сложно расчлененным на лопасти краем (*Vitiphyllum*; рис. 69, д, № 9) и неправильным сетчатым жилкованием. Появляются листья с параллелодромным жилкованием (*Plantaginopsis*; рис. 69, д, № 11). У листьев рассматриваемого интервала черешок нечетко отграничен от листовой пластинки. Вероятно все это были простые листья, а не листочки сложноперистых листьев. Листья *Acaciaephyllum* найдены прикрепленными к побегу по спирали.

Выше в альбе сохраняются некоторые типы листьев зоны 1 и добавляются новые. Один из них включает листья с пальчатым жилкованием, от овально-сердцевидных до щитовидных. Радиальные главные жилки дихотомируют и образуют симметричные петли нескольких порядков. Это роды *Populophyllum* и *Menispermites*, которые гипотетически связываются с *Proteaephyllum* из предыдущего комплекса и сравнимы с современными водными *Nymphaeales*. У них есть длинный черешок, основание от плоского до воронковидного как у плавающих и надводных листьев лотоса (*Nelumbo*). Удерживаются простые листья небольшого и среднего размера с перистым жилкованием, гладким или двоякозубчатым краем. К однодольным, видимо, относится *Alismaphyllum* со стреловидными листьями. Впервые появляются перистые листья (*Sapindopsis*). Сначала листочки четко отделены от рахиса лишь в нижней части листа, а в верхней части они избегают на окрыленный рахис. Еще выше по разрезу появляются типично перистосложные листья с асимметричными в основании листочками, сравнимые с *Rosidae* или *Hamamelidae*. Несколько раньше появляются пальчато рассеченные платаноидные листья (*Araliaephyllum*) с двумя боковыми лопастями и иногда дополнительными лопастями в нижней части крупных лопастей. Вторичные жилки еще не вполне упорядочены, третичные слабые и неравномерно распределены. У разных типов листьев, встречающихся выше по разрезу, жилкование становится все более упорядоченным. В верхах верхнего альба и сеномане все большую роль играют платаноидные листья (рис. 69, д, № 7), появляются листья с вырезанной верхушкой (*Liriophyllum*, рис. 69, д, № 3), глубоко рассеченные на лопасти (*Dewalquea*) и другие типы.

В других районах комплексы того же возраста соответствуют рассмотренным. В среднеальбской флоре Западного Казахстана встречены листья с неравномерным жилкованием, асимметричной лопастностью, щитовидные листья с главными жилками, незакономерно изгибающимися в разные стороны. Позже появляются перистосложные листья типа *Sapindopsis*.

В верхнем мелу разнообразие листьев продолжает увеличиваться — появляются почти все основные типы, характерные для покрытосеменных в целом, с сенона — листья пальм. При этом разнообразии форм удивительно относительное однообразие эпидермальных признаков. Антиклинальные клетки прямые, во-

лоски, если они есть, простые, из немногих клеток, обычны железки, иногда шиловидные, встречаются гидатоды. Устьица большей частью аномоцитные и парацитные. Эпидермальные исследования обычно не подтверждают отнесение верхнемеловых листьев к современным родам. В палеогене определения современных родов нередко подтверждаются ассоциирующими плодами и пылью. Большинство олигоценовых и миоценовых листьев обычно описывается в составе современных родов. Однако своеобразие даже неогеновых листьев иногда недооценивается. Например, Д. К. Фергюсон подверг тщательному анализу эпидермальные признаки миоценовых двудольных из флоры Кройцау (ФРГ) и пришел к выводу, что из 65 видов лишь 29 можно без колебаний относить к современным семействам и лишь 17 — к современным родам. Тот же автор показал, что из более чем 80 ископаемых видов *Laurus*, описанных в литературе, лишь один принадлежит этому роду. Эти выводы заслуживают внимания, хотя и должны быть тщательно проверены на материале других флор.

Дисперсная пыльца. Отличить наиболее примитивную пыльцу покрытосеменных от пыльца голосеменных можно по структуре экзины, изучаемой с помощью электронной микроскопии. У голосеменных нэксина имеет ясную слоистость (рис. 38, № 22, 25, 27; 52, н, с; 69, а [слева]), а у покрытосеменных (рис. 69, а [справа], б, в) она или монолитная, т. е. состоит из одного лишь подстилающего слоя, или двуслойная (верхний слой подстилающий, а нижний соответствует неслоистой эндэксине). Эндэксина покрытосеменных тонкозернистая. В подстилающем слое на разрезах иногда видна «белая линия» — очень тонкая электронно-прозрачная пластинка, которая часто лежит вблизи границы подстилающего слоя и эндэксины. От подстилающего слоя кнаружи отходят многочисленные столбики (колумеллы), образующие столбиковый слой и прикрытые сверху покровом (тектумом); последний сплошной или перфорированный. Пыльца со столбиковым слоем и тектумом называется тектатной (рис. 69, б). Она встречается у очень многих покрытосеменных. Триасовая и юрская тектатная пыльца принадлежит хейролепидиевым (*Classopollis*; рис. 66, к, л). Ее нэксина слоистая, как у прочих голосеменных.

К покрытосеменным относили трехбороздную пыльцу *Eucommiidites*, известную с юры. У нее под тектумом лежит крупнозернистый слой, подстилаемый слоистой нэксиной. Эта пыльца найдена в микростробилах (цикадовых?) и в микропиле изолированных семян и поэтому не могла принадлежать покрытосеменным. По строению сэксины ее сближали с покровосеменными (гнетовыми и др.). Редкие однобороздные зерна с сетчатостолбчатой экзиной обнаружены в верхнем триасе США, но эти зерна лучше сближать с *Eucommiidites*, так как их нэксина толстая и, вероятно, слоистая, и могут присутствовать допол-

нительные борозды. Были сообщения о находке пыльцы покрытосеменных даже в карбоне (*Tetraporina*, *Triporina* и др.), но это оказались оболочки водорослей. Отвергнута принадлежность к покрытосеменным и других домеловых микрофоссилий (*Poroplanites*, *Trifossapollenites* и др.).

Пока нет данных о происхождении тектатной пыльцы с неслоистой нэксиной. Такая пыльца в небольшом количестве появляется в барреме. Наиболее полная стратиграфическая последовательность древнейшей пыльцы покрытосеменных изучена по обоим берегам Атлантики (Габон, Англия, Бразилия, США). Разнообразие пыльцы и листьев увеличивается в разрезе параллельно (рис. 69, г, д). Это лишний раз убеждает в том, что те и другие остатки действительно принадлежат покрытосеменным, хотя прижизненное соответствие типов пыльцы и листьев пока остается неизвестным. В этом отношении интересна ассоциация уже упоминавшегося *Dicotylophyllum pusillum* с пыльцой *Asteropollis* в Забайкалье в отложениях, где другой пыльцы покрытосеменных не найдено. Данная пыльца имеет разветвленную, 3—5-лучевую борозду. Судя по наблюдениям в световой и сканирующий электронный микроскоп, экзина *Asteropollis* тектатная, с крупными перфорациями в тектуме.

В барреме известна только однобороздная пыльца, относимая к нескольким родам. Сначала появляется пыльца *Asteropollis* и *Clavatipollenites* (распространенная наиболее широко) и вскоре *Retimonocolpites*, *Liliacidites* и *Stellatopollis*; лучше всего изучен род *Clavatipollenites* (рис. 69, г, № 1). Это овальные или округлые зерна с отчетливой дистальной бороздой. Нэксина толстая, неслоистая. Хорошо развитый столбиковый слой прикрыт тектумом с перфорациями одного размера по всей поверхности за пределами борозды. Гребни (мури), разделяющие отверстия в тектуме, имеют узловатую поверхность. Во внеапертурной части нэксина, видимо, представлена только неслоистым подстилающим слоем. Нэксина борозды покрыта с поверхности неясными бородавками неправильных очертаний. Подстилающий слой здесь слоистый, а под ним лежит неслоистая эндэксина с внутренней скульптурой. Д. У. Уолкер считает, что по тонкой структуре экзины *Clavatipollenites* и *Asteropollis* очень сходны с современными родами *Ascarina* и *Hedyosmum* семейства *Chloanthaceae*. Тем самым отчасти находит подтверждение точка зрения, высказанная Ж. Ф. Леруа, что *Hedyosmum* — наиболее примитивное современное покрытосеменное.

Род *Retimonocolpites* (рис. 69, г, № 2) имеет гораздо большие отверстия в тектуме, который преобразуется в тонкую сетку с широкими петлями. Мури несут скульптуру из поперечных валиков или шипов. Столбиковый слой почти редуцируется, так что тектум отделяется от подстилающего слоя. В подстилающем слое можно различить белую линию, расщепляющуюся вблизи борозды. Эндэксина есть лишь вблизи борозды

и под ней и имеет зернистую структуру. Такого строения экзина с шиповатым тектумом при отсутствии столбикового слоя неизвестна у современных покрытосеменных и голосеменных. По тонким признакам экзины, наблюдаемым на срезах, этот род близок к однодольным.

К роду *Afropollis* относятся округлые зерна с широкой круговой экваториальной бороздой. Тектум пронизан за пределами борозды отверстиями, образующими сетку. Столбиковый слой отчетливый или отсутствует, экзина довольно толстая.

Род *Stellatopollis* (рис. 69, г, № 4) объединяет эллиптические до почти округлых зерна с сетчатым тектумом. Мури несут головчатые выступы (от 4 до 8 на ячейку) с треугольной, реже округлой, расширенной наверху головкой. Головки выступов, расположенных вокруг одного отверстия, сближены и образуют звездчатую фигуру. Такая экзина называется звездчатой, или кротонидной. На срезах видно, что тектум и его выступы неслоистые, столбики короткие, подстилающий слой неслоистый (возможно слоистый под бороздой), эндэкина очень тонкая или отсутствует всюду, кроме окрестностей борозды, скульптура борозды бугорчатая. Звездчатая экзина известна у современных двудольных (*Euphorbiaceae*, *Buxaceae*, *Thymeleaceae*), а нечто подобное — у однодольных (*Liliaceae*, *Athegospermataceae*), однако считать эти группы филогенетически связанными трудно.

В барреме же, но несколько позже появляется род *Liliacidites* (рис. 69, г, № 3), связываемый с однодольными и отличающийся от *Clavatipollenites* тем, что размер отверстий в тектуме сильно уменьшается на суженных концах зерна. Такая дифференциация экзины известна только у однодольных подклассов *Liliidae* (*Liliaceae*, *Amaryllidaceae*, *Bromeliaceae*) и *Alismatidae* (род *Butomus*).

Рассмотренные роды встречаются и в апте, где к ним добавляются новые морфологические типы. Главное новообразование — появление трехборздных зерен рода *Tricolpites* (рис. 69, г, № 5). Они продолговатые, с довольно отчетливым столбиковым слоем и сетчатой экзиной. Структура экзины примерно та же, что и у *Clavatipollenites*, но есть и отличие — присутствие «белой линии» и хорошо развитая тонкозернистая эндэкина. Полагают, что *Tricolpites* филогенетически связан с *Clavatipollenites*, т. е. трехборздная пыльца выводится из одноборздной, а не развивалась независимо из безапертурной пыльцы, как иногда считали. Другие аптские трехборздные зерна (*Striatopollis*) имеют полосчато-сетчатую структуру. Эта ассоциация сохраняется в нижнем альбе.

В среднем альбе появляются трехборзднопоровые формы, которых становится больше в верхнем альбе (роды *Tricolporopollenites*, *Tricolporoidites*). Детальное строение борозд, пор, а также экзины в целом у этих форм не изучалось. Эта пыльца имеет треугольное или субтреугольное очертание. В верхах

альба появляется многопоровая пыльца. Тот же набор типов пыльцы сохраняется в низах сеномана.

В начале среднего сеномана появляются треугольные формы с порами в углах. Это роды *Complexiopollis* и *Atlantopollis*, относящиеся к группе *Normapolles* (рис. 69, г, № 7), которая широко распространена в раннекайнофитовых (верхнемеловых) палинологических комплексах. Недавно пыльцу *Normapolles* нашли в цветках двудольных, близких к порядку *Juglandales*. В верхнем мелу появляются практически все основные структурные элементы, свойственные пыльце современных покрытосеменных, но о систематической принадлежности дисперсной пыльцы верхнего мела известно мало. Более уверенно различается только пыльца однодольных и двудольных. Современные семейства и роды легче распознаются в палеогеновой дисперсной пыльце, но и здесь число таких таксонов невелико. Некоторые считают, что даже миоценовая пыльца в большей своей части принадлежит вымершим родам или достаточно отличается от пыльцы современных родов, чтобы не использовать их названия.

Фруктификации. Более детально исследованные меловые и отчасти палеогеновые цветки, соцветия, плоды и соплодия дают представление об уровне продвинутой, достигнутом покрытосеменными в определенные эпохи.

Нижнемеловые фруктификации изучены еще недостаточно и не всегда их принадлежность к покрытосеменным очевидна [25]. Род *Onoana* (готерив — апт) описан по округлым плодам (?) с толстой оболочкой, пронизанной каналами. Сходно выглядят плоды семейства *Icacinaceae* (подкласс *Rosidae*), в которое включали *Onoana*. К роду *Phytocene* и тому же семейству относили сеноман-туронские фруктификации, тоже плохо изученные. Род *Kenella* (альб; рис. 70, б) описан по веретенновидным плодам (?) с продольными ребрами и многочисленными шетинками на поверхности. В альбе вместе с листьями *Nelumbites* найдены фруктификации, сходные с плодами *Nelumbo*.

Из нижнего альба США описан плод, который состоит из оси, завершающейся расширением с 6—8 кондупликатными (сложенными вдоль) поперечно исчерченными плодолистиками, раскрывавшимися адаксиальной щелью. Ниже плодолистиков располагаются рубцы, возможно, соответствующие опавшим плодолистикам, частям околоцветника или андроцея. Изолированные плодолистики того же типа были описаны под непригодным названием *Carpolithus curvatus*. Другой плод из того же местонахождения состоит из трех раскрытых плодолистиков, прикрепленных с трех сторон к общей ножке и, возможно, сросшихся у основания. Совместно найдены экземпляры с 3—8 плодолистиками, слившимися у основания. С альба вместе с плагиоидными листьями появляются репродуктивные оси, несущие большое количество головок, сходных с соцветиями платана. Детали их строения не изучены.

Род *Caspiocarpus* (средний альб) включает верхушечные метелчатые соплодия, венчающие плоские желобчатые стебли с черешковыми пальчатонадрезанными листьями (типа *Cissites*). Базальные ветви соплодия в виде сложных кистей, остальные ветви — короткие кисти со спирально расположенными плодиками (около 10) — листовками, раскрывающимися вдоль брюшного, а в дистальной части и вдоль спинного шва. В плодиках до четырех (расположенных в два ряда) анатропных семезачатков с продольным швом. Интегумент тонкий, двойной. Внешний интегумент длиннее внутреннего. Микропиле короткое, халаза широкая. По строению плодиков и семезачатков род ближе всего к *Ranunculales*.

К роду *Archaeanthus* (сеноман: рис. 70, ж—и) отнесены плоды, состоящие из длинной оси с плодолистиками, расположенными по спирали и снабженными ножкой. Плодолистики раскрывались по спинному шву, сопровождавшемуся утолщением стенки. Семена мелкие и, судя по их положению, плацентация была субмаргинальной. Плоды этого вида трактуются как многолистовки. Ниже плодолистиков на оси есть два яруса плотно расположенных рубцов. Рубцы верхнего яруса, вероятно, принадлежат тычинкам, а нижнего — членам околоцветника (тепалиям). Ассоциирующие листья (*Liriophyllum*) крупные, цельнокрайние, двулопастные, с толстой средней жилкой и черешком. Вторичные жилки отходят от средней перисто, причем две апикальные жилки проходят вдоль краев осевой вырезки в ее нижней части.

Фруктификация рода *Prisca* (рис. 70, в—е) — это кисть из прикрепленных в очередном порядке расставленных вытянутых многолистовок. Каждая многолистовка состоит из тонкой оси, нижняя часть которой служит ножкой, а верхняя — рецептакулом для многочисленных тесно сидящих листовок, расположенных по спирали. Плодолистики кондупликатные, с субмаргинальной плацентацией. Семезачатки ортотропные с двумя тонкими интегументами. Судя по размерам зрелых и недоразвитых листовок, их рост завершался к моменту опыления, что свойственно многим ископаемым голосеменным из классов *Ginkgoopsida* и *Sucadopsida*, но не покрытосеменным. Какой-либо специализации рыльцевой поверхности не наблюдается, в том числе и вблизи адаксиального шва. Лишь на внутренней поверхности листовок вблизи семезачатков найдены рудиментарные папиллы. Каждая многолистовка подстилалась короткой брактеей со стеблеобъемлющим основанием, острой верхушкой и сетчатым жилкованием. На оси незрелых экземпляров найдены не вполне четкие следы околоцветника. Ассоциирующие листья (*Magnoliaephyllum*; рис. 69, д, № 1) простые, цельнокрайние, узкоовальные до ланцетных, с брохидродромным жилкованием.

В сеномане встречены также изолированные органы, сравнимые с околоцветником и описанные как *Calycites* (рис. 70, а).

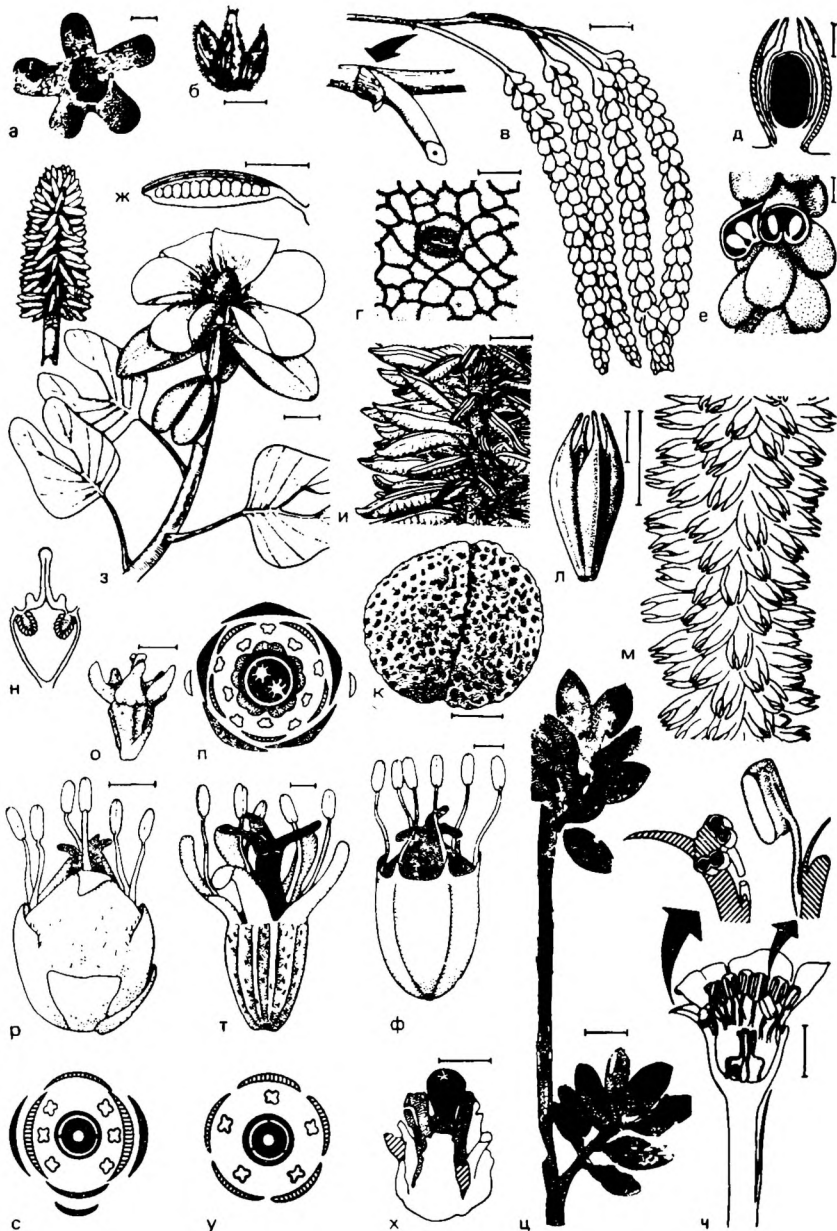


Рис. 70. Органы размножения покрытосеменных

Альб (в), сеноман (а, в—м), сенон (н—х), маастрихт (ц), эоцен (ч); Северная Америка (а, в—м, х, ч), бассейн Колымы (б), Швеция (н—ф), бассейн Амура (ц); а — *Calycites parvus* Newb., орган, сходный с чашечкой; б — плоды *Kenella harrisi* S a m u l; в—е — *Prisca reynoldsi* Re t. et D i l s c h., ветвь с соплодиями (в), устьице на ножке соплодия (г), семезачаток, внешний интегумент застряхован (д), часть соплодия (е); ж—и — *Archaeanthus linnenbergeri* D i l s c h e r et S t a n e, схема листовки (ж), побег с цветком и зрелое собрание листовок (з), часть собрания листовок (и); к—м — сережко-

Они радиально-симметричные, состоят из 4—6 лопастей, слившихся у основания, иногда двураздельных.

В сеномане США найдена сержковидная мужская фруктификация (рис. 70, к—м). Ось густо покрыта тычинкоподобными органами с четырьмя пыльниками в каждом. Пыльца однобороздная, типа *Retimonocolpites*. Общим обликом эта фруктификация больше похожа на микроспороклады голосеменных. В этих же отложениях найдены небольшие актиноморфные цветки. Пять лепестков чередуются с пятью чашелистиками. Пять тычинок сидят против лепестков, тычиночная нить прикреплается у основания лепестка. Гинецей сложен кольцом прижатых друг к другу плодолистиков и сходен с плодами, описанными из мела и палеогена под названием *Nordenskiöldia*. Д. Ф. Бэзингер и Д. Дильчер, открывшие эти цветки, полагают, что они могли принадлежать предкам Hamamelidales и Rosales.

Несколько родов описали Э. Фрийс и А. Скарби по изолированным цветкам из верхнего мела (сенона) Швеции. Род *Scandianthus* (рис. 70, н—п) близок к порядку Saxifragales. Это мелкие актиноморфные цветки, подстилаемые двумя брактеелями. Околоцветник сложен пятью лепестками и пятью чашелистиками. Тычинок 10, они расположены в два цикла. Гинецей образован двумя слившимися плодолистиками. Завязь нижняя, две апикальные латеральные плаценты с многочисленными семезачатками. Роды *Caryanthus* (рис. 70, р, с), *Manningia* (рис. 70, т, у) и *Antiquocarya* (рис. 70, ф) близки к современным Juglandales по общей организации и различаются по количеству членов и симметрии цветков. Все цветки эпигинные и обоеполые. В пыльниках найдена пыльца типа Nornapolles. Из кампана США описан еще один тип обоеполого цветка с пятичленным околоцветником и гинецеем из пяти сросшихся плодолистиков (рис. 70, х).

В верхнем мелу и палеоцене широко распространен род *Nyssidium* (рис. 70, ц), относимый к Hamamelidae. Это метельчатые (плейохазимальные) соплодия с длинной осью, несущей в чередующемся порядке боковые кисти, каждая из которых состоит из 8—14 сидящих по спирали плодиков. Один из них венчает кисть. Плодики эллиптические, парные, брюшной шов сопровождается утолщением. Ассоциирующие листья принадлежат *Trochodendroides*.

К роду *Tricolpopollianthus* (даний) принадлежат головчатые мужские соцветия, состоящие из тычиночных цветков на довольно массивном ложе. Дистальная часть тычинок рас-

видное собрание синангнев (м), пыльца из него (к) и синангий (л); н — плацентация у *Scandianthus*; о — *S. costatus* Friis et Skarby, цветок с сильно выступающими чашелистиками и брактеелей внизу; п — диаграмма цветка *Scandianthus*; р, с — реконструкция (р) и диаграмма (с) цветка *Caryanthus*; т, у — реконструкция (т) и диаграмма (у) цветка *Manningia crassa* Friis; ф — *Antiquocarya*; х — цветок неопределенного систематического положения; ц — соплодия *Nyssidium arcticum* (Heer) Pilinska; ч — *Paleorosa similkameensis* Bas.; лнейка 3 см (а), 1 см (б, в, ж, н, м, ц), 1 мм (а, е, л, х, ч), 0,5 мм (о), 200 мкм (д, р, т, ф), 20 мкм (г), 5 мкм (к)

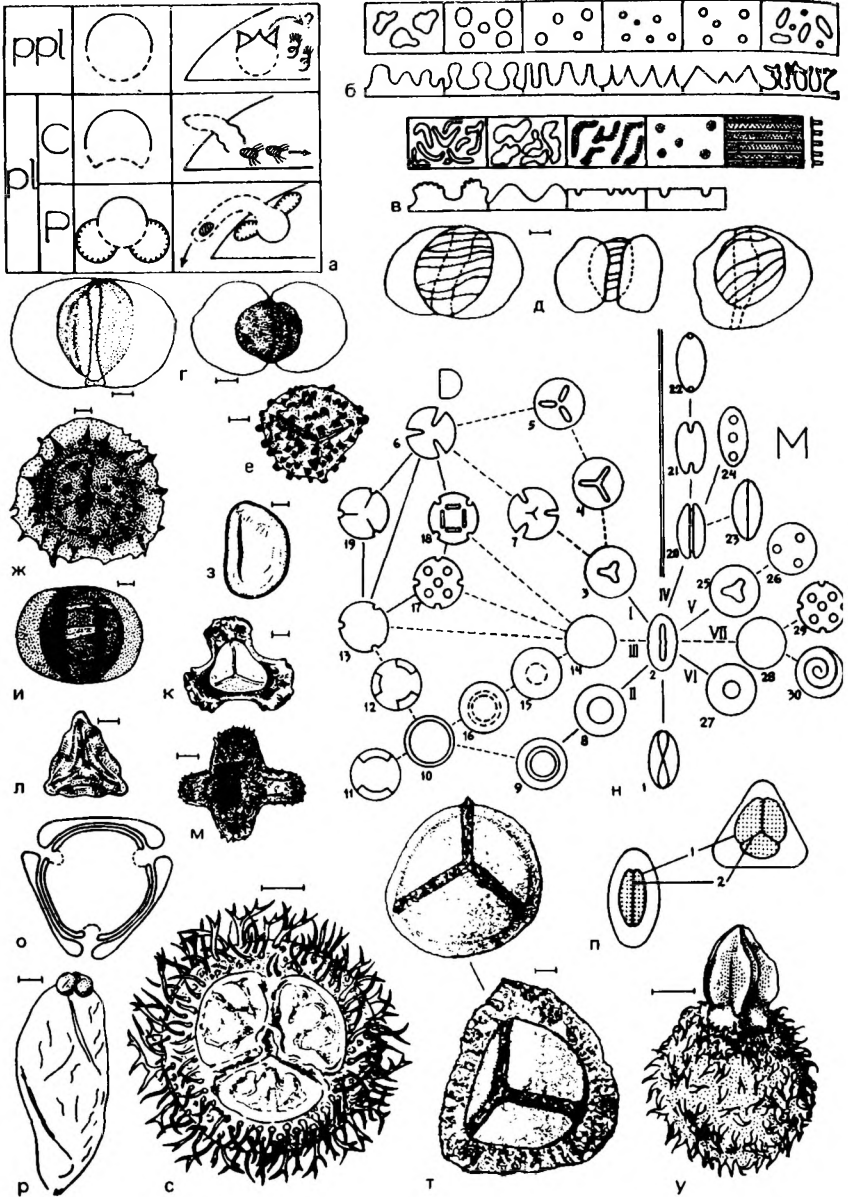


Рис. 71. Миоспоры и мегаспоры

а — различные предпыльца (ppl) и пыльцы (pl) *Cycas* — типа (C) и *Pinus* — типа (P), пунктиром показана проксимальная сторона, сплошной линией — дистальная; (слева строение зерен, справа прорастание зерен в семезачатке); б, в — рельеф экзины в плане и в разрезе; б (слева направо) — бородавки, пестики, столбики, шипы, конусы, капилли; в (слева направо) — гребни, руги (морщинки), червячки, фовеолы (ямки), ребра (рубчики); г — квазисахкатная пыльца разного типа из микроспорангия *Permothecha veticasporoides* E s a u l., G o m. et S. M e u e p (Cardioleridaceae), слева — нормальное зерно, справа — aberrантное, верхняя перья, европейская часть СССР; д — изменчивость ребристой квазисахкатной пыльцы в микроспорангии *Arbertella vulgaris* (Arberia-

ширена и образует щиток с листовидной верхушкой. Пыльцевые мешки прикреплялись к двум ребрам связника. Пыльца сферическая, в полярном положении трехлопастная, в экваториальном — эллиптическая, трехбороздная. Эти соцветия ассоциируют с платановидными листьями и похожи на тычиночные головки платанов, но по строению пыльцы ближе к *Namatelidaceae*. В датских отложениях встречены и женские соцветия, очень сходные с платановыми. Тот же возраст имеют наиболее древние остатки плодов осок в характерных мешочках.

Способ опыления меловых цветков неизвестен. Исходя из мелких размеров пыльцы и строения экзины полагали, что уже раннемеловые покрытосеменные были энтомофильными. Более вероятно, что однополые раннемеловые цветки, собранные в кистевидные, метельчатые и сережковидные соцветия, были анемофильными. Вообще же однозначной зависимости способа опыления от размеров пыльцы и строения экзины не существует.

Большое количество фруктификаций покрытосеменных происходит из эоцена. Почти все они принадлежат вымершим родам, а часть — вымершим семействам. Так, в эоценовых «лондонских глинах» лишь 30—35 % семян и плодов можно было отнести к современным родам. Цветки лишь очень редко уверенно включаются в современные роды (например, *Cinnamotum* и *Quercus* в янтарях Прибалтики, принадлежащих верхам эоцена или низам олигоцена). К числу вымерших родов относятся *Trianthera*, *Adenanthemum*, *Sahnianthus*, *Sahnipushpan*, *Eokachyra*, *Combretanthites*, *Eomimosoidea* и др. Хорошо изучены петрифицированные цветки рода *Paleorosa* (средний эоцен; рис. 70, ч).

Эоценовые цветки (как и листья, пыльца, плоды и семена) обычно удается сблизить с определенными современными семей-

les), верхняя пермь, Индия; e — *Raistrickia grovensis* J. M. Schopf, карбон, США; ж — *Kraeuselisporites cuspidatus* Walthe, нижний триас, Австралия; з — *Laevigatosporites*, карбон Евразийской области; и — *Taeniaesporites*, нижний триас, Австралия; к — *Triparitites incisoritilobus* (Naum.) Pot. et Kr.; л — *Gleicheniidites*, нижний мел, Англия; м — *Aquilapollenites attenuatus* Fupk, маастрихт, США; н — преобразование апертур пыльцы у двудольных (D) и одидольных (M), I—VII — основные направления преобразований исходного типа. 1 — предковый однобороздный тип, 2 — исходный однобороздный тип, 3—30 — производные организации пыльцы (3, 4 — трихотомосулькатная, 5 — дистально трикольпчатая, 6 — трикольпчатая, 7 — трихотомосулькатная + трикольпчатая, 8 — дистально монопоратная, 9 — дистально оперкулярная, 10 — экваториально зонокольпчатая, 11 — экваториально дикольпчатая, 12 — экваториально трикольпчатая, 13 — экваториально трипоратная, 14 — инапертуратная, 15 — проксимально монопоратная, 16 — проксимально оперкулярная, 17 — перипоратная, 18 — перикольпчатая, 19 — трикольпчатая, 20 — моносулькатная, 21 — дикольпчатая, 22 — дипоратная, 23 — меридионально зонокольпчатая, 24 — дистально меридионально трипоратная, 25 — трихотомосулькатная, 26 — дистально субэкваториально трипоратная, 27 — дистально монопоратная, 28 — инапертуратная, 29 — перипоратная, 30 — спирапертуратная); о — схема одного из типов пыльцы группы *Notopollis* (род *Trudopollis*); п — общие признаки однолучевой и трехлучевой спор (1 — курваты, 2 — лезура, или щель разverzания; контактные площадки показаны крапом); р — у — мегаспоры [р — *Custospores*, на верхушке — три абортивные мегаспоры тетрады, средний карбон, США; с — *Setosisporites*, трихом нет на контактной площадке, в месте соединения лучей небольшая гула, средний карбон, Пур; т — *Triletes brassertii* S'tach et Zep'td, целый экземпляр (викула) и тело, от которого отделилась оторочка, карбон, Западная Европа; у — *Lagenicula crassiaculeata* Zep'td с крупной гулой, там же]; линейка 100 мкм (р—т), 10 мкм (г—м, у)

ствами. Иногда в строении цветка сочетаются признаки близких семейств одного порядка. Например, у *Sahnianthus* сочетаются признаки семейств Lythraceae и Sonneratiaceae одного порядка Myrtales. Здесь, таким образом, снова встречаемся (как и у хвойных) с синтетическими типами. Среди эоценовых цветков преобладают обоеполые, с хорошо развитым околоцветником, чаще всего двойным. Почти все цветки актиноморфные, реже билатерально-симметричные, что отражено в некоторой разнице в размерах лепестков. Еще реже цветки отчетливо зигоморфные. Число членов околоцветника небольшое (3—6), лепестки большей частью свободные или немного сросшиеся у основания. Известны цветки с венчиком, сросшимся в нижней половине в трубку, причем наиболее узкая часть венчика расположена сразу над завязью. У некоторых цветков андроцей редуцирован до двух тычинок. Встречаются и сережковидные соцветия. Судя по морфологии цветка, эоценовые покрытосеменные были как анемофильными, так и энтомофильными. Их возможные опылители — жуки, двукрылые, перепончатокрылые, бабочки. Типы цветков, ассоциирующие с другими опылителями, в эоцене не известны. Нет цветков со следами высокой специализации, свойственной, например, орхидным и сложноцветным (отнесение к орхидным рода *Protorchis* из эоцена оспаривается). Сложноцветные появились лишь в олигоцене.

Среди фруктификаций мела и палеогена так и не найдены такие, которые бы подтверждали примитивность всего синдрома признаков «раналиевого комплекса» [25]. Из «кодекса примитивности», опирающегося на раналиевый комплекс, палеоботанические документы подтверждают примитивность монокольчатой пыльцы и эволюционные линии от такой пыльцы к трехборздовой и далее к трехборзднопоровой, трехпоровой и многопоровой (рис. 71, н). Подтверждается примитивность двухпокровных семезачатков по сравнению с однопокровными, листовок по отношению к другим типам плодов, актиноморфных цветков по отношению к зигоморфным. Образование обоеполых цветков и синкарпного гинецея, видимо, завершилось к концу раннего мела, зигоморфных цветков в эоцене и многолепестных — в олигоцене.

Синтетические типы, объединяющие признаки разных родов одного семейства, описаны даже из олигоцена. Например, род *Fagopsis* (семейство Fagaceae) по пыльце близок к *Fagus*, *Quercus* и *Trigonobalanus*, по строению тычиночных соцветий — к *Fagus*, а по строению купулы и орешка — к *Castanea*, *Castanopsis* и *Lithocarpus*. Если учитывать ассоциации разных органов, встречающихся в захоронениях, то можно предположить, что отдельные современные семейства появились в позднем мелу. Эоценовые покрытосеменные не более, чем на треть состояли из современных родов. С миоцена преобладают современные роды. Прослеживание в разрезе пыльцы современных семейств и родов, приводит к таким же выводам [31].

ПАЛЕОПАЛИНОЛОГИЯ

Все виды микрофоссилий с органической оболочкой (органо-стенных), извлекаемых из породы палинологическими методами (мацерация в кислотах и щелочах, сепарация тяжелыми жидкостями), называются палиноморфами. Это споры и пыльца, акритархи, динофлагелляты, мелкие плодовые тела грибов и др. Дисциплину, изучающую палиноморфы, называют палеопалинологией или просто палинологией. Некоторые палиноморфы рассматривались в других главах. В настоящей главе речь пойдет о тех разделах палинологии, которые теснее всего связаны с исследованиями морфологии, систематики и эволюции высших растений. Прочие сведения о палинологии можно найти в обзорной литературе [7, 14, 17, 37—39].

Палинология давно стала самостоятельной дисциплиной, что привело и к отрицательным последствиям, в частности, к отрыву от других областей палеоботаники и ботаники, хотя данные, полученные при изучении макрофоссилий, помогают правильное интерпретировать палеопалинологические наблюдения, выявить систематическое положение дисперсных миоспор, определить диапазон изменчивости миоспор внутри таксонов, выявить параллелизм миоспор разных таксонов, часто вводящий в заблуждение.

НЕКОТОРЫЕ ПОНЯТИЯ И ТЕРМИНЫ

Рассмотрим некоторые морфологические особенности спор и пыльцы, большое таксономическое значение которых выявилось сравнительно недавно и поэтому нашло отражение не во всех специальных руководствах. Кратко остановимся также на понятиях и терминах, по-разному трактуемых в литературе.

Миоспоры. На ископаемом материале не всегда удается отличить споры от пыльцы и предпыльцы, микроспоры от мегаспор и изоспор. Поэтому в палеопалинологии широко используется термин «миоспоры», соответствующий изоспорам homosporных растений, микроспорам heterosporных растений, мелким мегаспорам (когда соответствующие им микроспоры неизвестны), предпыльце и пыльце. Условно принимается, что миоспоры имеют размер меньше 20 мкм (особого биологического смысла этот размер не имеет; он определяется размером ячеек в стандартных ситах и используемой техникой приготовления препаратов).

Предпыльца. Переход от споровых растений к голосеменным сопровождался сменой во времени и месте прорастания спор. У споровых известно прорастание спор в спорангиях (у зиго-

птеридиевого *Biscalitheca* образовывалось до 10 клеток), но чаще оно происходит вне их, причем прорастание проксимальное, т. е. со стороны щели разверзания, обращенной вовнутрь тетрады. Лишь в редких случаях у споровых (некоторые папоротники семейств *Osmundaceae*, *Loxogrammaceae*, *Polypodiaceae* и *Orhioglossaceae*) наблюдается биполярное прорастание — с проксимальной и дистальной сторон. У папоротников намечаются и экваториальные апертуры. Из споры развивается свободноживущий гаметофит. Редуцированный гаметофит наиболее продвинутых голосеменных образуется еще в микроспорангии и остается в ненарушенной оболочке микроспоры. Внутриклеточные гаметофиты наблюдались в пыльце каллистофитовых (рис. 42, м). Правда, нередко за клетки гаметофита (проталлиальные) принимались складки смятия экзины (у кордаитантовых и беннеттитовых) Лишь в семезачатке микроспора прорастает и образует пыльцевую трубку, доставляющую спермии к архегониям. Микроспоры с заключенным внутри гаметофитом и первично дистально расположенной апертурой для прорастания называются пыльцой. У покрытосеменных прорастание не обязательно связано с дистальной стороной, а происходит через любую из апертур (борозду, борозду-пору, пору), которые, однако, считаются производными дистальной апертуры (борозды). Экваториальные вздутия некоторых покрытосеменных (например, верхнемелового *Pemphixipollenites*), видимо, предшествовали экваториальным порам.

Приобретение семян не было синхронизовано с переходом от типичных спор к типичной пыльце. У лагеностомовых и некоторых других примитивных голосеменных нет следов дистальной апертуры, а есть проксимальная однолучевая или трехлучевая щель (рис. 51, а, д, у; 52 р), совершенно такая же, как и у папоротников. Очевидно, прорастание было проксимальным. Сочетание проксимального прорастания (как у спор) с проникновением микроспор в семезачаток (как у пыльцы) лежит в основе понятия предпыльцы. Надежных морфологических признаков оболочки, позволяющих отделить споры от спороподобной предпыльцы среди дисперсных миоспор, нет. Можно только исходить из принадлежности данных миоспор определенным растениям — споровым или примитивным голосеменным.

У цикадовых и *Ginkgo* пыльца прорастает с двух сторон (рис. 71, а[С]). С дистальной стороны выпускается пыльцевая трубка, но она выполняет лишь гаусториальную функцию, т. е. она внедряется в стенку нуцеллуса и абсорбирует воду и питательные вещества. Освобождение сперматозоидов происходит с противоположной (проксимальной) стороны, где нет никакой апертуры. Возможно так же было у многих ископаемых голосеменных, микроспоры которых внешне выглядят как настоящая пыльца. Косвенные свидетельства дают ультратонкие срезы экзины. До их применения предпыльца *Monoletes*, принадлежащая тригонокарповым, описывалась как пыльца с не-

определенной полярностью. Исследования с трансмиссионным электронным микроскопом показали, что экзина сложена ла-меллярной нэксиной и альвеолярной сэксиной. У *Dolerotherca* и *Aulacotherca* вдоль проксимальной щели на более ранних ста-диях онтогенеза нэксина была сильно утолщена в виде тре-угольного гребня, обращенного к поверхности, а сэксина в этом месте почти выклинивалась. Затем в ходе онтогенеза нэксина под гребнем резорбировалась и образовывалась узкая щель (рис. 52, н). С дистальной стороны есть две борозды (рис. 52, л, м), вдоль которых сэксина выклинивается, но утонения нэксины в этом месте нет. У *Codonotherca* и *Rhetino-therca* (?) нег проксимальной щели в строении как нэксины, так и сэксины. Дистальная сторона несет две борозды, отмеченные выклиниванием сэксины и иногда утолщением нэксины. Воз-можно, что на этих родах виден переход от проксимального прорастания к дистальному. Неизвестно, с какой стороны об-разовывалась пыльцевая трубка (если она вообще была), ка-кими были гаметы (сперматозоидами или спермиями) и как они доставлялись к архегониям.

Переход от проксимальной апертуры к дистальной описан у карбоновых кордаитантовых. У каллистофитовых наблюда-ется смена зерен с дистальной бороздой и изредка встречаю-щейся проксимальной щелью (средний карбон) зернами без проксимальной щели (верхний карбон). Пыльцевая трубка вы-ходила с дистальной стороны (рис. 42, о).

Известно несколько типов предпыльцы. Это радиально-сим-метричные округлые зерна лагеностомовых (*Feraxotherca*, *Te-langiopsis*), части пахигестовых (*Potonia*) и других примитив-ных форм. Ко второму типу относится билатерально-симметрич-ная пыльца типа *Monoletes* (см. выше). Третий тип охватывает каватную (псевдосаккатную) предпыльцу примитивных голо-семенных (*Paracalathioops*, *Simpliotheca* и др.) и некоторых три-гонокарповых (*Parasporotherca*). Четвертый тип включает меш-ковые и квазисаккатные зерна с функционирующей прокси-мальной щелью и без следов дистальной апертуры. Намечаются и иные типы. Смена полярности прорастания произошла неза-висимо в разных группах голосеменных и в каждой нельзя про-вести четкую грань между пыльцой и предпыльцой.

Стратификация оболочки миоспор. В ископаемом состоянии сохраняется не вся оболочка. Лишь в исключительных случаях сохраняется внутренний слой — интина, состоящий преимуще-ственно из целлюлозы. Остальные слои слагают экзину и со-храняются хорошо, так как они состоят из спорополленина, органического полимерного вещества, устойчивого к воздей-ствию окисляющих и выщелачивающих веществ. Химический состав разных слоев у разных растений варьирует, что отра-жено в отличиях сохранности, оптической и электронно-опти-ческой плотности. Оболочки миоспор некоторых растений со-храняются очень плохо (например, лиственницы, осины, тополя

и др.). Может происходить дифференциальное сохранение слоев, их разделение при захоронении (например, тело может выпадать из мешкового зерна и захороняться отдельно от мешка).

Существует множество схем стратификации оболочки мiosпор (ниже приняты схемы, наиболее широко применяемые в современной литературе, особенно по электронно-микроскопическим методам исследования мiosпор). При сопоставлении слоев у разных растений учитываются плотность оболочек, их относительное положение, внутреннее строение, химический состав. Рассмотрим сначала стратификацию оболочек пыльцы голосеменных и покрытосеменных. На электронно-микроскопических фотографиях поперечных срезов над интиной располагается экзина. Ее нижний слой — эндэкзина. Он неслоистый или имеет ламеллярную (слоистую) текстуру. Выше лежит трехслойная эктэкзина. Ее нижний слой (подстилающий) неслоистый, как и верхний слой (тектум, или тегиллюм), иногда пронизанный порами. Средний слой (эндосэкзина) бывает трех типов: а) гранулированный, состоящий из многочисленных слипшихся зерен, б) ячеистый, или альвеолярный, причем ячейки могут быть со стенками и просветами разной относительной величины и разной ориентировки, ячейки могут соединяться порами, в) столбчатый, или колумеллярный, состоящий из столбиков, которые соединяют подстилающий слой с тектумом. У покрытосеменных разрастание пор может приводить сначала к сетчатой структуре тектума (семитектатная экзина), а затем к его редукции (интектатная экзина), когда столбчатый слой обнажен. Гранулированный и ячеистый типы связаны переходами. Если не удастся разграничить эндэксину и подстилающий слой под световым микроскопом, эти два слоя объединяются под названием экзины, а столбчатый слой и тектум — сэкзины. Когда эндэкзина отсутствует, под экзиной понимают только подстилающий слой. При отсутствии экзины под тектумом может быть лишь один, например, гранулированный слой. У многих голосеменных и покрытосеменных экзина может нести скульптуру (рис. 71, б, в), от которой следует отличать мелкие зерна, иногда шиповатые, откладывающиеся на поверхность экзины после ее формирования и относимые к перине. Эти зерна (орбикулы, или тельца Убиша) иногда сливаются и покрывают большие участки экзины. В местах скопления с ними ассоциируют тонкие мембраны, которые, как сами орбикулы, очевидно, имеют тапетальное происхождение (рис. 52, н).

Споры птеридофитов сильно различаются по внутреннему строению оболочек, но в палеоботанической систематике эти отличия используются мало. Для элементов скульптуры спор птеридофитов применяются те же понятия и термины, что и для пыльцы. У многих из птеридофитов периспорий образует сплошной покров и несет скульптуру из ребер, складок, выростов и т. д. Собственно экзина бывает однослойной и гомоген-

ной или состоит из нескольких слоев различного строения (ламельлярного, гранулированного, гомогенного).

Кава, квазисаккус, мешок. У многих растений оболочка расслоена и образует полость. У птеридофитов слои, между которыми образуется полость, называют по-разному. Обычно указывается, что полость разделяет эндэксину и эктэксину. Иногда употребляют соответственно термины нэксина и сэксина, интэксина и экзоэксина и др. Споры с полостью, принадлежащие птеридофитам и примитивным голосеменным, чаще всего называют каватными, а саму полость — кава (рис. 38, № 1). От кавы не всегда легко отличить экваториальную дисковидную оторочку без внутренней полости, образованную перинией или эксиной. В таком случае оторочку называют по-разному в зависимости от толщины и поперечного профиля: пленчатую широкую оторочку — зоной, более узкую и толстую — цингулюмом и т. п. [17]. Кава появилась независимо у разных птеридофитов, а именно у некоторых плауновидных (*Selaginella*, *Spencerites*, *Endosporites*; рис. 13, щ—э) и прогимноспермов (*Protopteridiales*, *Protopityales*; рис. 34, к, л); у последних кава прикрепляется к телу лишь проксимально выше экватора.

До недавнего времени микроспоры голосеменных чаще всего квалифицировались как пыльца и подразделялись на два типа — безмешковую и мешковую. Считалось, что мешковая пыльца имеет строение примерно того же типа, что и у сосны. Расслоение эксины происходит между нэксиной и сэксиной, так что альвеолярный слой остается на внутренней поверхности мешка и придает ему внутрисетчатую структуру, а подстилающий слой слагает поверхность тела (рис. 38, № 26; у каватных форм поверхность тела сложена эндэксиной). Учитывая общие филогенетические представления можно было выводить мешковую пыльцу из каватных спор прогимноспермов. Изучение срезов ископаемой пыльцы с трансмиссионным электронным микроскопом показало, что многие роды дисперсных микроспор, считавшихся мешковыми, в действительности не имеют мешков в виде полос (рис. 38, № 23). Сначала это было показано на родах *Lueckisporites*, *Strotersporites*, *Inferpollenites*, *Parillinites*, *Ovalipollis*, *Polarisaccites*, *Triadispora*, *Jugasporites*, *Podosporites*, *Parvisaccites* и *Guttulapollenites* из перми и триаса Западной Европы, а затем на родах *Cannanoropollis*, *Plicatipollenites*, *Platysaccus*, *Protohaploxypinus* и *Striatopodocarpites* из верхнего палеозоя Австралии. То образование, которое под световым микроскопом имеет облик мешка (рис. 44, № 1, 4—9, 11; 46, х; 47, о; 49, л; 58, ш; 59, м; 63, е, о, ш, э; 67, ж; 71, г, д, и) и так описывалось палинологами, сложено губчатой массой эксины с многочисленными небольшими полостями неправильной формы, ориентированными или в беспорядке, или радиально. Губчатая масса, сопоставимая с альвеолярным слоем сэксины, покрывает тело со всех сторон, утоняясь с проксимальной и дистальной сторон. Если проксимальная сторона

несет ребра (рис. 38, № 22), то они тоже сложены губчатой массой, сходящейся на нет в бороздах между ребрами. Губчатая масса утоняется или исчезает в области дистальной апертуры.

Имитирующие мешок скопления губчатой массы были названы протосаккусом, а соответствующие миоспоры протосаккатными. Эти термины этимологически неудачны, поскольку протосаккатная структура не всегда филогенетически предшествует мешковой. Поэтому лучше использовать термины «квасисаккус» и «квасисаккатный». Можно легко представить резорбцию альвеол внутри квазисаккуса и образование настоящего мешка. У *Taeniaesporites* (al. *Lunatisporites*) *noviaulensis* (триас) толстый альвеолярный слой образует широкие ребра сэскины на проксимальной стороне, как у квазисаккатного пермского рода *Lueckisporites*, но есть крупные полости в обоих мешках. При этом наружные стенки мешка еще довольно толстые и на больших участках больше похожи на губчатую массу квазисаккуса, чем на тонкостенные альвеолы современных хвойных. У *Felixipollenites macroreticulatus* из среднего карбона альвеолярный слой с тонкими стенками закрывает проксимальную и дистальную стороны, но полость в мешке крупная. Внутри мешка на теле сохранился тонкий альвеолярный слой. Квазисаккатная организация свойственна современным *Dacrydium* (Podocarpaceae) и некоторым видам *Tsuga* (Pinaceae), хотя другие представители обоих семейств имеют настоящие мешки. По-видимому, переход от квазисаккатной организации к мешковой совершался в разных группах, но мог происходить и обратный процесс. Настоящий мешок с тонкостенными альвеолами на его внутренней поверхности известен в среднем карбоне у кордаитантовых (*Cordaitanthus concinnus* и *C. schuleri*; дисперсные миоспоры *Sullisaccites* и *Felixipollenites*; рис. 58, р—ч) и каллиспоритовых (*Idanothekion*, рис. 42, л—н; часть дисперсных миоспор рода *Vesicaspota*). У потомков тех и других растений, однако, встречаются квазисаккатные миоспоры. Строение экзины более древних миоспор, считающихся мешковыми, детально не изучалось. Каватные споры, как уже говорилось, есть у прогимноспермов. Строение каватной предпыльцы ранних голосеменных (*Paracalathioops*, *Simpliotheca* и др.; рис. 51, а) и каватных спор гомоспоровых прогимноспермов (рис. 34, к, л) сопоставлялось с мешковой предпыльцей тригонокарповых рода *Parasporotheca*, у которого два полукруглых мешка образуются за счет расщепления сэскины, слой которой остается на теле, так что его поверхность выглядит зернистой. У микроспор наиболее продвинутых прогимноспермов (Archaeopteridales) внутренний слой экзины ламеллярный, а внешний сложен плотной губчато-зернистой массой с небольшими просветами. Эти два слоя интерпретируются как эндэскина и эктэскина (подстилающий слой и тектум отсутствуют). Из таких спор можно вывести протосаккатную, а затем мешковую пыльцу голосеменных.

ТАКСОНОМИЯ ДИСПЕРСНЫХ МИОСПОР

Первая система дисперсных миоспор была предложена А. К. Ибрагимом в 1933 г. Далее исследования проводились одновременно по трем направлениям, которые условно назовем формальным, конгрегационным и актуалистическим. Формальное направление заключалось в том, что отобранные таксономические признаки сразу получали определенный вес. В точном соответствии с весом (рангом) признаков выделялись ранги паратаксонов миоспор. Смена веса признаков при переходе от одного паратаксона к другому не предусматривалась. Так была построена система С. Н. Наумовой (1939 г.). Все миоспоры (сам этот термин тогда не употреблялся) были разделены на два типа — споры и пыльцу, соответствующие споровым и семенным растениям. Среди спор различались классы *Rimales* (с определенной щелью разверзания) и *Irrimales* (без таковой). Класс *Rimales* по строению щели был разделен на группы *Triletes* (трехлучевая щель) и *Monoletes* (однолучевая щель). Группа *Triletes* охватывала два безранговых паратаксона — *Azonotriletes* (без оторочки) и *Zonotriletes* (с оторочкой). В первом выделены 9 подгрупп, а во втором — 10. Подгруппы отороченных спор различались по рельефу экзины (*Leiotriletes* — гладкие, *Trachytriletes* — шаргреневые, *Acanthotriletes* — шиповатые, *Lophotriletes* — бугорчатые, *Dictyotriletes* — сетчатые, *Chomotriletes* — обвитые концентрическими валиками, и др.). Подгруппы оторочечных спор основывались на строении оторочки (*Euryzonotriletes* — плотная широкая оторочка, *Hymenozonotriletes* — плечатая оторочка, *Stenozonotriletes* — узкая оторочка, и др.). По такому же принципу классифицировались однолучевые миоспоры и пыльца. Для пыльцы указывалось наличие пор и мешков, их количество и другие признаки. Получилась фиксированная система из 49 подгрупп, охватывающих все возможные типы миоспор. В дальнейшем подгруппы получили статус родов.

Благодаря своей простоте система Наумовой получила широкое распространение. Однако подгруппы (роды) оказались очень крупными, а их стратиграфическое значение незначительным. Для детальной стратиграфии приходилось опираться на виды, которых в некоторых родах выделялось очень много и ориентироваться в них было трудно.

Конгрегационное направление начало развиваться тоже в 30-е годы, но распространилось позже, после выхода работ Р. Потонье, Г. О. У. Кремпа, Д. М. Шопфа, Л. Р. Вилсона и Р. Бентола [37, 39]. Они выделяли надродовые таксоны также по признакам фиксированного веса, но роды получались путем объединения сходных видов, причем характер объединяющих признаков менялся от одного рода к другому, как и вес этих признаков. Количество родов не фиксировалось структурой системы, а определялось конкретным материалом. Обнаружение

миоспор с новым сочетанием признаков или с ранее неучтенным признаком могло привести к установлению нового рода. Одни роды основывались на сочетании простых признаков, другие на редко встречающихся специфических признаках. Например, в род *Leiotriletes* включались гладкие субтреугольные трехлучевые споры. Споры рода *Reinschospora* имеют треугольный экваториальный контур с вогнутыми сторонами, заполненными многочисленными ресничками. Род *Cristatisporites* основывался на зубчатости оторочки. Изменчивость признаков внутри рода выявлялась в ходе исследования, и пределы изменчивости заранее не устанавливались. Так, если в группе видов, связанных переходом и объединенных в один род, скульптура менялась от зернистой к мелкобугорчатой, это не вынуждало делить соответствующие виды на разные роды только потому, что в других случаях то же различие в скульптуре служило родовым признаком. В таксономии современных организмов такой метод установления таксонов путем последовательного объединения экземпляров в вид, видов в род и т. д. (т. е. «снизу», от таксонов низкого ранга к таксонам более высокого ранга) был назван Е. С. Смирновым конгрегационным. Напомним, что в ботанике именно переход к конгрегационной систематике и отказ от линеевской формальной системы надродовых таксонов положил начало принимаемой ныне системе растений. Конгрегационную систему часто называют естественной. Преимущество ее в том, что она не связана с заранее фиксированным весом признаков, признание которого неизбежно ведет к тому, что в том или ином таксоне приходится заведомо искусственно объединять и разъединять объекты.

Конгрегационная систематика, применяемая сейчас большинством палинологов, значительно сложнее в освоении и использовании, чем формальная. Но получаемые при этом роды-конгрегации более узкого объема, чем роды-подгруппы С. Н. Наумовой, оказались несравненно более ценными для стратиграфических построений. Это было показано сначала на комплексах миоспор из угленосного карбона Западной Европы и Северной Америки, а затем и на материале из других отложений.

И формальный, и конгрегационный подходы не связывают систему миоспор с таксонами, выделяемыми по целым растениям (эвтаксонами). Поэтому оба подхода встретили сопротивление палинологов, считавших, что следует выделять не партаксоны миоспор, а эвтаксоны растений в целом. сторонники такой точки зрения относили миоспоры к эвтаксонам современных (реже вымерших) растений, опираясь на актуалистические наблюдения. Этот актуалистический подход привел к тому, что в списках миоспор не только кайнозоя и мезозоя, но даже и палеозоя появилось немало названий современных родов. Иногда родовые названия видоизменялись, чтобы подчеркнуть некоторое своеобразие ископаемых миоспор. Так появились роды *Protopicea*, *Equisetosporites* и др. Поскольку миоспоры разных рас-

тений могут быть практически неразличимыми (по крайней мере в световом микроскопе), а изменчивость спор и пыльцы в пределах эвтаксона даже родового ранга неопределенно большой, актуалистический подход породил ложные представления о стратиграфическом и географическом распространении родов и семейств. Беннеттитовые были указаны в карбоне, род *Podocarpus* и семейство вельвичиевых в перми и т. д. [11, 12, 14].

Таким образом, наиболее удобной оказалась конгрегационная систематика. Надродовыми таксонами в ней приняты (в восходящем порядке) субинфратурма, субтурма, турма и антeturма. Они выделяются по образцу таксонов системы С. Н. Наумовой, но на более широком комплексе признаков. Основное назначение этих таксонов — как-то сгруппировать роды, чтобы сделать систему обозримой. Никакой связи с эвтаксонами при этом не подразумевается. Примером построения конгрегационной системы могут быть одномешковые (включая квазисаккатные) миоспоры. Они относятся к антeturме *Varigerminantes* (прорастание может быть как дистальным, так и проксимальным), турме *Saccites* (мешковые миоспоры), субтурме *Monosaccites* (мешок один). Последняя делится на инфратурмы *Sphaerosacciti* (тело свободно помещается внутри мешка), *Monpolsacciti* (мешок охватывает тело с проксимальной или дистальной сторон), *Dipolsacciti* (мешок прикрепляется вблизи экватора, оставляя свободными полюса). Субинфратурмы выделяются по иным признакам. Можно представить усовершенствование этой системы за счет учета различий между мешком и квазисаккусом, присутствия внутреннего ретикулоида у некоторых миоспор (*Cladaitina*) и т. д.

По такому же образцу строится систематика всех палиноморф (см. также раздел «Акритархи и криптархи»). В систематике двумешковых миоспор учитываются наличие ребер, строение дистальной борозды, форма и характер прикрепления мешков. Различают галлоксипиноидные зерна, у которых мешок (квазисаккус) образует единый овальный контур, включающий в себя контур тела (рис. 71, д [слева]), и диплоксипиноидные зерна, у которых мешки (квазисаккусы) сужаются в месте прикрепления к телу, так что общий контур зерна становится отчетливо лопастным (рис. 71, г [справа], д [в центре]). Споры и спороподобная предпыльца классифицируются по общей симметрии, наличию периспория, строению щели разверзания, скульптуре и структуре экзины. Пыльца покрытосеменных классифицируется по числу, строению и расположению апертур, скульптуре и структуре экзины и т. д.

СООТНОШЕНИЕ ПАРАТАКСОНОВ МИОСПОР С ЭВТАКСОНАМИ

При систематизации дисперсных миоспор можно учитывать изменчивость спор и пыльцы, наблюдаемую в пределах эвтаксонов, факторы сохранности, изменчивость, наблюдаемую

в конкретной пробе. Все это ведет к большей естественности паратаксонов, приближая их к эвтактонам.

Некоторые признаки миоспор достаточно специфичны для уверенного сближения с определенным эвтаксоном. Например, у хвощовых и каламостахиевых есть очень характерные элатеры, не отмеченные у других высших растений. Микроспоры *Aratrisporites* пока встречались только у плауновидных, близких к роду *Pleuromeia* и, видимо, относящихся к семейству Pleuromeiaceae. Можно привести и противоположные примеры связи очень сходных миоспор с совершенно разными эвтаксонами. Выше упоминалась пыльца форм-рода *Stellatopollis* с очень своеобразной кротоноидной скульптурой. Среди современных покрытосеменных такую скульптуру имеют отдельные роды шести семейств, относящихся к двум подклассам Dilleniidae и Caryophyllidae. Двумешковые или квазисаккатные миоспоры с характерной ребристостью проксимальной стороны тела известны у пельтаспермовых, арбериевых и хвойных.

Не меньшие сложности связаны с обратным явлением — полиморфизмом спор в пределах не только эвтаксона, но даже одного спорангия. В систематике миоспор высокий вес придается числу лучей проксимальной щели, наличию, количеству и форме мешков, борозд и пор, строению периспория, скульптуре экзины и др. По всем этим признакам можно наблюдать сильную внутривидовую изменчивость.

Первые однолучевые миоспоры появляются позже трехлучевых, а именно в среднем девоне, а в заметном количестве — со среднего карбона. Среди карбоновых миоспор встречаются формы, близкие по размерам и скульптуре, но отличающиеся щелью разверзания — одно- или трехлучевой. У многих современных растений споры обоих типов обнаружены в одном спорангии, хотя и с резким преобладанием одного типа. То же отмечено у среднекарбоновых растений. Например, у мараттиевых *Scolecopteris minor* и *S. fragilis* наряду с монолетными спорами попадают зерна с недоразвитым третьим лучом, которые преобладают у *S. latifolia*, где можно видеть переход как к типично однолучевым, так и к типично трехлучевым спорам. У видов рода *Scolecopteris* резко преобладают однолучевые или трехлучевые споры. Такая же группировка видов известна у других споровых. Для карбонового рода *Spencerites* (плауновидные) характерны трехлучевые споры и лишь для вида *S. majusculus* — однолучевые. То же отмечается в роде *Bowmanites*. Иногда это различие имеет значение родового признака. Например, у тригонокарповых трехлучевая предпыльца известна лишь у *Potoniaea*. Вообще же изменчивость проксимальной щели свойственна и голосеменным. У пыльцы (*Jugasporites*) из спорангия *Ullmannia frumentaria* наблюдался переход от однолучевой щели через двухлучевую к трехлучевой. Мешковые (и квазисаккатные) миоспоры обнаруживают сильную изменчивость размеров, очертания, числа и угла наклона меш-

ков (квасисаккусов), что хорошо видно по пыльце из спорангиев современных хвойных и ископаемых голосеменных (рис. 71, г, д). Встреченные в одном спорангии зерна попадают в разные роды дисперсных миоспор. Выше уже отмечалась изменчивость пыльцы *Cladaitina*, встреченной в спорангиях *Cladostrobus*. Наблюдались все стадии отслоения мешка от тела, начиная с зерен, которые выглядят безмешковыми. Все эти стадии, а также разъединившиеся мешок и тело часто складываются в лодочку, имитируя монокольпатную пыльцу. Этому разнообразию соответствует несколько родов, выделяемых по дисперсным миоспорам. Видимо к этой же пыльце относится типовой материал рода *Ginkgocycadophytus*, принимавшегося за пыльцу гинкговых и цикадофитов.

Можно привести множество подобных примеров. Диапазон внутривидовой изменчивости по многим признакам иногда сравним с разнообразием, наблюдаемым в нескольких родах. В целом же диапазон изменчивости увеличивается по мере укрупнения эвтаксона. Нередко некоторые виды рода или отдельные роды семейства отклоняются по какому-либо признаку спор. Например, большинство тригонокарповых имеет пыльцу типа *Monoletes* (рис. 52, л, м), но у *Potonia* пыльца трехлучевая (типа *Punctatisporites*; рис. 52, р), а у *Parasporotheca* мешковая (рис. 38, № 20). Для семейства Pinaceae характерна мешковая пыльца, преимущественно двумешковая, но у родов *Larix* и *Pseudotsuga* она безмешковая, а у одной секции *Tsuga* квазисаккатная. У современного рода *Dacrydium* квазисаккатная организация пыльцы, у *Saxegotaea* пыльца безмешковая, а у остальных подокарповых мешки настоящие в количестве от двух до трех, реже более. Подобные случаи вызывают затруднения. Так мезозойские роды *Dictyophyllum*, *Clathropteris*, *Thaumatopteris* и *Hausmannia*, включаемые в Dipteridaceae, имеют трехлучевые споры, а у единственного современного рода семейства — *Dipteris*, споры однолучевые. Эти же мезозойские роды сближались с современным родом *Cheiropleuria* (семейство Polypodiaceae), имеющим трехлучевые споры.

Нередко по мере исследований диапазон известного разнообразия спор в таксоне сильно возрастает. Первоначально считалось, что пельтаспермовым свойственна безмешковая лодочковидного очертания пыльца. Теперь у них обнаружены ребристые и квазисаккатные типы пыльцы, которые сближались с хвойными, вельвичевыми, арбериевыми. Значительное разнообразие в ультраструктуре экины обнаружено у карбонового папоротника *Botryopteris*.

В разных эвтаксонах можно встретить не только сходные типы миоспор, но и одинаковые преобразования, связывающие разные формы. Это хорошо видно на уже разобранных примерах. Переход от трехлучевых спор к однолучевым происходит одинаково в разных эвтаксонах, а именно, путем редукции одного из лучей и выпрямления оставшихся в одну линию.

Переход от одномешковой (квазимоносаккатной) пыльцы к двумешковой (квазидисаккатной) у разных голосеменных осуществляется посредством появления билатеральности, сужению мешка (квазисаккуса) на противоположных сторонах и исчезновению перемычек. Примечателен параллелизм преобразований в мешковых и квазисаккатных зернах. Само образование квазисаккатных форм с сопутствующей одинаковой изменчивостью произошло независимо у арбериевых, пельтаспермовых и хвойных. Таким же независимым и сходным по типу преобразований был переход между квазисаккатными и мешковыми формами у кордаитантовых и хвойных. Параллелизм наблюдается и в смене полярности прорастания у разных голосеменных. Переход от проксимального прорастания к дистальному, от предпыльцы к пыльце произошел независимо во всех трех классах голосеменных. Глубокий параллелизм отмечен в строении пыльцы между однодольными и двудольными (рис. 71, н).

Некоторые из рассмотренных параллелизмов вполне можно объяснить как эволюционные преобразования по сходным траекториям, начиная от некоей одинаковой исходной точки. Такая интерпретация наиболее вероятна в случае смены полярности прорастания, перехода от предпыльцы к пыльце, от однобороздной пыльцы к поровой и трехбороздной. В других случаях полиморфизм по определенному признаку сохраняется в разных группах, в том числе принадлежащих одной филогенетической линии. При этом нет оснований считать, что в каждой группе эволюция шла параллельными рядами в определенном направлении. Это явление называется транзитивным полиморфизмом. Таков половой диморфизм, проявляющийся в отличиях микроспор от мегаспор. У покрытосеменных, особенно при гетеростилии, отмечалась внутривидовая дифференциация пыльцы на два или даже три четких типа. Известен и диморфизм мегаспор (например, у *Isoetes dixitei*). Более распространен сохраняющийся упорядоченный полиморфизм с постепенным переходом между разными модификациями. Лучше всего его иллюстрирует уже не раз упоминавшийся переход, связывающий одно- и трехлучевые проксимальные щели. Хотя первоначально однолучевая щель эволюционировала из трехлучевой, нет оснований считать, что в каждой группе, имеющей оба типа щели, эволюция шла в том же направлении. Более вероятно, что в каждом таксоне сохраняется изменчивость по этому признаку, но преимущественно распространен то один, то другой тип.

И эволюционный параллелизм, и транзитивный полиморфизм проявляются во всех признаках строения микроспор от общей организации до деталей экзины. Некоторые типы сходств пока трудно интерпретировать. Например, у некоторых папоротников и покрытосеменных экзина сплошная, не разделенная на слои, а на ней располагается прерывистый слой орбикул

тапетального происхождения. У микроспор *Densosporites* (плауновидные) из верхнего карбона экзина двуслойная. Внутренний слой тонкий, а внешний губчатый, с неправильными просветами, напоминающий альвеолярный слой некоторых голосеменных. Для интерпретации таких сходств необходимо систематическое изучение с трансмиссионным электронным микроскопом спор проптеридофитов и прогимноспермов. У проптеридофитов известно расслоение оболочки спор на гладкое тело и скульптурированный внешний слой, а у прогимноспермов — кава, но тонкая структура этих спор не изучена.

Особенно трудна классификация просто устроенных миоспор, например округлых миоспор с трехлучевой или однолучевой щелью и гладкой или тонкоскульптурированной экзиной (форм-роды *Calamospora*, *Leiotriletes*, *Laevigatosporites*, *Punctatisporites* и др.). У них учитываются размеры спор, толщина экзины, длина лучей, незначительные вариации скульптуры. Обычно ценность подобных признаков невелика. Это видно на примере рода *Calamospora*. Такого типа споры найдены в стробилах *Calamostachys*, *Palaeostachya* и *Pendulostachys* (а также у неггератиевых). Признаки, считавшиеся видовыми, оказались связанными с внутривидовой изменчивостью или с сохранностью миоспор. Споры извлеченные из спорангиев, нередко отличаются зрелостью. Например, в спорангиях *Senftenbergia plumosa* (зигоптеридиевые) незрелые споры гладкие, а зрелые — шиповатые, типа *Raistrickia*. Изменение скульптуры в ходе созревания обнаружено у спор современной *Anemia*.

Таким образом, между паратаксонами миоспор и эвтаксонами нет достаточно четкого соответствия. В каждом крупном эвтаксоне наблюдается упорядоченное многообразие спор с доминированием одного или немногих типов. Сходное разнообразие обычно встречается в других таксонах, хотя преобладать могут другие типы. Это явление не случайно. Отчасти оно связано с тем, что у высших растений встречается лишь ограниченное число типов организации спор, различающихся как по расположению апертур, расслоению экзины, строению периспория, очертанию зерна, так и по более тонким признакам (орнаментация, ультраструктура оболочек). Хотя сочетаний подобных признаков получается много, в преобразовании признаков и их комбинировании наблюдаются определенные закономерности и устанавливаются запреты (например, на мешках никогда не наблюдается сильно выступающей скульптуры). Поэтому неизбежно повторение сходных типов в разных эвтаксонах. Можно сказать, что соответствие между системой миоспор и системой эвтаксонов взаимномногозначное (полиморфное). Отсюда следует необходимость независимой таксономии и номенклатуры миоспор. Любые попытки жестко связать таксоны миоспор с эвтаксонами ведут к путанице.

Сказанное тем более справедливо в отношении миоспор недостаточно хорошей сохранности. Выше уже упоминался род

Cladaitina, у которого изолированные мешки и тела имитируют монокольчатую безмешковую пыльцу. У спор каламостихиевых и хвощовых обычно отделяются элатеры. Утрата или плохая сохранность отдельных элементов ведут к неправильным определениям. Макроостатки растений издавна обозначаются разными родовыми названиями при существенных различиях в степени и виде сохранности. Аналогичный подход необходим и в систематике миоспор.

Пренебрегать возможностями более естественной группировки миоспор в паратаксоны нецелесообразно. Есть возможность как-то учесть изменчивость спор в эвтаксонах. Можно опереться на повторяющиеся ассоциации связанных переходами миоспор в пробах, данные о спорах в спорангиях растений, известных в тех же отложениях. Выше приводились примеры изменчивости спор в спорангиях. Нередко удавалось распознать аналогичные серии изменчивости среди дисперсных миоспор того же местонахождения. Ряды изменчивости можно строить и безотносительно к данным о полиморфизме спор в спорангиях. Некоторые из таких серий могут интерпретироваться как внутривидовая изменчивость, если они многократно повторяются в разных пробах. Предлагалось ввести понятие «морфон» для группы палинологических таксонов, объединяемых непрерывным изменением морфологических признаков (К. И. Ван дер Цван). Были предложения вообще отказаться от биномиальной номенклатуры при изучении изменчивости миоспор в захоронениях и использовать систему «биозаписей» (bio-records), состоящую из буквенно-цифровых символов (Н. Ф. Хьюз). Детально изученные группировки миоспор одного слоя, формы которых несколько отличаются, но связаны переходами, предлагалось называть «палинодемами» (Г. Фисшер). Однако эти понятия пока не получили широкого распространения.

Большое значение при установлении диапазона изменчивости имеют данные, полученные при изучении миоспор в микропиле семезачатков или прилипших к кутикуле листьев определенного вида. Мало изучались копролиты растительоядных животных; в них встречаются массовые скопления однородных миоспор. Нередко в породах, переполненных макроостатками одного вида, среди миоспор также резко доминирует один тип, изменчивость внутри которого можно трактовать как внутривидовую. Например, в палинологических комплексах листоватых углей, сложенных фитолеймами листьев *Phylladoderma* (семейство *Cardiolerpidaceae*), преобладают миоспоры типа *Vesica-spora*. Последние в зависимости от направления сплющивания при захоронении выглядят то как одномешковые, то как двумешковые (среди них определяли разные роды). Учитывая совместное захоронение, а также разнообразие форм в ассоциирующих микроспорангиях *Permotheca* (рис. 71, г) и микропиле семян, вполне можно было трактовать эти разные формы как внутривидовую изменчивость.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ МИОСПОР

Вверх по геохронологической шкале нарастает разнообразие миоспор, достигающее максимума в новейших отложениях. Многие миоспоры можно сопоставить с определенными этаксонами. Иногда морфологические типы миоспор обнаруживают отчетливую географическую приуроченность. Миоспоры дают яркие примеры параллельной эволюции, не только идущей по сходным морфологическим траекториям, но и происходящей с высокой синхронностью в разных таксонах и биотах геологического прошлого.

Древнейшие палиноморфы докембрия, кембрия и ордовика еще предстоит проанализировать в указанном аспекте. Поэтому сразу перейдем к миоспорам высших или близких к ним растений, например, спонгиофитовых водорослей, несущим основные черты миоспор высших растений. Миоспоры с устойчивой к мацерации оболочкой и несомненной трехлучевой проксимальной щелью появляются в ордовике и их количество и разнообразие постепенно увеличиваются к концу силура. Если исходить из узкого понимания объема родов, то к концу силура их число составит примерно 15. Эти роды выделялись по довольно мелким признакам. Древнейшие миоспоры округлые, округлотреугольные, часто собраны в тетрады. Они гладкие, или с невысоким рельефом в виде мелких бугорков, ямок, шипиков и радиальных складок. В силуре появляются курваты — округлые ребра, соединяющие концы лучей. Одновременно появляются миоспоры с экваториальным утолщением, чуть позже — с тонкой оторочкой (периспорием), а еще позже — с проксимальным утолщением экины вблизи места соединения лучей. Миоспоры с таким утолщением и курватами называются ретузоидными (от рода *Retusotriletes*). Они характерны для многих проптеридофитов (позже они ассоциируют и с водорослями типа *Protosalvinia*). Перечисленные признаки по-разному комбинируются, на чем собственно и основано выявление родов.

В нижнем девоне также преобладают округлые и округлотреугольные миоспоры. Рельеф многих из них становится более контрастным, а строение выростов — более сложным. В верхах нижнего девона появляются миоспоры с вильчатыми и якореподобными выростами экины. С низов девона отмечаются миоспоры с небольшими папиллами у места схождения лучей или четким треугольным контуром проксимального утолщения. Почти одновременно появляется сетчатый рельеф экины (*Diclyotriletes*). С верхов нижнего девона у многих миоспор отмечается четкое различие рельефа на проксимальной и дистальной сторонах, так что образуются лишенные рельефа контактные участки, которыми миоспоры соприкасались в тетрадах. Появляются и миоспоры с каватной организацией и с цингулюмом, а также редкие монолетные споры.

В разрезе нижнего девона постепенно увеличиваются размеры миоспор. Средний размер зигенских миоспор около 20 мкм в основании яруса и около 40 мкм в его кровле. Еще в середине силура встречаются миоспоры размером более 50 мкм, с середины нижнего девона — более 100 мкм, а в конце нижнего девона — более 200 мкм. Становление гетероспоровости можно отнести на конец раннего — начало среднего девона. В верхах среднего девона известны мегаспоры размером до 1600 мкм. В среднем же девоне увеличиваются количество и разнообразие каватных (псевдосаккатных) миоспор, часть которых (*Rhabdosporites*) принадлежит прогимноспермам. В верхнем девоне помимо довольно многочисленных мегаспор появляются миоспоры *Archaeoperisaccus*, которые относились к мешковой пыльце с дистальной бороздой. Однако тонкая структура экзины у этих спор та же, что и у археоптериевых. Поскольку в верхнем девоне появляются первые семена, возможно, что часть верхнедевонских миоспор относится к предпыльце.

В нижнем карбоне возрастает количество и разнообразие каватной предпыльцы. Иная предпыльца, морфологически сходная со спорами птеридофитов, среди миоспор неразличима. Увеличивается разнообразие и других миоспор. Иногда можно проследить последовательное усложнение миоспор определенного типа. Например, еще в девоне появляются треугольные споры с закругленными углами. В низах карбона у таких спор появляется вдавленность интеррадиальных участков экваториального контура. Выше по разрезу вдавленность увеличивается (*Waltzispора*), а затем на экваториальных выступах, находящихся на продолжении лучей, возникают добавочные скульптурные украшения (*Mooreisporites*, *Murospora*, *Ahrensispорites*, *Tripartites*; рис. 71, к). У других треугольных миоспор происходят иные преобразования. Появляются шипы разного размера, придающие этим спорам округлый внешний контур (*Diatomozonotriletes*). Некоторые характерные типы миоспор имеют строгую стратиграфическую приуроченность. Таковы трехлучевые миоспоры с пленчатой перфорированной оторочкой (*Retispора*; рис. 16, ю, я), характерные для пограничных отложений девона и карбона.

В среднем карбоне увеличивается количество однолучевых спор (большой частью мараттиевых). Тогда же начинается уже рассмотренная смена полярности прорастания у ряда голосеменных. Растет количество квазисаккатных и мешковых форм. Квазимоносаккатные формы предшествуют квазидисаккатным, но с небольшим разрывом во времени. В верхах нижнего карбона встречаются первые квазимоносаккатные и вскоре — мешковые формы, причем почти сразу среди них намечается билатеральность квазисаккуса (мешка) из-за его сужения на противоположных сторонах экватора. В течение первой половины среднего карбона сужение перемычки приводит к разделению одного квазисаккуса на два. Во второй половине среднего

карбона у квазисаккатных миоспор появляется проксимальная ребристость. В конце среднего карбона впервые встречаются миоспоры типа *Vittatina* с ребристым телом без мешков. У большей части рассмотренных миоспор, в том числе с ребристым телом, сохраняется проксимальная однолучевая, двухлучевая или трехлучевая щель. Она часто видна и у *Vittatina*.

Эта последовательность миоспор лучше всего прослежена в экваториальном поясе карбона. В последнее время появились данные, что одно- и двумешковые, в том числе ребристые, миоспоры, а также миоспоры типа *Vittatina* встречаются в нижней части среднего карбона Средней Сибири. Те же типы миоспор известны и в верхнем палеозое Гондваны, но из-за неопределенности возраста соответствующих толщ трудно судить о синхронности или диахронности их появления по отношению к экваториальному поясу. Однако примечательно, что последовательность миоспор в Гондване сохраняется: сначала появляются квазимоносаккатные миоспоры, затем квазидисаккатные с нерёбристым телом, вскоре — с ребристым телом, позже всего формы типа *Vittatina*. Судить о систематическом положении этих миоспор разных фитохорий можно лишь по косвенным данным. Квазимоносаккатная и одномешковая пыльца в экваториальном поясе и Сибири принадлежит разным кордаитантовым и хвойным, в гондванских местонахождениях — арбериевым, к которым относится и большая часть гондванских квазидисаккатных ребристых и нерёбристых миоспор, а также часть миоспор типа *Vittatina*. Полное отсутствие арбериевых в экваториальной и карбонораннепермской флоре Сибири наводит на мысль, что рассмотренная сходная смена типов миоспор происходила параллельно в разных систематических группах. Вверх по разрезу разнообразие признаков миоспор растет, хотя отдельные специфические признаки исчезают (например, вильчатые и якоревидные выступы как у *Hystricosporites* и *Ancyrospora*, исчезающие вблизи границы девона и карбона). В перми, видимо, произошла крупная смена морфологических типов миоспор голосеменных. В это время в нескольких линиях голосеменных происходило замещение миоспор с проксимальной щелью бесчелевыми. Можно предполагать, что в перми основная масса голосеменных уже приобрела пыльцу вместо предпыльцы. В пермских миоспоровых комплексах указывается высокий процент безмешковых монокольчатых миоспор типа *Cycadopites*. Нередко за такие миоспоры принимают сложившиеся в «лодочку» одномешковые и протомоносаккатные миоспоры и их изолированные мешки и тела. Истинная доля безмешковых монокольчатых миоспор в пермских комплексах неясна. В целом пермские миоспоры примерно в равной мере представлены: 1) спорами птеридофитов и 2) квазисаккатной и мешковой пыльцой и (предпыльцой?). Пропорции этих типов варьируют от одной фитохории к другой, а в пределах одной фитохории зависят от фацальной принадлежности пород.

Триасовые миоспоры во многом сохраняют пермский облик. В то же время появляются, особенно в верхнем триасе, миоспоры, которые далее станут доминирующими в юре и нижнем мелу. Резко сокращается количество и разнообразие квазисаккатных форм, постепенно уменьшается разнообразие ребристых квазисаккатных форм (они исчезают в верхнем триасе), вместо *Vittatina* появляются другие безмешковые миоспоры с ребристой экзиной (*Gnetaceapollenites*, *Ephedripites*, *Weylandites*). Среди квазисаккатных миоспор удерживаются формы с проксимальной щелью (например, *Triadispora*), но основную роль играют бесщелевые формы. Заметно увеличивается количество безмешковых монокольчатых миоспор, принадлежащих гинкговому, цикадовому, беннетитам, пельтаспермовому и лептострбовому. В верхнем триасе состав миоспор приближается к юрскому. Появляются миоспоры рода *Classopollis* (рис. 66, к, л), которые в юре и мелу будут определять облик миоспоровых комплексов многих районов. Триасовые споры птеридофитов также имеют переходный облик и частью представлены морфологическими типами, переходящими из перми, а частью — формами, характерными для юры и мела. Для триаса характерны каватные миоспоры *Densoisporites* (с трехлучевой щелью) и *Aratrisporites* (с однолучевой щелью), связываемые с плевромейевыми и имеющими почти планетарное распространение.

Юрские и меловые споры птеридофитов в целом уже вполне отвечают современным по общему разнообразию типов организации. Не случайно споры этого возраста часто относили к семействам и родам современных растений. При изучении спор из спорангиев и сравнении комплексов миоспор и макрофоссилий выявились многочисленные ошибки в определениях. Тем не менее соответствие юрских и меловых спор современным по типу их организации не поколеблено. То же можно сказать о пыльце голосеменных, если не считать уже упоминавшейся пыльцы *Classopollis*. Помимо этой пыльцы в юре и мелу встречаются мешковые (преимущественно двумешковые) и квазисаккатные формы, принадлежащие хвойным, кейтониевым и пельтаспермовым, безмешковые ребристые формы неопределенного систематического положения, однобороздные безмешковые формы, продуцировавшиеся гинкговыми, лептострбовыми, беннеттитовыми и цикадовыми, трехбороздные формы типа *Eucommiiidites*, безмешковая пыльца, сопоставимая с пыльцой араукариевых, тиссовых и других семейств хвойных. Из этих типов только *Classopollis* и *Eucommiiidites* неизвестны у современных голосеменных.

В течение мела постепенно сокращается количество пыльцы *Classopollis* и монокольчатой однобороздной пыльцы типа *Cucadopites*. На фоне уменьшения роли пыльцы голосеменных с середины мела возрастает количество и разнообразие пыльцы покрытосеменных. Миоспоры кайнозоя представлены преиму-

щественно современными морфологическими типами, хотя систематическое положение многих родов неясно.

Такова геохронологическая последовательность смены миоспор. Полнее всего она выражена в комплексах экваториальных областей. Во внеэкваториальных флорах смена того или иного типа миоспор может быть менее выраженной, иногда она происходит с запозданием, меньше разнообразие типов миоспор (например, для внеэкваториальных областей позднего палеозоя и мезозоя не характерны однолучевые споры птеридофитов), временами доминируют другие типы, чем в приэкваториальных областях, встречаются немногочисленные эндемичные типы. Тем не менее, в виде общей тенденции рассмотренная последовательность имеет глобальное значение. Л. А. Куприянова предлагала различать три основных типа миоспор. Первый тип имеет проксимальную лучевую апертуру (соответствует птеридофитам и господствует в палеозое), второй тип — одну дистальную апертуру в виде борозды (соответствует голосеменным и ранним покрытосеменным и господствует в мезозое), третий тип — экваториальные или разбросанные по всему зерну апертуры — борозды, поры, сложные апертуры (соответствует покрытосеменным и господствует в кайнозое). Эта схема принималась с множеством отклонений. Самым важным дополнением к ней можно считать выявившееся более раннее появление и широкое распространение некоторых из типов, большее развитие, особенно в палеозое, предпыльцы со свойственными ей проксимальными или биполярными апертурами. Предпыльца доминировала у голосеменных карбона и перми и не утратила значения в мезозое. Она занимает промежуточное положение между первым и вторым типами.

Вопросы эволюционного преобразования миоспор детально рассмотрены Р. Потонье [38].

ДИСПЕРСНЫЕ МЕГАСПОРЫ

Гетероспоровость свойственна некоторым моховидным и многим птеридофитам — прогимноспермам *Protospityales* и *Archaeopteridales*, баринофитам, членистостебельным (некоторые *Calamostachyales*, *Echinostachyaceae*, *Bowmaniales*), плауновидным (*Selaginellales*, *Isoetales*), неггератиевым, зигоптеридиевым (*Stauropteridaceae*), лептоспорангиатным папоротникам (семейство *Platyzomaceae*) и «водным папоротникам» (*Marsiliales*, *Salviniales*). К гетероспоровым принадлежат все семенные растения. Вне зависимости от того, как реконструировать филогенетические связи между таксонами высших растений, неизбежен вывод, что гетероспоровость возникла в разных группах независимо. Ее появление в среднем — позднем девоне установлено у плауновидных, прогимноспермов и баринофитовых. Обычно микроспоры и мегаспоры встречаются в разных спорангиях. Но у *Barinophyton* они встречаются

в одном спорангии. У *Chaleuria* споры в одном спорангии принадлежат двум размерным классам, различающимся и морфологическими признаками. Совмещение микро- и мегаспор в спорангии отмечено у *Archaeopteris*.

Отличить мегаспоры от микроспор по дисперсным остаткам не всегда возможно, поскольку известны мелкие (менее 200 мкм) мегаспоры и очень крупные (до 600 мкм) микроспоры. В большинстве случаев мегаспоры легко отличимы от микроспор более толстой оболочкой и крупными размерами (более 200 мкм). Самые крупные мегаспоры известны в карбоне и достигают 9 мм в диаметре. Проксимальная щель у мегаспор трехлучевая, даже если микроспоры однолучевые. Иногда различить микро- и мегаспоры можно только зная их прижизненное соотношение в стробилах. Мегаспоры *Calamostachys americana* практически такие же, как и микроспоры, самые мелкие мегаспоры (140 мкм) по величине очень близки к самым крупным микроспорам (120 мкм), хотя средние величины тех и других отличаются достоверно (230 и 90 мкм).

У плауновидных, членистостебельных и зигоптеридиевых отмечена редукция мегаспор в спорангии до одной тетрады и далее (у *Lepidocarpon*, *Achlamydocarpon*, *Caudatocarpus*, *Calamocarpon*) до одной функционирующей мегаспоры, достигающей крупного размера и несущей сильно недоразвитые (абортированные) мегаспоры на проксимальной стороне (рис. 14, х; 71, р). Тот же процесс происходил при образовании семени голосеменных. У наиболее древних семян *Archaeosperma* (порядок Lagenostomales) наряду с функционирующей мегаспорой сохраняются три abortивные (рис. 39, е).

Морфологически мегаспоры часто подобны микроспорам. У некоторых *Archaeopteris*, каламостахиевых и других групп мегаспоры выглядят как увеличенные в размерах микроспоры.

Экзина разделяется на те же слои, совпадает и тонкая структура экзины (например, у *Archaeopteris*), но чаще наблюдаются заметные отличия (*Selaginella*, *Marsilia* и др.). Структура слоев классифицируется по той же схеме. Могут присутствовать перина, тапетальные мембраны и орбикулы. Все эти сведения важны для понимания эволюции гетероспории, гомологизации частей семени, выяснения связи между таксонами и т. п.

Дисперсные мегаспоры извлекаются из осадков палинологическими методами, просеиванием породы через сита или просто отделяются от штуфа иглой. Они изучаются в сухом состоянии или мацерируются. В зависимости от применяемой техники и среды для заделки сильно меняются размеры и иногда рельеф мегаспор. Например, мацерируемые и заделанные в глицерин-желатину мегаспоры увеличиваются, а их рельеф становится более контрастным. Поэтому надо описывать мегаспоры и в сухом состоянии до химической обработки. Встречаются мегаспоровые мембраны голосеменных.

Для стратиграфии чаще всего используются карбоновые, пермские и триасовые мегаспоры Isoetales и Salaginellales, а также верхнемеловые и кайнозойские мегаспоры сальвиниевых. Хуже изучены мегаспоры девона, перми и юры, среди которых преобладают плауновидные.

Систематика дисперсных мегаспор строится по тем же принципам, что и миоспор, но менее разработана. Меловые и кайнозойские мегаспоры сальвиниевых и спорокарпии марсилиевых описываются в составе родов *Azolla*, *Salvinia*, *Marsilia* или вымерших родов. Более древние дисперсные мегаспоры иногда также связываются с родами целых растений (эвтаксонами), например, триасовым родом *Pleuromeia* (те же мегаспоры описываются и как *Talchirella daciae* или *Triletes polonica*).

Для дисперсных мегаспор используются примерно те же категории надродовых таксонов и того же типа номенклатура их, что и для миоспор. Они выделяются по наличию оторочек (рис. 71, т), соотношению скульптуры на проксимальной и дистальной сторонах, числу оболочек (у мацерированных остатков) и др. Роды выделяются по комбинациям большего числа признаков, а виды — по степени развития того или иного признака, размерам мегаспор и их элементов, например, скульптуры (рис. 71, с). Вообще в систематике мегаспор наибольшее значение имеют следующие признаки: 1) общее очертание (округлое, субтреугольное и др.), 2) строение контактной ареи (площадки), т. е. участка проксимальной стороны, который контактировал с другими мегаспорами тетрады; внутри ареи расположена трехлучевая щель (однолучевых мегаспор не бывает), которая иногда сильно приподнята; концы щели нередко соединяются дугами (курватурами); рельеф контактной ареи может отличаться от рельефа остальной поверхности, 3) скульптура и ее распределение по поверхности, которая может быть гладкой, покрытой шипами, буграми, простыми или ветвящимися выростами, сетчатым рисунком, ямками и др.; часто скульптура дистальной и проксимальной сторон сильно отличается; иногда дистальная сторона гладкая, а проксимальная скульптурирована, но обычно соотношение рельефа сторон обратное; еще чаще скульптура дистальной стороны контрастнее, 4) проксимальная сторона может нести своеобразный вырост, цельный или разделенный на доли (рис. 71, у); этот выступ («гула») свойствен лепидофитам карбона, проксимальная сторона может быть покрыта дополнительным слоем спорополенинина, 5) у мацерированных мегаспор можно различить разное количество оболочек; внутренние оболочки порой несут специфические округлые уплотнения вблизи контакта лучей или вдоль лучей, 6) внутренняя структура оболочек (сплошная, без различимой структуры, ламеллярная, зернистая, альвеолярная, волокнистая из переплетающихся нитей разной толщины).

Некоторые типы дисперсных мегаспор изображены на рис. 71, р—у.

ЭПИДЕРМАЛЬНО-КУТИКУЛЯРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Без эпидермально-кутикулярных исследований во многих случаях невозможно различить виды, роды и надродовые таксоны (до классов включительно) ископаемых растений, особенно пельтаспермовых, гинкговых, лептостробовых, кордаитантовых, хвойных, цикадовых, беннеттитовых и многих покрытосеменных. Благодаря эпидермально-кутикулярным исследованиям систематика, а с ней и представления о стратиграфическом и географическом распространении многих групп изменились [24, 41]. Эти исследования играют большую роль и в расшифровке морфологии, особенно при реконструкции прижизненного сочетания частей по их эпидермальной структуре. Таким путем была показана прижизненная связь листьев *Czekanowskaia* и женских капсул *Leptostrobus*, а также листьев *Phylladoderma* и фруктификаций *Cardiolepis*. Эпидермально-кутикулярные исследования позволяют привлечь к палеоботанической характеристике толщ дисперсные кутикулы, систематика которых рассматривается ниже.

ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ ПРИЗНАКИ

При эпидермально-кутикулярных исследованиях используются признаки, относящиеся как к собственно эпидерме, так и к покрывающей ее кутикуле. Последняя несет отпечаток эпидермальных клеток и позволяет наблюдать их форму и расположение. Собственные признаки кутикулы — различные выросты и включения, толщина, цвет и т. д. Различают пропитанные кутином (кутинизированные) оболочки эпидермальных клеток и внешний покров клеток, состоящий из кутикулы, т. е. испытавший не кутинизацию, а кутикуляризацию. Однако в палеоботанике под кутикулой понимается вся та мембрана, которая состоит из кутина и остается после мацерации фитолейм. В последние годы рельеф кутикулы изучается с помощью сканирующего электронного микроскопа, но систематические признаки остались примерно теми же, что и при световой микроскопии, хотя точность наблюдения и описания некоторых признаков возросла. Микроструктура поверхности фитолеймы или отпечатка изучается и без отделения кутикулы. Для этого используется отраженный свет, реплики, латексные слепки, сканирующий электронный микроскоп. При естественной мацерации фитолеймы ее удастся снять с остатка на пленку или трансфер-препарат без дальнейшей химической обработки. В зависимости от сохранности материала и метода исследования нередко

наблюдаются разные элементы структуры, но используются одинаковые термины. Так, говоря о радиальных стенках клеток, можно иметь в виду действительно саму сохранившуюся стенку, как это часто бывает на немацерированных фитолеймах листьев папоротников. На препаратах же кутикулы видны не сами стенки, а швы. Шов (Naht в немецкоязычной литературе) — кутиновое ребро, проникшее в промежуток между клетками (рис. 72, а—в). Его толщина и структура связаны со строением стенки, но отражают лишь некоторые ее признаки. Поэтому применение термина «стенка» при описании кутикулы — упрощение. Такое же упрощение — употребление термина «замыкающие клетки» для кутикулярного покрова, соответствующего лишь части стенки замыкающих клеток. То же можно сказать о термине «эпидермальные признаки», иногда относящемся лишь к кутикуле.

Эпидермальные признаки условно делятся на топографические и структурные. Первые касаются размещения и ориентировки покровных клеток, устьиц и трихом. Клетки располагаются рядами, беспорядочно, чередующимися полосами различных по форме и ориентировке клеток или иначе. Часто клеточные ряды наблюдаются только вдоль жилок или на одной стороне листа. По расположению устьиц различают гипостомные, эпистомные и амфистомные листья. В первом случае устьица собраны на нижней стороне, во втором — на верхней, в третьем — на обеих. Ориентировка устьиц (определяемая по ориентировке замыкающих клеток) по отношению к оси листа может быть продольной, косой или поперечной. Различают устьичные ряды, полосы и группы. Полосы могут состоять из рядов или неупорядоченно размещенных устьиц. Смежные устьица нередко имеют общие побочные клетки.

Изменения топографических признаков (их совокупность можно также называть архитектурикой эпидермы) выражаются прежде всего в изменении числа и взаимного расположения, но не собственных признаков отдельных элементов. Поэтому соответствующие преобразования можно трактовать как олигомеризацию, полимеризацию и гетеротопию.

Структурными называют признаки самих покровных клеток, устьиц и трихом. В характеристику клеток включаются отчетливость, толщина и очертание радиальных стенок (т. е. стенок между клетками эпидермы), рельеф периклиналильных стенок (образующих поверхность листа). Радиальные стенки бывают прямыми, изогнутыми, мелкоизвилистыми, крупноизвилистыми и т. п.; периклиналильные стенки — гладкими, струйчатыми (рис. 72, щ), ребристыми (рис. 72, ы), с кутикулярными папиллами (оцеллами; рис. 72, б) или эпидермальными папиллами (когда полость клетки входит в папиллу).

Под устьицем иногда понимают лишь замыкающие клетки с щелью между ними, называя устьичным аппаратом всю структуру, в которую входят также соседние специализирован-

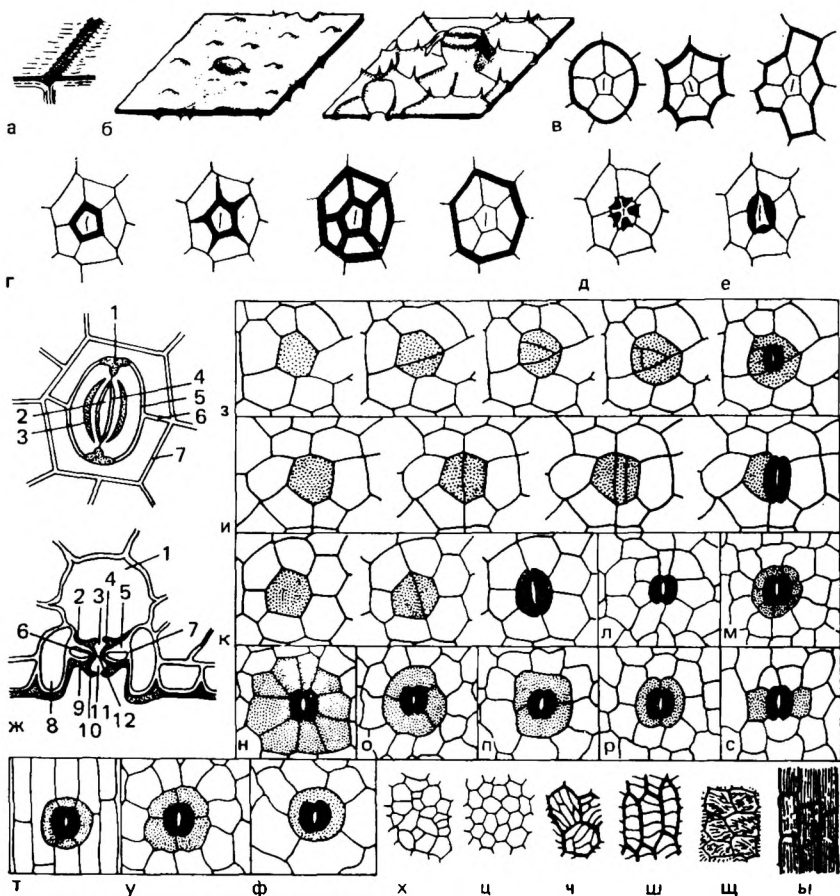


Рис. 72. Эпидермально-кутикулярные структуры

а — образование кутинового шва над радиальной стенкой; б — отображенне клеточной структуры на кутикуле, вид снаружи листа (слева) и внутри кутикулы (справа), показаны два устьица, у одного замыкающие клетки обворваны; в — различные очертания устьиц; г—типы кутинизации побочных клеток (проксимальная, звездовидная, колесовидная, дистальная), д, е — проксимальные папиллы (д) и губы (е) на побочных клетках; ж — устьице в плане (вверху) и в разрезе (внизу); цифры на верхнем рисунке: 1 — Т-образное утолщение на полюсах замыкающих клеток; 2 — апертюра; 3 — внешний выступ; 4, 5 — поровая (4) и эпидермальная (5) стенки замыкающих клеток, 6, 7 — радиальная (6) и тангентальная (7) стенки побочных клеток; цифры на нижнем рисунке: 1 — подушчатая полость, 2 — устьичный край, 3 — задний дворяк, 4 — внутренний выступ; 5—7 — дорсальная (5), поровая (6) и эпидермальная (7) стенки замыкающих клеток, 8 — побочная клетка, 9, 10 — вентральная стенка замыкающей клетки (9) с внешним выступом (10), 11 — передний дворяк, 12 — апертюра; з-к — мезогенный (з), мезоперигенный (к) и перигенный (к) типы оитогенеза устьиц; л-ф — некоторые типы устьиц, выделяемые без учета их оитогенеза, замыкающие клетки зачернены, побочные — показаны крапом (л — аномоцитное, м — циклоцитное, н — актиоцитное, о — анизоцитное, п — диацитное, р — парацитное, с — брахипарацитное, т — тетрацитное, у — ставроцитное, ф — перичитное); х — анизогональная (х) и изогональная (ц) системы покровных клеток; ч — клеточные пакеты; ш — септированные клетки; щ — эпикуткулярная струйчатость; ы — эпикуткулярная ребристость

ные (побочные и вечные) клетки. Чаще же устьищем называют всю эту структуру. Если с замыкающими клетками контактируют обычные покровные клетки, то такие устьища называют неспециализированными, лишенными побочных клеток. Побочными называют эпидермальные клетки, примыкающие к замыкающим клеткам и выделяющиеся степенью кутинизации или иными признаками от обычных эпидермальных клеток. Иногда такое видоизменение испытывают клетки, более далекие от замыкающих клеток и называемые вечными. Первоначально понятие вечных клеток придавался только онтогенетический смысл. Вечными назывались клетки, образовавшиеся при делении материнских побочных клеток стенками, не соприкасающимися с замыкающими клетками. Побочные и вечные клетки в совокупности называются соседними.

Имеются детальные классификации устьиц [2, 24, 41]. В них учитываются не только строение готовых устьиц, но и их онтогенез. Известно, что по готовым устьицам нельзя судить о типе их онтогенеза. Все же в палеоботанике распространилась именно онтогенетическая классификация устьиц на гаплогейльный и синдетохейльный типы. Первый тип включает устьица, у которых только замыкающие клетки образуются из материнской клетки, а соседними служат клетки, оказавшиеся по сторонам от материнской. У второго типа материнская клетка дает начало не только замыкающим, но и латеральным (лежащим по бокам от замыкающих) побочным клеткам. При этом полярными (расположенными на продолжении устьичной щели) клетками служат обычные покровные клетки часто неспециализированные. Тогда говорят об отсутствии полярных побочных клеток.

Позже стала принятой иная онтогенетическая классификация Д. Д. Панта (рис. 72, з—к), в которой устьища делятся на перигенные, мезогенные и мезоперигенные. Понятия перигенного (рис. 72, з) и гаплогейльного устьища совпадают. Мезогенными (рис. 72, к) названы устьища, у которых все побочные клетки (полярные и латеральные) образуются из той же материнской клетки, что и замыкающие. У мезоперигенных (рис. 72, и) устьищ часть побочных клеток развивается по перигенному, а часть по мезогенному типу. Синдетохейльные устьища могут быть и мезогенными, и мезоперигенными.

Иногда расположение побочных клеток позволяет судить об онтогенезе устьища, однако это трудно проверить у ископаемых форм, если только не удастся найти недоразвитые или уродливые устьища. Поэтому все чаще используются классификации, построенные по готовым устьищам без учета их онтогенеза. Типы устьищ различаются по числу, форме и расположению побочных и вечных клеток. Чаще всего это типы: 1) аномоцитный — замыкающие клетки окружены неспециализированными клетками (рис. 72, л), 2) анизоцитный — замыкающие клетки окружены тремя клетками, из которых одна значи-

тельно меньше других (рис. 72, о), 3) парацитный — по обе стороны от замыкающих лежат по одной или более параллельных им побочных и венечных клеток (рис. 72, р), 4) диацитный — замыкающие клетки окружены парой побочных, общая стенка которых перпендикулярна устьичной щели (рис. 72, п), 5) актиноцитный — побочные клетки радиально расходятся от замыкающих (рис. 72, н). Другие типы показаны на рис. 72, л—ф. Папиллоцитными называют устьица с папиллами, нависающими над устьичной ямкой (рис. 72, д), а югатоцитными — с кутиновым ребром по ее кромке (рис. 72, г, е).

Замыкающие клетки лежат на поверхности листа или погружены. Вместе с замыкающими порой погружаются побочные и венечные клетки. У некоторых плауновидных, кордаитантовых, дикранофилловых, беннеттитов, хвойных и других растений погружается вся устьичная полоса, так что образуются устьичные желобки (рис. 14, л; 59, б—д; 60, б, г, е—м, о, п). Замыкающие клетки устьиц в желобках могут быть погруженными. Известны растения с устьицами, приподнятыми над поверхностью листа.

Трихомы представлены одно- и многоклеточными волосками, иногда в виде сложных многоклеточных образований (звездчатые или щитовидные трихомы папоротников и покрытосеменных). Трихомы могут опадать или механически отделяться при захоронении или снятии фитолеймы с образца, так что на листе остаются лишь основания трихом.

Из других признаков следует отметить строение замыкающих клеток. Они интенсивно изучаются с помощью сканирующего электронного микроскопа. У плауновидных, папоротников, многих покрытосеменных замыкающие клетки лишены достаточно ярких и выдерживающихся признаков. У *Bennettitales* (рис. 56, в, г, ж, м, р) и разных *Ginkgoopsida* (рис. 46, м, н, п, р; 47, б, е) замыкающие клетки несут своеобразные кутиновые утолщения на дорзальной стороне, т. е. со стороны поверхности листа, имеющие вид бабочки с расправленными крыльями. У большинства цикадовых и хвойных сходные по очертанию утолщения, если они есть, состоят из лигнина, а не кутина. Поэтому они легко разрушаются при мацерации. Замыкающие клетки могут нести и иные структуры (складки, исчерченность и др.).

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ

Первые опыты применения эпидермально-кутикулярных исследований в палеоботанической систематике относятся к прошлому веку (И. Борнеман, Р. Зейлер и др.), систематические исследования начались в начале XX в. (Х. Х. Томас, Н. Бенкрофт, А. Г. Натгорст и др.). Большое значение этих исследований было показано на хвойных, гинкговых, лептострбовых, цикадовых, беннеттиях, птеридоспермах и покрытосеменных. В настоящее время такие исследования применяются при изу-

чении почти всех групп высших растений. Широко используются данные, полученные при изучении современных растений.

Если систематика опирается на топографические признаки, учитывает преобладающий тип устьиц, строение замыкающих клеток, строение трихом, сравнивает соответственные по положению части (например, нормальные листья) и участки (например, средние части листа), то эпидермально-кутикулярные типы будут свойственными или одному виду, или группе видов одного рода. Реже строение эпидермы однородно у всех видов рода или родов семейства. Таких случаев, когда комплекс эпидермальных признаков резко изменив в пределах вида и даже рода (если соблюдаются перечисленные условия), неизвестно. Конечно, эпидермальные признаки разных органов могут оказаться существенно различными. Значительные отличия в эпидермально-кутикулярных признаках у остатков гомологичных частей несовместимы с принадлежностью таких остатков к одному виду.

С изменчивостью и невыдержанностью веса признаков приходится сталкиваться и здесь. Признаки, весомые в систематике одного таксона, могут оказаться варьирующими в другом таксоне. В этом отношении эпидермально-кутикулярные признаки не отличаются от всех прочих. Никогда нельзя заранее сказать, какой признак будет выдерживающимся, а какой варьирующим и бесполезным. Например, у кордаитантовых гипостомность листьев выдерживается у всего рода *Rufloria* (видимо он соответствует нескольким естественным родам), но среди хвойных можно назвать роды, где распределение устьиц по нижней и верхней сторонам листа зависит от степени его прижатости к стеблю. У подокарповых и сосновых замыкающие клетки всегда ориентированы продольно, а у таксодиевых ориентация устьиц — варьирующий признак.

ЭВОЛЮЦИЯ ЭПИДЕРМАЛЬНО-КУТИКУЛЯРНЫХ ПРИЗНАКОВ

Происхождение кутикулы и устьиц неизвестно. Кутикулоподобный покров известен у протосальвиний, спонгиофитовых и близких к ним водорослей, но лишь у девонских представителей, существовавших совместно с высшими растениями. Основываясь на онтогенетических наблюдениях, Д. Д. Пант выдвинул гипотезу, что устьица произошли от концептакулов бурых водорослей. Однако многие выводят высшие растения из зеленых водорослей. Д. Д. Пант отметил сходство в онтогенезе устьиц и спорангиев. Возможно, что предковые структуры устьиц несли функцию размножения.

Устьица проптеридофитов уже вполне развиты. У *Rhynia* они составлены двумя лежащими на поверхности бобовидными замыкающими клетками с четкой стенкой между ними и апертурой (рис. 9, и). Стенки, обращенные к апертуре, слегка утолщены. У *Sawdonia* замыкающие клетки погруженные и

кутикула покрывает ту их часть, которая обнажена в устьичной ямке. Стенка между полярными частями замыкающих клеток выражена очень плохо. У *Zosterophyllum*, имеющего сходные устьица, этой стенки вовсе не видно (рис. 10, ж). Поэтому предполагают, что у *Zosterophyllum* в действительности была одна «замыкающая» клетка с апертурой в центре. Нечто подобное известно у спорофитов мхов. До изучения минерализованных остатков трудно расшифровать строение устьиц зостерофиллов. Вообще же граница между замыкающими клетками вблизи полюсов бывает плохо заметна на кутикуле у многих высших растений. Это связано с очень плотным прилеганием замыкающих клеток, из-за чего кутиновый шов не образуется. У проптеридофитов нет специализированных побочных клеток или они слабо намечаются. Зато у них уже отмечаются папиллы, одноклеточные и многоклеточные волоски и эмергенцы.

У раннедевонского *Drepanophycus spinaeformis* (плауновидное) найдены устьица с отчетливыми побочными и венечными клетками (рис. 13, и). Они описаны как паразитные, но, вероятно, это ошибка интерпретации, некоторые устьица были актиноцитными. У плауновидных эпидермальна структура быстро эволюционировала. В раннем карбоне у них появляются листья с дорсальными желобками (рис. 14, л).

Дорсальные желобки независимо появились и у голосеменных, сначала у *Dicranophyllum* и ангарских родов *Rufloia* и *Angaropteridium* (частью), а затем и у других групп. Можно указать и другие примеры параллелизма в эволюции эпидермально-кутикулярных структур. Это типы устьиц, повторяющиеся у папоротников и покрытосеменных, хотя общие предки этих таксонов — девонские прогимноспермы или близкие к ним тримерофитовые проптеридофиты — имели слабо специализированные устьица того же типа, что и проптеридофиты. Устьичные ряды и полосы появляются с карбона и свойственны в это время плауновидным, кордаитантовым и хвойным; позже встречаются у разных цикадофитов и некоторых гинкгоопсид.

В палеозое у высших растений преобладают аномоцитные и актиноцитные устьица. Паразитные устьица, помимо *Drepanophycus*, отмечались у среднекарбонового тригонокарпового *Alethopteris sullivantii* и хвойного *Swillingtonia* (= *Lebachia*), но эти наблюдения ошибочны. Паразитные устьица характерны для беннеттитов. Они известны у мезо-кайнозойских папоротников и многих покрытосеменных. Только с кайнозоя встречается полный набор устьичных типов, известных у высших растений. В перми появляется бабочковидная кутинизация замыкающих клеток (у *Peltaspermales*), характерная и для мезозойских беннеттитовых (см. выше).

Ранние (меловые) покрытосеменные сравнительно однообразны по всему комплексу эпидермальных признаков. Их современное эпидермально-кутикулярное разнообразие возникло лишь в кайнозое.

КЛАССИФИКАЦИЯ ДИСПЕРСНЫХ КУТИКУЛ

Под дисперсными кутикулами понимают обрывки листьев с сохранившимся эпидермальным строением и естественно отщипанные фрагменты кутикулы. Дисперсные кутикулы часто встречаются в осадочных породах, они обычны в палеонтологических пробах и вполне могут быть использованы для палеоботанической характеристики стратонав. Для специального изучения дисперсных кутикул применяют объемную мацерацию породы, которая после дезинтеграции пропускается через сито.

Часто не удается сблизить дисперсные кутикулы с определенными родами и видами, установленными по менее фрагментарным остаткам. В этом случае обозначали определенные типы дисперсных кутикул цифровыми или буквенными символами, что неудобно в таксономической работе. Поэтому для дисперсных кутикул была введена бинарная номенклатура. Первоначально роды дисперсных кутикул были введены С. В. Мейеном (1965 г.) по образцу системы С. Н. Наумовой для дисперсных миоспор. Были выбраны немногие признаки, комбинации которых давали заранее ограниченное число родов. Позже предложено выделять по этому принципу надродовые группировки дисперсных кутикул (антетурмы, турмы и субтурмы), а объем родов сузить и число их заранее не фиксировать [41]. И та, и другая системы мало используются в систематике дисперсных кутикул, для которых обычно по-прежнему употребляют произвольный набор символов или название подходящего эвтаксона. Отчасти это связано с тем, что дисперсные кутикулы до сих пор чаще всего описываются попутно с другими растительными остатками и лишь от случая к случаю используются в стратиграфии.

ПАЛЕОФЛОРИСТИКА

Флористика — это изучение географического распределения таксонов, проекция системы растений на географический фон. В палеофлористике приходится учитывать не только пространственное, но и хронологическое распределение таксонов. Тогда палеофлористику можно определить как изучение пространственно-временного распределения таксонов. Нанося на карту ареалы таксонов, можно видеть сгущения линий в одних местах Земли и разрежения в других. Это означает, что таксоны образуют природные совокупности, каждая из которых занимает определенную территорию. Совокупности вложены друг в друга, образуя систему соподчинения. Каждой совокупности отвечает территориальная флористическая единица — фитохория (фитохорион). Фитохории могут быть разного ранга. В нисходящей последовательности это царства, области, провинции, округа, районы. Они получают собственные географические названия. Список таксонов фитохории или ее участка называется флорой.

При выделении фитохорий приходится учитывать частоту встречаемости того или иного таксона. Поэтому границы между фитохориями — не линии, вдоль которых происходит полная смена совокупности таксонов, а полосы, в которых более или менее резко сменяется частота встречаемости таксонов. Границы между фитохориями, если они проходят по суше, всегда размыты в той или иной степени. Такие размытые границы в экологии и биогеографии называются экотонами.

Между структурой и таксономическим составом сообществ нет прямой связи. Один и тот же таксон может входить в разные сообщества, или удерживая жизненную форму, или меняя ее. С другой стороны, может происходить замена таксонов в сообществе без изменения его структуры (точнее, без изменения места данного сообщества в общей классификации сообществ). Тем не менее и на распределение таксонов, и на структуру и распространение сообществ влияют одни и те же факторы — орографические, эдафические, климатические и др. Поэтому между районированием флористическим (по распределению таксонов) и геоботаническим (по распределению сообществ) обнаруживается взаимосвязь. Многие границы оказываются одновременно флористическими и геоботаническими. Территории, оконтуренные такими комплексными границами, предлагалось называть дивизионами растительности. Взаимосвязь флористического и геоботанического районирования неизбежно возникает еще и из-за того, что в современной фито-

ценологии сами сообщества выделяются по флористическому принципу (метод Браун — Бланке).

При любом районировании приходится подменять одни признаки другими. Непосредственно проследить на больших площадях действительное распространение таксонов невозможно, так как в этом случае требовалось бы наносить на карты конкретные индивиды данного таксона. Поэтому даже при чисто флористическом районировании необходимо опираться на распространение сообществ, если они визуальнее легче прослеживаются. Наоборот, о распространении сообщества можно судить по распространению легко прослеживаемого таксона. В обоих случаях привлекаются данные по физико-географическим элементам территории, резко различающимся растительным покровом. Так, нет необходимости проводить детальные флористические и геоботанические исследования вдоль всей границы между заболоченной равниной и прилегающей к ней возвышенностью. Достаточно изучить отдельные участки этой границы и, если они окажутся однотипными по интересующим нас признакам, можно провести границу, пользуясь просто гипсометрической картой. Таким образом, при районировании (как и при любом ином типологическом исследовании) трудно наблюдаемые, но считающиеся важными признаки подменяются сопряженными с ними, легче наблюдаемыми признаками. Последние не учитываются при оформлении результатов исследования, отчего создается впечатление, что эти признаки совсем не принимались во внимание. Хотя они и не входят в характеристику выделенных единиц, они служат их обоснованием и поэтому должны учитываться при формулировке принципов исследования [13, 35].

Если при изучении современного растительного покрова флористические характеристики могут быть отделены от геоботанических (хотя на практике они нередко совмещаются, порой неосознанно), то на палеоботаническом материале это невозможно. Во-первых, в силу специфики палеоботанической летописи в ней оказываются представленными лишь определенные типы растительности, а другие выпадают (например, растительность высокогорий обычно не представлена в макрофоссилиях). Поэтому карты палеофлористического районирования, даже если они строятся путем наложения ареалов разных таксонов, оказываются как бы «вложенными» в картину распространения определенных типов растительности. Во-вторых, сама палеоботаническая таксономия иногда отражает скорее классификацию жизненных форм данного таксона, чем его деление на роды и виды по всей совокупности признаков. Например, род *Calamites* объединяет сердцевинные отливы чуть ли не всех каламостахиевых карбона и перми, имеющих достаточно толстые стволы с хорошо развитой сердцевинной полостью. При прослеживании в пространстве рода *Stigmara* устанавливается распространение некоего обобщенного

таксона неопределенного ранга (ибо такими ризофорами обладали многие лепидофиты), а главное — распространение зарослей на сильно обводненных местообитаниях (в том числе мангрового типа). В-третьих, при прослеживании ископаемых таксонов еще в большей мере, чем при выявлении ареала современного таксона, учитываются косвенные признаки, такие как распределение моря и суши, распространение данной осадочной формации или просто данного флороносного слоя и т. д. Тем самым в обоснование палеофлористических карт входит широкий комплекс экосистемных признаков, некоторые из которых трудно отбросить при характеристике фитохории.

Поэтому не случайно, что карты палеофлористического районирования и характеристики, даваемые фитохориям, несут существенно постороннюю нагрузку, прежде всего — палеоклиматическую. На этих картах нередко показывают распределение аридных поясов и оледенений. Палеоклиматические термины иногда вводятся и в номенклатуру фитохорий. Последние приобретают характер «дивизионов растительности», отражающих обобщенные типы палеоклиматов.

Разумеется, карты палеофлористического районирования нельзя считать палеоклиматическими картами, поскольку границы между фитохориями могут быть связаны не с климатическими рубежами, а с препятствиями на миграционных путях. Разобщенные фитохории при сходстве климатических характеристик могут иметь разные наборы таксонов из-за формирования за счет разных материнских флор. К тому же некоторые границы на картах могут быть связаны с вторичным тектоническим сближением или разобщением территорий (если принимать мобилистские концепции). Поэтому палеофлористические карты при всей их геоботанической и палеоклиматической нагрузке могут служить лишь важным компонентом палеоклиматических карт, но не подменять их.

В палеофлористике часто употребляется термин «флора», хотя комплексы растительных остатков и соответствующие им списки таксонов нельзя рассматривать как флоры прошлого. Для этого нужны существенные поправки на неполноту данных, смешение остатков в захоронениях (в том числе из-за переотложения), несоответствия паратаксонов и эвтаксонов. Поэтому вводились понятия тафофлора, стратофлора, геофлора и т. п. Не оспаривая целесообразности этих терминов, можно оставить и термин «флора», так как при изложении истории растительного мира Земли можно по мере возможности отвлекаться от дефектов геологической летописи, от разрозненности остатков и фактически излагать реконструированную картину именно флор прошлого, их распределения. В ходе же реконструкции нужно разграничивать наблюдаемые комплексы растительных остатков и гипотетические представления о составе материнских флор или типов растительности. При описании реконструированной истории иногда удобен термин «геофлора»,

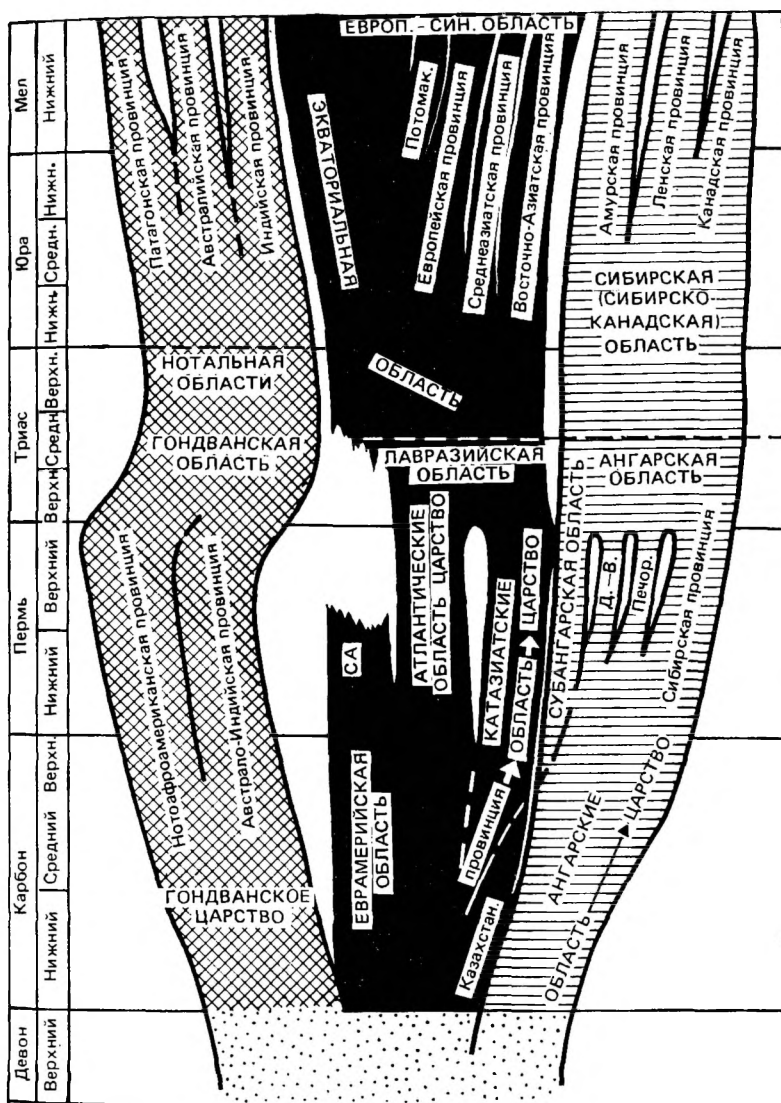


Рис. 73. Эволюция фитоохорий в позднем палеозое и мезозое

СА — Североамериканская область; Д.-В. — Дальневосточная провинция; Печор. — Печорская провинция; Евразийская и Ангарская области карбона составляют Аркто-карбовоное царство, Североамериканская, Атлантическая и Катазатская области ранней перми — Амеросинийское царство; Дальневосточная, Печорская и Сибирская провинции входят в Ангарскую область, которая вместе с Субангарской областью составляет Ангарское царство; Потомакская, Европейская, Среднеазиатская и Восточно-Азиатская провинции юры и мела входят в Европ.-Синийскую (Европ.-Син.) область. Составили С. В. Мейен и В. А. Вахрамеев (1984 г.)

поскольку он означает длительно существующую флору обширной территории, соответствующей фитохории высокого ранга (царству или области).

Палеофлористическое исследование венчается реконструкцией флорогенеза (флорогении). Соответствующий обобщающий раздел ботаники называется флорогенетикой. Подобно тому, как филогенетика реконструирует филогению организмов и с этой целью использует и обобщает все сведения о них, так флорогенетика реконструирует происхождение флор. Историческую преемственность флор можно представить в виде флорогенетического древа [35, с. 32], предлагаемый вариант которого (рис. 73) будет рассмотрен в конце настоящей главы.

Поскольку для выяснения происхождения флор необходимо установить происхождение и пути расселения слагающих флоры таксонов, флорогенетика включает в себя филогенетику растений со всеми ее составляющими и проецирует филогенетические линии на палеогеографический и палеофлористический фон. Понять расселение растений можно лишь при условии знания аут- и синэкологии таксонов. Поэтому флорогенетика включает в себя и палеоэкологию растений. Особенно важно, что флорогенетика не просто использует данные систематики, филогенетики, палеофлористики и палеоэкологии растений, но и синтезирует их. Таким образом, флорогенетика охватывает более широкий круг вопросов, чем историческая география растений (Е. В. Вульф), фитохориономия (А. Л. Тахтаджян), филогенетическая география растений (А. Энглер) и др.

При изложении истории флор сейчас уже невозможно не принимать во внимание мобилистские идеи. Ясно, что материка в геологическом прошлом находились в иных пространственных отношениях, чем сейчас. К сожалению, имеющиеся реконструкции взаимного расположения материков достаточно убедительны, начиная лишь с юры. Для палеозоя уверенно реконструируется взаимное расположение некоторых гондванских материков (хотя и там не все ясно). Очень дискуссионны положение Катазии и Казахстана, палеогеографические взаимоотношения Северо-Востока СССР и северо-запада Северной Америки, палеогеографическая ситуация в Средней Азии и др. Оценить достоверность разных палинспастических построений с помощью данных о флорах палеозоя пока трудно. Поэтому в истории палеозойских и триасовых флор взаимоотношения материков упоминаются лишь в некоторых случаях.

ИСТОРИЯ ФЛОР

Ниже будет рассмотрена история только флор, составленных высшими растениями. За редкими исключениями не приведены характеристики упоминаемых таксонов, поскольку для наиболее важных из них это сделано в главе 2, в которой нужный таксон легко найти с помощью указателя.

Историю наземной растительности удобнее рассматривать по естественным этапам. Они достаточно четко выделяются в истории взятых изолированно районов. Но в масштабе всей Земли легко выделяются лишь очень крупные этапы ранней (докарбоновой) истории наземного растительного мира, до становления достаточно четких фитохорий. Границы периодов стандартной геохронологической шкалы порой совершенно искусственно делят историю отдельных фитохорий.

А. Н. Криштофович [8] выделял семь крупнейших последовательно сменявшихся одна другую флор Земли, отражающих эры в развитии растений. Додевонскую флору он называл фикомикофитной, а соответствующую эру — талассофитной. Далее следовали псилофитовая (ранний — средний девон) и антракофитовая (поздний девон — ранняя пермь) флоры, принадлежащие палеофитной эре. Следующая мезофитная эра охватывает палеомезофитную (поздняя пермь — триас) и неомезофитовую (юра — ранний мел) флоры, а кайнофитовая — палеокайнофитовую (поздний мел — неоген) и неокайнофитовую (антропоген) флоры. Имеются и иные схемы периодизации истории растительного покрова [13, 35]. Вне зависимости от того, насколько естественны такие планетарные флоры и эры, сами понятия палеофитной, мезофитной и кайнофитной флор в применении к наземному растительному миру удобны и будут нами использоваться.

Рассматриваемые ниже флоры составлены сотнями родов и видов, сложно распределенных в геологическом разрезе и на площади. Поэтому предпочтение будет дано тем таксонам, которые или определяют облик флор, или особенно интересны с точки зрения связей главных флор. Более полные характеристики фитохорий можно найти в литературе [10, 13, 14, 16, 28, 35].

СТАНОВЛЕНИЕ НАЗЕМНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Заселенность суши какими бы то ни было организмами в докембрии и первых периодах фанерозоя до силура включительно остается областью отвлеченных гипотез, в которых нет недостатка. Высказывались предположения, что в докембрии и раннем палеозое суша была заселена водорослями и лишайниками. Г. Д. Реталляк отметил, что в палеопочвах ордовика не видно следов подземных частей растений. Отсутствие более плотного и развитого растительного покрова должно было сказываться на режиме выветривания, эрозии и осадко-накопления на суше, поскольку не было регуляции стока вод. Рельеф должен был быстро пенепленизироваться, облик ландшафта суши должны были определять очень мелководные обширные бассейны непостоянных очертаний, населенные сначала прокариотическими, а затем также и эвкариотическими организмами. Следовательно, кластический материал (кроме пелито-

вого) из глубин континентов не достигал морских бассейнов, в которые он мог поступать главным образом за счет береговой абразии. Соответственно мощности терригенных морских осадков, накапливающихся за единицу времени, в то время должны были быть несравненно меньшими, чем в эпохи с развитым наземным растительным покровом. По мнению А. Г. Пономаренко, появление наземной проптеридофитовой растительности способствовало возникновению внутриконтинентальных и прибрежных отстойников, что приводит к расширению эвфотической зоны в морских бассейнах и усилению снабжения кислородом более глубоких слоев воды.

Находки микрофоссилий (палиноморф), внешне сходных со спорами высших растений, в докембрии и нижнем палеозое порождали гипотезы, допускавшие заселение суши задолго до появления в геологической летописи первых остатков достоверных наземных растений. В отложениях, начиная с верхов докембрия, иногда обнаруживались и макрофоссилии, напоминающие высшие растения (рис. 74, а—д). Наиболее известны находки рода *Aldanophyton* в кембрии Сибири (рис. 74, б—д). Это шиповатые полые оси с расширенными нижними частями, несущими лентовидные ризоидоподобные придатки. Несмотря на хорошую сохранность, никакой анатомической структуры у этих остатков не видно. Приуроченность массового захоронения остатков к битуминозным известнякам, отлагавшимся далеко от береговой линии, не позволяет относить их к высшим наземным растениям.

В верхах докембрия обнаружены очень мелкие споры с отчетливой трехлучевой складкой (рис. 74, е), но считать, что они принадлежат высшим растениям пока нет оснований. Скорее они относятся к проблематическим водорослям (*Vendotaenides*), встречающимся в тех же слоях. Споры с достоверной трехлучевой щелью в докембрии и кембрии пока не обнаружены. Указания на такие находки или были впоследствии поставлены под сомнение, или оказались ошибочными. За трехлучевую щель принимали складки смятия оболочек. Все эти остатки сейчас описываются в составе группы акритарх.

В. Г. Чалонер сформулировал критерии для отнесения древнейших остатков к высшим растениям. Это присутствие спор с устойчивой к мацерации оболочкой и щелью разverzания, трахеид и кутикулы с устьицами. Если учитывать эти признаки и допускать, что не на любом фрагменте можно наблюдать весь их набор, то о первом появлении высших растений можно судить по уровню появления в разрезе, хотя бы на разных остатках, всего набора.

Первые споры с типичной трехлучевой щелью разverzания и устойчивой к мацерации оболочкой (род *Ambitisporites* в лландовери) появляются с верхнего ордовика (рис. 74, з). Для силура характерно соединение спор в диады и тетрады, иногда заключенные в общую оболочку. Это могут быть цисты

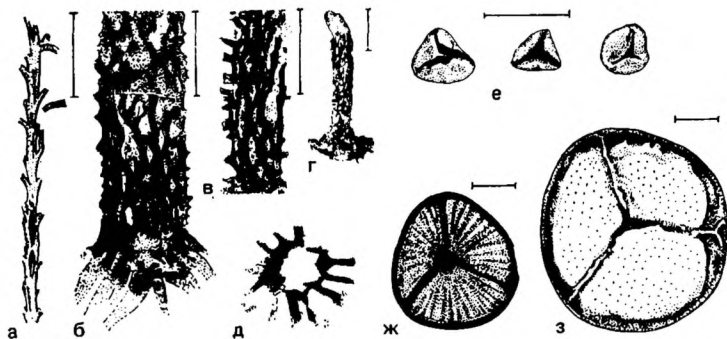


Рис. 74. Фоссилии неопределенного систематического положения из венда (е), кембрия (б—д), ордовика (а), силура (з) и даунтона (ж); Западная Европа (а), бассейн Алдана (б—д), Ленинградская область (е), Ливия (ж, з)
 а — *Botophyton pragense* Oubr.; б—д — *Aldanophyton antiquissimum* Krysh't.;
 е — *Ambiguaspora parvula* Volk.; ж — *Emphantsporites rotatus* McGreg.; з —
Ambitisporites avitus Hoffm.; линейка 1 см (а—е), 10 мкм (е—з)

водорослей. Количество трехлучевых спор сильно увеличивается в лудлове, причем они приурочены преимущественно к осадкам побережий. Закономерностей в географическом распределении этих остатков не отмечено, хотя ассоциирующие акритархи обнаруживают провинциальность. Споры в спорангиях известны с лудлова. Также с лудлова появляются находки оси с трахеидами. Древнейшие оси, с которых удалось получить кутикулу с устьицами, обнаружены уже в низах девона (жединском ярусе). Правда, по всему разрезу силура встречаются не только споры, но и дисперсные фрагменты кутикулы с клеточной структурой (но без устьиц), а также трубчатые микрофоссилии со спиральным утолщением стенки. Эти кутикулярные фрагменты и трубки интерпретировались как части высших растений, но более вероятно их принадлежность водорослям, родственным *Nematothallus* и спонгиофитовым. Среди силурийских дисперсных фрагментов тканей Т. К. Аль-Амери указывает и такие, которые напоминают остатки высших растений. Количество этих остатков увеличивается по мере приближения к береговой линии. Систематическое положение силурийских и древнейших девонских спор (рис. 74, ж, з) остается неопределенным. По строению они вполне сходны со спорами из спорангиев раннедевонских протеридофитов (споры *Ambitisporites* найдены в спорангиях *Cooksonia pertonii*). Однако некоторые их типы известны в спорангиях не только протеридофитов, но и водорослей, а другие типы пока не обнаружены в спорангиях (рис. 74, ж).

Появление макроостатков высших растений в венлокском ярусе силура, а также увеличение их количества в пржидольском ярусе силура и далее в основании девона сопровождается ростом разнообразия дисперсных спор. Оба явления при-

нято рассматривать как отражение появления высших растений и их параллельного выхода на сушу. Между тем гораздо более вероятно, что древнейшие остатки высших растений принадлежат не наземным, а водным и полуводным формам. Эти растения были мелкими, травянистыми, а по последующей истории растительного покрова известно, что травянистые наземные (никогда не погружающиеся в воду) растения не попадают в захоронения как макрофоссилии. Почти все известные ископаемые травянистые растения были водными, болотными или эпифитными. Показательно, что в нижнем и среднем девоне все палеопочвы с подземными частями растений принадлежат к числу подводных или гидроморфных, т. е. они или заливались водой, или были постоянно увлажнены. Сопоставляя тафономические и морфолого-анатомические наблюдения, можно прийти к выводу, что появление и постепенное увеличение числа и разнообразия макрофоссилий высших растений в верхах силура — низах девона свидетельствует не о выходе их на сушу, а о переселении в воду. Тогда процесс формирования высших растений приходится отнести на предшествующие эпохи силура, а вопрос о том, в какой среде происходил этот процесс, остается полностью открытым. Нельзя исключать, что он происходил не во время выхода водорослей на сушу, а в водорослевом населении суши. Этим приспособившимся к жизни на суше водорослям или первым развившимся из них высшим растениям («риниофитоидам») и могут принадлежать споры, встречающиеся в низах силура. Не случайно, что количество этих спор увеличивается по мере приближения к береговой линии. В начале девона растения стали расселяться в глубь континентов, и уже в жедине макроостатки высших растений (*Cooksonia*) захоронялись в типично аллювиальных отложениях.

СИЛУРО-ДЕВОНСКИЕ ФЛОРЫ

Основываясь на распределении макрофоссилий в разрезах, Х. П. Бэнкс [21] предложил разделить интервал от пржиждольского яруса (силур) до фаменского яруса (девон) на семь флористических зон. Они обозначены римскими цифрами и названиями характерных родов, распространение которых не обязательно соответствует всей зоне. Из-за невозможности выделить в девоне четкие фитохории характеристика зон дается без деления по местонахождениям или их группам. Д. К. Макгрегор и Д. Б. Ричардсон [21] для девона установили региональные и планетарные палинологические зоны, не совпадающие с зонами по макрофоссилиям.

Зона I (*Cooksonia*), судя по новейшим находкам, начинается в верхах венлока и далее охватывает лудлов и даунтон (пржиждоль). Флора зоны I известна в немногих местонахождениях (Подолия, ЧССР, Англия, Ирландия, штат Нью-Йорк).

Высшие растения (*Cooksonia*), представленные мелкими экземплярами с тонкими осями (до 3 мм в ширину), ассоциируют с водорослями *Parka*, *Pachythesca* и *Protolaxites*, а также морскими животными. По-видимому, это ассоциация маршей. В Подолии в зоне I известны талломные формы (*Praehepatites*), возможно относящиеся к водорослям или принадлежащие гаметофитам пропртеридофитов.

Зона II (*Zosterophyllum*), жедин (диттон) — нижний зиген. Эта флора известна в тех же районах, что и предыдущая, а также в Казахстане и Кузбассе, близка к ней по составу и общему облику, но отличается появлением и широким распространением *Zosterophyllum* и иногда *Sporogonites*. В верхней части зоны исчезает *Parka*. В жединских отложениях Кузбасса указаны своеобразные роды *Stolophyton* (оси с боковыми эллиптическими спорангиями, сидящими на ножке), *Juliphyton* (возможно этот род близок к *Zosterophyllum*) и *Uscunajphyton* (вильчатая ось, несущая на наружной стороне верхней части обоих ответвлений изогнутые вверх придатки, на которых сидит по одному спорангию).

Зона III (*Psilophyton*), верхний зиген — эмс. Именно флору этой зоны обычно имеют в виду, когда говорят о раннедевонской флоре, иногда называемой псилофитовой. Будем называть флору этой и двух предшествующих зон пропртеридофитовой. В зоне установлено около 30 родов (в некоторых местонахождениях обнаружено 15—20 видов), относящихся к пропртеридофитам, первым плауновидным (*Drepanophycus*, *Protolepidodendron*, *Barragwanathia*), в том числе лигульным (*Leclercqia*), баринофитовым (*Barinophyton*, *Protobarinophyton*). Пропртеридофиты представлены всеми тремя классами, в том числе и впервые появляющимися тримерофитами (*Psilophyton*, *Trimerophyton*, *Pertica*). К риниевым относятся *Cooksonia* и, может быть, некоторые *Taeniocrada*, а к зоостерофилловым — *Zosterophyllum*, *Gosslingia*, *Renalia*, *Rebuchia*, *Sawdonia* и *Crenaticaulis*. Местонахождения зоны известны в Сибири, Казахстане, Донбассе, Западной Европе, Северной Америке, КНР, Южной Америке, Австралии. Существует мнение, что к данной зоне относится и считающаяся другими силурийской флора с *Barragwanathia* Австралии; *Barragwanathia* обнаружена в эмсе Канады.

Предпринимались попытки выделить в раннем девоне палеофлористические провинции. Например, предлагалось рассматривать в качестве самостоятельных провинций флоры Казахстана и Сибири. Отмечалось своеобразие флор Гондваны. Раннедевонские фитохории пока нельзя обосновать ни по макрофоссилиям, ни по миоспорам. Многие раннедевонские роды макрофоссилий известны лишь в одном местонахождении. Однако есть и широко распространенные роды (*Zosterophyllum*, *Sawdonia*, *Drepanophycus*, *Taeniocrada*). Заметить какие-либо закономерные изменения родового состава и тем более надпро-

довых групп на площади пока не удается. В некоторых районах (ФРГ, Казахстан, Южная Америка) увеличивается роль плауновидных. *Psilophyton* и близкие к нему тримерофитовые отсутствуют в Сибири, а *Margophyton* (широко распространенный в Евразии) в Северной Америке. Невозможность ограничения раннедевонских фитохорий, видимо, связана как с субъективными (плохая изученность растительных остатков в подавляющем большинстве местонахождений), так и с объективными причинами. Все или почти все известные нам раннедевонские растения или были однолетними, или имели однолетние воздушные побеги. Поэтому их распространение могло не зависеть от климатической зональности, к тому же не очень резкой. Кроме того, многие раннедевонские роды (если не большинство их) были водными или полуводными растениями, что тоже благоприятствовало меньшей зависимости их распространения от климатических поясов. Согласно реконструкции Г.-И. Швайцера, раннедевонские ландшафты (Рейнской области) напоминали обширные марши с очень слабо расчлененным рельефом. Они часто заливались морем, так что создавалось множество промежуточных биотопов между морскими и континентальными.

Зоны IV (*Huénia*) и V (*Svalbardia*), средний девон. Граница между ними проходит немного выше границы эйфеля и живета. Среднедевонская флора называлась гиениевой или протоптеридиевой по характерным родам *Huénia* и *Protopteridium* (т. е. *Rellimia*). Появление этих родов действительно отмечает новый этап в эволюции высших растений. По-видимому, *Huénia* имела такое же анатомическое строение, как и *Calamophyton*, появляющийся с середины эйфеля и относящийся к кладоксилеевым папоротникам. Свойственное кладоксилеевым анатомическое строение с множеством ксилемных пучков, идущих вдоль стебля, появляется в самых верхах зоны III. *Rellimia* — один из наиболее древних прогимноспермов, пока еще весьма примитивных. Появление *Rellimia* в основании среднего девона подтверждается и одновременным появлением ассоциирующих с этим родом спор *Rhabdosporites langii*.

В среднедевонской флоре, сложенной более чем 50 родами, сохраняются многие роды проптеридофитовой флоры, принадлежащие зостерофилловым (*Sawdonia*, *Hicklingia*) и тримерофитовым (*Pertica*, *Psilophyton*). Примечателен род *Chaleuria* с зарождающейся гетероспоровостью; его соотношения с тримерофитовыми и прогимноспермами неясны. Продолжают существовать баринофитовые. Помимо уже упоминавшихся *Huénia* и *Calamophyton*, папоротники представлены родами *Pseudosporochnus*, *Langoxylon* и, может быть, *Protocephalopteris*. К протоптеридиевым прогимноспермам, кроме *Rellimia* относятся *Aneurophyton*, *Tetraxylopteris* и *Triloboxylon*. Рубеж зон IV и V отмечен появлением археоптеридиевого прогимносперма *Svalbardia*. В среднем девоне обнаружены первые дисперсные

мегаспоры, которые могли принадлежать как прогимноспермам, так и плауновидным. Последние широко распространены в обеих среднедевонских зонах. Они представлены перешедшими из нижнего девона *Drepanophycus*, *Protolepidodendron* и *Leclercqia*, а также впервые появляющимися *Colpodexylon* (эйфель), *Archaeosigillaria* и *Lepidodendropsis* (с живета). Среднедевонские плауновидные протостелические, с экзархной или слабо мезархной киселемой. Их стела имеет в поперечном сечении очертание зубчатого колеса. В среднем девоне указывался и род *Lycopodites*, сравниваемый с современным родом *Lycopodium*. В живете появляются ибиковые (*Ibyka*, *Iridopteris*), возможные предки членистостебельных. Предполагают, что род *Honseleria* из живета ФРГ относится к членистостебельным, но вероятнее его принадлежность к ибиковым. Из растений неопределенного систематического положения для среднего девона характерен род *Barrandeina*. В зоне V во многих местах встречаются спонгофитовые и близкие к ним водоросли (бурые?) родов *Protosalvinia*, *Spongiophyton*, *Orestovia*, *Bitelaria*. В Кузбассе фитолеймы *Orestovia* вместе с некоторыми другими, пока еще плохо изученными родами, образуют прослой угля (сапромиксита, или барзассита). Характер местобитания этого углеобразующего сообщества пока неизвестен. Тонкие прослой угля, образованные остатками *Orestovia*, *Bitelaria* и родственными им растениями, известны и в Воронежской области.

Местонахождения среднедевонской флоры распространены так же, как и проптеридофитовой, но большая их часть относится к живету. В наиболее богатых местонахождениях определено до 30 видов. Эйфельская флора известна в немногих местах и по облику близка к проптеридофитовой. Когда в литературе говорится о среднедевонской флоре в целом, то имеется в виду прежде всего живетская флора Европы, Сибири, Казахстана и Средней Америки. В большинстве местонахождений обычны остатки, относимые к *Rellimia*, *Pseudosporochnus* (среди них есть экземпляры с диаметром стволов до 20 см) и *Protolepidodendron*, однако лишь для немногих мест определения этих родов надежны. В некоторых местонахождениях (Центральный Казахстан, о-ва Шпицберген, Северная Африка, штат Нью-Йорк, КНР) большую роль играют плауновидные с довольно толстыми стволами (диаметром до 8 см); у найденных в Казахстане и морфологически близких к *Tomiodendron* М. А. Сенкевич обнаружила крупную лигульную ямку в пазухе листа. В Казахстане в среднем девоне были распространены лепидофиты, сходные с *Lepidodendropsis* по строению и очертанию листовых подушек, но имеющие, по данным А. Л. Юриной (1985 г.), стробилы типа *Flemingites*.

Пока непонятно, можно ли объединить местонахождения, богатые лепидофитами, в перечисленных районах в отдельную фитохорию или присутствие лепидофитов с довольно толстыми

стволами контролировалось местными фаціальными условиями. Отмечалось отличие гондванских среднедевонских флор (более бедных) от одновозрастных флор северных материков. В КНР до сих пор не найдены обычные в Европе *Huenia* и *Calamophyton*. Выделить фитохории не удастся и по мiosпорам, есть космополитные роды и даже виды (*Rhabdosporites langii*, *Grandispora naumovii* и др.), но есть и таксоны, ограниченного географического распространения.

Зона VI (*Archaeopteris*), фран — нижний фамен. В литературе флора зон VI и VII называется «археоптериевой». Ниже это название вслед за Х. П. Бэнксом применяется только для флоры зоны VI. Археоптериевая флора распространена столь же широко, что и протоптеридиевая, и сравнима с ней по разнообразию (более 50 родов). Сам род *Archaeopteris* распространен по всему Северному полушарию и в Австралии. Поскольку *Archaeopteris* относится к числу доминирующих растений, его распространение подчеркивает космополитность позднедевонской флоры.

Появление *Archaeopteris* в начале позднего девона, видимо, сыграло большую роль в эволюции растительного покрова. Это были настоящие деревья с мощными (до 1,5 м в диаметре) стволами, сложенными вторичной древесиной. В позднем девоне (США) *Archaeopteris* формировали леса по бережьям рек, впадавших во внутреннее море. Судя по обилию фрагментов древесины *Callixylon* во многих местонахождениях, археоптериевые леса покрывали обширные площади. В позднем девоне существовали и деревья со стволами, имеющими древесину типа *Dadoxylon* и *Palaeoxylon*. Продолжали существовать протоптеридиевые прогимноспермы *Aneurophyton*. Возможно им принадлежали толстые (диаметром до 1 м) стволы (*Eospermatopteris*).

В верхнем девоне еще встречается некоторое количество проптеридофитов (*Taenioocrada*, *Sawdonia*, *Thursophyton*) и баринофитов, кладоксилеевые (*Pseudosporochnus* и др.), роды неопределенного систематического положения (*Tortkophyton*, *Platyphyllum*), водоросли (*Protosalvinia* и *Prototaxites*). Большую роль во многих верхнедевонских местонахождениях играют плауновидные. Среди них есть доживающие примитивные типы (*Drepanophycus*), роды, появившиеся в среднем девоне (*Archaeosigillaria*, *Lepidosigillaria*, *Colpodexylon*, *Lepidodendropsis*, *Lycopodites*) и новые роды (*Protolepidodendropsis*, *Leptophloeum*, *Pseudolepidodendropsis*). Некоторые из плауновидных имели довольно толстые стволы (до 40 см в диаметре у *Lepidosigillaria*).

О фитохориях зоны VI можно сказать то же, что и о предшествующих. Наметить отчетливых географических тенденций в распределении родов почти не удастся. Правда, в Европе и Сибири нет рода *Leptophloeum*, характерного для Гондваны, КНР, Японии, Казахстана и Северной Америки и встречающе-

гося в комплексах с доминирующими плауновидными (последних очень мало в Сибири и, наоборот, много в экваториальных флорах и Гондване). Если в предшествующих зонах намечалась некоторая разница гондванских и северных местонахождений, то в зоне VI ее подметить не удастся отчасти из-за того, что флора Гондваны очень плохо изучена. Некоторые роды распространены очень широко, другие обнаруживают географическую приуроченность. Так, мегаспоры типа *Nikitinispores* и соответствующие им однолучевые микроспоры *Archaeoperisaccus* распространены только севернее предполагаемого франского палеоэкватора.

Зона VII (*Rhacophyton* — *Cyclostigma*) отвечает верхней части фамена и, может быть, местами низам турне, так как сопоставление флороносных слоев друг с другом и с морскими разрезами часто недостаточно уверенное. Приходится учитывать и то, что в пограничных отложениях девона и карбона облик флористических комплексов может зависеть от фациальной обстановки, контролирующей участие растений, более характерных для девона или карбона. В СССР в течение многих лет граница девона и карбона проводилась по подошве зоны *Wocklumeria*, а в других странах — по подошве зоны *Gattendorfia*. Сейчас большинство стратиграфов склонно проводить эту границу по конодонтовой зоне *Siphonodella sulcata*, что незначительно отличается от прежнего уровня по подошве зоны *Gattendorfia*. Именно этот уровень границы принят и в данной работе при указании возраста растений и комплексов флоры. Повышение границы систем в СССР ведет к тому, что некоторые флоры, традиционно считавшиеся раннекарбонными, теперь надо считать позднедевонскими. Соответственно приходится иначе оценивать и фитогеографическую обстановку в позднем девоне в целом.

При установлении зоны VII X. П. Бэнкс обозначил ее только родом *Rhacophyton*, к которому стоит добавить широко распространенный род *Cyclostigma*. Флора зоны VII беднее предыдущей (менее 30 родов, если учитывать надежно датированные местонахождения). В Западной Европе, на Медвежьих островах и в США преобладают лепидофиты (*Cyclostigma*, *Protolepidodendropsis*, *Archaeosigillaria*), прогимноспермы (*Archaeopteris*, *Callixylon*) и папоротниковидные (*Rhacophyton*, *Cladoxylon*, *Cephalopteris*). Появляются достоверные членисто-стебельные (*Pseudobornia*, *Sphenophyllum* и *Eviostachya*) и первые голосеменные, представленные изолированными или заключенными в купулу семезачатками (*Archaeosperma*, *Spermolithus* и др.). К растениям неопределенного систематического положения относятся *Sphenopteris*, *Sphenopteridium*, *Platyphyl- lum*, *Dadoxylon*. По данным С. Э. Шеклера, род *Rhacophyton* мог приспособливаться к болотным условиям в прибрежно-морских низинах и речных долинах. Скопления остатков этого рода образовывали тонкие угольные пласты. В торфообразую-

щих болотах того времени других растений, видимо, не было. Плауновидные проникли в болота позже.

Возможно, что с зоны VII начинается фитогеографическая дифференциация. К этой зоне скорее всего принадлежит флора быстрянской свиты Минусинского бассейна с *Pseudolepidodendropsis*, *Cyclostigma* и *Sphenophyllum*. К *Pseudolepidodendropsis* отнесены лепидофиты, принадлежащие другому, вероятно, эндемичному роду. Из этой же свиты указывался один экземпляр *Archaeopteris*. Если учесть обилие *Archaeopteris* в нижележащей тубинской свите (верхний девон), то крайняя редкость этого рода в быстрянской флоре и сама бедность последней таксонами (при большом количестве растительных остатков) едва ли представляются случайными. С этого времени до начала среднего карбона в Сибири не было растений с толстыми пикноксилемными стволами. Их исчезновение можно связать с аридизацией климата. Обособление в Сибири самостоятельной Ангарской области отражено в турнейской флоре, сменившей быстрянскую.

Чтобы выявить становление флористической дифференциации нужно обратиться и к палинологическим данным. В верхах девона почти по всему миру заметную роль играют очень характерные споры *Retispora lepidophyta* с перфорированной оторочкой (рис. 16, ю, я; 75), вероятно принадлежащие циклостигмам. Устанавливается родовая общность миоспоровых комплексов самых верхов девона в Европе, Казахстане, Сибири, Северной Америке и Австралии. В то же время сравнение палинологических комплексов нижней части турне показывает, что их видовой и, отчасти, родовой состав довольно сильно меняется в пространстве.

ФЛОРЫ КАРБОНА И ПЕРМИ

До зоны VII включительно можно было рассматривать эволюцию растительного покрова для Земли в целом. Далее приходится излагать ее по отдельным фитохориям. Количество фитохорий и степень их отличий увеличиваются от раннего карбона и до конца перми (рис. 73). В раннем карбоне существовали самостоятельные Ангарская и Еврамерийская области. Судя по палинологическим комплексам, тогда же отделилась и Гондванская область, где миоспоры турне и отчасти визе относятся к эндемичной миофлоре *Granulatisporites frustulentus* (Австралия). Со среднего карбона постепенно отделяется Катазиатская область от Еврамерийской. В течение карбона и перми растет не только количество фитохорий, но и их ранг — до царства включительно. Деление растительного покрова на фитохории тесно связано с климатом. Так, еврамерийская и катазиатская флоры приурочены к экваториальному поясу с тропическим и субтропическим климатом, ангарская флора — внутропическая (бореальная) и лишь в перми местами захо-



Рис. 75. Распространение спор *Retispora lepidophyta* в конце девона (а) и схема палеофлористического районирования конца карбона — начала перми (б)

1—5 — местонахождения: Ангарской области (1), Казахстанской провинции (2), Катазиатской (3) и Еврамерийской (4) областей. Гондванского царства (5)

дила в экваториальный пояс. Гондванская флора соответствует южной (нотальной) внетропической зоне.

Еврамерийская флора. Эта флора распространена в карбоне и ранней перми Северной Америки, Северной Африки, Европы, Кавказа, Малой и Средней Азии (рис. 75). В КНР и Юго-Восточной Азии к Еврамерийской области можно отнести лишь флоры раннего и среднего карбона, сменяемые затем флорами Катазиатской области (в среднем карбоне — провинции).

Составить единые списки еврамерийских растений трудно, так как одни таксоны устанавливались по отпечаткам, а другие (независимо от первых) — по петрификациям, в том числе в угольных почках. Определить соответствие тех и других таксонов часто не удается. Еще сложнее установить систематическую принадлежность дисперсных миоспор. Последовательность еврамерийских комплексов миоспор от верхов девона до низов перми разделена на большое количество палинологических зон. Флора на рубеже девона и карбона меняется постепенно. Некоторые захоронения низов перми сохраняют карбоновый облик. Это создает трудности в проведении обеих границ карбона во флороносных толщах.

Начиная с турне можно выделить выдерживающиеся ассоциации растений. Одна из турнейских ассоциаций состав-

лена преимущественно плауновидными, иными чем в девоне. Характерны роды *Lepidodendropsis* и *Sublepidodendron*, появляются первые виды *Lepidodendron*. Остатки вегетативных побегов ассоциируют с ризофорами (*Stigmaria*, *Protostigmaria*) и специализированными стробилами (*Lepidostrobus*, *Lepidocarpon*), неизвестными в девоне. Споры лепидофитов — важный компонент миоспоровых комплексов. Плауновидные внедряются в болотные экосистемы и становятся в них доминантами. В другой ассоциации, отчасти связанной с дельтовыми равнинами, доминируют папоротники, лагеностомовые, каламопитиевые и, может быть, прогимноспермы. По-видимому, турнейские папоротники еще не имели развитой листовой пластинки (перышек). Большая часть папоротниковидных вай, вероятно, принадлежала каламопитиевым и лагеностомовым. Разделить листву этих групп по отпечаткам довольно трудно. Обычно приводится единый список родов: *Cardiopteridium*, *Fryopsis*, *Rhodopteridium*, *Adiantites*, *Anisopteris*, *Sphenopteridium*, *Triphylopteris* и др. В известковых песчаниках и туфогенных породах те же растения известны в виде петрификаций. При этом можно отделить роды папоротников (большой частью с клеписдроидами черешками), каламопитиевых (*Calamopitys*) и лагеностомовых (*Lyginorachis* и др.). В турне встречаются семена типа *Hydrasperma*. Фруктификации (семена, спорангии) как голосеменных, так и папоротников располагались на безлистных осях. Среди членистостебельных турне к сфенофиллам добавляются растения с сердцевинными отливами *Archaeocalamites*.

По-видимому, в турне побережья экваториальных морей были уже заселены зарослями мангрового типа, причем доминировали в них плауновидные. С турне и далее вверх по разрезу карбона часто встречаются стигмариевые почвы. Турнейский возраст имеют и первые угленосные толщи внутриконтинентального (лимнического) происхождения, указывающие, что растительность на склонах долин могла сдерживать снос обломочного материала в низины. Возможно, что еще в турне началась пространственная дифференциация еврамерийской флоры. Так, намечаются различия турнейских флор Урала и КНР от флор Западной Европы и Северной Америки.

Визейская флора по облику близка к турнейской. Сохраняются роды голосеменных, установленные по отпечаткам листьев. Визейские папоротники принадлежат зигоптеридиевым и ботриоптеридиевым (кладоксилеевые уже исчезают), среди которых пока не установлены формы с развитыми перышками. Появляются первые тригонокарповые (им принадлежат семена *Trigonocarpus* и *Holcospermum*, листва *Neuropteris*). Среди лепидофитов увеличивается количество и разнообразие *Lepidodendron*, характерен род *Eskdalia*, появляются первые сигиллярии и *Lepidophloios*. Весьма обычны археокаламиты. Род *Cheirostrobis* известен только в визе. Можно выделить

две основные ассоциации растений. Одна сопровождает угольные пласты (антракофильная) и представлена преимущественно лепидофитами; другая (антракофобная) не связана с угольными пластами и представлена растениями с папоротниковидной листвой. Возрастают географические различия флористических комплексов, отмечаемые как по миоспорам, так и по макрофоссилиям; по тем и другим можно выделить Казахстан из остальной части Евразийской области в Казахстанскую провинцию.

Флора серпучовского века (намюра А) близка к визейской, хотя в течение этого века некоторые раннекаменноугольные роды исчезли (*Sublepidodendron*, *Eskdalia* и др.) и, наоборот, появились роды, характерные для среднего карбона (*Mariopteris*, *Alethopteris*, *Pecopteris*, *Cordaites*). Вместо *Archaeocalamites* все большую роль играют *Mesocalamites*, позже сменяемые *Calamites*.

Примерно на границе нижнего и среднего карбона (между нижним и средним намюром западноевропейской шкалы карбона) происходит существенное преобразование флоры. Флора кульма (так называют европейский нижний карбон) сменяется флорой вестфальского типа. В литературе обсуждался вопрос о стратиграфическом уровне этой смены, называвшейся «флористическим скачком» (*Florensprung*), ее связи с перерывами в осадконакоплении, ее резкости. Разумеется, речь не идет о мгновенной перестройке, но в масштабах карбона смена комплексов в любом случае была быстрой. Важно то, что она сопровождалась резким (местами двукратным) сокращением видового состава. «Флористический скачок», вероятно, произошел одновременно с похолоданием в Ангарской области («острогским эпизодом»). В своем полном выражении среднекарбоновая флора представлена в позднебашкирское — раннемосковское время, когда она достигает максимума разнообразия (несколько сотен видов).

Евразийская среднекарбоновая флора хорошо изучена. Именно она олицетворяет традиционные и вошедшие в литературу представления о флоре карбона вообще (часто не учитывается, что изображаемые на реконструкциях пышные леса карбона были приурочены лишь к экваториальной зоне). Основу среднекарбоновой флоры составляют разнообразные древовидные лепидофиты (*Lepidodendron*, *Lepidophloios*, *Chaloneria*, *Sigillaria*), зигоптеридные (*Corynepteris*), ботриоптеридные (*Botryopteris*, *Senftenbergia*, *Oligocarpia*, *Discopteris*) и мараттиевые (*Scolecopteris*, *Psaronius*) папоротники, каламостахиевые (*Calamites*, *Calamostachys*, *Annularia*, *Asterophyllites*), бовманитовые (*Sphenophyllum*, *Bowmanites*), тригокарповые (*Neuropteris*, *Paripteris*, *Alethopteris*, *Pachytesta*, *Linopteris*, *Medullosa*), лагеностомовые (*Lyginopteris*, *Lagenostoma*, часть *Sphenopteris*), каллистофитовые, кордаитантовые (*Cordaites*, *Cordaitanthus*). Из часто встречающихся голосеменных

систематическое положение которых не вполне ясно, отметим *Odontopteris* и *Lonchopteris*. В среднем карбоне известны также неггеративные, травянистые плауновидные (*Selaginella*), дикранофилловые. В болотах господствовали плауновидные (*Lepidophloios*, *Lepidodendron*), остатки которых слагали до 65 % объема торфа, мараттиевые папоротники (*Psaronius* — *Scolecopteris*) и тригонокарповые (*Medullosa*), местами доминировали кордаитантовые. О разнообразии болотной флоры можно судить по наиболее изученному по угольным почкам пласту Херрин (верхи среднего карбона Иллинойса), содержащему 68 видов (59 родов), а с учетом прижизненного сочетания таксонов — 44 вида (29 родов). С начала среднего карбона появляется пыльца лебахиевого типа, а в середине эпохи — первые аллохтонные макроостатки побегов типа *Lebachia* (*Swillingtonia*). Вероятно хвойные первоначально занимали приподнятые участки вокруг аккумулятивных низин.

В верхнем карбоне (стефане) резко уменьшается количество плауновидных (особенно за счет *Lepidosagraceae*) и увеличивается количество папоротников. Это изменение отражено во всех типах растительных остатков: отпечатках, петрификациях в угольных почках, мнеспорах. Поскольку смена доминант произошла одновременно в Донбассе, Западной Европе и Северной Америке, можно полагать, что произошла резкая смена климата. Снижение в верхнем карбоне угленасыщенности и площадей паралического угленакопления, вероятно, объясняется увеличением сухости климата в экваториальном поясе, которое, возможно, совпало по времени с гондванским оледенением. Вероятно усилившаяся сухость климата сначала сказалась на растениях, живших вне углематеринских болот. Изменение комплексов отпечатков растений в междупластьях происходит несколько ниже по разрезу (в середине вестфала D), чем комплексов растительных остатков в угольных пластах.

Основной фон верхнекарбоновых комплексов флоры составляют мараттиевые папоротники (*Asterotheca*, *Pecopteris*, *Psaronius*), кордаитантовые, каламостахиевые, бовманитовые, тригонокарповые (*Neuropteris*, *Alethopteris*), птеридоспермы (*Calopteridium*, *Odontopteris*, *Taeniopteris*). В верхнем карбоне иногда встречаются захоронения с доминирующими хвойными (*Lebachia*, *Ernestiodendron*). Плауновидные представлены главным образом сигилляриями (субсигилляриями). Основными лесообразующими растениями в позднем карбоне были древоподобные папоротники и кордаитантовые; растительность более засушливых территорий и местообитаний приобрела уже пермский (отенский) облик.

В среднем карбоне четко выделяется Казахстанская провинция, в которой флора много беднее, чем в остальной части Евразийской области (нет *Sigillaria*, *Lepidophloios*, *Mariopteris*, *Alethopteris*, *Cordaites* и многих других растений). Из эндемичных родов можно указать лишь *Caenodendron*. В ос-

тальном эндемизм казахстанской флоры, в которой доминируют *Lepidodendron*, *Neuropteris*, *Mesocalamites* и *Sphenopteris*, проявляется на уровне видов. Самостоятельность казахстанской флоры подкрепляет представление о том, что Казахстан в раннем и среднем карбоне был отделен от остальной Евразийской области океаническим бассейном. Согласно некоторым мобилистским представлениям, во второй половине среднего карбона произошло объединение обоих массивов суши. Именно в это время Казахская провинция перешла в Ангарскую область.

Вверх по разрезу карбона возрастает и своеобразие флоры КНР. Хотя в целом облик среднекарбоновой флоры здесь евразийский (присутствуют сходные птеридоспермы, каламиты, кордаитантовые и др.), есть и отличия, выражающиеся в большом количестве эндемичных видов, некоторых эндемичных родах и почти полном отсутствии многих растений, характерных для Европы и Северной Америки (например, сигиллярий). Для многих местонахождений очень характерны невротериды. Со среднего карбона отделилась Катазиатская провинция, которой в позднем карбоне можно придать статус особой области (см. ниже). На западе США (Кордильерская провинция) в среднем — верхнем карбоне также намечается некоторое своеобразие флоры, в частности, раннее появление хвойных. Есть и другие местные особенности евразийских комплексов среднего и верхнего карбона, выраженные в распределении отдельных родов. По этим особенностям иногда выделяют (О. П. Фисуненко, Г. У. Пфефферкорн, У. Х. Гиллесли и др.) самостоятельные провинции, отчетливость которых существенно меньше, чем у пермских провинций; поэтому останавливаться на их характеристике не будем.

Примерно на рубеже карбона и перми в евразийской флоре увеличивается количество хвойных (*Lebachia*, *Ernestiodendron*) и пельтаспермовых *Callipteris*, уменьшается количество плауновидных. Сильно сокращаются в размере папоротниковидные вайи голосеменных. В остальном раннепермская евразийская (отэнская) флора сходна с позднекарбоновой, так что нередко комплексы растений стефана и отэна трудно различить. Типично отэнские комплексы с доминирующими хвойными, *Callipteris*, пыльцой *Potonieisporites* и *Vittatina* изредка появляются в неугленосных фациях с середины верхнего карбона. В неугленосных районах комплексы пермского облика с многочисленными хвойными, вероятно, появились еще раньше. На это косвенно указывают палинологические данные по среднему — верхнему карбону Урала (Г. В. Дюпина, А. Н. Колчина). Пермского облика комплексы макроостатков растений указывались в низах верхнего и даже в верхах среднего карбона Средней Азии (Т. А. Сикстель, Л. И. Савицкая, Т. А. Искандарходжаев), но систематический состав и стратиграфическое положение этих комплексов еще нуждаются

в уточнении. Некоторые типично пермского облика комплексы макроостатков ассоциируют в Казахстане с морской средне-карбоневой фауной (М. И. Радченко, К. З. Сальменова). Таким образом вполне вероятно, что та флора, которая начала сменять антракофильную флору на западе Еврамерийской области в конце карбона — начале перми, появилась гораздо раньше в экотонной фитохории на востоке области и отсюда распространилась на запад. Однако важно помнить, что древнейшие достоверные хвойные известны в вестфале В в недрах Еврамерийской области, где они, вероятно, возникли в приподнятых местообитаниях вблизи аккумулятивных низин.

В отэне падает угленасыщенность, сокращается доля захоронений, отражающих сообщества болотистых низин. Судя по палинологическим данным, растительность углеобразующих болот отэна еще долго сохраняла стефанский облик. Растительность пойм и склонов речных и озерных долин изменилась сильнее. По-видимому, с начала перми широко распространились хвойные или хвойно-папоротниковые леса, продуцировавшие массу квазимоносаккатной пыльцы. Ее процент резко увеличивается вблизи границы карбона и перми; увеличивается и доля ребристой безмешковой (типа *Vittatina*) и квазидисаккатной (типа *Protohaploxypinus*) пыльцы. Все эти изменения еврамерийской флоры в конце карбона — начале перми обычно связывают с аридизацией. Однако имеются данные, в том числе по палеопочвам, что изменение растительных сообществ в большей мере вызывалось расчленением рельефа и уничтожением болотистых равнин, а не уменьшением количества осадков.

Еврамерийская флора остальной части нижней перми и низов верхней перми мало известна. В этом интервале встречены небогатые захоронения, в которых сильно обедненный комплекс отэнских растений сочетается с хвойными (*Ortiseia*), более сходными с верхнепермскими. В это время углеобразование полностью прекращается. В Еврамерийской области широко распространяется вулканизм.

Цехштейновая флора. К верхней перми в Западной Европе традиционно относят отложения цехштейна, представленные морскими карбонатно-галогенными породами, указывающими на аридный климат. В делении перми, принятом в СССР, цехштейну отвечает лишь верхняя часть верхней перми. Цехштейновое море распространялось в Европу с севера и простиралось от Ирландии на западе до Прибалтики на востоке. С юга Европа омывалась другим морским бассейном, связанным с океаном Тетис. Берега обоих морей были заселены сходной растительностью. Флора цехштейна изучена более детально. Она небогата (около 20 видов) и составлена главным образом хвойными (*Ullmannia*, *Pseudovoltzia*, иногда *Quadrocladus*) с небольшой примесью других растений (*Pseudoctenis*, *Sphenobaiera*, *Taeniopteris*, пельтаспермовые *Lepidopteris*). Примеча-

тельно очень небольшое количество членистостебельных (*Neocalamites*, *Paracalamites*) и почти полное отсутствие папоротников (виды *Pecopteris* и *Sphenopteris* скорее принадлежат *Peltaspermatales*) и кордаитов (известны единичные листья *Cordaites*). В палинологических комплексах преобладают одномешковые миоспоры *Nuskoisporites* и квазидисаккатные роды *Lueckisporites*, *Taeniaesporites*, *Jugasporites*, *Protohaploxylinus*, встречаются *Vittatina*. Близкие миоспоровые комплексы известны в верхней перми Канады. Флора, сходная с цехштейновой, расселилась и далеко на восток. По миоспорам и немногим находкам макроостатков растений она прослеживается на Северном Кавказе, в Прикаспии, на севере КНР. На Дарвазе (Рабноу) встречены многочисленные *Lepidopteris* (этот род сравнительно редок в цехштейне) и редкие хвойные типы *Ulmannia*, ассоциирующие с цехштейновыми миоспорами (*Lueckisporites* и др.).

Североамериканская флора. На востоке США известны местонахождения нижнепермской флоры, сходной с отэнской. Они приурочены к формации Данкард. Более молодая раннепермская флора известна лишь на юго-западе США и приурочена к аналогам артинского — кунгурского ярусов. Ее связывали с катазиатской и даже приходили к выводу о прямой связи Восточной Азии и Северной Америки через Пацифику. Причиной для этого послужили многочисленные находки растений, отнесенных к катазиатским родам *Gigantopteris* и *Tingia*. Позже выявились отличия американских и катазиатских гигантоптерид, а растения определявшиеся как *Tingia*, были отнесены к эндемичному роду *Russellites*, близкому к еврамерийско-катазианскому роду *Plagiozamites*. Даже если не принимать во внимание эти растения, разница между североамериканской и катазиатской флорами очень велика. В первой, отражающей семиаридную обстановку и приуроченной к пестроцветным толщам, очень много хвойных (они крайне редки в Катазии) и своеобразных голосеменных, отнесенных к эндемичным родам *Supaia*, *Glenopteris* и *Tinsleya*. Есть цикадоподобные *Archaeocycas* и *Phasmatocycas* и вайи, близкие к ангарским *Compsopteris* и *Callipteris*. Некоторые хвойные близки к цехштейновой *Pseudovoltzia*. Довольно много папоротников (*Pecopteris*).

О позднепермской флоре Северной Америки можно судить лишь по комплексам миоспор. В них преобладают квазисаккатные (с ребристым и нерёбристым телом) формы и *Vittatina*, причем отмечается существенная общность с верхнепермскими комплексами Западной Европы и Приуралья.

Катазиатская флора. Катазиатская провинция среднего карбона в позднем карбоне становится самостоятельной областью. Хотя в ней удерживаются многие еврамерийские роды (*Lepidodendron*, *Neuropteris*, *Odontopteris*, *Cordaites*) и даже виды (среди *Sphenophyllum*, *Annularia*, *Pecopteris*),

общий облик флоры во многом определяется эндемичными родами (*Tingia*, *Cathaysiodendron*) и видами (среди *Lepidodendron*, *Bothrodendron*, *Ulodendron*, *Sphenopteris*, *Pecopteris*, *Rhacopteris*, *Callipteridium*). Напомним, что в еврамерийской флоре *Lepidodendron* почти исчезает на рубеже среднего и верхнего карбона. В верхнем карбоне КНР указывают роды *Emplectopteris* и *Emplectopteridium*, которые могли быть предками пермских гигантоптерид (гигантономиевых). Аридизация, постепенно охватывавшая экваториальный пояс и проявившаяся в Еврамерийской области, гораздо менее заметна в КНР и Юго-Восточной Азии, где угленосные отложения широко развиты почти до конца перми. Это климатическое различие обеих фитохорий заметно и в позднем карбоне, но еще отчетливее — в перми, когда уже можно говорить о самостоятельном Катазиатском царстве. В перми Катазии почти нет хвойных (доминировавших в Еврамерийской области) и *Callipteris*, мало кордаитантовых, нет сигиллярий. Физиономически катазиатская нижнепермская флора, приуроченная к угленосным толщам, больше похожа на верхнекарбонную, а не нижнепермскую еврамерийскую флору.

Местонахождения катазиатской верхнекарбонной флоры известны преимущественно в КНР. Пермские местонахождения известны также на п-ове Корея, в Японии, Вьетнаме, Лаосе, Таиланде, Индонезии и Малайзии. В составе комплексов можно проследить различия между северными и южными местонахождениями, принадлежащими двум фитохориям с границей между ними, проходящей от верховьев Хуанхэ к низовьям Янцзы. Различия заключаются в распределении отдельных видов и родов, в том числе гигантоптерид (*Gigantopteris* очень редок в северной фитохории и обычен в южной, *Gigantonoclea* встречается только на юге). В целом катазиатская нижнепермская флора характеризуется постепенным увеличением вверх по разрезу роли характерных катазиатских растений — *Lobatanularia*, *Tingia*, *Plagiozamites*, *Emplectopteris*, *Cathaysiopteris*, гигантоптерид, эндемичных видов *Sphenopteris*, *Pecopteris*, *Taeniopteris*. Появляются мезофитные элементы (листья, морфологически близкие к *Pterophyllum* и *Nilssonia*; несколько видов *Cladophlebis*). Продолжают существовать и переходят в верхнюю пермь появившиеся еще в карбоне виды *Lepidodendron*, *Cathaysiodendron*, *Pecopteris*, *Sphenopteris*, *Cordaites*. В верхней перми количество катазиатских эндемиков далее возрастает. Появляются (или встречаются чаще) эндемичные представители *Schizoneura*, *Sphenophyllum*, *Fasciapteris*, *Gigantopteris*, *Gigantonoclea*, *Rhipidopsis*, иногда — хвойные. Продолжают существовать *Tingia*. Встречаются роды, общие с ангарской флорой (*Compsopteris*, *Comia*, *Rhipidopsis*). Отличие катазиатской флоры от еврамерийской, североамериканской и цехштейновой хорошо видно и в комплексах миоспор, среди которых есть эндемичные роды, а количество квазисаккатных миоспор

невелико и резко увеличивается только в северной фитохории во второй половине верхней перми. Соотношение катазиатской флоры с одновозрастными флорами на надродовом уровне недостаточно ясно, поскольку пока нельзя судить о систематическом положении многих катазиатских эндемиков.

В поздней перми катазиатская флора распространилась далеко на запад. Ее местонахождения в Турции, Ираке (рис. 76), Саудовской Аравии и Сирии свидетельствуют о существовании пояса тепло- и влаголюбивой флоры, населявшей побережья Гондванской флорой. Очевидно отсюда в Турцию проникли *Glossopteris*. Обращает на себя внимание отсутствие смешанных комплексов катазиатских и гондванских растений на юге и востоке Азии. Поэтому нынешняя географическая близость (200—500 км) местонахождений обеих флор в Тибете, Гималаях и в районе Приморья может интерпретироваться как результат горизонтального перемещения блоков земной коры.

Ангарская флора. Систематическому составу, распространению и истории развития ангарской флоры посвящен специальный обзор [28]. Признание самостоятельности ангарской фитохории в начале карбона до сих пор встречает возражения. Однако, если не родовой, то видовой состав сибирской турнейской флоры эндемичен, сибирские комплексы резко обеднены и сложены почти исключительно лепидофитами и сфенофил-

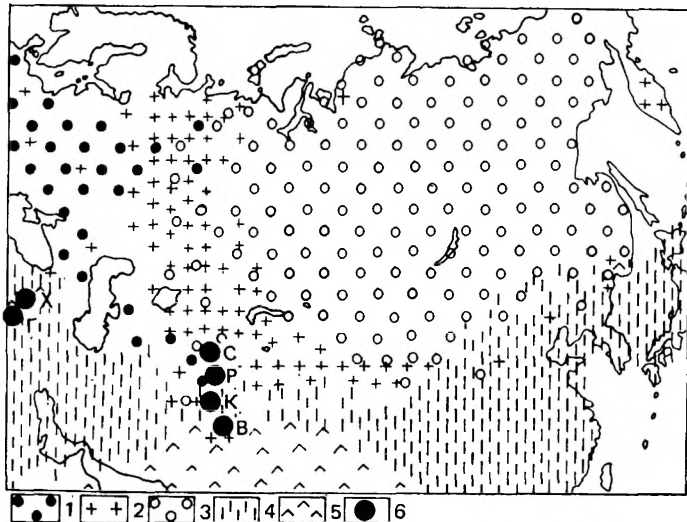


Рис. 76. Распространение растений различной фитогеографической принадлежности в конце ранней и в поздней перми

1 — Атлантическое царство; 2 — Субангарская область; 3 — Ангарская область; 4 — Катазиатское царство; 5 — Гондванское царство; 6 — местонахождение со смешанными комплексами: Хазро (Х), Га'ара (Г), Рабноу (Р), Сарытайлан (С), Кабул (К), Варгал (В)

лами. Несмотря на обширные сборы, здесь не найдены многие характерные для еврамерийской флоры роды лепидофитов, папоротников и голосеменных. Показательно полное отсутствие стигмарий, *Lepidostrobus* и семян.

Пока нет достоверных данных о положении во флороносных толщах Сибири границ девона и карбона, турнейского, визейского и серпуховского ярусов. Условно из перечисленных ниже лепидофитовых комплексов I (быстрянский) отнесен к фамену, II — к турне, III — к визе, IV — к серпуховскому ярусу. Комплекс I, встреченный в быстрянской и алтайской свитах Минусинского бассейна, рассмотрен выше. В более богатом II комплексе доминируют лепидофиты (*Eskdalia*, впервые появляется эндемичный род *Ursodendron*; отсюда указывался *Lepidodendropsis*), в небольшом количестве встречаются растения с папоротниковидной листвой (типа *Aneimites*, *Adiantites* и *Triphyllopteris*) и *Sphenophyllum*. Довольно обычно проблематичные растения, условно называемые *Caulopteris ogurensis*. В комплексе III, кроме *Ursodendron* и *C. ogurensis*, встречаются первые *Angarophloios*. Местонахождения II и III комплексов известны и в других районах Сибири, а также в Монголии, причем состав лепидофитов может несколько варьировать, а кроме лепидофитов могут встречаться папоротниковидные типа *Chacassopteris*. На юге Монголии в низах карбона известны комплексы лепидофитов с *Lepidostrobus* и *Stigmara*, видимо, принадлежащие еврамерийской флоре.

Наиболее богатый IV комплекс приурочен к острогскому горизонту Кузбасса и его аналогам в других районах Северной Азии. В одних захоронениях, преимущественно в песчаниках, доминируют плауновидные (несколько видов *Tomiodendron*, *Lophiodendron* и *Angarophloios*), а в более тонких разности пород — членистостебельные и растения папоротниковидного облика (*Angaropteridium*, *Abacanidium*, *Chacassopteris*).

Начиная с комплекса III, т. е. примерно с визе, между ангарской и еврамерийской флорами уже не остается практически ничего общего, если сравнивать одновозрастные комплексы. Однако можно отметить определенное сходство между лепидофитами комплексов III и IV с более древними еврамерийскими и позднедевонскими лепидофитами. У ангарских лепидофитов сохраняется архаичная стелярная организация (округлая или звездчатая в сечении протостела), отсутствие настоящих листовых рубцов, сильно развитый подлистовой пузырь, пазушное положение лигульной ямки. Судя по отсутствию в ангарских захоронениях стробилов (*Lepidostrobus*, *Lepidocarpon* и др.), спорофиллы у них не были собраны в стробилы, как и у примитивных лепидофитов экваториального пояса. Архаичность ощущается и среди растений с папоротниковидной листвой. Серпуховские *Chacassopteris* сходны с девоно-турнейскими папоротниками, до конца раннего карбона преобладают растения с округлыми кардиоптероидными перышками (в еврамерийской

флоре их много лишь в турне и визе, где с ними встречаются и другие папоротниковидные). В ангарской флоре отсутствуют растения с пикноксиллическими стволами. Они были в девоне и снова появляются лишь со среднего карбона. Таким образом, с раннего карбона мы сталкиваемся с характерным для Ангариды выживанием древних морфологических типов, т. е. с явлением внеэкваториального персистирования.

Бедность и своеобразие ангарской флоры раннего карбона можно связать с аридностью климата (вмещающие толщи часто пестроцветные, содержат эвапориты, лишены следов угленосности). Литологические признаки пород показывают, что аридность климата снижалась в течение раннего карбона (М. И. Грайзер, Ф. С. Ульмасвай). Толстые многолетние маноксиллические стволы лепидофитов (до 30 см в диаметре) свидетельствуют о безморозном климате, что подтверждается и литологическими признаками. Стволы диаметром до 10 см известны даже на Северо-Востоке СССР, вблизи Северного полюса тех времен.

Примерно на рубеже раннего и среднего карбона в ангарской флоре происходит полная перестройка. Резко уменьшается количество лепидофитов, доминирующими растениями становятся *Angaropteridium* и *Rhodeopteridium*, условно относимые к птеридоспермам. Этот комплекс, называемый птеридоспермовым, включает также первые листья кордаитов и членистостебельные (*Mesocalamites*, *Paracalamites*). По-видимому, перестройка флоры связана с похолоданием («острогским эпизодом»), захватившим всю Ангариду и отразившимся в еврамерийской флоре в виде «флористического скачка». Одновременно в южных районах Сибири появляются первые признаки угленосности.

Собственно угленосные отложения начали накапливаться в Сибири тогда, когда на смену птеридоспермовой флоре пришла флора (мазуровская) с многочисленными кордаитовыми (*Cordaites*, *Rufloria*), птеридоспермами *Angaropteridium* и *Angaridium*, каллистофитовыми *Paragondwanidium*, членистостебельными *Paracalamites*. Появляются еврамерийские мигранты *Neuropteris* и *Dicranophyllum*. Лепидофиты (*Angarodendron*, *Angarophloios*, *Caenodendron*) встречаются не по всему разрезу и чаще всего приурочены к отдельным прослоям, в которых их остатки могут даже доминировать, а скопления стеблевой кутикулы местами образуют целые угольные пласты (в Кузнецком, Минусинском и Тунгусском бассейнах). Происхождение основных компонентов мазуровской флоры неизвестно. Учитывая, что древнейшие кордаитантовые известны в серпуховских отложениях Европы, можно полагать, что ангарские кордаитантовые — потомки иммигрантов из экваториальных фитоценозов. Вероятно такое же происхождение имеют *Paragondwanidium* и растения с листвой *Angaropteridium*, родственные раннекарбонным экваториальным *Cardiopteridium*.

В дальнейшем эволюция этих групп в Ангариде происходила автохтонно, их еврамерийские родственники в Ангариде больше не появлялись.

Следующая, алыкаевская флора близка к мазуровской, но богаче и разнообразнее. В ней появляется еще больше еврамерийских мигрантов. Это бовманитовые (*Sphenophyllum*), каламостахиевые (*Calamostachys*, рис. 22, л; *Annularia*), дикранофилловые, некоторые своеобразные семена. Одновременно увеличивается разнообразие *Neuropteris* и количество папоротников с небольшими вайями и мелкими перышками (*Sphenopteris*, *Pecopteris*). Характерны органы размножения (*Krylovia*, *Gaussia* и др.), ассоциировавшие с *Cordaites* и *Rufloria*. В мазуровской и алыкаевской флорах встречено более ста видов растений. Это значительное обогащение флоры, в частности, за счет проникновения еврамерийских родов, указывает, наряду с интенсивным углеобразованием, на потепление климата и гумидную обстановку. Но климат был сезонным, о чем свидетельствуют четкие слои прироста в пикноксилитических стволах голосеменных. По направлению к Северо-Востоку СССР и Восточному Казахстану угленосность пород и разнообразие флоры снижаются, что можно связать с более холодным климатом в северных областях (здесь известны среднекарбонные ледово-морские отложения) и более сухим в южных, выделяемых в Казахстанскую провинцию (до этого она входила в Еврамерийскую область).

Алыкаевская флора сменяется промежуточной, названной по одноименному горизонту в Кузбассе. В Верхоянье она ассоциирует с морской фауной низов нижней перми. В ней уже нет большинства еврамерийских элементов, доминируют листья кордаитов (*Rufloria*, *Cordaites*, чешуевидные *Crassinervia*, *Nephropsis*), с которыми ассоциируют женские фруктификации *Vojnovskya*, *Gaussia* и *Bardocarpus* и сильно разветвленные микроспороклады, напоминающие как *Kuznetskia*, так и *Telangiopsis*. Обычны доживающие алыкаевские роды *Angaropteridium*, *Angaridium*, *Neuropteris*, *Paragondwanidium*. Обильны членистостебельные (*Phyllothea*, *Paracalamites*, *Phylloptis*, *Tchernovia*, *Annulina*, *Annularia*), голосеменные *Zamiopteris*, встречаются папоротники. Выше (в ишановской флоре) алыкаевские элементы исчезают, несколько меняется видовой состав. Примерно та же флора сохраняется в верхах нижней — низах верхней перми (кемеровская и усятская флоры). Здесь появляются семена *Sylvella* и мхи *Salairia*. Флоры от промежуточной до усятской нередко объединяются в одну верхнебалахонскую флору.

Верхнебалахонская флора сменяется кольчугинской, состоящей из нескольких последовательных флор. В ней доминируют кордаиты (*Cordaites*, *Rufloria*, чешуи *Crassinervia*, *Lepeophyllum*, *Nephropsis*) с фруктификациями *Cladostrobos* и *Kuznetskia*, семенами *Tungussocarpus*, *Sylvella* и др., те же членисто-

стебельные, что и раньше (но без *Phyllopitys* и *Annulina*). Встречается довольно много папоротников (*Prynadaeopteris*, *Pecopteris*), листостебельных мхов (*Polysseaievia*, *Protosphagnum*), растений неопределенного систематического положения (*Glottophyllum*, *Psygmophyllum*). В верхней части верхней перми исчезает род *Rufloia*, до этого один из наиболее распространенных родов ангарской флоры. Несколько раньше появляются мелколистные кордаиты («сульцивные») с тонкими желобками вдоль жилок на верхней стороне листа с множеством ложных жилок. Для кольчугинской флоры характерны каллиптериды (*Callipteris*, *Comia*) и роды мезофитного облика (*Rhipidopsis*, *Tomia*, *Ginkgoites*, *Yavorskija*), количество которых увеличивается вверх по разрезу.

Приведенная выше характеристика верхнебалахонской и кольчугинской флор дана применительно к Кузбассу. Верхнебалахонская флора сохраняет облик по всей азиатской части Ангариды, несколько обедняясь на Северо-Востоке СССР и в Казахстане. Кольчугинская флора более дифференцирована в пространстве. В Тунгусском бассейне, Северной Монголии и на Северо-Востоке СССР нет каллиптерид, меньше папоротников, не найдены *Psygmophyllum*. На Западном Таймыре в верхней перми встречается *Neuropteris*. В Приморье и на юге Монголии попадают катазиатские растения (папоротники, *Taeniopteris* и др.). В этих районах, а также в Кузнецком и Тунгусском бассейнах найдены единичные местонахождения листьев типа *Glossopteris* (а в Приморье и *Gangamopteris*).

К сибирской флоре близка флора Печорской провинции (Печорское Приуралье в кунгуре и поздней перми), которая выделяется значительно большим количеством папоротников, эндемичными мхами (*Intia*, *Vorcattannularia*), присутствием плауновидных *Viatcheslavia* и *Paikhoia*, рода *Psygmophyllum*, большим количеством *Rhipidopsis*, *Callipteris* и *Comia* (в казанско-татарских отложениях). Примечательно присутствие растений, известных в карбоне — нижней перми Евразийской области (*Danaeites*, *Oligocarpia*, *Sphenophyllum thonii*). Для верхней перми Печорского Приуралья особенно характерны кардиолепидиевые, листья которых (*Phylladoderma*) образуют угольные пласты, и род *Compsopteris*. Можно отметить некоторую общность флор Печорского Приуралья и Приморья. Так, в Приморье изредка встречаются *Phylladoderma*. Небогатые комплексы пермской флоры, сравнимые с печорской и приморской, известны на Аляске, на крайнем севере Гренландии и на северо-востоке КНР.

Субангарская флора. Ангарская область в перми была окружена территорией с флорой переходного (эктонного) типа, или Субангарской областью [10, 28], в которую входят ранее выделявшиеся Уральско-Казахстанская и Восточно-Европейская области (теперь они упразднены как самостоятельные области). Полнее всего субангарская флора представлена на

европейской части СССР. Для нее характерно присутствие типично ангарских растений, к которым добавлены роды смежных фитохорий и эндемики. Связи субангарской флоры со смежными флорами расшифрованы недостаточно из-за редкости местонахождений и недостаточной их изученности. Поэтому пока нельзя точно оконтурить эту область.

Субангарская область возникла еще в карбоне. На Среднем Урале со среднего карбона Г. В. Дюпина и А. Н. Қолчина отмечают палинологические комплексы, более близкие к пермским субангарским, чем к карбоновым еврамерийским и ангарским. Преобладает квазисаккатная пыльца, в том числе квазидисаккатная с ребристым телом (типа *Protohaploxyrinus*), в верхнем карбоне появляется *Vittatina*. Пермский облик уральских карбоновых комплексов, вероятно связанный с тем, что здесь распространены безугольные формации аридного или семиаридного климата, привел к стратиграфическим ошибкам. В еврамерийских комплексах миоспоры типа *Protohaploxyrinus* единично встречаются с вестфала, а *Vittatina* — с начала верхнего карбона. В Тунгусском бассейне соответствующие миоспоры также появляются примерно в тех же по возрасту отложениях, но опять же единично. На Урале эти миоспоры определяют облик комплексов. В начале ранней перми уральские комплексы становятся близкими к еврамерийским. Можно полагать, что Еврамерийская область была заселена растениями, до этого более характерными для Урала. Весьма вероятно, что флора, свойственная среднему — позднему карбону Урала, населяла также Казахстан и Среднюю Азию, но комплексы миоспор и макроостатков этих районов еще плохо изучены.

С артинского яруса в Среднем Приуралье появляются комплексы растительных макрофоссилий, сначала бедные по составу. Сочетаются ангарские (*Rufloria*, *Paracalamites*), еврамерийские (хвойные, *Callipteris*) и местные (*Psygtophyllum*) растения. В кунгуре флора уже богатая и разнообразная. В ней опять же сочетаются ангарские роды (*Rufloria*, *Nephropsis*, *Sylvella*, *Bardocarpus*, *Phyllothea*, *Paracalamites*, *Annullina*), растения, известные также в Печорской провинции и отсутствующие в Сибири (*Psygtophyllum*) и эндемичные роды (*Peltaspermum*, *Mauerites*, *Biarmopteris*, *Entsovia*). Здесь много сфенофиллов, различных семян и еще плохо изученных родов. В кунгуре Приуралья много хвойных (*Kungurodendron* и др.) и пельтаспермовых типа *Comia*, *Callipteris*, *Sylvopteris*, есть папоротники и др. Сходные хвойные известны в Северной Америке, где есть и птеридоспермы, подобные уральским. Миоспоровые комплексы обоих регионов также имеют немало общего. Артинско-кунгурскую флору нередко называют «бардинской» и неверно считают, что она была распространена и в Печорском Приуралье. Некоторые бардинские растения встречаются в Юго-Восточном Казахстане. В целом Казахстан в ранней перми был заселен типично ангарскими, бардинскими, евраме-

рийскими (?) и эндемичными растениями. Состав и соотношение комплексов казахстанских растений еще нуждаются в уточнении.

Уфимская флора Приуралья очень бедна. В ней доминируют гетероспоровые плауновидные *Viatcheslavia*. По-видимому они образовывали густые заросли по берегам морского бассейна, внедрявшегося в Приуралье с севера. В Татарии в уфимских отложениях найдены многочисленные листья *Phylladoderma*. Распознать заведомо уфимские отложения в других местах области трудно. Возможно, что уфимский возраст имеет флора Северного Афганистана, где найдены кордаиты, субангарские *Phylladoderma* и *Pursongia*, экваториального типа папоротники, еврамерийские хвойные, катазиатские *Lobatannularia* и *Taeniopteris*.

В казанское и раннетатарское время в субангарской флоре доминировали хвойные (*Timanostrobus* и др.), пельтаспермовые (*Rhaphidopteris*, *Phylladoderma*), встречались осмундовые папоротники (*Thamnopteris*), членистостебельные, *Psygmoptyllum*, дикранофилловые (*Entsovia*, *Mostotchkia*), *Signacularia* (близка к *Viatcheslavia*). Кордаиты в европейской части СССР встречаются лишь в низах казанского яруса. В Южном Приуралье они поднимаются в верхнетатарский подъярус. В верхнетатарской флоре европейской части СССР доминируют *Peltaspermataceae* (*Tatarina*) и *Cardiolepidaceae* (*Phylladoderma* subgen. *Aequistomia*), обычны хвойные (*Sashinia*, *Quadrocladus*), протосфагновые мхи, изредка встречаются *Rhaphidopteris* и *Glossophyllum* (с ассоциирующими кладоспермами *Stiphorus*). По преобладанию *Tatarina* автор предложил называть эту флору татариновой. Ее местонахождения немногочисленны и приурочены к отдельным сероцветным линзам озерного происхождения, заключенным в красноцветы. Вероятно, перечисленные растения росли по берегам озер. Судя по палинологическим данным, татариновая флора распространялась далеко на север. Ассоциирующий с ней комплекс миоспор со *Scutasporites*, *Vittatina*, *Protohaploxylinus* и др. найден Б. Балмом на севере Гренландии (мыс Стош). Комплекс растений татариновой флоры найден и в Печорском Приуралье, где эта флора, вероятно, сменила флору Печорской провинции Ангарской области. Позднетатарская (?) флора Наньшаня (север КНР) содержит примерно те же пельтаспермовые и хвойные, что и в европейской части СССР. Здесь также есть каллиптериды, папоротники, *Rhipidopsis* и другие растения, указывающие на связи с ангарскими флорами сибирского и дальневосточного типов. Возможно, что субангарская флора заселяла и Камчатку, где в мезозойских отложениях найдены переотложенные комплексы пермских миоспор субангарского типа (*Protohaploxylinus*, *Vittatina* и др.).

Субангарская область меняла свои границы. Так в Тянь-Шане чисто еврамерийская флора начала перми сменяется суб-

ангарской флорой кунгурско-уфимского возраста с *Rufloria*, *Equisetinostachys*, *Nephropsis*, *Zamiopteris*, хвойными и др. Восточнее (север КНР) субангарская флора сменяет катазиатскую, но это происходит гораздо позже, а именно в татарском веке. В целом субангарская флора распространялась на юг и на восток из районов, прилежащих к Уралу. Состав субангарской флоры различен в зависимости от того, с какими флорами она граничит. В Западной Ангариде в ней встречаются печорские, западноевропейские и североамериканские растения, а на востоке — сибирские и дальневосточные растения.

Гондванская флора. Под гондванской флорой обычно понимают комплексы с доминирующими листьями *Glossopteris* и *Gangamopteris*. Ее называют также глоссоптериевой. Подразумевалось, что более древние флоры Гондваны близки к еврамерийским. Теперь установлено своеобразие и более древних флор Гондваны. К сожалению, нижнекарбоновые флоры Гондваны изучены плохо. Они известны в Аргентине, Восточной Австралии и Кашмире. Их главные компоненты — тонкоствольные плауновидные типа *Lepidodendropsis*, *Cyclostigma*, *Archaeoisigillaria*, папоротниковидные (может быть частью прогимноспермы и голосеменные) *Rhacopteris* (?), *Rhodeopteridium*, *Charnelia*, *Cardiopteridium*, членистостебельные *Archaeocalamites*. Поскольку органы размножения этих растений неизвестны или плохо изучены, судить о близости к растениям Еврамерийской области невозможно. На отличия гондванской флоры раннего карбона от еврамерийской указывают палинологические данные. Турнейские миоспоровые комплексы Австралии довольно существенно отличаются от еврамерийских. Более молодые комплексы еще специфичнее.

Последующие комплексы доглоссоптериевой флоры лучше всего изучены в Аргентине, Бразилии и Австралии. Они состоят из *Fedekurtzia*, *Nothoracopteris*, *Botrychiopsis* (= *Gondwaniidium*), возможно принадлежащих прогимноспермам, *Sphenopteridium*, *Bergiopteris* (простоперистые вайи этого рода очень напоминают *Angaropteridium* Ангариды), плауновидных *Brasilodendron*, членистостебельных *Paracalamites*, встречаются хвойные (?) и *Cordaites*. Близкая по составу флора с доминирующим родом *Botrychiopsis*, вместе с которым встречаются членистостебельные и плауновидные, населяла Гондвану во время оледенения, начавшегося в позднем карбоне (или в конце среднего карбона). Высказывалось мнение, что перигляциальные равнины были покрыты «ботрихиопсиевой тундрой» (Г. Д. Реталляк). Еще во время оледенения появились растения, характерные для глоссоптериевой флоры, в том числе *Gangamopteris*. В среднем — верхнем карбоне Аргентины найдены побеги, отнесенные к *Ginkgophyllum*, но, вероятно, принадлежащие к *Dicranophyllum* — роду, известному также в еврамерийской и ангарской флорах.

Появление глоссоптериевой флоры надежно не датировано.

Скорее всего она появилась в позднем карбоне. Отложения с глоссоптериевой флорой часто называют нижнегондванскими. Они известны на всех гондванских материках, включая Антарктиду. С. Архангельский и О. Аррондо делят Гондванскую область на западную (Нотоафро-Американскую) и восточную (Австрало-Индийскую) провинции. В обеих провинциях главную роль играют глоссоптериды (порядок *Arberiales*), причем при следовании снизу вверх по разрезу *Glossopteris* постепенно вытесняет *Gangamopteris*. Судя по последним данным, видовая общность среди *Glossopteris* разных гондванских материков невелика. В Нотоафро-Американской провинции, расположенной ближе к экваториальному поясу, отмечается примесь форм, имеющих еврамерийский облик или прямо относимых к еврамерийским родам и видам. Это преимущественно папоротники, в том числе мараттиевые (*Asterotheca*, *Dizeugotheca*, *Psaronius*), и членистостебельные (*Sphenophyllum*, *Annularia*). Местами здесь доминируют хвойные (*Paranocladus*) и плауновидные. В верхах карбона — низах перми Патагонии и Ла-Риоха описаны захоронения стволов плауновидных диаметром до 58 см, что свидетельствует о безморозном климате. На потепление указывают и еврамерийские растения в одновозрастных отложениях разных районов Аргентины и Бразилии. Примечательно отсутствие у этих плауновидных стигмарий, как и у ангарских плауновидных. В австрало-индийской флоре примеси еврамерийских родов, а также остатков плауновидных (кроме мега- и микроспор) почти нет. Кроме глоссоптерид в гондванской флоре встречаются хвойные *Buriadia* и *Walkomiella*, членистостебельные (*Sphenophyllum*, *Phyllotheca*, *Paracalamites*, *Schizoneura*), осмундовые и другие папоротники. Известны листья, сходные с *Cordaites* (обычно они ошибочно включаются в род *Noeggerathiopsis*). В более древних нижнегондванских комплексах они ассоциируют с *Botrychiopsis* и *Gangamopteris*. Некоторые арбериевые Гондваны имели листву цикадофитового типа (*Rhabdotaenia*, *Pteronilssonina*). Макроостатки плауновидных редки в австрало-индийской флоре, но встречаются многочисленные и разнообразные мегаспоры и микроспоры, относимые к плауновидным, близким к селягинеллам.

Из приведенной характеристики видно разительное отличие глоссоптериевой флоры от других позднепалеозойских флор, хотя долго держалось мнение о близком родстве ее с ангарской флорой. В действительности общие роды очень редки в одной или обеих флорах. Другие общие роды установлены по вегетативным частям, а ассоциирующие органы размножения резко различаются. Так, вегетативные побеги *Phyllotheca*, ассоциирующие с фертильными побегами *Tchernovia* (в Ангариде) и *Gondwanostachys* (в Гондване), принадлежат разным семействам.

Комплексы нижнегондванских миоспор, напротив, внешне очень сходны с пермскими комплексами европейской части

СССР, Западной Европы и Северной Америки. Это касается некоторых спор (типа *Granulatisporites*, *Calamospora*, *Horridisporites*, *Apiculatisporites* и др.) и, в особенности, пыльцы. В послеледниковых отложениях с доминирующими листьями *Gangamopteris* преобладает квазимоносаккатная пыльца, а с доминирующими *Glossopteris* — квазидисаккатная, с ребристым или неребристым телом. Встречается и *Vittatina*. Те же типы пыльцы, хотя ее форм-роды могут и не совпадать, известны и в северных флорах. Сходна и последовательность появления главных типов: сначала появляется квазимоносаккатная пыльца, затем квазидисаккатная неребристая, позже такая же, но ребристая, еще позже — *Vittatina*. Пока неясно, можно ли считать это сходство мiosпор свидетельством связей между гондванской и северными фитохориями. По-видимому, главной причиной сходства была не общность флор, а параллелизм в эволюции пыльцы. Так, доказано, что гондванская квазидисаккатная ребристая пыльца хотя бы частью принадлежит арбериевым, а такая же пыльца Субангарской области — пельта-спермовым.

ПЕРЕХОД ОТ ПАЛЕОФИТА К МЕЗОФИТУ

На представления о переходе от палеофита к мезофиту большое влияние оказало то, что они формировались на европейском материале. Здесь флора поздней перми (цехштейна) гораздо ближе к триасовой, чем к раннепермской. В то же время цехштейновая морская фауна имеет еще отчетливо палеозойский облик. Поскольку кайнофитные флоры также появляются в Европе еще в середине мела, а не на границе мезозоя и кайнозоя, возникло мнение, что флора опережает фауну в эволюции («закон эволюционного несогласия» Р. Потонье). До сих пор появляются схемы периодизации растительного мира, в которых граница палеофита и мезофита совмещена с границей нижней и верхней перми. Более детальный анализ фактического материала выявил ошибочность этого мнения. Речь не идет о том, чтобы перенести границу на другой уровень геохронологической шкалы. Сравнение данных по разным фитохориям показывает, что граница палеофита и мезофита — не какой-либо четкий и планетарный рубеж, а длительный переходный период, растянувшийся на многие миллионы лет, соответствующий нескольким ярусам и содержащий несколько рубежей.

Детальная реконструкция этого перехода невозможна из-за неполноты стратиграфических данных и из-за крупных перерывов в разрезах. Так, некоторые комплексы Сибири одними рассматриваются как верхнепермские, а другими как анизийские. По данным А. В. Гоманькова, в европейской части СССР перерыв между татарскими и триасовыми отложениями соответствует части джюльфинского, всему дорашам-

скому и низам индского яруса Тетиса. Несмотря на неопределенность стратиграфических сопоставлений уже сейчас можно указать на переходные комплексы, из которых одни в любом случае попадут в пермь, а другие — в триас. Так, мало вероятно, чтобы флора пестрого песчаника Западной Европы перешла из триаса в пермь, а кордаитовая флора угленосных толщ Сибири из перми в триас.

Мезофитные элементы, т. е. представители групп, которым предстоит доминировать в мезозойских флорах (точнее, от середины триаса до середины мела), появляются в разных пермских флорах. В цехштейне Западной Европы встречаются вольциевые хвойные, пельтаспермовые *Lepidopteris*. Описанные отсюда *Sphenopteris* близки к *Rhaphidopteris*, роду, обычному в юре и близкому к юрскому же роду *Pachypteris*. В североамериканской раннепермской флоре есть вольциевые хвойные и растения, сходные с цикадовыми. Возможно, что роды *Supaia* и *Glenopteris* принадлежат *Peltaspermales*. Особенно много мезофитных элементов в субангарской флоре. Это пельтаспермовые, вольциевые, осмундовые и др. Плауновидные *Vitatcheslavia* и *Signacularia* могли быть предками триасовых *Pleuromeiaceae*. Катазиатская флора очень богата цикадофитами, причем некоторые листья иногда относят к родам *Nilssonia* и *Pterophyllum*, хотя их эпидермальное строение не изучено. В гондванской флоре встречены осмундовые. Арбериевые могли быть предками мезозойских пентоксилеевых. Перечисленные мезофитные элементы лишь отчасти связаны преемственностью с более древними растениями. Так, пельтаспермовые типа *Mauerites* и *Rhaphidopteris*, видимо, произошли от более древних каллиптерид. Мезозойские хвойные выводятся из пермских вольциевых. Возможно, что мезозойские гинкговые и лептострбовые произошли от субангарских *Peltaspermales*.

Смена палеофитных комплексов на мезофитные происходит в разных районах на разных уровнях геохронологической шкалы. В одних районах смена достаточно резкая, в других — растянута в разрезе, однократная или многоступенчатая. Резкие смены сопровождаются перерывами в осадконакоплении или немymi интервалами. В Западной Европе значительная часть таксонов миоспор из цехштейна переходит в низы триаса, но в большинстве разрезов они не имеют палеоботанической характеристики. В европейской части СССР много мезофитных элементов отмечается с кунгура, но отчетливо мезофитный облик флора приобретает в верхней части татарского яруса (вятский горизонт), т. е. задолго до конца перми, если учитывать предлагаемое сопоставление татарского яруса с серединой верхней перми Тетиса. В Катазии даже в нижней перми много мезофитных элементов. Смена палеофитной флоры на мезофитную здесь хорошо выражена в миоспоровых комплексах, причем видно, что в северной провинции она происходит в преде-

лах верхней перми, а в южной провинции — уже в пределах нижнего триаса. В Гондване глоссоптериевая флора встречается и в толщах, обычно относимых к триасу (серия Панчет), хотя не исключен их пермский возраст. Вышележащие отложения (серия Парсора), явно принадлежащие триасу, содержат некоторые элементы глоссоптериевой флоры. В целом в Гондване смена флор происходила постепенно.

В Сибири выше заведомо пермских угленосных толщ с кордаитовой флорой лежит мощная осадочно-вулканогенная толща с богатой и своеобразной корвунчанской флорой (так называют лишь флору Тунгусского бассейна, но удобнее применять термин «корвунчанская» ко всей сибирской флоре, сменяющей кордаитовую; корвунчанской можно называть и флору мальцевской серии Кузбасса). Корвунчанскую флору обычно относят к триасу. Между тем, если учитывать ассоциирующую фауну остракод и конхострак, то нельзя исключать того, что нижняя часть отложений с этой флорой может соответствовать или верхам татарского яруса, или перерыву между пермью и триасом в стратотипических разрезах европейской части СССР.

Корвунчанская флора мезофитная. В ней доминируют папоротники (*Cladophlebis*; в нижней части разреза больше осмундовых и мараттиевых, выше появляются матониевые), много пельтаспермовых (*Lepidopteris*, *Scytophyllum*, *Madygenopteris*, *Tatarina*, *Peltaspermum* и др.), есть *Taeniopteris*. Из палеофитных элементов присутствуют *Sphenophyllum* и *Yavoriskya*. В позднекорвунчанской (путоранской, мальцевской) флоре доминируют хвойные *Quadrocladus* (с ними ассоциирует пыльца *Lueckisporites*), а местами плевромейевые (*Tomiostrabus*, *Pleuromeia*, споры *Aratrisporites*). Некоторые из корвунчанских растений особенно характерны для триаса (*Pleuromeia*, *Aratrisporites*, *Scytophyllum*, *Madygenopteris*), другие, наоборот, для перми (*Sphenophyllum*, *Tatarina*, *Quadrocladus*, *Lueckisporites*). В любом случае «пермские» роды корвунчанской флоры (например, *Tatarina* и *Quadrocladus*) появляются в Сибири гораздо позже, чем в соседней Субангарской области. С другой стороны, в Верхоянье и на Таймыре найден род *Pleuromeia*, распространенный в триасе очень широко. В Индии, лишь начиная с триаса, встречается *Lepidopteris*, известный в северных флорах с верхней перми. Эти и другие факты указывают, что переход от палеофита к мезофиту сопровождался миграцией растений. Очевидно нарушились барьеры, прежде разделявшие фитохории, в глобальном масштабе выровнялась и климатическая обстановка. В последовательной перестройке лика Земли можно видеть причину перехода от палеофита к мезофиту.

ТРИАСОВЫЕ ФЛОРЫ

При составлении геохронологической шкалы триаса, в частности, отделов и ярусов, палеоботанические данные не принимались во внимание. Этапы эволюции растительного покрова не совпадают с единицами геохронологической шкалы. Правда, указать такие этапы для всей Земли нельзя. В Гондване глоссоптериевая флора постепенно заменяется дикроидиевой, существовавшей до конца триаса и постепенно обогащавшейся северными растениями. В северных флорах довольно существенные перемены во флоре произошли в середине среднего триаса, после чего флоры приобрели облик, свойственный также и ранне-среднеюрским флорам. Поэтому приходится рассматривать триасовые флоры по этапам регионального значения. И. А. Добрускина предложила называть отдельные флоры по характерным родам, учитывая, что не в каждой местной флоре этот род присутствует и что его стратиграфическое распространение может быть шире. Так, флора норийского и рэтского ярусов названа лепидоптериевой от рода *Lepidopteris*, который появляется еще в перми и отсутствует в норийских местонахождениях Юго-Восточной Азии.

В большинстве районов мира триасовые отложения неугленисны. Для них трудно получить непрерывную (по площади и в разрезе) палеоботаническую характеристику, даже с помощью палинологических исследований. К тому же соотношение большей части родов триасовых миоспор с семействами и порядками высших растений неизвестно.

Как уже отмечалось, в начале триаса по сравнению с поздней пермью резко снижается фитогеографическая дифференциация. Это особенно хорошо видно по распространению семейства *Pleuromeiaceae*. Род *Pleuromeia* или связываемые с ним трехлучевые каватные споры типа *Densoisporites* распространены от Западной Европы до КНР, Таймыра и Приморья. К *Pleuromeia*, видимо, близки роды *Tomiostrobus* (Кузбасс, Таймыр, Печорское Приуралье, Верхоянье), *Cylostrobos* (Австралия, Южная Америка) и *Skilliostrobos* (Австралия), продуцировавшие однолучевые каватные микроспоры типа *Aratrisporites*. Последние распространены чуть ли не по всему миру и известны также в верхах триаса, где они ассоциируют с другими плауновидными. Роды плевромейевых обычно встречаются в захоронениях в массовых количествах, причем других растительных макрофоссилий вместе с ними нет или они редки. Зато в тех же слоях много водных беспозвоночных, а местами — амфибий. В разных местонахождениях эта фауна пресноводная, солоноватоводная или морская. Предполагают, что плевромейевые образовывали густые заросли на пологих, часто заливавшихся берегах. Микро- и мегаспоры плевромейевых нередко резко доминируют в палинологических комплексах. Широко распространены и некоторые другие миоспоры

триаса (и переходных толщ от перми к триасу). Это прежде всего квазидисаккатная пыльца типа *Taeniaesporites* с широкими ребрами на дистальной стороне тела. Ее могли продуцировать какие-то вольциевые хвойные.

Хотя некоторые раннетриасовые роды распространены очень широко, в их распределении можно подметить региональную ограниченность. Районирование триасовых флор ниже дается по И. А. Добрускиной, с некоторыми изменениями. В раннем триасе и анизийском веке сохраняются наиболее крупные фитохории поздней перми, хотя различия флор сильно сглаживаются. Можно говорить о сохранении Гондванской и Ангарской фитохорий в ранге областей. Между ними располагается Лавразийская область, к которой относится «вольциевая» флора пестрого песчаника Западной Европы (нижний триас — анизийский ярус). В ней помимо *Pleuromeia* много хвойных (*Voltzia*, *Aethophyllum*, *Yuccites*), членистостебельных (*Schizoneura*, *Echinostachys*, *Equisetites*, *Equisetostachys*), встречаются папоротники (*Neuropteridium*, *Crematopteris*) и цикадофиты. Сходный с европейским комплекс миоспор найден в КНР. О раннетриасовой флоре Северной Америки можно судить лишь по комплексам миоспор Гренландии и Канады, сходным с европейскими. В этих комплексах сочетается квазидисаккатная ребристая (*Protohaploxypinus*, *Taeniaesporites*), неребристая (*Klausipollenites*), безмешковая ребристая (*Gnetaceaepollenites*) и неребристая (*Cycadopites*) пыльца голосеменных и споры, значительная часть которых принадлежит плауновидным (*Kraeuselisporites*, *Densoisporites* и др.).

Плевромейевая и вольциевая флоры исчезли примерно в середине среднего триаса. Более поздние триасовые флоры постепенно все больше приближаются по составу к юрским. Иногда их захоронения внешне выглядят как юрские и не похожи на верхнепермские и нижнетриасовые. Поэтому, начиная с середины триаса для внегондванских флор можно принимать те же наиболее крупные фитохории, что и для юры, т. е. Экваториальную и Сибирскую области. В пределах Экваториальной области намечаются две главные флоры. Одна соответствует ладинскому и карнийскому ярусам и называется сцитифилловой (от *Scytrophyllum*). Другая, норийско-рэтская, называется лепидоптериевой (от *Lepidopteris*). Их местонахождения известны по всей Экваториальной области. Наиболее богатые местонахождения приурочены к верхам среднего и верхнему триасу в Западной Европе (Германский бассейн), т. е. к региональному стратиграфическому подразделению «кейпер». Нередко кейперской называют всю внегондванскую флору этого возраста. Здесь встречаются уже почти все основные группы мезозойских растений, появляющиеся на разных стратиграфических уровнях. Это беннеттиты (*Pterophyllum*, *Sturiella*), кейтониевые (*Sagenopteris*) и лептострбовые (*Czekanowskia*), достоверно неизвестные в более древних отложениях. Много гинкговых

(*Ginkgoites*, *Sphenobaiera*), цикадовых (*Nilssonia*, *Ctenis*), папоротников мезозойских семейств и родов (*Cladophlebis*, *Clathropteris*, *Camptopteris*, *Phlebopteris*, *Danaeopsis*), хвойных (*Equisetites*, *Neocalamites*). Хвойные принадлежат продвинутым вольщевым (*Cycadocarpidium*, *Tricranolepis*, *Swedenborgia*, *Podozamites*). Есть и первые хейролепидиевые (*Brachyphyllum*, пыльца *Classopollis*), а также могут быть сосновые и подокарповые. Из групп, унаследованных от перми, встречаются мараттиевые (*Asterotheca*), широко распространялись пельтаспермовые (*Scytophyllum*, *Lepidopteris*, *Peltaspermium*, *Glossophyllum*). Экваториальная область протягивается из Западной Европы через всю Евразию в КНР, Японию и Юго-Восточную Азию. Степень различия флористических комплексов в разных частях этой территории несравненно меньше, чем в перми, и несколько меньше, чем в юре. С запада на восток можно заметить изменения флоры, позволяющие наметить провинции (секторы, по И. А. Добрускиной), показанные на рис. 77. Например, на востоке области нет мараттиевых; в Дон-

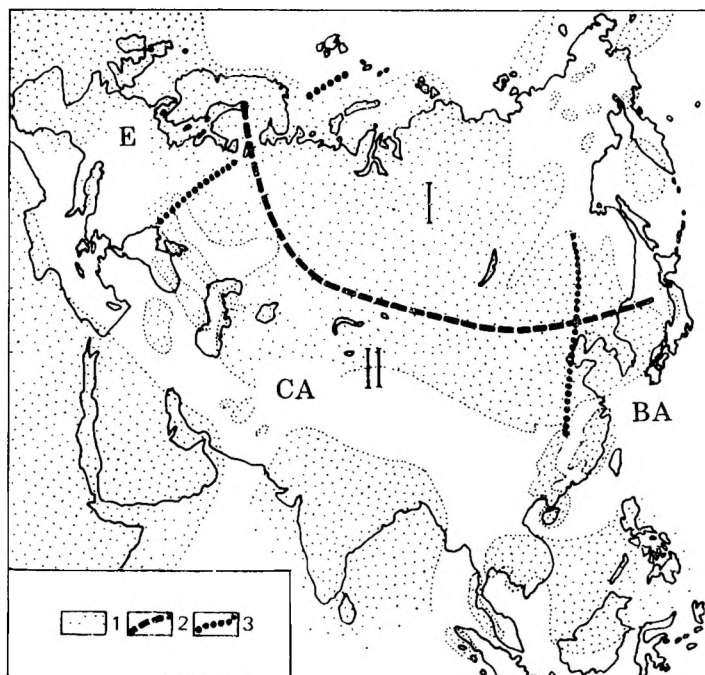


Рис. 77. Палеофлористическое районирование Евразии в триасе (ладинский и карнийский века)

I — Сибирская область; II — Европейско-Синийская область; провинции (секторы): E — Европейская; CA — Среднеазиатская; BA — Восточно-Азиатская; 1 — суша; 2—3 — граница (2 — между областями, 3 — между провинциями). По И. А. Добрускиной (1984 г.), с изменениями

бассе и восточнее его больше хвойных типа *Podozamites* — *Cycadocarpidium*.

К Экваториальной области принадлежат мадыгенская флора Ферганы, широко известная из-за ошибочной датировки и представленная растениями сцитофилловой флоры; в ней много общего с другими ладинско-карнийскими флорами Евразии (есть в ней и эндемичные растения). Она была отнесена к верхам перми — низам триаса, а в ее составе ошибочно указаны пермские катазиатские, ангарские, гондванские и цехштейновые роды, что повлекло к неверным фитогеографическим и флорогенетическим выводам.

Интервал, охватывающий верхнюю часть карнийского и нижнюю часть норийского ярусов, в Евразии имеет не вполне надежную палеоботаническую характеристику. Верхненорийско-рэтская («лепидоптериевая») флора, помимо присутствия пельтаспермовых (*Lepidopteris*), характерна обилием беннеттитов (*Pterophyllum*, *Anomozamites*, *Wielandiella*), цикадовых (*Ctenis*, *Pseudoctenis*, *Nilssonia*), хвойных (*Cycadocarpidium*, *Elatocladus* и др.), гинкговых (*Ginkgoites*, *Baiera*, *Sphenobaiera*), лептострбовых (*Czekanowskia*, *Hartzia*, *Phoenicopsis*). Много папоротников, относящихся к *Marattiales* (*Marattiopsis*, *Danaeopsis*), *Osmundales* (*Todites*), *Dipteridaceae* (*Dictyophyllum*, *Clathropteris*), *Matoniaceae* (*Phlebopteris*). Обычны членистостебельные (*Neocalamites*, *Equisetites*). Почти все эти растения переходят в юрскую флору. Рэтские и ранне-лейасовые флоры уже составляют в сущности единый комплекс. В норийско-рэтское время в Экваториальной области ярче проявляется широтная зональность, а различия западных и восточных флор сглаживаются. Тем не менее во многих местных флорах есть эндемичные роды и виды узкого распространения.

К Экваториальной области и, возможно, особой подобласти или провинции относятся местонахождения средне-верхнетриасовых флор Северной Америки (Атлантическое побережье и юго-западная часть США). Здесь есть роды, общие с Евразией (*Selaginellites*, *Neocalamites*, *Equisetites*, *Todites*, *Phlebopteris*, *Clathropteris*, *Pseudoctenis*, *Zamites*, *Otozamites*, *Brachyphyllum*, *Voltzia*), но есть и эндемичные, иногда очень своеобразные роды (*Dinophyton*, *Marcouia*, *Eoginkgoites*). Особенно примечательно отсутствие достоверных пельтаспермовых. На юго-западе США преобладают хвойные и *Dinophyton*, меньше папоротников и цикадофитов. На северо-востоке США доминируют цикадофиты, несколько меньше папоротников, еще меньше хвойных и членистостебельных, совсем нет гинкговых и лептострбовых.

Сибирско-Канадская область охватывает Сибирь, Печорское Приуралье, Восточный склон Урала, о-в Шпицберген, большую часть Монголии и Приморье. Здесь преобладают хвощовые, папоротники (*Cladophlebis*, *Todites*), пельтаспермовые (*Lepidopteris*, *Scytophyllum*, *Glossophyllum*), гинкговые (*Sphenobaiera*),

известны лептострбовые и кейтониевые (*Sagenopteris*). Цикадофитовых и диптериевых нет или они крайне редки.

Флора Гондванской области, известная на всех гондванских материках, называется дикроидиевой по почти постоянному присутствию и доминированию рода *Dicroidium* (*Umkomasia*-сееae). К этому роду близки *Johnstonia* и *Xylopteris*, ассоциирующие фруктификации принадлежат *Umkomasia*, *Pilophorosperma* и *Pteruchus*, а стволы — *Rhexoxylon*. Вероятно, это семейство имеет северное (субангарское?) происхождение. Присутствуют также хвойные *Voltziopsis* и *Rissikia*, явно пришедшие с севера *Lepidopteris* и *Peltaspermum*. Иногда многочисленны членистостебельные (*Neocalamites*), папоротники (*Todites*, *Cladophlebis*, *Asterotheca*), встречаются северного происхождения цикадофиты (*Taeniopteris*, *Otozamites*, *Pseudoctenis*) и гинкговые (*Ginkgoites*, *Baiera*, *Stachyopitys*). Известны также роды неопределенного систематического положения (*Chiropteris*, *Yabeiella*, *Linguifolium*), проблематичные голосеменные *Heidiophyllum* (напоминающие *Podozamites*). Эта флора наиболее богата в интервале от второй половины раннего триаса до карнийского века, вероятно, она просуществовала до конца триаса. По повторяющимся ассоциациям были выделены различные типы дикроидиевой растительности, соответствующие прибрежно-морским низинам, речным долинам, широколиственным лесам и др. В Австралии в прибрежно-морских отложениях верхов триаса встречается ассоциация с многочисленными остатками *Pachypteris* (= *Pachydermophyllum*), т. е. рода, характерного также для юры Европы. Г. Д. Реталляк предполагает, что эта ассоциация соответствует зарослям мангрового типа. Обычно такие заросли развиваются лишь в условиях безморозного климата.

Нечетко выраженная географическая дифференциация экваториальной, сибирской и гондванской флор среднего — позднего триаса, широкое распространение некоторых родов свидетельствуют о нерезкости климатических зон. Видимо, по всей Земле был безморозный климат.

ЮРСКИЕ И РАННЕМЕЛОВЫЕ ФЛОРЫ

Учитывая преемственность флор, удобнее рассматривать раннемеловые флоры вместе с юрскими. В интервале от начала юры до середины мела можно выделить два этапа в эволюции растительного покрова, отразившие крупные климатические перемены. В ранней — средней юре господствовал теплый и влажный климат. В поздней юре Экваториальная область была охвачена сильной аридизацией, которая почти не сказалась в Сибирской области, но привела к некоторому смещению границ области в северном направлении. В юре исчезает прежнее резкое противопоставление гондванских флор северным.

Юра и ранний мел — время господства голосеменных. В Экваториальной области и в прилегающих к ней с севера и юга экотонных районах преобладают цикадовые, беннеттиты, хвойные и, иногда, пельтаспермовые. В Сибирской области доминируют гинкговые и лептострбовые, но не меньшую роль играют и папоротники.

Юрские и меловые флоры различаются не только преобладанием определенных крупных групп, но и их родовым и видовым составом. Тем не менее во флорах разных областей немало общих родов и даже видов. Именно поэтому в юре и мелу, как и в триасе, в качестве наиболее крупных фитохорий принимаются не царства (так было в позднем палеозое), а области, хотя степень таксономической общности между областями в юре и мелу гораздо выше, чем в позднем палеозое. Ниже принимается номенклатура и характеристика фитохорий, даваемые В. А. Вахрамеевым [13, 35 и др.]; В. А. Красилов предлагал для наиболее крупных фитохорий другие названия.

Ранне-среднеюрские флоры. Районирование ранне- и среднеюрских флор совпадает (рис. 78). Сибирская область занимает

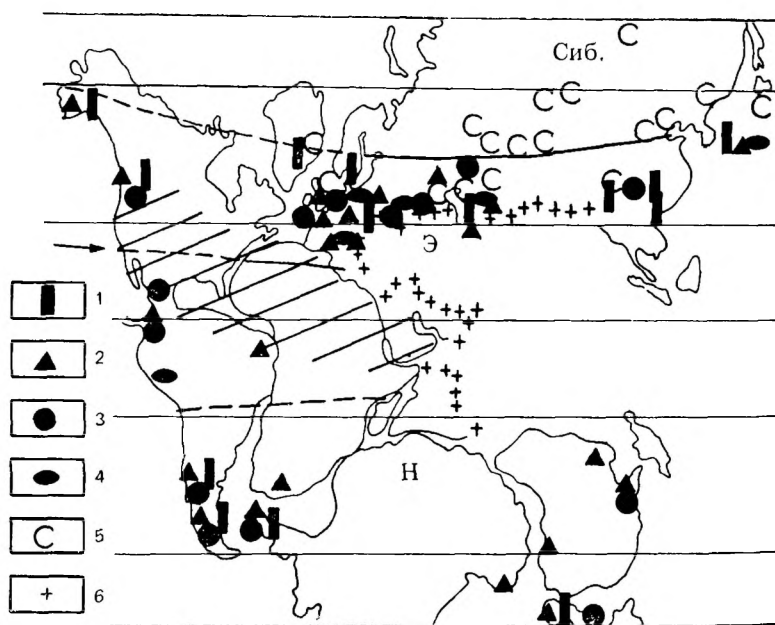


Рис. 78. Палеофлористическое районирование в ранней и средней юре и распространение характерных родов

Сиб. — Сибирская область; Э — экваториальная область, штриховкой показана территория аридного климата, внутри которой, вероятно, проходила палеофлористическая граница (указана стрелкой); Н — Нотальная область; 1 — *Dictyophyllum*, *Thaumatopteris*, *Phlebopteris*; 2 — *Oiozamites*, *Dictyozamites*, *Zamites*, *Sphenozamites*; 3 — *Ptilophyllum*; 4 — *Klukia*; 5 — чекановские (Leptostrobales); 6 — положение береговой линии Тетиса. По В. А. Вахрамееву (1984) г., с изменениями

северо-восток Европы, Урал (кроме южного окончания), большую часть Казахстана, всю Сибирь и большую северную часть КНР. Климат области был теплым и влажным, способствовавшим угленакоплению, особенно интенсивному в средней юре. Растительность Сибири в юре раньше называлась «гинкговой тайгой». Затем выяснилось, что часть растений, относившихся к гинкговым (*Phoenicopsis*, *Czekanowskia*), принадлежат лептострбовым. К гинкговым относятся *Ginkgo*, *Baiera*, *Sphenobaiera*. В ниже-среднеюрских комплексах много папоротников, принадлежащих *Cladophlebis*, *Coniopteris*, *Raphaelia* и др. Хвойные представлены родами *Schizolepis*, *Pityophyllum* (Pипасеae) и *Podozamites*. Количество других растений невелико. Это беннеттиты (*Pterophyllum*, *Anomozamites*), цикадовые (*Nilssonia*), кейтониевые, мараттиевые, матониевые и диптериевые. Мало или совсем нет хейролепидиевых, о присутствии которых можно судить главным образом по пыльце *Classopollis*.

Лишь в некоторых районах Сибири в тоарских отложениях отмечено большое количество (до 20 %) этой пыльцы и некоторых спор, характерных для более южных областей. По-видимому, в тоаре произошло существенное потепление, отмеченное и палеотемпературными измерениями. В средней юре по сравнению с ранней уменьшается разнообразие папоротников, увеличивается количество беннеттитовых и цикадовых, появляется *Sagenopteris*.

Экваториальная область занимала почти всю Западную Европу, Кавказ, Среднюю Азию, южную часть КНР и Юго-Восточную Азию. В Америке местонахождения известны в Гренландии (верхний комплекс рэт-лейасовой флоры залива Скорсби), на юге Аляски, п-ове Ванкувер, Мексике и на Кубе. В этой области доминируют беннеттиты (*Anomozamites*, *Pterophyllum*, *Ptilophyllum*, *Otozamites*, *Nilssoniopteris*, *Zamites*, *Williamsonia*, *Williamsoniella*), цикадовые (*Nilssonia*, *Beania*, *Ctenis*, *Pseudoctenis*), матониевые (*Phlebopteris*), мараттиевые (*Marattiopsis*) и диптериевые (*Clathropteris*, *Dictyophyllum*, *Thaumatopteris*). В средней юре, кроме того, много *Coniopteris*, характерны *Klukia*, *Gleichenia* и *Stachypteris*, а количество диптериевых падает. В неугленосных прибрежно-морских отложениях много пельтаспермовых (*Pachypteris*, *Rhaphidopteris*) и хейролепидиевых (*Brachyphyllum*, *Pagiophyllum*, *Classopollis*). Хвойные представлены также сосновыми (*Schizolepis*), таксоидными (*Elatides*) и *Podozamites*. Есть гинкговые (*Ginkgo*, *Baiera*, *Sphenobaiera*) и лептострбовые (*Czekanowskia*). Местами в захоронениях доминируют хвощи (*Equisetum*, *Neocalamites*). В целом экваториальная флора гораздо богаче сибирско-канадской. Так, если в нижней юре Сибирско-Канадской области установлено около 70 родов и более 120 видов, то в одновозрастной экваториальной флоре — более 200 родов и 500 видов.

В зависимости от пропорции перечисленных групп в Экваториальной области выделяются провинции (пока только в Евразии). В Европейской провинции (Европа, Кавказ) присутствуют все перечисленные группы, но гинкговых и лептострбовых немного и приурочены они к угленосным толщам. К этой провинции принадлежит флора Йоркшира, одна из наиболее полно изученных ископаемых флор мира. Среднеазиатская провинция отличается большим количеством гинкговых, лептострбовых, нильсоний и *Cladophlebis*, зато количество хвойных и птеридоспермов меньше. В Восточно-Азиатской провинции (южная часть КНР) мало хейролепидиевых и практически нет лептострбовых.

В среднеюрских захоронениях выделяются различные ассоциации растительных остатков, соответствующие разным типам растительности. Это ассоциация хвощей, остатки которых иногда образуют даже угольные пласты. Ассоциация с многочисленными *Ptilophyllum* приурочена к прибрежно-морским, иногда загипсованным отложениям, и возможно, местами занимала экологическую нишу современных мангровых зарослей. Выделяются и другие ассоциации, в том числе лесные с различными доминантами.

Ранне-среднеюрские флоры гондванских материков изучены гораздо слабее и число их местонахождений невелико. Они известны в Бразилии, Колумбии, Аргентине, Австралии и Новой Зеландии. После исчезновения дикроридиевой флоры гондванские материки были заселены растениями, известными и в Экваториальной области, причем к числу доминирующих групп, как и в экваториальной флоре, относятся беннеттитовые (*Otozamites*, *Zamites*, *Dictyozamites*, *Ptilophyllum*), диптериевые и матониевые папоротники, *Coniopteris*, хвойные *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*. Местами (например, в низах юры Австралии) в миоспоровых комплексах наблюдается большое количество пыльцы *Classopollis*. Однако, в отличие от Экваториальной области, в Гондване мало гинкговых, нет лептострбовых и сосновых, редки *Nilssonia* и *Podozamites*, есть подокарповые (*Mataia*). Пыльца подокарповых обычна в палинологических комплексах.

Хотя гондванская флора меньше отличается от экваториальной, чем сибирско-канадская, площадь ее распространения можно выделить в особую область. Для этой области предлагалось название Австралийная, которое хотя и удачно этимологически, но вызывает трудности при переводе на другие языки (возникает путаница с прилагательным «австралийская»). Поэтому удобнее называть ее Нотальной областью.

Позднеюрские и раннемеловые флоры. Поздняя юра понимается в объеме, принятом в СССР, т. е. с включением келловейского века, относимого в Западной Европе к средней юре. С палеоботанической и палеоклиматической точек зрения келловей гораздо ближе к поздней, чем к средней юре. С этого

времени в Евразии начинается сильное потепление, отразившееся в смещении к северу границы областей и в развитии экваториального аридного пояса. В некоторых районах (Средняя Азия, юг Западной Сибири) аридизация началась в конце средней юры.

Состав и соотношение флор, установившиеся в поздней юре, сохраняются в общих чертах и в раннем мелу (рис. 79). Поэтому флоры обеих эпох рассматриваются совместно. Это удобно и потому, что датировка некоторых комплексов недостаточно уверена. Такова индийская флора из серии Раджмахал. Ее относили к разным эпохам (чаще к средней юре), теперь некоторые палинологи считают ее раннемеловой.

В поздней юре и раннем мелу выделяется четыре основных области, соответствующие палеоширотным климатическим поясам. С севера на юг это Сибирско-Канадская, Европейско-Синийская, Экваториальная (Северо-Гондванская) и Нотальная (Южно-Гондванская) области. Их распространение показано на рис. 79. Для первой из перечисленных фитоценоз принято название Сибирско-Канадская, а не Сибирская, поскольку соответствующая флора распространялась и в Канаду, по крайней мере в раннемеловую эпоху. Самостоятельность Европейско-Синийской и Экваториальной областей (в ранней — средней юре здесь была единая Экваториальная область с несколькими провинциями) обусловлена уже упоминавшимся становлением аридного пояса, которому примерно соответствует Экваториальная область. По палеофлористическим и палеоклиматическим признакам Нотальная область соответствует Европейско-Синийской. Южного аналога Сибирско-Канадской области в поздней юре и раннем мелу, вероятно, не было.

Сибирско-Канадская область в поздней юре и раннем мелу располагается там же, что и раньше, но ее южная граница довольно сильно сместилась на север (в Евразии). Климат области был влажным и большей частью безморозным. Во многих местах и особенно в Сибири продолжалось угленакпление. Родовой состав гинкговых и лептострбовых в общем сохранился. Обе группы особенно детально изучены в верхнеюрских — нижнемеловых отложениях Буреинского бассейна, где помимо *Ginkgo*, *Baiera* и *Sphenobaiera* обнаружены *Eretmophyllum*, *Pseudotorellia* и некоторые другие роды.

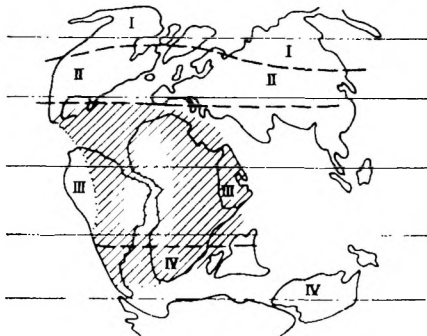


Рис. 79. Палеофлористическое районирование в конце раннего мела (альб)
Области: Сибирско-Канадская (I), Европейско-Синийская (II), Экваториальная (III) и Нотальная (IV). Штриховкой показано распространение аридного и семиаридного климата

Среди хвойных по всей области преобладают *Pityophyllum* и *Podozamites*, реже встречаются *Elatides* и *Athrotaxites* и еще реже хейролепидиевые. Увеличивается количество цикадофитов (*Nilssonia*, *Ctenis*, *Pterophyllum*, *Butefia*, *Heilungia* = *Sinophyllum*), по большому количеству которых выделяется Амурская провинция. Много папоротников (они особенно разнообразны в Амурской провинции). Исчезают *Phlebopteris* и *Clathropteris*, появляются различные роды осмундовых и глейхениевых, по-прежнему много *Cladophlebis*, *Coniopteris* и *Raphaelia*. Широко распространены хвощи (*Equisetum*), встречаются листостебельные мхи и печеночники. Кроме Амурской выделяется Ленская провинция. Обе сохраняются и в неокоме.

Раннемеловая флора Сибирской области во многом близка к позднеюрской, но есть и отличия. Она разнообразнее за счет увеличения числа видов, но особенно важно появление в ней (с альба) покрытосеменных (*Trochodendroides*, *Menispermites*, *Celastrphyllum*, *Cissites* и др.).

Европейско-Синийская область (раньше она рассматривалась В. А. Вахрамеевым как подобласть Индо-Европейской области) разделяется на несколько провинций и протягивается из Европы в Среднюю Азию и далее на восток Азии. В отличие от Сибирско-Канадской области флора Европейско-Синийской области обнаруживает несколько меньшую унаследованность от более древних флор той же территории. Почти повсеместно прекращается угленакопление и устанавливается аридная или семиаридная обстановка. Это сказалось на таксономическом составе флор (резкое уменьшение роли папоротников и хвощей), и на ксероморфном облике многих растений (кожистые листья, толстая кутикула с глубоко погруженными устьицами). Ксероморфизм особенно характерен для многочисленных беннеттитов (*Pterophyllum*, *Ptilophyllum*, *Otozamites*, *Cycadeoidea* и др.), цикадовых, пельтаспермовых (*Pachypteris*) и хейролепидиевых (*Brachyphyllum*, *Pagiophyllum*, *Frenelopsis*). Последние характерны для всей области. Они продуцировали огромные количества пыльцы *Classopollis*, которая доминирует в мио-споровых комплексах, иногда слагая их нацело. Взгляды на местообитания хейролепидиевых расходятся. Предполагали, что они образовывали мангровые заросли или росли по бережьям морей. Изучение захоронений стволов хейролепидиевых в верхней юре Англии указывает на резко выраженную сезонность климата (теплая и влажная зима, жаркое и сухое лето; сходные леса из *Callitris*, живущие в таком климате, сейчас известны на побережье о-ва Ротнест на юге Западной Австралии). Анализ распространения остатков (в том числе пыльцы) хейролепидиевых показывает, что эти растения могли заселять самые разнообразные местообитания, нередко произрастая далеко от береговой линии. Встречаются папоротники (*Nathorstia*, *Stachypteris*, *Weichselia*), нередко с толстым ксероморфными перышками, кейтониевые, сосновые, араукариевые

и подокарповые. Гинкговые и особенно лептострбовые редки, в раннем мелу лептострбовые вообще здесь исчезают, как и папоротники *Coniopteris*. На западе области в начале мела отмечается некоторое увлажнение климата, сопровождаемое увеличением количества схийейных (*Ruffordia*, *Pelletixia*, *Cicatricosisporites*), глейхениевых (*Gleichenia*, *Gleicheniidites*) и матониевых (*Matonidium*, *Phlebopteris*) папоротников. Аридность временами снижалась и в других местах и тогда место хейролепидиевых занимали другие хвойные, прежде всего, сосновые. В барреме впервые появляется пыльца покрытосеменных, а в апте и, особенно, в альбе — их листья и изредка фруктификации и фрагменты древесины. Последовательность появления остатков покрытосеменных рассмотрена в главе 2. Наиболее полные комплексы покрытосеменных приурочены к апт-альбским отложениям Атлантического побережья США (Потомакская провинция) и Западного Казахстана. Распространение в альбе трехбороздной пыльцы совпадает с распространением пельтатных листьев (возможные водные предки подкласса *Rosidae*) и пальчато рассеченных листьев (сближаются с предками *Namamelidales*).

Такова флора Европейской провинции.

Среднеазиатская провинция отличается несколько иным соотношением отдельных родов. Восточноазиатская провинция располагалась за пределами аридного пояса (он выклинивался на восток). Ее позднеюрские флоры изучены плохо. В раннем мелу восточноазиатская флора была пестрой по составу: много папоротников (*Ruffordia*, *Gleichenia*, *Nathorstia*, *Onychiopsis*, *Polypodites*), цикадовых и беннеттитовых (*Nilssonia*, *Nilssoniopteris*, *Pterophyllum*, *Zamites*), хвойных (*Athrotaxites*, *Brachyphyllum*, *Pagiophyllum*, *Araucariodendron*, *Ussuriocladus*, *Nageiopsis*), встречаются (в альбе) листья и плоды покрытосеменных. Местами на востоке Азии отмечаются и близкие к европейским нижнемеловые комплексы растений с *Weichselia* и хейролепидиевыми.

К Экваториальной области принадлежат местонахождения Южной Америки (без Патагонии и юга Чили) и большей части Африки (без южного окончания). О распространении области в других местах пока трудно судить. Флора области реконструируется преимущественно по палинологическим данным. Наиболее характерно присутствие больших количеств пыльцы *Classopollis*, сопровождаемой пылью других голосеменных, а именно *Araucariacites*, безмешковыми *Dicheiropollis* (вероятно, это хвойные, родственные хейролепидиевым), ребристой пылью *Ephedripites*, а также родами *Elaterosporites*, *Elaterocolpites*, *Galeacornea*. В барреме появляется пыльца покрытосеменных, сначала представленная формами, близкими к *Clavatipollenites*, а также *Liliacidites*, *Stellatopollis* и *Asteropollis*. Для апта и альба особенно характерен род *Afropollis*, временами проникающий на юг Европейско-Синийской обла-

сти. Дальнейшая последовательность пыльцы покрытосеменных рассмотрена в главе 2. Экваториальная область располагалась большей частью в аридном поясе, что видно и по литологическим критериям. Лишь по окраинам области климат был более гумидным.

Макроостатки растений известны в немногих местах. Это преимущественно папоротники *Weichselia* (ассоциирующие споры принадлежат к *Dictyophyllidites* и *Piazopteris*, а также древесина голосеменных. В Колумбии Д. Понс описала более полные комплексы аптальбского возраста с *Cupressinocladus*, *Weichselia* и фрагментарными листьями покрытосеменных, сближенных с *Hamamelidae*, *Dilleniidae* и *Magnoliidae*. Комплекс с платановидными листьями, вероятно, принадлежит уже верхам альба или нижнему сеноману.

К Нотальной области относятся южные части Африки и Южной Америки, Индия, Австралия и Антарктида. К сожалению, остается недостаточно точно датированной богатая флора Раджмахальских холмов Индии, где найдены многочисленные минерализованные остатки беннеттитовых (в том числе их фруктификаций), пентоксилеевых (главный источник наших знаний об этих растениях) и других растений. Раджмахальскую флору считали среднеюрской или несколько более молодой, но по палинологическим данным она скорее относится к низам мела (здесь есть *Cicatricosisporites*, но еще нет пыльцы покрытосеменных). Для Нотальной области характерно обилие беннеттитов (*Otozamites*, *Dictyozamites*, *Ptilophyllum*, *Pterophyllum* и др.), хейролепидиевых (*Brachyphyllum*, *Pagiophyllum*, *Classopollis*) и других хвойных, включая араукариевые и подокарповые. Встречаются разнообразные папоротники (*Cladophlebis*, *Onychiopsis*, *Hausmannia*, *Gleichenites*), некоторые гинкговые (*Ginkgoites*, *Karckenia*), кейтониевые, хвощи. Пентоксилеевые известны в верхней юре и нижнем мелу Индии, Австралии и Новой Зеландии. Вероятно, это была довольно распространенная группа растений Нотальной области. Пыльца покрытосеменных появляется в Нотальной области позже, чем в Экваториальной. В Австралии в нижнем альбе появляется пыльца *Clavatipollenites* и примерно на том же уровне — *Asteropollis*. В Патагонии в нижнем мелу много своеобразных голосеменных (*Mesosingeria*, *Almargemia*) и растений с папоротниковидной листвой, которые могут принадлежать дикадовым (*Ruflorinia*, *Ticoa* и др.). Очень характерная для *Dacrycarpus* (*Podocarpaceae*) пыльца появляется в Новой Зеландии в верхней юре. Здесь же найдены пентоксилеевые. Во всей области нет лептострбовых и сосновых (мешковая пыльца, сходная с сосновой, вероятно, принадлежит подокарповым). Особняком стоит флора Мадагаскара, которую, описавший ее О. Алперт, отнес к верхней юре. Здесь найдены преимущественно папоротники — схизейные (*Mohriopsis*), матониевые (*Phlebopteris*, *Matonia*, *Piazopteris*), *Coniopteris*, *Dictyophyllum* и др.;

вместе с ними найдены хвощи. В. А. Вахрамеев считает Нотальную область антиподом не Сибирско-Канадской, а Европееко-Синийской области.

Позднеюрско-раннемеловые флоры интересны тем, что в них впервые появились покрытосеменные. По палинологическим данным, они появляются раньше всего (в барреме) по обе стороны от современной Атлантики — в Экваториальной Африке, Бразилии, Англии, т. е. в Экваториальной области и на юге Европейско-Синийской области. Первая пыльца покрытосеменных ассоциирует с большим количеством пыльцы *Classopollis* и приурочена к толщам, накопившимся в аридных условиях. Видимо, покрытосеменные появились в условиях аридного климата на морских побережьях низких широт, хотя были способны заселять и увлажненные местообитания. Дальнейшее их расселение совпадает с эпизодами дрефта и расхождения гондванских материков. Отмечено последовательное продвижение их внутрь материков. По-видимому, правы те, кто считает, что первые покрытосеменные имели преимущества перед голосеменными при заселении нарушенных и вообще нестабильных местообитаний. Они входили в пионерные сообщества и при палеографических перестройках вытесняли голосеменные. В конце апта и в альбе они расселились планетарно. Палеоботанические данные не подтверждают популярную гипотезу о первоначальном появлении покрытосеменных в Юго-Восточной Азии. Судя по палинологическим наблюдениям, покрытосеменные появляются здесь, как и в большинстве районов, в конце апта — альбе.

Эволюция позднеюрских — раннемеловых флор протекала различно в разных фитохориях, но некоторые изменения, видимо, были синхронными и связанными с глобальными потеплениями, похолоданиями. Они устанавливаются по участию циклофитов, расщечности листовых пластинок, путем реконструкции высотных поясов растительности и их движения. Упомянувшееся позднеюрское потепление сменяется небольшим похолоданием в валанжине — барреме, затем новым потеплением в апте и похолоданием в конце альба.

Выше при изложении истории раннемеловых флор взяты за основу данные по макроостаткам растений, тогда как палинологические материалы привлекались лишь в качестве дополнительных. Однако существуют схемы палеофлористического районирования раннего мела, составленные преимущественно по миоспорам. Наиболее детальные схемы такого типа разработаны Г. Ф. У. Хернгрином и А. Ф. Хлоновой (1983 г.). В общем палинологическое районирование согласуется с макропалеоботаническим, но есть и некоторые отличия. Так, в пределах Сибирско-Канадской области выделяется расположенная на севере и северо-востоке Сибири фитохория, называемая Борреально-Арктической подпровинцией и характеризующаяся обедненным составом миоспор и полным отсутствием *Classopollis*. На картах районирования по миоспорам граница Сибирско-

Канадской и Европейско-Синийской областей не отражена. Вероятно, это связано с тем, что по пыльце трудно или невозможно различить фитохории, отличающиеся различными пропорциями гинкговых, лептостробовых, цикадовых и беннеттитовых.

ПЕРЕХОД ОТ МЕЗОФИТА К КАЙНОФИТУ И ПОЗДНЕМЕЛОВЫЕ ФЛОРЫ

С позднего мела облик флор во многих районах Земли меняется, поскольку доминирующей группой становятся покрытосеменные. В остальных местах они присутствуют в сообществах с доминирующими хвойными. В позднем мелу постепенно исчезают многие растения, определявшие облик предшествовавших флор. Первыми исчезают пельтаспермовые, лишь изредка встречаются кейтониевые. Сильно уменьшаются ареалы беннеттитов и цикадовых (кроме нильссоний), лептостробовых и гинкговых. Лептостробовые и беннеттиты исчезают в конце мела. Позднемеловые хвойные, папоротники и плауновидные представлены современными семействами.

Верхнемеловые флоры часто называют кайнофитными из-за доминирования покрытосеменных во многих захоронениях. Поскольку смена мезозойских фаун кайнозойскими относится к рубежу мела и палеогена, существовало мнение, что эволюция флор, как и на границе палеозоя и мезозоя, опережает эволюцию фаун. При этом эволюция континентальной биоты в течение позднего мела трактовалась упрощенно [16].

Низы верхнего мела отмечены появлением треугольной трехпоровой пыльцы группы *Normapolles* в Европе и Северной Америке. Позднемеловые покрытосеменные сильно отличаются от кайнозойских, а смена их древних групп на современные происходит в верхах мела — низах палеогена. Специальные подсчеты показали, что впечатление о преобладании покрытосеменных во многих верхнемеловых захоронениях (Дальний Восток, Канада) ошибочно, в количественном отношении здесь доминируют хвойные. В Сибири и Новой Зеландии пыльца покрытосеменных становится доминирующей лишь в сеноне. В туроне Новой Зеландии свыше 70 % комплекса составляют споровые, цикадовые и хвойные. Количество покрытосеменных зависит от фациальных условий. Так, в сеномане некоторых районов Франции пыльца покрытосеменных встречается лишь единичными зернами. Нельзя забывать и о том, что хвойные и сейчас принадлежат к числу основных лесообразователей на огромных пространствах.

Переход мезозойского органического мира в кайнозойский совершался долго: в одних группах организмов раньше, в других позже, неодновременно в разных районах. Переход от мезофита к кайнофиту следует анализировать с учетом существовавших фитохорий, точно датируя местные флористические смены. Представления о повсеместном завоевании покрытосе-

менными господства в начале мела сложились на основании данных для Европы и США, где захоронения с доминирующими покрытосеменными становятся обычными с сеномана. Постулируя, что то же наблюдается и во всем мире, исследователи строили гипотезы о причинах «внезапного и повсеместного» завоевания суши покрытосеменными на рубеже раннего и позднего мела.

До сих пор существует убеждение, что меловые покрытосеменные были близки к современным родам. Более детальные исследования меловых фруктификаций (см. главу 2) и пыльцы показывают иное. Пыльца современных родов отмечена в небольшом количестве лишь с сенона и принадлежит немногим (около 10) родам (*Nyssa*, *Ilex*, *Nothofagus*, *Alnus*, *Symplocos* и др.). Количество современных семейств в отложениях этого возраста немногим больше. Подавляющее большинство пыльцы нельзя отнести к современным родам и семействам.

При палеофлористическом районировании позднемеловых континентов необходимо учитывать данные по листьям и миоспорам, во многих районах макрофоссилии отсутствуют. Единого районирования с учетом тех и других остатков пока нет. Схемы, составленные по макрофоссилиям (В. А. Вахрамеев, В. А. Красилов, А. Л. Тахтаджян), охватывают только Северное полушарие, только Евразию или только СССР. По миоспорам составлялись и глобальные схемы (Е. Д. Заклинская, С. Р. Самойлович, А. Ф. Хлонова, Г. Ф. У. Хернгрин, С. К. Шривастава; рис. 80). Между предложенными схемами есть существ-

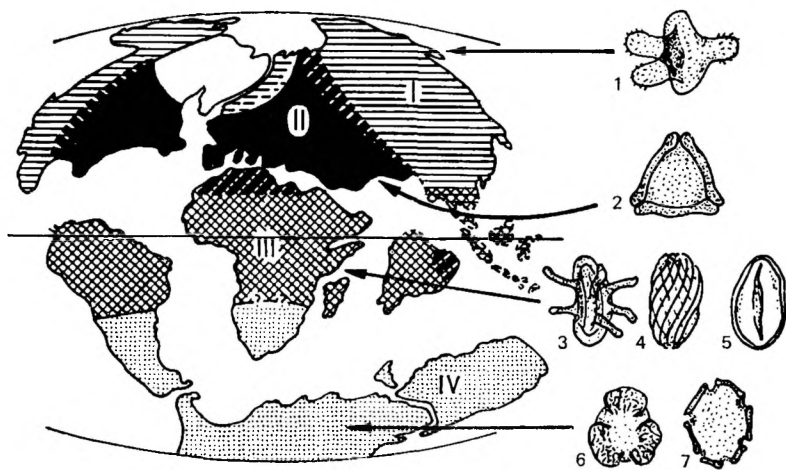


Рис. 80. Палинологическое районирование в позднем меле (преимущественно сенона)

Области: I — с *Aquilapollenites*, II — с *Normapollens*, III — Экваториальная (с пальмами), IV — Нотальная (с *Nothofagidites*); 3 — *Elaterosporites*; 4 — *Ephedripites*; 5 — *Psilamonocolpites* (пыльца типа пальмовой); 6 — *Microcachrydites* (Podocarpaceae); 7 — *Nothofagidites*

венная разница. Тем не менее, с позднего мела, очевидно, возникло современное распределение наиболее крупных фитохорий. На севере располагались фитохории, отвечающие нынешнему Голарктическому царству, южнее — фитохории, предварительно сопоставляемые с объединенными Палеотропическим и Неотропическим царствами. Обнаруживается и южный аналог Голарктического царства, ныне представленный Капским, Голантарктическим и Австралийским царствами.

Между сравнимаемыми позднемеловыми и современными фитохориями нельзя проводить климатические аналогии. В позднем мелу не было климатической дифференциации современного типа. Нет никаких данных о существовании в те времена оледенений. По-видимому, на всей Земле климат был преимущественно безморозным, на что указывают и палеотемпературные измерения, и модели атмосферной циркуляции. Косвенно об этом свидетельствуют и палеоботанические данные. Однако их палеоклиматическая интерпретация ненадежна. Обычно климатическая характеристика позднемеловым флорам дается по наличию современных родов и семейств. Их связь с климатическими зонами принимается неизменной. Это допущение, даже если считать определения надежными, едва ли оправдано. Вероятнее, что многие роды с течением времени существенно меняли свою климатическую приуроченность. Это видно хотя бы из того, что в прошлом в одних захоронениях встречаются роды, ныне населяющие разные климатические зоны. Необходимо учитывать возможность внеэкваториального персистирования.

Пока нельзя уверенно сопоставить позднемеловые фитохории с современными климатическими зонами. Это особенно относится к выделению в позднем мелу аналогов современной тропической флоры. На этот счет существуют разные мнения. Одни считают, что экваториальный пояс позднего мела был занят субтропическими лавролистными лесами, а формаций, сопоставимых с современной растительностью тропиков, совсем не было; другие — что экваториальная зона с тропической флорой не только сформировалась в мелу, но и успела до конца мела разделиться на аналоги нынешних царств (Палеотропик и Неотропик).

Следует ясно разделять два вопроса — была ли в позднем мелу зона с тропическим климатом (т. е. со среднемесячной температурой самого холодного месяца года выше определенного уровня, например, $+16^{\circ}$ или $+18^{\circ}$) и были ли растительные формации, физиономически и таксономически сходные с современными тропическими. Тропическая климатическая зона тогда, несомненно, существовала, но неясно, какие растительные формации ее занимали и с какими современными формациями их следует сравнивать.

Становление современных крупнейших фитохорий произошло на фоне существенно иного, чем сейчас, расположения ма-

териков. В позднем мелу еще не закрылся океан Тетис, а Протоатлантический океан не препятствовал биогеографическим связям. Западная Гондвана (Африка и Южная Америка) уже отделилась от Восточной. Началось и отделение Африки от Южной Америки, так что расстояние между ними составляло уже сотни километров. Образовались акватории и между остальными гондванскими материками. Тем не менее флористические связи между частями Гондваны сохранялись.

По макрофоссилиям В. А. Вахрамеев [13, 35] выделяет в Северном полушарии Сибирско-Канадскую и Европейско-Туранскую области. Граница между ними в Евразии проходила субмеридионально недалеко от Урала, пересекала Казахстан и КНР. Положение восточной ветви этой границы неясно. К европейско-туранской близка флора востока Северной Америки и Гренландии. Зона перехода между обеими областями выделяется в Туркмено-Казахстанскую провинцию. По макрофоссилиям трудно установить четкие географические тенденции, проявляющиеся в распределении крупных таксонов или морфологических типов листьев. Наиболее ясно противопоставляются позднемеловые флоры США и Западной Европы и сенонские флоры Южного Казахстана с одной стороны, и сибирско-канадские флоры — с другой. В первых много покрытосеменных со сравнительно узкими, чаще всего цельнокрайними листьями (или листочками сложных листьев). Сюда относятся *Devalquea* (= *Debeya*), *Manihotites*, *Anisophyllum*, *Magnoliaephyllum* и др. Меньшую роль играют платаноллистные роды (такие листья иногда относят к платанам, особенно если с ними встречаются подходящие фруктификации; к этой группе принадлежит *Credneria*) и листья, сходные с *Ficus* (например, *Diospyrophyllum*). Известны находки пальм. В захоронениях обычны хвойные (*Sequoia*, *Aralcaria*), а гинкговые практически отсутствуют. Лептострбовых нет. Характерна ассоциация секвой с лавролистными покрытосеменными. На облике европейской флоры сильно сказался аридный климат, пояс которого охватывал Южную Европу, Ближний Восток и далее Среднюю Азию и КНР.

Сибирско-канадская флора отличается большим количеством платаноллистных форм (*Credneria*, *Platanus*, *Pseudoprotophyllum*, *Paraprotophyllum*, *Grewiopsis*) и форм типа *Trochodendroides* (особенно характерен для всей области) и *Rhamnites*. Встречаются и листья, шире распространенные в более южных флорах. Часто в сеноманских флорах преобладают мелкие листья, сходные с *Viburnum*, а также относящиеся к *Menispermities*. Платаноллистные формы в большом количестве появляются с сенона. При движении с севера на юг отмечается уменьшение количества хвойных, увеличение количества цельнокрайних листьев покрытосеменных и количества остатков цикадовых. Характерен род *Quereuxia*, вероятно, принадлежавший водным растениям. Листья *Trochodendroides* сопровождаются

соплодиями *Trochodendrocarpus*. Пальмы полностью отсутствуют. Помимо покрытосеменных в сибирско-канадской флоре много папоротников, хвойных (*Parataxodium*), гинкговых (*Ginkgoites*), продолжают существовать цикадовые (*Nilssonia*) и лептострбовые (до сенона — *Phoenicopsis*). Отсутствие *Nilssonia* на крайнем севере Аляски и Чукотки (?) послужило основанием для выделения Берингийской области. Сибирско-канадская флора росла в условиях достаточно теплого и влажного климата. На востоке СССР и на западе США и Канады продолжалось угленакопление. В начале позднего мела отмечается похолодание (амкинский эпизод Е. Л. Лебедева), сменяющееся потеплением и новым похолоданием в конце мела. При похолодании во флоре возрастает роль хвойных.

Источником разногласий между палеофлористами служит флора Гренландии. Ее объединяют то с Сибирско-Канадской, или Бореально-позднемеловой областью (А. Л. Тахтаджян), то с Европейско-Туранской областью (В. А. Вахрамеев), то с флорой Сахалина, отделяемой от Сибирско-Канадской области (В. А. Красилов). По присутствию *Phoenicopsis* и *Ginkgoites* гренландская флора сближается с сибирско-канадской, а по наличию *Dewalquea* (= *Debeya*) и других южных форм — с европейско-туранской флорой. Здесь сочетаются лавролистные и платановые роды, а среди хвойных — *Sequoia* и *Parataxodium*. Иначе говоря, гренландская флора складывается из элементов разных областей. Такое же сочетание элементов В. А. Красилов отмечает на Сахалине. Для разрешения этих разногласий необходимо более тщательно разобраться не только в составе флор, но и в их стратиграфических соотношениях. Сейчас нередко сравниваются флоры верхнего мела, принадлежащие разным ярусам.

О позднемеловых флорах экваториальных и нотальных областей по макроостаткам растений нельзя составить сколько-нибудь ясного представления. Имеются данные лишь по единичным местонахождениям, причем большая часть определений нуждается в ревизии. Поэтому ограничимся указанием на то, что в этих областях в позднем мелу основными компонентами флоры были покрытосеменные, хвойные и папоротники.

До сих пор палинологическое районирование позднего мела (рис. 80) выполнялось безотносительно к распределению макрофоссилий. Главную роль в нем играет распределение доминирующих групп *Normpolles* (рис. 71, о; это пыльца древних *Juglandales*) и *Aquilapollenites* (см. рис. 71, м; эту пыльцу пока не удается связать с определенным порядком покрытосеменных). Пыльца *Normpolles* характерна для востока Северной Америки и Европы, т. е. для Атлантического сектора Земли. Соответствующую фитохорию называли по-разному, в том числе и Европейско-Туранской областью. Пыльца *Aquilapollenites* характерна для северо-востока Северной Америки и всей Сибири. Эту фитохорию также именовали по-разному,

в том числе и Сибирско-Канадской областью. Переходные комплексы отмечались в Западной Сибири, Казахстане, Приуралье, на юго-западе США и выделялись в отдельные провинции. Граница между фитохориями, выделенными по обеим группам, сначала казалась меридиональной, проходящей от северо-востока Казахстана через Западную Сибирь в область нынешнего Северного Ледовитого океана. Позже было установлено, что комплексы миоспор с доминирующей пылью *Aquilapollenites* есть на северо-западе Европы. Эти данные вместе с анализом других ключевых родов позволяют считать границу двух главных флор широтной с коленообразным изгибом (принятым за меридиональную границу) в Западной Сибири — Казахстане.

Палинологические данные позволяют проследить на юге Европейско-Туранской области ксерофитную растительность, приходящуюся на аридный пояс. Здесь продолжает встречаться *Classopollis* и ребристая пыльца голосеменных (*Gnetaceapollenites*, *Ephedripites*). В верхнем мелу Казахстана, особенно Южного, количество пыльцы *Classopollis* достигает 60 %. Этой пылью много и южнее Сибирско-Канадской области. Так, она доминирует в сантонских отложениях Японии.

Южнее Европейско-Туранской области располагались экваториальные флоры, прослеживаемые в палинологических комплексах Северной и Экваториальной Африки и севера Южной Америки. Эти районы объединяются в фитохорию опять же с разными названиями, например, Афро-Южноамериканская область. По аналогии с ранним мелом лучше употреблять название Экваториальная область. Примечательно отсутствие здесь мешковой пыльцы хвойных, большое количество спор с элатерами, ребристой пыльцы, а также пыльцы пальм и других тропических растений. Много пыльцы протейных. В верхнем мелу Египта отсутствует пыльца *Normapolles*. Судя по присутствию общих родов (*Buttinia*, *Proxapertites* и др.) в Африке и Южной Америке, Атлантический океан в начале позднего мела еще не препятствовал миграции растений. К тропикам относится и Малайзийская провинция с местонахождениями на островах Юго-Восточной Азии. Здесь пыльцы протейных нет.

О верхнемеловых миоспоровых комплексах Индии данных мало. Отсюда указана пыльца и *Aquilapollenites* и *Normapolles*, причем возрастное и географическое соотношение комплексов с той и другой пылью не вполне ясны. Далее к югу располагалась Австрало-Антарктическая провинция (область) с местонахождениями в Австралии, Новой Зеландии, на юге Южной Америки и в Антарктиде. Здесь особенно интересно доминирование пыльцы *Nothofagus* (появляется в верхнем сантоне), характерного растения кайнозоя южных материков. Встречается пыльца протейных и подокарповых. Как и в раннем мелу, разные типы пыльцы покрытосеменных появляются в Австралии позже, чем в Экваториальной и Европейско-

Туранской областях. Так, трехборздная пыльца появляется лишь в начале турона, а многопоровая (*Australopollis*) — в конце турона.

Таковы самые общие черты позднемиоценовых фитоценозов. В действительности состав и соотношение их флор гораздо сложнее. Похолодания и потепления приводили к существенным перемещениям растительных ассоциаций. Так, при потеплении в сантонско-кампанское время в Сибирско-Канадской области появились ассоциации с высоким содержанием лавролистных покрытосеменных, а ассоциации хвойно-широколиственных пород оттеснились к северу. В это же время в Японии увеличивается количество пыльцы *Classopollis*, что указывает на аридизацию климата. Подобные климатические эпизоды резко меняли облик флор, а отсутствие резких температурных различий между фитоценозами приводило к перемещениям флористических ассоциаций на большие расстояния. Все это сильно затрудняет флористическое районирование Земли для позднего мела в целом. В условиях существенных перемещений флористических границ районирование должно выполняться по более дробным интервалам.

Рубеж мела и палеогена не отмечен крупными флористическими перестройками в глобальном масштабе.

КАЙНОЗОЙСКИЕ ФЛОРЫ*

Геологические и климатические события кайнозоя оказали влияние на развитие растительного покрова Земли. Колебания климата в кайнозое определялись не столько внешними по отношению к планете факторами, сколько изменением океанической и атмосферной циркуляций. Так, установление циркумэкваториальной циркуляции океанических вод в начале эоцена привело к заметному потеплению даже в высоких широтах, расширению экваториальной и субтропической зон. Возникновение ледяного щита в Антарктиде было следствием образования циркумполярного течения в результате ее отделения от соседних материков. Закрытие Панамского перешейка в плиоцене привело к изоляции тихоокеанских экваториальных вод от атлантических и возникновению устойчивых меридиональных течений (Гольфстрим, Лабрадорское), явившихся одной из причин оледенения Северного полушария.

В Северном полушарии главные события палеогена связаны с раскрытием Северо-Восточной Атлантики. Первое нарушение устойчивой до этого континентальной связи Евразии и Северной Америки произошло около 50 млн. лет назад в результате отделения Шпицбергена от Гренландии. Полная же изоляция Америки от Евразии установилась только в конце палеогена с окончательной ликвидацией Гренландско-Исландско-Фарер-

* Характеристика кайнозойских флор написана М. А. Ахметьевым.

ского порога. Сочленение Индостанской и Сицзанской плит в конце эоцена привело сначала к более активному биотическому обмену между Индией и внутритропической Азией. Это относится в основном к началу олигоцена, когда альпийские складчатые сооружения были еще не столь высоки. Альпийский орогенез на первом этапе сопровождался разделением Тетиса на западную и восточную части в результате сочленения Африканской и Аравийской плит в начале неогена. Это вызвало изоляцию морских биот Индо-Пацифической и Атлантическо-Средиземноморской областей. За формированием горных цепей альпид от Западной Европы до Юго-Восточной Азии последовало образование аридного пояса к северу от них. Прекратилась сквозная воздушная циркуляция в меридиональном направлении от экватора над Евразией. В конце миоцена (мессинский век) в Западном Тетисе произошла изоляция Средиземноморья от Атлантики с последующим расширением аридного пояса в Юго-Восточной Европе и Передней Азии.

Наиболее значительные вехи кайнозойской истории Восточной Азии были связаны со становлением и разрушением «Берингийского моста», развитием вулканических поясов, параллельных восточному ограничению континента, с развитием внутренних морей Японского, Охотского и др. Сходство японской островной биоты с континентальной до миоцена включительно находит подтверждение в предшествующей истории этой части Восточной Азии. Поднятия Ямато в центральной части современного Японского моря до конца палеогена оставались сушей. Лишь во время трансгрессии Нисикуросава на рубеже раннего и среднего миоцена эта структура погрузилась под уровень моря.

На Североамериканском континенте важнейшие события кайнозоя происходили на Тихоокеанском побережье. Формирование Ларамийского вулканического пояса на рубеже мела и палеогена обусловило последующую изоляцию внутренних районов Северной Америки от Тихого океана и образование в эоцене обширной аридной области (Мексика и центральные районы США). Другим значительным событием, уже на рубеже миоцена и плиоцена, был подъем Панамского перешейка и ликвидация существовавшего с середины мезозоя пролива, разделявшего Северную Америку от Южной. Тогда возобновился обмен между американскими сухопутными биотами («The Great American Faunal Interchange»). Закрытие Панамского перешейка привело к возникновению Гольфстрима и Лабрадорского течения, вызвавших охлаждение всей северо-восточной части Северной Гренландии.

В Южном полушарии в начале эоцена произошло отделение Австралии от Антарктиды. Вероятно уже в конце эоцена опустилось поднятие Тасманова моря и прервались длительно существовавшие биотические связи между Новой Зеландией через о-в Лорд-Хау с о-вом Новая Каледония. Это обусловило

последующий высокий эндемизм биот этих островов на уровне родов и семейств, сохраняющийся и до нашего времени. Начало полной термальной изоляции Антарктиды произошло на рубеже эоцена и олигоцена. С раскрытием пролива Дрейка разрушились ее последние континентальные связи с Южной Америкой. С образованием сплошного циркумполярного течения начался рост ледового щита (олигоцен). Развитию оледенения в Южном полушарии способствовала и смена главных направлений океанической циркуляции с широтной на меридиональную в конце палеогена. Это произошло после погружения длительно существовавших поднятий в Южной Америке (Рио-Гранде и др.). Формирование ледового щита Антарктиды привело к первому в палеогене понижению уровня Мирового океана (около 30 млн. лет назад). Эта крупная регрессия кайнозоя, по-видимому, сопровождалась восстановлением и расширением сухопутных связей. Формирование Андийского пояса в Южной Америке и его активное воздымание в начале неогена вызвали здесь перераспределение осадков, что сопровождалось усилением широтной дифференциации растительного покрова к югу от экватора, а в «дождевой тени» к востоку от Анд началось формирование степей и полупустынь. Фрагментация Гондваны привела к дальнейшей изоляции Мадагаскара и других островов в западной части Индийского океана. Это объясняет столь высокий эндемизм современной мальгашской биоты.

Таков обширный палеогеографический фон, на котором эволюционировали кайнозойские фитохории. При изложении их истории можно исходить из современного флористического районирования по А. Л. Тахтаджяну (1978 г.).

ОСОБЕННОСТИ ПАЛЕОФЛОРИСТИКИ КАЙНОЗОЯ, ОСНОВНЫЕ ФИТОХОРИИ

Отличительная особенность палеофлористики кайнозоя — это то, что ведущей группой растений, определяющей основные черты и соподчиненность отдельных фитохорий, стали цветковые. К концу кайнозоя дифференциация флор стала максимальной и привела к сложной мозаичной системе современных фитохорий. А. Л. Тахтаджян (1970 г.) выделяет шесть современных царств: Голарктическое, Палеотропическое, Неотропическое, Капское, Австралийское и Антарктическое.

Для кайнозоя в целом, даже опираясь на актуалистическую модель, чрезвычайно трудно нарисовать сколько-нибудь полную картину развития фитохорий. Поэтому в дальнейшем будем говорить лишь о самых крупных и наиболее устойчивых фитохориях (рис. 81, 82). Для внетропической части Северного полушария на протяжении всего кайнозоя фитохорией первого порядка оставалось Голарктическое царство. Оно подразделялось на ряд областей и провинций, которые заметно эволюционировали. Вся приэкваториальная зона объединялась

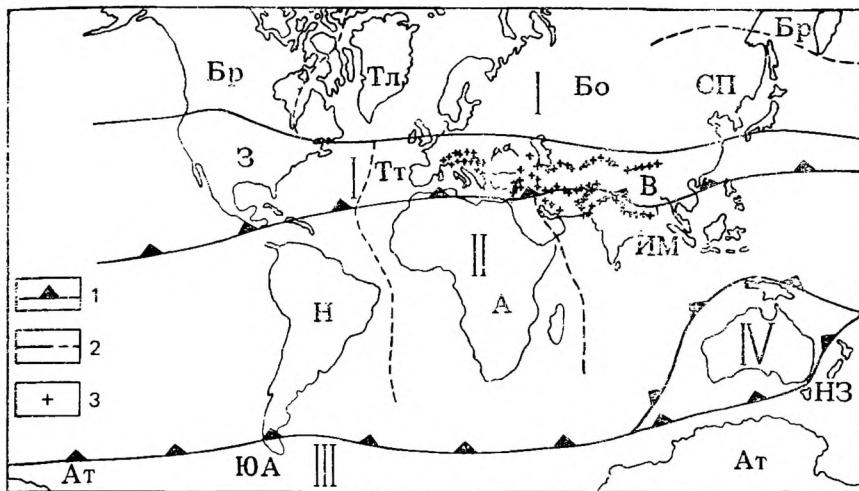


Рис. 81. Палеофлористическое районирование в раннем—среднем эоцене
 Голарктическое царство (I); Бореальная область (Bo) с Берингийской (Br), Тулеанской (Тл) и Сахалино-Приморской (СП) провинциями; область Тетис (Тт) с Западной (З) и Восточной (В) провинциями; Тропическое царство (II); Неотропическая (Н), Африканская (А) и Индо-Малезийская (ИМ) области; Нотальное царство (III), Антарктическая (Ат), Новозеландская (НЗ) и Южноамериканская (ЮА) области; Австралийское царство (IV); 1 — границы царств; 2 — границы областей и провинций; 3 — положение береговой линии Тетиса. Составил М. А. Ахметьев (1984 г.)

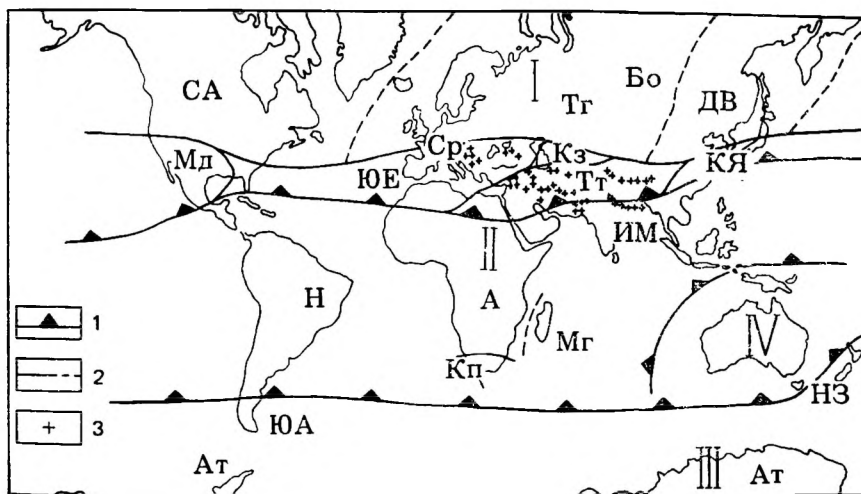


Рис. 82. Палеофлористическое районирование в раннем миоцене
 Голарктическое царство (I); Бореальная область (Bo) с Североамериканской (СА), Тургайской (Тг) и Дальневосточной (ДВ) провинциями, Мадрианская область (Мд), Средиземноморская область (Ср) с Южно-Европейской (ЮЕ), Казахской (К), Туркестанской (Тт) и Китайско-Японской (КЯ) провинциями; Тропическое царство (II); Неотропическая область (Н), Африканская область (А) с Капской (Кп) и Мальгашской (Мг) подобластями(?), Индо-Малезийская область (ИМ); Нотальное царство (III); Антарктическая (Ат), Новозеландская (Нз) и Южноамериканская (ЮА) области; Австралийское царство (IV); 1 — границы царств; 2 — границы областей и провинций; 3 — положение береговой линии Тетиса. Составил М. А. Ахметьев (1984 г.)

в Тропическое царство, подразделяемое на три крупные области — Неотропическую, Африканскую и Индо-Малезийскую. Во внетропической части Южного полушария в начале кайнозоя существовало только одно Нотальное царство. В палеогене оформилось Австралийское царство. Отсутствие палеоботанических данных не позволяет проследить историю становления других современных фитоценозов высокого ранга Южного полушария — Капского царства, Новокаледонского и Мальгашского подцарств.

ГОЛАРКТИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО

В кайнозое во внетропической области Северного полушария существовало четкое климатическое и флористическое разделение умеренной и субтропической зон. В начале палеогена здесь существовали Бореальная и Тетисовая области. В процессе последующей дифференциации обе в конце палеогена и в неогене трансформировались и разделялись на самостоятельные фитоценозы того же ранга.

Бореальная область. Кайнозойская Бореальная область унаследована от меловой. Полностью захватывая приарктические широты, она граничила на юге с Тетисовой областью. В Европе ее граница пересекала Англию, Прибалтику, Белоруссию, далее от Среднего Урала она постепенно спускалась на юг к Алтаю и Монголии и выходила к Тихоокеанскому побережью в Приморье и Северной Японии. В Северной Америке она примерно совпадала с современной границей США и Канады. В палеоцене и в начале эоцена Бореальная область подразделялась Л. Ю. Буданцевым (1983 г.) на Берингийскую, Сахалинско-Приморскую и Тулеанскую провинции. Бореальная флора на раннем этапе сохраняла черты меловой флоры (особенно на родовом уровне), оставалась умеренной, мезофильной, с господством таксодиевых, широколиственных деревьев и кустарников. Одной из ее особенностей, особенно для приполярных районов, была крупнолистность, связанная со специфичной световой режимом в высоких широтах в сочетании с влажностью климата, особенно в период вегетации. Основными лесообразователями были *Ginkgo*, *Metasequoia*, *Glyptostrobus*, *Magnolia*, *Trochodendroides*, *Platanus*, а также *Osmunda*, *Thuja*, *Alnus*, *Betula*, *Quercus*, *Juglans*, *Populus*, *Grewiopsis*, *Acer*, *Aesculus*, *Vitis* и др. Заметную роль играли покрытосеменные неустановленного родства, вымершие в палеогене (*Trochodendroides*, *Grewiopsis*, *Macclintockia*, *Protophyllum* и др.).

Берингийская провинция занимала Северо-Восточную Азию (включая Камчатку), Аляску и Западную Канаду. Основным типом ее растительности были хвойно-широколиственные леса с гигантизмом листьев основных лесообразователей. Кроме палеобореальных элементов, представленных *Equisetum arcticum*, *Metasequoia occidentalis*, *Trochodendroides arctica*, «*Acer*» arc-

tica, *Viburnum asperum* и др., присутствовали местные виды тех же родов. Сахалинско-Приморская провинция захватывала часть Восточной Сибири и юг Дальнего Востока СССР. Она отличается от берингийской составом видов, а также присутствием более термофильных покрытосеменных (Hamamelidaceae — *Liquidambar*, *Corylus*; *Alangium*, *Celtis*, *Dryophyllum* и др.). Гигантизм листьев характерен только для некоторых растений (*Alangium*, *Platanaceae*). Тулеанская провинция охватывала восточную часть Канады, Гренландию, Фарерские острова и, возможно, север материковой Европы. Ее флора сформировалась на основе быстро распадавшейся предшествующей гренландской на рубеже мела и палеогена. В это время, после осушения меридионального морского пролива на западе Канады, сюда пришла волна притихоокеанских мигрантов (*Metasequoia*, *Trochodendroides*, *Ulmus*, *Alnus*, *Betula*, *Tilia*, *Grewiopsis*, *Acer* и др.). Родовой состав флоры был близок к берингийской, но, кроме некоторых доминирующих панбореальных видов, заметно отличался составом видов.

Первую наиболее заметную трансформацию раннепалеогеновая флора Бореальной области претерпела в эоцене, когда планетарное потепление привело к ее обогащению выходцами из Тетисовой области. Их инвазия, а также более широкое распространение южно-бореальных элементов наиболее отчетливо проявились на Камчатке и Аляске, где находки пальм известны с 60° с. ш. К середине эоцена южная граница Бореальной области всюду сместилась к северу на 5—10°. Крупнолистная флора раннего палеогена исчезла в конце эоцена с началом похолодания, уступив свое место другой бореальной флоре — тургайской (s. l.). Областью максимального сосредоточения растений, составивших будущее ядро тургайской флоры в пределах области, были ее южные горные районы на границе с Тетисовой областью. Находки листьев и плодоношений сережкоцветных (*Juglandaceae*, *Salicaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*) известны из некоторых переходных флор мела и палеогена, например, тахобинской флоры Сихотэ-Алиня. Распространяясь на север и на юг по горным системам, в условиях практически безморозного климата для рипарийных формаций, они показывают большую пластичность в условиях дневного и сезонного перепада температур в горных районах. Поэтому эти растения оказались более жизнестойкими при падении среднегодовой температуры (на 5—8°) на рубеже эоцена и олигоцена. Вместе с сосновыми и таксодиевыми многие роды древесных и кустарниковых листопадных двудольных образовали новый тип бореальной флоры, названный А. Н. Криштофовичем «тургайской». Термин «тургайская» флора, вероятно, вполне правомочен как тип флоры, т. е. комплекс родов древесных голосеменных и листопадных покрытосеменных растений, приспособленных к обитанию в умеренно-теплом влажном климате. Что касается термина Тургайская область или, лучше, провинция,

то он может быть употреблен только в узко региональном смысле. Это ограниченная территория, например, только Западный Казахстан в начале олигоцена или большая часть Казахстана и юг Западной Сибири на рубеже олигоцена и миоцена как это показал С. Г. Жилин (1984 г.).

Тургайский тип флоры включает *Osmunda*, *Ginkgo*, *Pinaceae* (обычно в формациях склонового ряда), *Sequoia*, *Metasequoia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Populus*, *Myrica*, *Carya*, *Pterocarya*, *Alnus*, *Betula*, *Fagus*, *Quercus*, *Castanea*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Celtis*, *Magnolia*, *Rhus*, *Cercidiphyllum*, *Liquidambar*, *Platanus*, *Acer*, *Vitis*, *Tilia* и др. Абсолютное большинство родов тургайской флоры произрастает и ныне, хотя ареалы некоторых из них крайне малы (*Metasequoia*, *Glyptostrobus*, *Ginkgo*, *Parrotia* и др.). Тургайская флора из южных частей Бореальной области Евразийского и Североамериканского континента в конце олигоцена и в миоцене распространялась к югу и юго-западу (в Европе) по мере отступления субтропической флоры. Обедненная за счет отсутствия наиболее термофильных родов, тургайская флора в олигоцене полностью завоевала и высокие широты, где по мере дальнейшего похолодания быстро сменялась другой, еще более умеренной флорой. Наследие тургайской флоры узнается и сейчас в рефугиумах (Балканском, Карпатском, Причерноморском, Талышском, Восточно-Азиатском, Аппалачском и др.). Во время максимального расцвета тургайской флоры (олигоцен и миоцен) Бореальная область подразделялась по крайней мере на три провинции: Североамериканскую (Аляска, Канада, северные штаты США — Орегон, Вашингтон и др. с типовыми флорами кенайской серии Аляски, Джон-Дей, Масколл и др.— Колумбийское плато), Тургайскую (умеренная климатическая зона Европы и Казахстана, Южная и Средняя Сибирь) и Дальневосточную (вся Притихоокеанская часть Бореальной области в Азии). Флоры провинций различались составом видов и степенью участия в них палеоэндемиков. Потепление на рубеже раннего и среднего миоцена привело к временному расширению экотонной зоны между Бореальной и Средиземноморской областями. Это особенно хорошо выражено в Центральной Европе и на Дальнем Востоке.

В конце миоцена, по мере дальнейшего похолодания и усиления климатической дифференциации, тургайская флора исчезла на большей части Бореальной области, уступив место новому типу бореальной флоры с участием холоднолюбивых хвойных и мелколиственных древесных пород, разнообразных травянистых растений, составивших флористическую основу современных Евросибирской и Атлантическо-Североамериканской областей. В эту флору нового типа вошли: *Picea*, *Pinus*, *Abies*, *Larix*, *Tsuga*, *Populus*, *Salix*, *Betula*, *Alnus*, *Quercus*, *Acer*, *Fraxinus*, *Tilia*, *Ulmus* и др. Среди кустарников доминируют розоцветные (*Spirea*, *Rosa*, *Sorbus* ex sect. *Eo-Sorbus*), *Corylus*, *Betula* ex sect. *Fruticosae*, *Lonicera* и др. Флора тургайского

типа почти до конца неогена сохранялась на юге Центральной и Восточной Европы, на северо-востоке КНР, п-ве Корея, в Японии, Аппалачах.

С середины миоцена, по мере усиления похолодания, возростала широтная дифференциация Бореальной области и формирование новых зональных типов растительности (тайга, тундра). По данным М. А. Ахметьева и др. (1978 г.), в Исландии становление таежной растительности на базе обедненных хвойно-широколиственных и буковых лесов тургайского типа произошло в позднем миоцене. Деградация тайги и формирование тундры произошли около 4 млн. лет назад. Вероятно, такой же возраст тайги и тундры был и в других регионах бореальной области.

Тетисовая область существовала как самостоятельная фитохория только в первой половине палеогена. Она включала пояс распространения субтропической флоры, охватывающий практически весь земной шар к северу от побережья Тетиса. В Америке сюда относилась территория, занятая ныне США, в Евразии — Европа, Передняя Азия, большая часть Казахстана, Средняя Азия, КНР и Япония. По палеогену центральных и юго-восточных районов КНР крайне мало палеоботанических материалов. Однако, судя по присутствию здесь в палеоцене и эоцене красноцветов и пестроцветов, соленосных отложений, эта часть Азии была занята сухими субтропиками. С началом исчезновения Тетиса как единого широтного океанического бассейна в результате ранних фаз альпийского орогенеза, произошло заметное изменение климатической обстановки в разных частях ранее не дифференцированной муссонной субтропической зоны. Существовавшие ранее западная (американская) и восточная (евразийская) провинции Тетисовой области разделились на четыре самостоятельных фитохории. Две из них в неогене вошли в состав Голарктического царства (Китайско-Японская область и провинция Приатлантической и Примексиканской низменностей Атлантическо-Североамериканской области). В той части Тетисовой области, где климатические изменения в палеогене были наиболее контрастными и влажный субтропический климат сменялся на сезонный (средиземноморского типа), сформировались Средиземноморская и Мадреанская области. Дифференциация Тетисовой области в середине палеогена обусловила существующее и ныне поразительное сходство на родовом уровне флор сухих субтропиков Североамериканского континента и Средиземноморья, а также влажных умеренно-теплых и субтропических флор Аппалачей, КНР и Японии.

В субтропических лесах области преобладали вечнозеленые деревья и кустарники. Травянистый покров был беднее, чем в лесах умеренной зоны, и состоял, в основном, из папоротников. Они же (*Lygodium* и др.), наряду с некоторыми двудольными (*Vitaceae* и др.), составляли богатую группу лиан и

эпифитов. В качестве основных лесообразователей выступили буковые (наиболее разнообразны в Евразии) и лавровые. Палеоценовые и эоценовые флоры Америки, судя по богатейшим местонахождениям Калифорнии, Техаса, Небраски, Колорадо и Нью-Мексико (Эльсинор, Уилкоккс и др.), включали древесные папоротники, пальмы, болотный кипарис, многие древесные покрытосеменные (*Celastrum*, *Parathesis*, *Persea*, *Sapindus*). Найдены форм-роды *Dryophyllum* («синтетический» тип — прародитель современных узколистных дубов и каштанов) и *Debeya*. Зональным типом растительности были лаврово-дубово-пальмовые леса с *Bumelia*, *Clethra*, *Colubrina*, *Dodonaea*, *Pithecolobium*, *Platanus*, *Ficus*, *Persea*, *Quercus*, *Sabal* и др. Для тетисовой флоры Евразии, типом которой служит флора Гелиндена, были характерны *Cinnamomum*, *Litsea*, *Neolitsea*, *Persea*, *Laurus*, *Quercus* (в том числе *Cyclobalanopsis*), *Castanopsis*, *Lithocarpus*, пальмы (*Nypa*, *Trachycarpus*, *Sabal*, *Livistona*). В месте сочленения Тетиса с Атлантическим океаном субтропическая флора продвигалась дальше всего к северу, достигая Великобритании (флоры Лондонского и Гемпширского бассейнов). Благодаря непосредственному соседству Тетисовой области с Тропической и Бореальной, при отсутствии крупных орографических барьеров между нею и последними, существовали экотонные зоны и островки чуждой интразональной растительности (например, обедненные мангровы в субтропиках эоцена Южной Англии).

В евразийской части Тетисовой области состав форм-родов даже среди лесообразователей был шире, чем в Америке. Кроме *Debeya* и *Dryophyllum* сюда входили *Ushia*, *Protoacerothyllum*, роды сближаемые с Myrtaceae, Aprocynaceae, Araliaceae, а также, вероятно, растения с пыльцой типа *Normapolles*.

О субтропической флоре Восточной Азии отчасти можно судить по преобразованиям позднепалеогеновых и неогеновых флор Японии и п-ва Корея. В КНР же, за пределами полей развития красноцветов, континентальных отложений верхнего палеогена и неогена практически нет.

Средиземноморская область сформировалась на базе Тетисовой в ее восточной части. Ее первоначальные границы заметно отличались от современных. В прошлом на востоке она включала район междуречья Янцзы и Хуанхэ почти до Тихоокеанского побережья. Однако по широте она была значительно уже и на первых порах ограничивалась только регионами, лежащими к северу от побережья Тетиса. Основные преобразования в эоцене выражались в замещении флоры муссонных субтропиков флорой «летнесезонных» и семиаридных субтропиков и происходили на фоне начавшейся дифференциации Тетиса в результате поднятий в Альпийской зоне Евразии. Муссонный субтропический климат в середине эоцена сменился жарким климатом с продолжительным летним засушливым сезоном.

Основу средиземноморской (полтавской) флоры составили выходцы из Тетисовой области, еще ранее приспособленные к сухим местообитаниям. Это прежде всего лавровые и буквые. Представление о том, что древняя средиземноморская флора — результат взаимодействия флор «вельвичии» и «гинкго» (М. Г. Попов) не получило палеоботанического подтверждения. Уже наиболее ранняя провинциальная дифференциация Средиземноморской области определялась степенью аридизации климата. На западе и севере области выделялись Южно-Европейская (Полтавская) и Казахстанская провинции. К югу от последней и далее на восток в КНР протягивалась Туркестанская провинция. Южно-Европейская и Казахстанская провинции, где аридизация проявлялась слабее, отличались одна от другой относительным участием тропических и бореальных элементов. Кроме буковых (*Quercus*, *Castanopsis*, *Dryophyllum*) и лавровых (*Laurus*, *Cinnamomum*), важнейшими компонентами склерофильных лесов этих провинций были *Sequoia*, *Pinus*, *Magnolia*, *Andromeda*, *Apocynophyllum*, *Arbutus*, *Myrica*, *Cassia* и другие бобовые, *Rhus*, пальма *Nypa*. Флора Туркменской провинции, судя по типовым местонахождениям в СССР (Бадхыз) и КНР (Чанша), включала исключительно мелколистные склерофильные деревья и кустарники: *Chamaecyparis*, *Cinnamomum*, *Dryandra*, *Palibinia*, *Rhus*, *Zizyphus*, *Amygdalis*, бобовые.

Отмечается пыльца пустынных растений (*Nytraria*, *Zygophyllum*, *Calligonum*, *Frankenia*, *Ephedra* и др.). Влажным субтропикам в Средиземноморской области соответствует Китайско-Японская провинция с пальмами, лавровыми, *Terminalia*, *Camelia* и др.

В неогене, по мере расчленения и активизации поднятий в Альпийской системе, происходила дальнейшая дифференциация области. Похолодание на рубеже эоцена и олигоцена и последовавшая гумидизация северных районов области привели к замещению субтропической флоры теплоумеренной и умеренной на большей части Казахстана, Центральной и Восточной Европы. Эти районы перешли из Средиземноморской области в Бореальную. В результате границы первой на западе ограничивались только ближайшей периферией Средиземноморского бассейна и одновременно сдвинулись к югу на окраины Африки. Судя по составу флор Испании, Южной Франции, Балкан и Передней Азии, в неогене на западе области сохранились дубово-лавровые леса, расширились площади занятые маквисом. Большая часть Кавказа в миоцене входила в экотонную зону между Средиземноморской и Бореальной областями, где происходило смешение субтропических и умеренных элементов. На востоке Средиземноморской области к концу неогена на базе Туркменской провинции сформировался ряд новых. Флора каждой из них отличалась набором эндемичных родов сухих кустарников и трав (бобовые, Асте-

gaceae, Chenopodiaceae, Rosaceae, Rubiaceae, Zygophyllaceae, Brassicaceae и др.).

В современной средиземноморской флоре наследие ее предшественницы местами сохраняется с видоизменениями в Южной Европе, Передней Азии, Западных Гималаях и некоторых других районах (леса с *Argania* и *Tetraclinis* Марокко; леса с *Pinus halepensis*, *Quercus ilex* и *Q. suber* в Восточной Испании и французских Приморских Альпах; леса с *Pinus brutia* в Передней Азии и т. д.).

Мадреанская область с момента становления в конце эоцена автохтонно развивалась в одних и тех же границах (юго-запад США, Мексиканское нагорье). Обособившись первоначально в субтропической зоне с сезонными осадками, по мере усиления аридизации и похолодания, она заметно трансформировалась, вобрав значительное количество бореальных элементов, адаптированных к дефициту влаги. Благодаря исследованиям Д. Аксельрода, удается проследить развитие флоры этой области.

Как уже отмечалось, исходным зональным типом растительности Мадреанской области были субтропические леса с лавровыми и буковыми. В условиях все более резко проявляющейся сезонности климата, при первоначальном сохранении высоких среднегодовых температур, уже в эоцене во флорах формации Грин-Ривер (вторая половина среднего эоцена) и еще в большей степени во флоре Флориссанта (начало олигоцена) в роли доминантов начинают выступать растения, ранее образовывавшие леса сухих склонов. Это сосны, лавровые, буковые, бобовые. Состав вновь формировавшихся сухих субтропических лесов был несравненно шире и включал *Rhus*, *Astronium*, *Ilex*, *Mahonia*, *Arbutus*, *Arctostaphylos*, *Eugenia*, *Geonothus*, *Rhamnus*, *Dodonaea* и др. Весьма характерно, что среди ксерофильных и микрофильных элементов кустарникового подлеска уже присутствовали все основные компоненты миоценовых чапаралей. По мере падения среднегодовых температур и сокращения осадков, по-прежнему сезонных, с середины миоцена в области все в большем количестве появляются бореальные элементы, занявшие к концу миоцена господствующие позиции. Представители Aceraceae, Hydrangeaceae, Juglandaceae, Platanaceae, Rosaceae, Salicaceae, Ulmaceae и других семейств вошли составной частью в формации как склонового ряда, так и рипарийные. К этому же времени заметно возросло разнообразие травянистых растений.

Толчком для дальнейшей дифференциации области послужили активные поднятия Каскадных гор, Сьерра-Невады и Береговых хребтов в конце плиоцена. В образовавшейся «дождевой тени» начала формироваться полупустынная и пустынная растительность (Большой Бассейн, пустыни Сонора, Мохава и др.).

ТРОПИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО

В кайнозой Тропическое царство объединяло три обширные флористические области: Африканскую, Индо-Малезийскую и Неотропическую. Расселение покрытосеменных в пределах экваториальной зоны к началу палеогена, в основном, завершилось. Именно это определяет присутствие большого количества общих родов среди основных лесообразователей тропических дождевых лесов прошлого.

Африканская область. Из-за ограниченного количества местонахождений растительных остатков (это, главным образом, древесины) крайне трудно представить даже самую общую картину развития флоры и растительности Африки в кайнозой, а также наметить границы области и их трансформацию во времени. Еще в мелу Африка обособилась от остальных частей Гондваны. В альбе прервались ее связи с Южной Америкой, а в середине позднего мела — с Антарктидой. О былых связях между Южной Америкой и Африкой свидетельствуют сохранившиеся дизъюнктивные ареалы ряда тропических семейств (*Gomeliaceae*, *Rapateaceae*, *Velloziaceae* и др.). На гондванские связи указывают растения, сохранившиеся на юге Африки и Мадагаскара. Семейства и роды имеют дизъюнктивные ареалы и встречаются также в Австралии (*Proteaceae*, *Restionaceae*, *Winteraceae*, *Dilleniaceae*, *Sterculiaceae*, *Cunoniaceae*, *Ericaceae* и др.). В палеоцене и в начале эоцена большая часть Африки была покрыта влажными тропическими лесами. Их состав удастся восстановить только для севера континента в зоне, прилегающей к побережью древнего океана Тетис. Роды весьма разнообразны и относятся к тропическим семействам *Agacaceae*, *Ebenaceae*, *Fabaceae*, *Laugaceae*, *Monimiaceae*, *Mogaceae*, *Mug-spinaceae*, *Rhizophoraceae*, *Rutaceae*, *Sterculiaceae*, *Ternstroemiaceae*. Отдельные интразональные островки тропической растительности распространялись вдоль Тетиса далеко на север, внедряясь в субтропики Голарктического царства.

По-видимому, во второй половине эоцена — начале олигоцена, с установлением более отчетливо выраженной сезонности климата, тропические леса к северу от экватора стали замещаться разреженными лесами саванного типа с *Annonaceae*, *Combretaceae*, *Ebenaceae*, *Euphorbiaceae*, *Fabaceae*, *Sterculiaceae* и др. Этот тип лесной растительности простирался от Сенегала и Мавритании на западе, до районов Большого Африканского Рога на востоке. Ближе к побережью Тетиса эти леса менялись лавровыми с примесью бобовых, пальм и других древесных растений, приспособившихся к условиям жаркого сезонного климата. Лавровые леса с преобладанием растений тропического происхождения образовывали своего рода экотонную зону между Европой и Африкой. От миоценовых лавровых лесов Балкан и других районов северного Средиземноморья они отличались отсутствием хвойных и буковых. Послед-

ние в Африке появились в неогене, когда вся ее северная часть вошла в Средиземноморскую область. Этот переход происходил постепенно. К началу плиоцена средиземноморские и африканские субтропические элементы были представлены примерно в равных количествах. К концу плиоцена с усилением аридизации началось активное внедрение новых ксерофитов и галофитов (*Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Ephedra*, *Tamaricaceae*), населявших полупустынные и пустынные ландшафты. Это привело к вымиранию или оттеснению на второй план растений африканского происхождения. Рефугиальным типом древних североафриканских лавролистных лесов являются современные леса Канарского архипелага с *Laurus canariensis*, *Dracaena*, *Sideroxylon*, *Appolinias* и другими реликтовыми деревьями и кустарниками. На Абиссинском плато влажные леса (климатически более умеренные, чем в остальной части Африки севернее экватора) сохранялись почти до конца неогена. Начавшаяся аридизация проявилась здесь гораздо слабее и привела к замещению влажных лесов редколесьями с *Acacia*. Южнее экватора, на территории, занятой ныне пустынями Намиб и Калахари, тропические дождевые леса сохранялись до миоцена. На смену им пришли склерофильные леса с участием отдельных элементов соседней с юга Капской области. Пустынные ландшафты возникли здесь не раньше конца плиоцена.

Окончательное обособление капской и мальгашской флор от африканской вероятнее всего завершилось к миоцену. Находок палеоген-неогеновой флоры в этих районах практически неизвестно.

Индо-Малезийская область. Индостанский полуостров, Индокитай и Малайзия на протяжении всего кайнозоя входили в Индо-Малезийскую область Палеотрописа. Именно здесь происходило формирование современной палеотропической флоры. Отсюда в оптимальные климатические фазы она мигрировала на северо-восток вплоть до Японии, а также на запад и северо-запад. Палеогеновые флоры межтрапповых слоев Индии, возраст которых не моложе эоцена, включают свыше 200 родов. Хвойные представлены араукариевыми и подокарповыми. Исключительно разнообразны пальмы, которых только по остаткам древесины насчитывается свыше 30 видов. Некоторые из них родственны современным *Cocos*, *Nyra*, *Amotocarpum*, *Tricocotetes*, *Viracarpum* и др. Остатки древесин вечнозеленых покрытосеменных уже к началу олигоцена включали представителей большинства семейств тропиков Старого Света (*Flacourtiaceae*, *Guttiferae*, *Tiliaceae*, *Elaeocarpaceae*, *Simaroubaceae*, *Burseraceae*, *Sapindaceae*, *Anacardiaceae*, *Fabaceae*, *Combretaceae*, *Sonneratiaceae*, *Euphorbiaceae* и др.). Не менее широкий спектр палеотропических семейств установлен по палинологическим данным из нижнепалеогеновых отложений Ассама. В нем отмечены также *Nymphaeaceae*, *Rhizophogaceae*, *Meliaceae*, *Olcaceae*, *Myrtaceae*, *Araliaceae* и др. Присутствуют

роды, ныне широко распространенные в Южном полушарии, (*Podocarpus*, *Araucaria*, *Proteaceae*, *Casuarina*, *Nothofagus* и др.). По периферии траппового плато Декана по морским побережьям повсеместно росли мангровы с *Nypa*, *Rhizophora*, *Sonneratia*, *Brownlowia*. Во внутренних частях плато влажные тропические леса постепенно сменялись вечнозелеными субтропическими лесами.

Важнейшим семейством тропиков Старого Света является *Dipterocarpaceae*; его центром формирования, вероятно, была Малайзия. Отсюда диптерокарповые распространились на восток (Филиппины) и на запад (Индия, Бирма). В Индии диптерокарповые появились в начале миоцена. Р. Лакханпал полагает, что миграция диптерокарповых (как и бобовых) с конца палеогена происходила по двум сухопутным миграционным путям (расселение диптерокарповых водным путем из-за потери всхожести семян в морской воде исключена). Первый из них пролегал вдоль побережья Индийского океана. Появившись в начале миоцена в Восточной Индии, диптерокарповые быстро достигли южной оконечности п-ова Индостан и о-ва Шри-Ланка, который не был отчленен от континента. Об этом можно судить по остаткам диптерокарповых в отложениях серии Куддалоре (первая половина миоцена). Характерно, что диптерокарповые сейчас в Южной Индии и на о-ве Шри-Ланка наиболее разнообразны. Находки диптерокарповых в серии Сивалик (неоген) Предгималайского прогиба указывают на второй путь их расселения, в обход п-ова Индостан с севера. Вероятно именно этим путем, через Аравию, диптерокарповые к концу неогена достигли Африки. Прежние указания на находки диптерокарповых в Африке в эоцене нуждаются в подтверждении.

Формирование субтропических и умеренных лесов Гималаев в значительной степени на базе тропической флоры (на раннем этапе) началось в конце эоцена. Активные поднятия середины миоцена и начала плейстоцена привели к еще большей дифференциации растительного покрова, связанной с вертикальной поясностью. О все большем участии хвойных в составе этих горных лесов можно судить по последовательному увеличению пыльцы сосновых (особенно *Pinus*) в формации Сивалик. Флора и растительность Малайзии, Индокитая и Индии до конца неогена оставались тропическими, влажными. Однако, начиная с миоцена, в ряде районов в разной степени проявилась аридизация. В Предгималайском прогибе о ней можно судить по смене в разрезе формации Сивалик крупнолистных вечнозеленых растений, приуроченных к самым ее низам, мелколистными склерофильными формами. На побережье зал. Кач (Северо-Западная Индия) на границе с Африканской областью влажные тропические леса палеогена сменились в неогене обедненными листопадными лесами с преобладанием бобовых.

Палеоботанические данные по Юго-Восточной Азии крайне скудны и не позволяют судить о степени дифференциации в неогене ныне обширного Индо-Малезийского подцарства. Пока этот регион приходится рассматривать до плейстоцена как единую флористическую область с некоторыми различиями на провинциальном уровне в ее западной (Индостанской) и восточной (Индонезийско-Фиджийской) частях. Юг КНР и горные районы Индокитая в конце неогена перешли из Тропического в Голарктическое царство. Сведения о растительности Новой Гвинеи и прилегающих с востока Микронезии (Гуам, Маршалловы острова) и Фиджи известны только для миоцена. На Новой Гвинее в прибрежной зоне были развиты мангровы с *Rhizophogaceae*, *Sonneratiaceae*, *Palmae*, сменяющиеся по мере удаления от береговой линии дождевыми лесами. Выше располагался пояс саванн с *Casuarina* и *Eucalyptus*. Более высокие уровни рельефа над поясом саванн занимала лесная растительность «пояса туманов». В Микронезии в неогене широко распространились мангровы и леса с *Pisonia* (*Nyctaginaceae*).

Неотропическая область. Как фитохория высокого ранга. Неотропическая область сформировалась к началу палеогена. На протяжении всего кайнозоя она включала большую часть Южной Америки и Центральную Америку вместе с Карибским бассейном. Последние два региона в северной части составляли экотонную зону с сочетанием североамериканских (бореальных), а также новообразованных мадреанских и южноамериканских (неотропических) элементов. Границы области, особенно на юге, в основном совпадали с границами тропической и субтропической зон Южного полушария, смещаясь во времени в зависимости от климатических изменений. Зональным типом растительности Неотрописа в палеогене были дождевые леса полидоминантного состава. Родовой состав их был чрезвычайно широк и включал более сотни родов покрытосеменных обитающих и ныне в тропиках Нового и Старого Света. Этим подтверждается мнение, что формирование большинства родов покрытосеменных и их расселение в тропиках произошло еще в меловой период, когда Северная и Южная Америка и Азия были ближе друг к другу. В составе самой богатой из эоценовых неотропических флор — Пичилейфу (провинция Рио-Негро, Аргентина, 41° ю. ш., данные Э. Берри) установлено свыше 100 видов растений, включая древовидные папоротники, *Zamia ternaria*, *Ginkgo patagonica*, *Araucaria*, *Fitzroya*, *Libocedrus*, *Podocarpus* и покрытосеменные семейств *Myricaceae*, *Ulmaceae*, *Moraceae* (*Ficus*), *Proteaceae* (*Lomatia*, *Embothrium*), *Polygonaceae*, *Nyctaginaceae*, *Winteraceae* (*Drimys*), *Myristicaceae*, *Monimiaceae*, *Mimosaceae* (*Inga*), *Caesalpiniaceae* (*Cassia*), *Fabaceae* (*Dalbergia*), *Rutaceae*, *Burseraceae*, *Meliaceae* (*Trichilia*, *Cedrela*), *Malpighiaceae*, *Euphorbiaceae*, *Buxaceae*, *Anacardiaceae* (*Schinus*, *Astronium*), *Celastraceae*, *Hippocrateaceae*, *Icacinaceae*, *Sapindaceae* (*Paullinia*, *Sapindus*, *Cupania*),

Tiliaceae, Sterculiaceae (*Buettneria*, *Sterculia*), Dilleniaceae (*Tetracera*), Flacourtiaceae, Cochlospermaceae, Lauraceae (*Nectandra*, *Phoebe* и др.), Myrtaceae (*Myrcia* и др.), Araliaceae (*Oreopanax*), Myrsinaceae, Sapotaceae, Stygacaceae, Symplocaceae, Apocynaceae (*Allamanda*, *Plumeria*), Asclepidaceae, Bignoniaceae, Rubiaceae (*Coprosma*) и др. Характерно, что уже в эоценовых флорах Южной Америки присутствовали представители семейств, ныне эндемичных для Неотропического царства (Cochlospermaceae, Heliconiaceae и др.).

Колебания климата в кайнозое отразились не столько на составе неотропической флоры, сколько на смещении северной и, особенно, южной ее границы. В эоцене и в первой половине миоцена, в период максимальных потеплений, она смещалась к югу не менее чем на 10—15°, достигая Огненной Земли.

Дифференциация растительного покрова Южной Америки заметно возросла в миоцене с поднятием Анд, которые к этому времени окончательно оформились как горное сооружение. При господствующих западных ветрах в «дождевой тени» влажные тропические леса сменились сначала саванной, а затем, уже на рубеже плиоцена и плейстоцена, степной и пустынной растительностью (Перуанская пустыня, Патагония). Находки богатой тропической миоценовой флоры на Боливийском плато на высотах до 4 км позволяют оценить амплитуду поднятия Анд за последние 5—7 млн. лет не менее чем в 2 км. Родовой состав флор Потози и Пислипампа включает большинство тропических родов (*Annona*, *Bauchinia*, *Cassia*, *Dalbergia*, *Drepanocarpus*, *Euphorbia*, *Inga*, *Heliconia*, *Jacaranda*, *Pithecolobium*, *Protium*, *Terminalia*, *Sideroxylon* и др.). В условиях горного рельефа эти растения не могли обитать выше 2000 м.

Основные пути миграции растений в кайнозое также не оставались постоянными. В эоцене, в условиях низкогорного и равнинного рельефа, растения мигрировали преимущественно с юга на север. Предполагается, что десятки палеоген-неогеновых и современных родов североамериканских субтропиков имеют южное происхождение (Balanophoraceae, Begoniaceae, Bromeliaceae, Cannaceae, Chloranthaceae, Cochlospermaceae, Combretaceae, Cunoniaceae, Elaeocarpaceae, Flacourtiaceae, Gesneriaceae, Myrsinaceae, Proteaceae и др.). В плиоцене направление миграций становится прямо противоположным. По горным цепям растения североамериканской флоры проникают с севера до Колумбии и Венесуэлы (*Juglans*, *Alnus*, *Quercus*, *Berberidaceae*, *Caprifoliaceae*, *Myricaceae*, *Rosaceae* и др.). К концу плиоцена с возрастом дифференциации флоры, Неотропическая область преобразовалась в царство.

Мангровая растительность в кайнозое. Мангровы — одна из ведущих, хотя и факультативных, растительных формаций тропиков Старого Света. Сведения о меловой мангровой

растительности крайне скудны и не позволяют судить о ее роли в тропической зоне. Находки плодов пальмы *Nypa* указываются из отложений верхнего мела Индонезии и гвинейского побережья Западной Африки. На протяжении всего кайнозоя распространение мангровых не ограничивалось экваториальной зоной. Наряду с другими прибрежными сообществами, часто вместе с коралловыми постройками, они внедрялись в субтропики, занимая в них интразональное положение. Видовой состав мангровых в этих случаях обеднялся. Важнейшими индикаторами мангров выступают *Nypa*, *Sonneratia*, *Rhizophora*, *Paleobrugiera*, *Cerriops*, *Kandelia*, *Avicennia* и др. Их пыльца, плоды, семена, листья и древесина часто встречаются в прибрежно-морских отложениях. Особенно многочисленны находки хорошо сохраняющихся плодов пальмы *Nypa*. В палеогене мангры были, вероятно, еще слабо дифференцированы и лишь в неогене, с закрытием Панамского перешейка, произошло разделение атлантических и индо-тихоокеанских мангровых. В первых преобладали виды *Rhizophora*, во-вторых — *Avicennia* и *Kandelia*. Максимального распространения к северу и югу мангровы достигли в эоцене. Они мигрировали вдоль побережий Тетиса, достигая Великобритании и Украины. На Тихоокеанском побережье Северной Америки отдельные компоненты мангровых (*Kandelia*) заходили за 60° с. ш., в Японии они достигали Хоккайдо. В Южном полушарии следы мангровой растительности указываются из эоцена юга Австралии, Новой Зеландии и Южной Америки. В Австралии в среднем и позднем эоцене мангры были широко распространены вдоль современного юго-западного побережья. Уровень моря в то время был выше современного на 300 м, и архипелаг был очень благоприятен для экспансии мангровых на широкой площади. Основными компонентами австралийских мангровых были *Nypa*, *Sonneratia*, *Avicennia*, *Rhizophogaceae*.

Вторая экспансия мангровых к северу и югу от экватора произошла на рубеже раннего и среднего миоцена. Пыльца *Avicennia* найдена в бурдигале Лангедока (Франция) и Сардинии, а на юго-восточном побережье Хонсю между Осакой и Хиросимой в одновозрастных отложениях встречена пыльца *Rhizophora*, *Sonneratia*, *Avicennia*.

История пальм. Наиболее заметными растениями Тропического царства в кайнозое оставались пальмы. Как и ныне, их ареал не выходил за пределы экваториальной и субтропической зон Земного шара, будучи ограничен 44° с. и ю. широты. Наибольшего разнообразия пальмы достигли в современную эпоху, подразделяясь на 15 групп (свыше 200 родов и около 2700 видов). Ископаемые находки пальм крайне трудно сопоставить с современными родами. По древесине, плодоношениям и другим частям выделены форм-роды *Palmoxylon*, *Rhizopalmitoxylon*, *Palmocarpon*, *Palmorachis*, *Palmophyllum*, а пыльца представлена не менее чем 20 родами (*Monocolpites*, *Palmopol-*

lenites, *Palmidites* и др.). Предполагается, что древние пальмы были массивными ветвистыми растениями, высотой до 3—5 м со сложными розеточными листьями. Они образовывали приречные заросли, распространялись вдоль морских побережий. Находки представителей тех или иных групп пальм указывают, что в большинстве случаев их прародиной были районы их современного сосредоточения и лишь в результате климатических изменений и палеогеографических перестроек они мигрировали из центра возникновения. Палеоботанические данные свидетельствуют об обширном ареале и разнообразии пальм в начале позднего мела (Бразилия, Западная Африка, Индия) и указывают на три возможных центра происхождения пальм: антарктический, малезийский и южноамериканский — западноафриканский. Заметное сокращение разнообразия пальм в современную эпоху в Африке связывается с плейстоценовым похолоданием.

НОТАЛЬНОЕ ЦАРСТВО

В Южном полушарии в начале кайнозоя продолжало существовать Нотальное царство. Оно охватывало весь Антарктический континент, уже тогда разделенный на западную и восточную части. К нему тесно примыкали Австралия, Новая Зеландия и Южная Америка. Африка, отделенная от Антарктики еще в середине мелового периода, к началу кайнозоя флористически была, вероятно, достаточно обособлена, хотя, конечно, не в такой степени, как в настоящее время. Имеющиеся очень ограниченные палинологические данные свидетельствуют, что крайний юг Африки, входящий теперь в Капское царство, в начале палеогена входил в Нотальное царство в качестве самостоятельной области, расположенной на границе умеренной и субтропической зон. О древних связях африканской и других нотальных биот говорит присутствие в палинологических комплексах палеогена Африки араукарии, ныне неизвестной на этом континенте, и *Podocarpus*. Вероятным отражением ранее существовавших связей являются также три группы современных африканских протейных (*Brabeium*, *Dilobeia* и 13 из 19 родов трибы *Proteeae*). Современные дизъюнктивные ареалы некоторых других покрытосеменных Африки, Мадагаскара и остальных континентов Южного полушария отчасти имеют древнее происхождение и соединялись в раннем палеогене и даже в мелу (для *Restionaceae*, *Chloranthaceae*, *Winteraceae*, *Sterculiaceae*, *Hibbertia*, *Dilleniaceae*, *Cunonia*, *Adansonia* и др.). В то же время для большинства травянистых растений, особенно *Asteraceae*, с их способностью к расселению на большие расстояния, эти связи — новообразованные, установившиеся в конце неогена, а возможно уже в антропогене. Характерно, что до сих пор в кайнозойских отложениях Африки не найдены остатки *Nothofagus*, важнейшего растения умеренной зоны Южного полушария на протяжении всего кайнозоя.

Палеогеновая флора Нотального царства в кайнозое была более гомогенной, чем ныне. Ее аналог — современная новозеландская флора с разнообразными древними хвойными (*Agathis*, *Podocarpus*, *Dacrydium*, *Phyllocladus*), *Nothofagus*, Proteaceae, Myrtaceae, Agaliaceae, Winteraceae и представителями других семейств покрытосеменных, известных в Южном полушарии с начала кайнозоя. Дифференциация Нотального царства на области следовала непосредственно за изоляцией разных частей Антарктики. Отделение Австралии от Антарктиды в первой половине палеогена привело уже в эоцене к обособлению самостоятельной Австралийской области внутри Нотального царства. К концу палеогена, по мере дрейфа Австралии к северу, эта область трансформировалась в самостоятельное царство, потеряв ранее существовавшие связи основных лесообразователей умеренной зоны. Дальше происходил флористический обмен между Новой Зеландией и Южной Америкой через Западную Антарктику. Обособление этих двух регионов в ранге областей произошло в начале олигоцена после образования пролива Дрейка. Окончательно связи прервались к началу неогена в связи с оледенением Антарктиды.

Антарктическая область. Сведения о кайнозойской флоре и растительности Антарктиды крайне скудны. Растительные макро-и микрофоссилии известны из ряда местонахождений на Антарктическом полуострове и окружающих его островах (Южно-Шетландских, Сеймура, Александра I и др.); палинологические комплексы получены из моренных отторженцев на о-ве Блэк в зал. Мак-Мердо, а также из керна скважин, пробуренных на шельфовом леднике Росса. В первой половине палеогена Антарктида была покрыта хвойно-мелколистными лесами. Основными лесообразователями были хвойные (*Araucaria*, *Podocarpus*, *Phyllocladus*, *Dacrydium*, *Microcachrys*) в сочетании с южными буками всех трех групп — *Nothofagus menziesii*, *N. fusca*, *N. brassii*. Протеиные были представлены *Grevillea*, *Banksia*, *Beauprea*. Присутствовали Winteraceae и другие покрытосеменные. Некоторые папоротники были древовидными (*Cyathea*). Климат первой половины палеогена, вероятно, был сходен с современным климатом прибрежных районов Чили между 37° и 49° ю. ш. (среднегодовые температуры 5°С, среднелетние температуры 8—10°С, среднегодовые осадки >500 мм). К концу олигоцена с развитием горно-долинных ледников произошло заметное обеднение состава этих лесов, которые в начале неогена уже, по-видимому, полностью деградировали. К середине миоцена, когда сформировался устойчивый ледяной щит, растительность, в основном, кустарниково-травянистая, сохранилась только на океаническом побережье и прилегающих островах.

Новозеландская область. Новая Зеландия, пожалуй, единственный регион Земного шара, где до наших дней сохранилось в наименее трансформированном виде древнее флористическое

ядро. Этому в значительной степени способствовало прежде всего длительное существование относительно однородных климатических условий (влияние окружающего океана, расположение на стыке субтропической и умеренной климатических зон и др.). Вероятно, важную роль в этом сыграла также изоляция острова, проявляющаяся в неодинаковой степени в разное время. Она постепенно возрастала к антропогену и уже, по крайней мере, с начала неогена Новая Зеландия выделялась в самостоятельную флористическую область в пределах Нотального царства. С большей уверенностью можно говорить, что мосты, соединявшие Новую Зеландию с Южной Америкой и Новой Каледонией, сохранялись до конца палеогена. Тасманово море до этого же времени также не являлось столь уж непреодолимой преградой для миграции из Австралии растений способных к расселению на большие расстояния. Например, пыльца, сходная с пыльцой современной *Acacia*, известная в Австралии с начала миоцена, в Новой Зеландии встречается только с плиоцена. Позже, чем в Австралии, в Новой Зеландии появилась пыльца *Triporopollenites bellus*, *Bombacacidites bombacoides*, *Polypodites utimulatus*, *Milforsia homeopunctata* и др.; в то же время до сих пор отсутствуют такие важные для Австралии растения, как *Eucalyptus* и *Xanthorchoea*. Анализ современной новозеландской флоры показывает, что в разных этапах кайнозойской истории ее древнее ядро дополнялось космополитными, австралийскими, новокаледонскими, антарктическими, палеотропическими и другими элементами.

Палеогеновые леса Новой Зеландии, как и Антарктиды, были смешанными, но более богатыми. Среди хвойных основными лесообразователями были *Agathis*, *Araucaria*, *Podocarpus*, *Libocedrus*, *Dacrydium*. Из покрытосеменных главная роль принадлежала *Nothofagus*, Proteaceae, Myrtaceae (*Leptospermum* и *Metrosideros*), Rubiaceae, Araliaceae, Winteraceae и др. С возрастанием изоляции острова в неогене из растительного покрова исчез ряд лесообразующих растений (*Araucaria*, *Athrotaxis*, *Casuarina*, *Nothofagus* ex gr. *brassii*, многих Proteaceae). Их место заняли пришельцы и неозндемики. По мнению большинства специалистов, поздней дифференциации целого ряда таксонов способствовала высокая степень гибридности. Она особенно проявилась у Asteraceae, а также у *Carmichaelia*, *Hebe*, *Coprosma*, *Acaena*, *Aciphylla*, *Epilobium*, *Myosotis*, *Ranunculus*. Высокий эндемизм новозеландской флоры сейчас определяется сложным сочетанием палео-и неозндемиков, присутствующих практически во всех основных дивизионах растительности.

Благодаря относительной стабильности климатических условий, состав новозеландских палеогеновых и неогеновых лесов был довольно постоянным. Смена фаз похолодания и потепления приводила в основном только к перераспределению участия главных лесообразующих пород. Среди *Nothofagus*

в периоды похолоданий возрастала роль группы «*menziesii*» и, особенно, «*fusca*», при уменьшении роли «*brassii*». Заметно возрастало содержание хвойных, особенно подокарповых. Потепления сопровождалось увеличением роли *Nothofagus brassii*. В палинологических комплексах увеличивалось содержание пыльцы *Bombacacidites*, *Cupaniedites*, *Anacolosidites*, пальмы *Rhopalostylis*. На Северном острове, особенно в период максимального потепления в эоцене и первой половине миоцена, фиксируются следы мангровой растительности. Формирование открытых пространств на юге этого острова в конце неогена и в плейстоцене связано с заметным похолоданием и возрастанием роли травянистых и кустарниковых форм. Плейстоценовое похолодание привело к редукции протейных (сохранились только *Knightia*, *Persoonia*), исчезли *Microstrobos*, *Microcachrys*, *Acacia*, *Cranwellia* и др.

Южноамериканская область. На протяжении всего кайнозоя южная оконечность Южноамериканского континента входила в Нотальное царство. Северная граница Южноамериканской области, которая оформилась в середине палеогена, смещалась во времени, достигая в период похолодания олигоцена и конца неогена 40° ю. ш., а в периоды потеплений (эоцен, первая половина миоцена) спускалась до Огненной Земли. Неоднократное смещение этой границы приводило к возникновению экотонных зон (до 5° по широте), где наблюдалось смешение антарктических и неотропических элементов даже среди основных лесообразователей. Состав таких лесов отражает олигоценовая флора Рио-Турбио Аргентины, включающая свыше 50 родов и около 90 видов, часть из которых несомненно антарктического происхождения (*Nothofagus*, *Saxegothopsis*, *Embothriophyllum*, *Rhoophyllum*), а часть — неотропического или тропического космополитного (*Annona*, *Bignonia*, *Buettneria*, *Cupania*, *Nectandra*, *Phoebe*). Флора о-ва Огненная Земля сохраняла в своем составе на протяжении всего палеогена и неогена (*Araucaria*, *Podocarpaceae*, *Nothofagus*, *Proteaceae*). С поднятием Анд в неогене умеренные леса юга Южноамериканского континента сохранились к плиоцену только в ее горной западной части, к востоку от которой сформировались степные и полупустынные формации умеренной зоны, подобные тем, которые сейчас можно видеть в Патагонии.

АВСТРАЛИЙСКОЕ ЦАРСТВО

Австралийское царство обособилось от Нотального только к концу эоцена в результате возрастающей дизъюнкции континентов Южного полушария и дрейфа Австралии в низкие широты.

Одна из характернейших черт палеоценовой и эоценовой флоры Австралии — сочетание в ее составе растений, обитающих обычно в разных климатических обстановках. Наряду

с типичными раннепалеогеновыми элементами Нотального царства (*Araucaria*, *Podocarpus*, *Dacrydium*, *Microcachrys*, *Nothofagus*), важную лесообразующую роль играли саговники (*Lepidozamia*, *Bowenia*, *Pterostome*), частично вымершие к концу палеогена, а также другие тропические и субтропические растения (*Casuarina*, *Cupania*, *Beauprea*, *Myrtaceae*, *Santalum*, *Banksia* и др.). В прибрежной зоне развивались мангровые ассоциации с *Avicennia*, *Rhizophora*, *Sonneratia*, *Nypa*. Подобное смещение растений могло происходить лишь в условиях теплого влажного климата, без больших перепадов сезонных и суточных температур.

Северная Австралия в палеогене была расположена в «критических» широтах, поэтому многие полагают, что север континента во вторую половину палеогена был покрыт редколесьями с участием склерофильных древесных форм и разнообразных кустарников. (Косвенно это подтверждается находками пыльцы *Adansonia*). Подчеркивая специфику флоры Нотального царства, часто обращают внимание, что многие растения, появившись еще в мелу, крайне незначительно изменились морфологически и очень сходны со своими рецентными аналогами (*Banksia*, *Nothofagus*).

Большое количество палеоэндемиков древнего австралийского и новозеландского происхождения в современной флоре о-ва Новая Каледония и о-вов Фиджи позволяет предполагать, что их расселение произошло задолго до полного раскрытия Тасманова моря и исчезновения поднятия Лорд-Хау. Связи Австралии с этими районами в палеогене были более тесными, и до насыщения флор этих островов палеотропическими элементами, а также широкого развития неоэндемиков в результате изоляции, они, вероятно, образовывали окраинную северо-восточную часть Нотального царства.

В неогене флористическая дифференциация Австралии возрастала с увеличением климатической дифференциации. По мере перемещения континентов высоких широт в низкие в середине миоцена дождевые леса, покрывавшие до этого большую часть континента, начали отесняться к северо-восточному побережью. На огромных пространствах они сменились разреженными лесами со своими зональными типами. Главными лесообразователями их были эвкалипты, казуарины и акации. Позже они начали вытесняться саванной. По мере возрастания аридизации, пик которой приходится на конец плиоцена — начало плейстоцена, в западных и центральных районах к концу миоцена обособились две флористические области, территориально примерно отвечающие современным Юго-западноавстралийской и Эремейской областям. Западная область, несмотря на отсутствие горных систем, как и ныне, отличалась видовым разнообразием и высоким эндемизмом. Это было связано с длительным сохранением ландшафтов в сочетании с морскими, эдафическими и климатическими барьерами, препятствующими

миграции. К концу плиоцена здесь, в зоне с максимальным количеством осадков (до 800 мм и более), существовала зона эвкалиптовых лесов, сменявшихся на более сухих участках разреженными лесами из акаций; на латеритных почвах начали развиваться верещатники, а аридная полоса (с количеством осадков менее 300 мм) оказалась занятой травянистыми ассоциациями с *Roosaeae*.

Остров Новая Гвинея, который сейчас входит в Папуасскую область Палеотропического царства, по крайней мере, до середины неогена относился к Австралийскому царству. Здесь были развиты дождевые леса, состав которых был очень сходен с дождевыми лесами Австралии начала неогена. В них преобладали саговники, араукариевые, *Cuponiaceae*, *Mopimiaceae*, *Magnoliaceae*, *Myrtaceae*, *Nothofagus*. С поднятием центральной части острова увеличивалась высотная дифференциация растительности. Инвазия палеотропических элементов, в основном индо-малезийского происхождения, заметно возросла по мере приближения о-ва Новая Гвинея к линии Уоллеса. В отличие от других соседних регионов, теперь входящих в Палеотропическое царство, на облике растительности острова отразилось похолодание климата в Южном полушарии в конце плиоцена. Это похолодание, сопровождавшееся иссушением климата, способствовало формированию на острове среднегогорного саванного пояса, и ныне разделяющего тропические дождевые леса побережья от высокогорных лесов, где до сих пор в обилии сохраняются реликты древней флоры Южного полушария.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ФЛОРОГЕНЕЗА

В настоящее время графически изобразить флорогению можно лишь от карбона до раннего мела (рис. 73). Некоторый флорогенетический смысл заложен и в предлагаемой схеме филогении высших растений (рис. 7). На основании сопоставления этих схем, а также с учетом сказанного выше об истории флор, выявляются основные черты флорогенеза, а также некоторые факторы и механизмы флорогенетического процесса.

1. Выделяются два главных цикла географической дифференциации. Для девона пока не удастся очертить отчетливые фитохории. Ясная флористическая дифференциация появляется в начале карбона и далее постепенно нарастает, что отражено и в количестве фитохорий, и в их ранге. Максимальная дифференциация наблюдается в поздней перми, когда отличия между флорами разных царств касаются и доминирующих групп растений, и общего родового состава. Особенно велики различия между гондванской и остальными флорами. Примерно на рубеже перми и триаса начинается сближение флор, и в раннем

триае флористическая дифференциация резко уменьшается. Хотя основные фитохории сохраняются, их флоры обнаруживают много общего, некоторые растения почти космополитны. Позднее возобновляется процесс дифференциации флор, продолжающийся до антропогена. Изменение человеком природных ландшафтов и искусственное расселение растений ведет к некоторой дифференциации растительного покрова.

Единого фактора, с действием которого можно связать рассмотренные этапы дифференциации и дедифференциации, вероятно, не существует. Изменения климата и соотношений между материками и акваториями, а также эволюция рельефа континентов сложно интерферируют. Становление эндемизма гондванской флоры связано и с влиянием Тетиса, сдерживавшего меридиональные миграции и с климатическим своеобразием Гондваны. Повышение дифференциации флор в конце палеозоя связано с горообразовательными процессами и с усилением климатических контрастов на Земле. Причины подобных флористических явлений следует искать не в каких-то отдельных факторах, а во взаимодействии всех факторов, каждый из которых функционировал на всех этапах флорогенеза.

2. Модель прерывистого равновесия, предложенная для видообразования (длительные периоды равновесия сменяются быстрыми перестройками), отражает то, что происходит с флорами. Периоды медленного изменения флор перемежаются короткими интервалами их перестроек (на что палеоботаники обратили внимание еще в прошлом веке). Основным фактором, вызывающим быстрые флористические смены, было изменение климата. Но некоторые смены, хотя и сопровождались климатическими эпизодами, контролировались другими факторами, менявшими пути миграции растений (например, быстрое заселение Казахстана ангарской флорой в середине карбона, вероятно, связано с установлением сухопутных связей с Сибирью; появление в неогене Индии северных растений отражает отмирание Тетиса как фитогеографического барьера). Перестройки флор не обязательно связаны с изменением их фитогеографического статуса. Флора, испытавшая даже очень сильную и быструю перестройку состава, может сохранить свое фитогеографическое положение (так, сибирские флоры до и после острого климатического эпизода — похолодания на рубеже раннего и среднего карбона — принадлежат одной и той же фитохории — Ангарской области).

3. При похолоданиях и потеплениях происходит смещение границ фитохорий, уловить которое не всегда можно из-за недостатка местонахождений в экотонах. Климатические смены могут провоцировать и миграцию отдельных таксонов. Во внеэкваториальных флорах периодам потепления соответствует появление экваториальных растений (например, еврамерийских

растений в среднем — верхнем карбоне южных районов Ангариды, *Classopollis*, цикадовых и беннеттитовых в мезозое Сибири). Обратный процесс проникновения отдельных внеэкваториальных растений в экваториальные флоры во время похолоданий до сих пор для палеозоя и мезозоя не отмечался. Эта асимметрия миграций, вероятно, связана с разной степенью целостности экваториальных и внеэкваториальных экосистем и их разной способностью противостоять внедрению чуждых элементов.

4. Из распределения филогенетических ветвей по фитохориям (рис. 7) ясно видно, что корни почти всех таксонов высшего ранга приурочены к экваториальному поясу, где также наблюдается наибольшее разнообразие и таксонов, и морфологических структур. Можно назвать лишь очень небольшое число надродовых таксонов, возникших во внеэкваториальных флорах (*Arberiales* и *Gondwanostachyaceae* в Гондване, *Vojnovskyaceae*, *Ruflogiaceae* и *Tchernoviaceae* в Ангариде). Основное формообразование у высших растений приурочено к экваториальным и прилежащим к ним экотонным фитохориям.

5. Некоторые таксоны, мигрировавшие во внеэкваториальные флоры, удерживаются в них и живут дольше, чем в экваториальных флорах, придавая флорам, в которых они оказались, более древний облик. Так, в позднепермской флоре Ангарской области многие растения по уровню эволюционной продвинутости соответствуют карбоновым (отчасти даже раннекарбоновым) растениям Евразийской области. Примитивного облика прогимноспермы (*Fedekurtzia*) доживают в Гондване до среднего — позднего карбона. Это явление внеэкваториального персистирования интересно с эволюционной точки зрения и должно учитываться в стратиграфических сопоставлениях и палеоклиматических реконструкциях.

6. Многие таксоны известны и по макроостаткам, и по мiosпорам. В этом случае стратиграфический уровень их появления в комплексах мiosпор обычно более низкий (иногда на целый ярус). Эта разница в уровне появления остатков разного типа может зависеть от массовости продукции мiosпор. Вероятно именно с этим связано появление пыльцы покрытосеменных на ярус ниже (в барреме), чем листьев тех же растений (в апте). Иногда возникновение таксонов было приурочено к биотопам, расположенным за пределами аккумулятивных низин, так что макроостатки растений этих биотопов не захоронялись. Очевидно именно в этих условиях появились первые хвойные (см. главу 2).

7. Анализируя и схему флорогенеза (рис. 73), и распределение филогенетических линий в геохронологической шкале (рис. 7, 12), нельзя поставить этапы флорогенеза и филогении во взаимоднозначное соответствие со стратонами международной шкалы. Для стратиграфических целей большее значе-

ние имеют не уровни появления новых групп растений, а уровни перестроек флор, даже если они сохраняют свою фитогеографическую приуроченность.

Сформулированные некоторые общие черты флорогенеза (их можно назвать правилами флорогенеза) нуждаются в уточнении и более полном объяснении. Это — важнейшая задача будущих исследований. Обширные флорогенетические исследования пока еще не стали основными в палеоботанике, хотя именно они могут содействовать синтезу палеоботанического знания, интеграции палеоботаники с другими дисциплинами

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Возженникова Т. Ф.* Диноцеты и их стратиграфическое значение.— Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1979, № 422, 223 с.
2. *Жизнь растений.* В шести томах. Под ред. А. Л. Тахтаджяна и Ал. А. Федорова. М., Просвещение, 1974—1982.
3. *Ископаемые цветковые растения СССР.* Т. 1. Magnoliaceae — Eucotylidae. Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Т. 2. Л., Наука, 1974.
4. *Ископаемые цветковые растения СССР.* Ulmaceae — Betulaceae. Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., Наука, 1982.
5. *Красилов В. А.* Палеоэкология наземных растений. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1972.
6. *Красилов В. А.* Эволюция и биостратиграфия. М., Наука, 1978.
7. *Кремп Г. О. У.* Палинологическая энциклопедия. М., Мир, 1967.
8. *Кршитофович А. Н.* Палеоботаника. Л., Гостехиздат, 1957.
9. *Крылов И. Н.* Строматолиты рифея и фанерозоя СССР.— Труды Геол. ин-та АН СССР, 1975, вып. 274, 243 с.
10. *Мейен С. В.* Следы трав индейских. М., Мысль, 1981.
11. *Основы палеонтологии.* Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членикостебельные, папоротники. Под ред. В. А. Вахрамеева, Г. П. Радченко, А. Л. Тахтаджяна. М., Изд-во АН СССР, 1963.
12. *Основы палеонтологии.* Голосеменные и покрытосеменные. Под ред. А. Л. Тахтаджяна, В. А. Вахрамеева, Г. П. Радченко. М., Госгеолтехиздат, 1963.
13. *Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени.* В. А. Вахрамеев, И. А. Добрускина, Е. Л. Заклинская и др.— Труды Геол. ин-та АН СССР, 1970, вып. 208, 426 с.
14. *Палеопалинология.* Т. I, II.— Труды Всесоюз. н.-н. геол. ин-та, нов. сер., вып. 141, 1968, 446 с.
15. *Радионова Э. П.* Микрофитолиты и сходные с ними образования в рифее и фанерозое.— В кн.: Стратиграфия и палеонтология. Т. 3. Итоги науки и техники. М., ВИНТИ, 1972, с. 74—93.
16. *Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя.* Под ред. В. А. Вахрамеева. М., Наука, 1977.
17. *Сладков А. Н.* Введение в спорово-пыльцевой анализ. М., Наука, 1967.
18. *Andrews H. N.* Index of generic names of fossil plants, 1820—1965. Geol. Surv. Bull., 1970, N 1300, p. 1—354.
19. *Andrews H. N.* The fossil hunters. In search of ancient plants. Ithaca a. London, Cornell Univ. Press, 1980.
20. *Archangelsky S.* Fundamentos de paleobotanica. Univ. Nac. La Plata, Fac. Cienc. Natur. y Museo, ser. techn. y didact., 1970, N 11, p. 1—347.
21. *Banks H. P.* Floral assemblages in the Siluro-Devonian. In: D. L. Dilcher, T. N. Taylor (eds.). Biostratigraphy of fossil plants. Successional and paleoecological analyses. Stroudsburg, Dowden et al., 1980, p. 1—24.
22. *Beck C. B., Schmid R., Rothwell G. W.* Stelar morphology and the primary vascular system of seed plants. Bot. Rev., 1983, vol. 48, N 4, p. 681—815.
23. *Blazer A. M.* Index of generic names of fossil plants, 1966—1973. Geol. Surv. Bull., 1975, N 1396, p. 1—54.
24. *Dilcher D. L.* Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. Bot. Rev., vol. 40, N 1, p. 1—157.
25. *Dilcher D. L.* Early angiosperm reproduction: an introductory report. Rev. Palaeobot. Palynol., vol. 27, N 3—4, p. 291—328.
26. *Fossil algae.* Recent results and development. Ed.: E. Flügel. Berlin et al., Springer, 1977.
27. *Krassilov V. A., Schuster R. M.* Paleozoic and Mesozoic fossils. In: New Manual of Bryology. Vol. 2. Hattori Bot. Lab. Publ., Nichinan, Miyazaki, Japan, 1984, p. 1172—1193.

28. *Meyen S. V.* The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis). *Biol. Mem.*, 1982, vol. 7, N 1, p. 1—109.
29. *Meyen S. V.* Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as shown by the fossil record. *Bot. Rev.*, 1984, vol. 50, N 1, p. 1—111.
30. *Millay M. A., Taylor T. N.* Paleozoic seed fern pollen organs. *Bot. Rev.*, 1979, vol. 45, N 3, p. 301—375.
31. *Muller J.* Fossil pollen record of extant angiosperms. *Bot. Rev.*, 1981, vol. 47, N 1, p. 1—142.
32. *Němejc F.* *Paleobotanica. I—IV.* Praha, Nakl. Cesk. Akad. Věd, «Akademia», 1959—1975.
33. *Niklas K. J.* Chemical diversification and evolution of plants as inferred from paleobiochemical studies. In: M. H. Nitecki (ed.). *Biochemical aspects of evolutionary biology.* Chicago, Chicago Univ. Press, 1982, p. 29—91.
34. *Origin and early evolution of angiosperms.* Ed.: Ch. B. Beck. N. Y.—L., Columbia Univ. Press, 1976.
35. *Paläozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit/V. A. Vakhrameev, I. A. Dobruskina, S. V. Meyen, E. D. Zaklinskaya.* Jena, G. Fischer, 1978.
36. *Pirozynski K. A.* Fossil fungi. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 1976, vol. 14, p. 237—246.
37. *Potonié R.* Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae. I—V. Teil. *Beih. Geol. Jahrbuch*, 1956—1970, H. 23 (S. 1—103), H. 31 (S. 1—114), H. 39 (S. 1—189), H. 72 (S. 1—274), H. 87 (S. 1—222).
38. *Potonié R.* Phylogenetische Sporologie. Wandel der Sporengestalt der Höheren Pflanzen im Laufe der Erdgeschichte. *Fortschr. Geol. Rheinl. Westfal.*, 1973, Bd. 22, S. 1—142.
39. *Potonié R., Kremp G.* Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae. VI. Teil. *Beih. Geol. Jahrbuch*, 1970, N 94, S. 1—195.
40. *Retallack G.* Fossil soils: indicators of ancient terrestrial environments. In: K. J. Niklas (ed.). *Paleobotany, paleoecology and evolution.* Vol. 1, N. Y., Praeger Publishers, 1981, p. 55—102.
41. *Roselt G., Schneider W.* Cuticulae dispersae, ihre Merkmale, Nomenklatur und Klassifikation. *Paläontol. Abh.*, 1969, Bd. 3A, H. 1, S. 1—128.
42. *Seward A. C.* Fossil plants. Vol. I—IV. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1898—1919.
43. *Stewart W. N.* Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge et al., Cambridge Univ. Press, 1983.
44. *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.*, 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359.
45. *Tappan H.* The paleobiology of plant protists. Oxford, Freeman and Co., 1980.
46. *Taylor T. N.* Paleobotany. An introduction to fossil plant biology. N. Y. et al., McGraw-Hill Book Co., 1981.
47. *Tiffney B. H., Barghoorn E. S.* The fossil record of the fungi. *Occas. Pap. Farlow Herbar. Cryptogam. Bot.*, 1974, N 7, p. 1—42.
48. *Traité de paléobotanique. T. 2—4.* Ed.: E. Boureau. Paris, Masson et C^{ie}, 1964—1975.
49. *Watt A. D.* Index of generic names of fossil plants, 1974—1978. *Geol. Surv. Bull.*, 1982, N 1517, p. 1—63.
50. *Zimmermann W.* Die Phylogenie der Pflanzen. Stuttgart, G. Fischer, 1959.

ЛИТЕРАТУРНЫЕ ИСТОЧНИКИ, ИСПОЛЬЗОВАННЫЕ ДЛЯ СОСТАВЛЕНИЯ ИЛЛЮСТРАЦИЙ

Ниже дается список авторов, иллюстрации которых послужили источником для рисунков. Номера рисунков и буквенные обозначения фигур указаны в скобках. В случае соавторства соответствующая ссылка на рисунок и фигуру повторяется у каждого соавтора.

А. Р. Ананьев (10, о; 11, а, б, г; 13, ж; 74, г, д), Г. А. Балужева (32, щ—э), В. А. Вахрамеев (33, ж; 47, з; 78; 79), Т. Ф. Возженникова (2, а, г, д), Н. А. Волкова (74, е), Л. М. Герасименко (1, и), А. В. Гоманьков (46, з, и), И. А. Добрускина (46, г, к), М. П. Долуденко (47, и, л; 56, е), П. И. Дорофеев (32, с, ц—щ, ю), М. Д. Залесский (30, ы; 43, ж, з; 57, п; 68, ж, з, т), А. А. Ищенко, Т. А. Ищенко (4, е—з), В. А. Красилов (8, е, ж; 70, ц), А. Н. Кристофович (14, к), И. Н. Крылов (1, а—з, и), В. Г. Лепехина (68, л, м), В. П. Маслов (4, р, с; 5, з, п—ц, щ—э), Н. Р. Мейер (38, № 26), М. Ф. Нейбург (8, з, и, м, о; 16, с—ц; 24, е, ж; 46, с; 57, у), Е. О. Новик (75, б), П. А. Попов (6, б), Г. П. Радченко (24, п; 33, з, и; 68, и, к), В. А. Самылина (47, е; 70, б), Ц. И. Сванидзе (47, и, л; 56, е), Н. С. Смигиревская (14, б; 20, ж, и, к, п; 28, е; 51, и), Ф. А. Станиславский (65, и, с—ф), С. А. Степанов (10, о), А. Л. Тахтаджян (20, т; 38, № 26), О. П. Финсуненко (20, к; 75, б), А. Ф. Хлонова (80), Е. Ф. Чиркова (57, п), Н. А. Шведов (24, и), С. И. Шуменко (2, л), М. L. Abbott (29, ц—ш), K. L. Alvin (29, а; 32, к, н, о; 66, д—и, л), Н. N. Andrews (4, к; 9, с—ф; 10, а, б, п, р; 14, у, ш; 20, е; 22, е, и, п; 25, з; 26; 35, о, р, ц; 37, л, м; 43, е), S. Archangelsky (54, л—н; 66, о), K. Asama (19, е; 48, а—г), S. Ash (16, ч; 32, а—ж; 56, н—р), S. M. Awramik (1, п, р), Н. P. Banks (4, а; 9, х; 10, в; 13, и, и—п, у; 25, а—в, п—т; 34, е, и), M. Banerjee (49, и, к), G. Barale (30, и, к), E. S. Barghoorn (1, л—н, п, р), P. D. W. Barnard (51, ч), M. Bartchel (21, п—т; 22, ж; 27, м, п, у—х; 43, б; 60, б, д), J. F. Basinger (52, у, ф; 70, ч), M. G. Bassett (9, е), R. W. Baxendale (28, г), R. W. Baxter (22, о; 28, г; 29, в), R. Bentall (71, е), P. Bertrand (19, л), C. N. Beck (34, а, в; 35, д—м, п; 39, е; 41, д, и; 51, з, л; 61, а—в), S. Bhatnagar (71, д), T. Vochensky (14, ы; 57, р), M. Voersma (57, б), P. M. Bonamo (13, н—у; 34, г, д, л—н), E. Boureau (21, б, з, ч, ш; 22, а, б), S. D. Brack-Hanes (13, ш; 14, х), D. F. Brauer (11, з—к), A. Brongniart (57, а), C. Brousmiche (27, с; 30, е—и, л), J. Broutin (56, к), W. G. Chaloner (9, и, о, п; 13, б—е; 16, а—в; 39, ж; 71, а, ж, и), Sh. Chandra (49, у), M. Chaphekar (22, с, у; 29, а), M. A. Cichan (27, а), J. A. Clement-Westerhof (64, в—е), R. Coquel (52, б, в; 57, к, м), B. Cornet (26, а—г), P. Corsin (33, в, г), R. A. Couper (71, б, в, п), P. R. Crane (70, з), W. L. Crepet (55, б), A. A. Cridland (42, ф; 58, е), R. Daber (32, л; 42, и; 43, а), T. Delevoryas (28, ч; 29, т; 42, б; 47, с; 55, а, м; 58, б), R. L. Dennis (27, к), D. E. van Dijk (49, г), S. J. Dijkstra (71, т), D. L. Dilcher (69, д; 70, а, в—м; 72, з—ф), W. A. Dimichelle (13, ч; 14, в—д; 30, п, с, ц), J. B. Doran (9, с—ф, и, ч), J. Doubinger (29, и, к, х; 43, в, г; 72, а), J. A. Doyle (69, а—д), K. Dråbek (13, ш), W. S. Dun, (11, д), P. Düringer (16, ш, ш), D. Edwards (9, е, з; 10, г—е), D. S. Edwards (9, л), D. A. Eggert (10, т—ф; 14, а, ж; 19, з, и; 21, н; 29, б, г, е; 52, б), D. L. Ehret (30, ф, х), W. E. El-Saadawy (10, х—э), L. Emberger (30, я), M. Fairon-Demaret (13, м, ф), R. Florin (54, з—к; 58, в, п; 63, а—л, о—т, ы; 65, р, ш, ш), W. H. Forbes (10, н, п), B. Fott (3, к, л, н), J. E. Francis (66, а—в), F. Franzmeyer (9, д), E. M. Friis (70, н, ф), J. Galtier (27, л, р; 28, а—в, д, к—с, х; 41, в, г, к), D. D. Gaunt (19, з, и), P. G. Gensel (9, ж, с—ф; 10, и—н, п, р; 35, о, р—ц; 37, р; 41, а, б), H. D. Gerhardt (72, а), W. H. Gillespie (39, д), H. R. Goepfert (68, о), S. Golubic (1, л), C. W. Good (22, з—к, м), K. D. Gordon-Gray (49, г), W. Gothan (4, г; 5, г; 13, к; 27, е, з, и; 54, е, ж; 58, о), V. Götzelt (22, ж), R. E. Gould (30, ш; 47, с; 55, м), L. Grambast (27, п), C. Grand'Eury (58, ж), L. Grauvogel

(31, ш, ш), L. Grauvogel-Stamm (16, ш, ш; 24, к—о; 29, и, к; х; 31, ш, ш; 65, ж—к, м, о, п, х, ц), C. Graves (20, д), H. Grebe (71, б, в, п), J. D. Grierson (13, р—т), K. L. Gupta (49, ц), D. T. Gwynne-Vaughan (33, п), J. W. Hall (29, ф), T. G. Halle (36, а, б, л; 42, ч; 48, е), B. U. Haq (2, к, м, х—ч), V. L. Harms (58, м, н), T. M. Harris (24, в; 31, а—д, ж, з, л—ф; 32, з, т—х; 47, а—д, ж, п; 54, б—д; 55, е—л; 56, а—д, ж—м; 57, с, т; 66, п—я; 67, а—в, о—у), H. Hass (9, д; 43, л), H. Haubold (43, б), J. Helms (42, и), G. F. W. Herengreen (80), L. J. Hickey (69, д), M. Hirmer (4, д; 14, л, м, р, с; 20, в, м, у; 21, а, в, ж, м, у—ц; 22, р, т, э, ю; 32, п, р; 36, ж), O. A. Hoeg (35, г), J. Holmes (29, м—с), F. M. Hueber (9, х; 10, в), N. F. Hughes (71, л), N. Ioannides (74, ж, э), J. R. Jennings (14, ч; 51, т—ф), W. W. Jung (66, м, н), J. Karczewska (51, а), A. Kasper (10, а, б), J. Kaźmierczak (5, а, б, ж), J. H. F. Kerp (20, г; 46, а, б), P. K. Khare (31, х—ч), R. Kidston (33, н), P. Kidwai (24, а), T. Kimura (54, а), E. Kon'no (24, п—т), R. M. Kosanke (71, э, к), R. Kräusel (24, г, д; 25, л—н), G. O. W. Kremp (71, у), R. W. Kryder (52, б), W. S. Lacey (10, х—э; 39, ж), D. J. de Laubenfels (61, г—э), J. P. Laveine (52, р; 53, а—е, з; 57, г, к, н), R. L. Leary (36, д, е, э), S. Leclercq (9, х; 10, в; 18, б—з; 20, н; 25, а—г, з; 34, м, н), G. A. Leisman (13, ы, э, я; 19, в; 20, д; 22, о; 43, д), K. M. Lele (10, ж; 25, г), Y. Lemoigne (14, и), G. Leuthardt (30, ш), Li Xingxue (48, ж—л), R. Litwin (32, а—ж), S. Loboziak (52, б, в; 57, к, н), B. Lugardon (69, а—в), P. MacDonald (9, и, о, п; 13, б—е), K. Mägdefrau (16, н, р), J. F. Mahaffy (13, ч), H. K. Maheshwari (59, н, п), S. H. Mamay (20, е; 27, н, о, т; 42, у, х; 54, о), B. Mamet (4, х—ш; 5, л), G. Mapes (52, т; 64, а), J. Marguerier (21, е, и—л), L. C. Matten (34, е, и), D. C. McGregor (75, а), B. Mehra (19, г, д; 49, ф), J. E. Mickle (52, ш), A. A. Millay (14, о; 28, т—ф; 30, а—д, к; 42, ж, л—н; 51, б—г, е; 52, а, в, г, ж, з, о; 58, р—ч; 67, х, ц), J. Miller (47, а—д, ж), W. Willington (47, а—д, ж), J. Morgan (29, т; 30, о), J. E. Morris (42, ф), A. Mougeot (65, л), J. Muller (71, н), H. Mustafa (34, л), K. K. Namboodiri (61, а—в), A. G. Nathorst (18, а; 65, ш), D. D. Nautiyal (65, а—е), F. Nêmejc (14, э; 20, л; 36, в, г, и, к), K. J. Niklas (4, и—п; 5, д), J. Obrhel (74, а), J. H. Oehler (1, к), D. D. Pant (19, г, д; 24, а; 31, х—ч; 49, л, п, р, т, ф, ц, ч; 65, а—е; 71, д), J. M. Pettitt (11, е, ж; 39, е), H. Pfefferkorn (33, а, б; 36, д, е), T. L. Phillips (4, и—п; 13, ч; 14, п, и, ш; 26; 27, ж; 28, ж, з, л, м, х; 29, у; 30, п, с, ф—ц; 35, о, р—ц), W. Pickardt (6, в), D. Pons (66, к), H. Potonié (16, о; 52, ж), R. Potonié (14, ф; 71, р, с, у), N. W. Radforth (29, л), C. S. Ramanujam (52, ч, ш), R. Remy (9, а—д; 10, с; 13, х; 16, ж—н; 20, о; 22, г, д; 43, д), W. Remy (9, а—д; 10, с; 13, х; 16, ж—н; 22, г, д; 43, д; 46, т—х; 72, а), B. Renault (19, к; 60, а, в), G. J. Retallack (47, м, н, р; 49, в, д—ж; 46, ж; 69, д; 70, в—е), J. V. Richardson (74, ж, э), J. F. Rigby (24, з; 37, е; 49, а), E. C. W. Rogerson (9, е, э), A. Roux (4, х—ш; 5, л), G. W. Rothwell (39, д; 42, г, д, з, о; 51, х; 52, т—ф, ц—ш; 64, а), E. Sagan (16, к, м), B. Sahni (50, а, в, г), S. E. Schекler (25, е, ж; 34, б, ж, з; 39, д), A. Schenk (47, к; 65, ш), W. Schimper (30, ч; 65, л), H. Schlüter (65, ч), H. Schmidt (65, ч), J. M. Schopf (49, б, з, м—о, ш; 71, е), J. W. Schopf (1, о, с, т), S. Schultka (9, д), H. J. Schweitzer (25, и, к; 33, р; 47, т—ф; 63, у—х), A. C. Scott (28, б, в, д), D. H. Scott (20, г, о; 22, ц; 25, д; 27, д; 51, з, м, н, р), S. Sekido (54, а), A. C. Seward (42, а; 52, х), G. L. Shadle (51, с), A. Skarby (70, н—п), J. E. Skog (25, п—т; 31, е; 37, р; 41, а, б), D. L. Smith (35, а, в), E. L. Smoot (27, ж), H. Solms-Laubach (16, п; 35, б), R. A. Spicer (66, з, л), E. Spinner (13, ц), K. R. Sporne (10, з; 20, ф; 32, н), C. A. Stace (72, ж), E. Stach (6, в), W. E. Stein (25, о), G. Stenzel (29, ж), W. N. Stewart (50, б; 52, у, ф, ч, ш), B. M. Stidd (13, ы, я; 51, с; 52, п; 55, в, г), R. A. Stockey (51, ч), D. Storch (19, а, б, ж; 20, с), M. Streeb (16, ю, я), S. Stubblefield (13, и), K. R. Surange (49, у), T. N. Taylor (4, б; 6, а; 13, а, ш; 14, е, о; 27, а, ж; 28, т—ф; 29, б, е; 30, м, н; 49, б, в; 51, б—е, х, ц; 52, а, в, г, ж, з, н, о, с; 55, д; 58, р—ч; 67, ф—ц), H. Tappan (2, е—и, н—ф, ш, ш; 3, г, д, ж, и, м; 5, в, ч, ш; 6, г—з), B. A. Thomas (14, н, т; 15), B. H. Tiffney (70, х), J. A. Townrow (24, б; 46, л—н; 47, о; 67, г—н), A. Traverse

(32, а—ж), R. H. Tschudy (71, о), S. A. Tyler (1, м, н), G. Urban (22, ж), M. Van Campo (69, а—в), Vishnu-Mittre (50, а, в, г), R. H. Wagner (13, ц; 33, д, е; 57, о), J. Walton (8, г, д; 10, ж; 22, ф, к; 46, о), J. Watson (66, г, з, л), R. Wendel (57, л, м), H. Weyland (4, г; 5, г; 13, к; 25, л—н; 27, е, з, и; 54, е, ж; 58, о), G. L. Williams (2, б, в), W. C. Williamson (51, к, м), L. R. Wilson (71, е), J. L. Wray (4, т—ф; 5, и), Yao Zhaoqi (48, ж—л), R. Zeiller (60, а, в), W. Zimmermann (9, к, н).

Ранее публиковались в работах автора: 7, к, л, н; 9, м; 15; 16, г, д, е; 22, л; 23; 33, к—о; 37; 38; 39, а—г; 40; 42, к, п—т; 43; 44; 45, б, д—ж; 46, д—и, п—р; 58, а, г, д, л, ш, ы, э; 59, б—д, м—о, т, у; 60; 63, ц—ш; 68, г, д, н; 71, г; 72, б—е, х—ы; 74, б—д; 76.

Публикуются впервые: 7; 8, а—в, з; 9, о, р; 11, в; 12; 13, з, ю; 14, з; 16, ы, э; 17; 20, а; 21, в; 25, ж; 27, н, о; 35, н; 42, е; 45, в, г, з—к; 46, ц—ю; 52, л, м; 57, д, е; 58, з—к, ш, ю; 59, а, е—л, п—с; 61, л—ц; 62; 63, м, н, э—я; 64, б; 68, а—в, е, п—с; 69, е; 72, з—ф; 73.

УКАЗАТЕЛЬ РОДОВЫХ И НАДРОДОВЫХ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Abacanidium* 199, 324
Abies 136, 360
Abietites 230, 233
Acacia 366, 373, 374
Acaciaephyllum 254, **259, 260**
Acaena 373
 Acanthomorphytae 52
Acanthotriletes 277
Acaulanium 115
Acer 358—360
 Aceraceae 364
Achlamydocarpon 76, **290**
Acicularia 45
Aciphylla 373
Acithea 115
Acmopyle 233
 Acritarcha 51
Acrostichides 119, **120**
Acrostichites 119
Acrostichum 125
Actiniscus 24
Actinopodium 133
Actinoxylon 132, 133
Aculeophyton 33
Adansonia 371, 375
Adenanthemum 269
 Adiantaceae 100, 125
Adiantites 316, 324
Adiantopteris 125
Adiantum 125
Aesculus 358
Aetophyllum 99, 212, **215, 222, 224,**
 241, 249, 336
Afropollis 263, 345
Agathis 372, 373
Agathopsis 228
Ahrensia 286
Alangium 359
Alapaia 231
Albertia 228
Albugo 49
Aldanophyton 306, 307
Alethopteris 183, 184, 197, **198, 298,**
 317, 318
Alismaphyllum 260
 Alismatidae 249, 259, 263
Alisporites 154, 163, 229
Allamanda 369
Allicospermum 164, 246
Allocladus 228
Alloiopteris 109, 112
Almargemia 189, 345
Alnus 349, 358—360, 369
- Alsophilites* 122
Alstaettia 124
 Amaryllidaceae 263
Ambiguaspora 307
Ambitisporites 306, 307
Amentotaxus 236, 239
Amomocarpum 366
Amphorispermum 165, 246
Amyelon 202, 205
Amygdalis 363
 Anacardiaceae 366, 368
 Anachoropteridaceae 114
Anachoropteris 110, 111, 114
Anacolosidites 374
Ancyrospora 287
 Andraeidae 57
Andromeda 363
Androstrobus 187—189
Aneimites 324
Anemia 129, 283
 Aneurophytales 131
Aneurophyton 131, 310, 312
Angaridium 197, 199, 325, **326**
Angarocarpus 151, 152
Angarodendron 77, 82, 325
Angarophloios 77, 324, 325
Angaropteridium 197, 199, 298, **324—**
 326, 330
 Angiospermae 53, 247
Angophyllites 208
Anisophyllum 351
Anisopteris 316
Ankyropteris 107, 110, 114
Annalepis 80, 81
Annona 369, 374
 Annonaceae 365
Annularia 91, 94, 98, 321, 326, 331
Annulina 317, 326—328
Anomopteris 119, 120
Anomozamites 193—195, 338, 341
Antevsia 155
 Anthocerotopsida 54
Antiquocarya 267
Apachea 125
Apiculatisporites 332
 Apocynaceae 362, 369
Apocynophyllum 363
Appolinias 366
Aquilapollenites 269, 349, 352, 353
Arachnoxylon 104
 Araliaceae 362, 366, 369, 372, 373
Araliaephyllum 253, 254, 260
Araliopsoides 254

Atratisporites 80, 280, 288, 334, 335
Araucaria 228, 351, 367, 368, 372—375
 Araucariaceae 225, 227, 241
Araucariacites 228, 345
Araucariodendron 228, 241, 345
Araucarioxylon 171, 172, 202, 203, 205, 228, 243, 245
Araucarites 227, 228
Arberia 139, 170, 171
 Arberiales 55, 140, 146, 147, 169, 175, 202, 255, 268, 331, 378
Arberiella 170, 268
Arbutus 363, 364
Archaeanthus 265, 266
 Archaeocalamitaceae 85
Archaeocalamites 90, 91, 97, 98, 316, 317, 330
Archaeocycas 187, 188, 255, 321
Archaeolarix 230
Archaeolithophyllum 39
 Archaeomonadaceae 25
Archaeoperisaccus 286, 313
Archaeopteridales 55, 130, 133, 276, 289
Archaeopteris 129, 132—137, 290, 312—314
Archaeosigillaria 311—313, 330
Archaeosperma 136, 141, 176, 290, 313
Archaeosphaera 42
Arctobaiera 166
Arctostaphylos 364
 Arecaceae 365
 Arecidae 249
Argania 364
Arkhangelskiella 21
Arpulus 23
Artemisia 366
Arthropitys 91, 93, 94
Arthroxyton 91
Artisia 200, 202, 203, **208**
Artisophyton 128
Ascarina 262
 Asclepiadaceae 369
 Ascomycetes 49
Ascophyllum 32
 Aspidiaceae 100, 125
Aspidiostachys 87
Aspidites 125
 Aspleniaceae 100, 125
Asplenium 125
 Asteraceae 363, 364, 371, **373**
 Asteridae 249, 254
 Astero calamitaceae 94, 97
Asterocalamites 91, 97
Asterochlaena 110
Asterophyllites 85, 91, 94, 98, 317
Asteropollis 262, 345, 346
Asterotheca 115, 117, 318, 331, **337**, 339
Asteroxylon 65, 70, 72
Astronium 364, 368

Atherospermataceae 263
Athrotaxis 230, 373
Athrotaxites 344, 345
Atlantopollis 264
Aulacotheca 182—184, 273
Australoglossa 170, 171
Australopollis 354
Austroclepsis 107, 110
 Austrotaxaceae 237
Austrotaxus 237, 238
Autunia 154, 157, 158, 169
Avicennia 370, 375
Azinia 123, 126
 Aziniaceae 126
Azolla 123, 126, 291
 Azollaceae 126
Azollopsis 126
Azonotriletes 277

Bacillariales, Bacillariophyceae, Bacillariophyta 18
 Bacteriae, Bacteriophyta 9
Baicalia 11, 16
Baiera 155, 161, 164, 338, 339, **341, 343**
Baierella 164
 Balanophoraceae 369
Baltisphaeridium 48, 52
Balvinella 51
Banksia 372, 375
Bardocarpus 205—207, 326, 328
Barinophyton 67, 68, 289, 309
 Barinophytosida, Barinophytales 55, 66, 67, 70
Barragwanathia 70, 72, 309
Barrandeina 311
Bartholinodendron 239, 241
 Basidiomycetes 49
Bauchinia 369
Beania 187—189, 233, 341
Beauprea 372, 375
Beggiatoa 10
 Begoniaceae 369
Belemnopteris 172
Bennetticarpus 191, 192
Bennettistemon 192
 Bennettitaceae 190
 Bennettitales 55, 140, 146, **173**, 175, 189, 242, 296
Bennettites 190
 Berberidaceae 369
Beresella 39, 44
Bergiopteris 199, 330
Bernettia 155, 163
Betula 358—360
 Betulaceae 359
 Betulofolia 252
Biarmopteris 154, 157, **328**
Bicoemlectopteris 168
Bignonia 374
 Bignoniaceae 369
Biota 233

- Biscalitheca* 107, 108, 111, 272
Bitelaria 33—35, 311
Bjuvia 187, 189
Blasiites 57
Bodeodendron 73, 79
Boiophyton 307
Bombacacidites 373, 374
Boristhenia 223, 224, 241
Bornia 97
Boroviczia 181
Bostonia 185
Bothrodendron 69, 322
Bothrodendrostrobos 69, 73
Botrychiopsis 136, 330, 331
Botryococcaceae 42
Botryococcus 42
Botryopteridaceae 112, 114
Botryopteridales 55, 105, 107, 112, 129
Botryopteris 108, 109, 112, 113, 119, 129, 281, 317
Bowenia 375
Boweria 108, 114
Bowmanitaceae 85
Bowmanitales 55, 84, 85, 289
Bowmanites 71, 85, 86, 88, 89, 280, 317
Bowmanitidae 84, 85
Brabeium 371
Brachyphyllum 227, 228, 234, 241, 337, 338, 341, 342, 344—346
Brasilodendron 330
Brassicaceae 364
Bromeliaceae 263, 364, 369
Brownlowia 367
Bryidae 57, 58
Bryophyta 54
Bryopsida 54, 56, 57
Bucklandia 191
Bueltneria 369, 374
Bumelia 362
Bureja 195
Buriadia 213—215, 221, 222, 241, 331
Buriadiaceae 214, 221, 241
Burseraceae 366, 368
Butefia 344
Buteoxylaceae 180
Buteoxylon 179, 180
Butomus 263
Buttinia 353
Buxaceae 263, 368
Bysmatospermum 246
- Caenodendraceae* 82
Caenodendron 318, 325
Caesalpiniaceae 368
Cairoa 130, 131
Calamitaceae 85, 91
Calamitales 91
Calamites 90, 91, 93, 94, 97, 98, 301, 317
Calamitina 90, 93
- Calamocarpon* 92, 93, 290
Calamodendron 91, 93
Calamophyton 71, 84, 102, 103, 310, 312
Calamopityales 55, 144—148, 151, 152, 173, 176
Calamopitys 148, 149, 316
Calamospora 96, 283, 332
Calamostachyales 55, 84, 91, 289
Calamostachys 91—93, 283, 290, 317, 326
Calathopteris 179, 180
Calathospermum 139, 143, 176, 177, 180
Calcifolium 39
Calcisphaera 42
Callandrium 150, 151
Calligonum 363
Callipterianthus 154, 155, 159
Callipteridium 196—198, 318, 322
Callipteris 153—155, 157—159, 319, 321, 322, 327, 328
Callistophytales 55, 140, 145—147, 151, 152, 157, 160, 168, 169, 188, 197, 199, 256
Callistophyton 150, 151, 165
Callitris 344
Callixylon 129, 133—135, 312, 313
Calospermarion 143, 144, 150, 151
Calobryales 57
Calycites 265, 266
Camelia 363
Cammelinidae 249
Camptopteris 125, 337
Cannaceae 369
Cannanoropollis 275
Cappasporites 76
Caprifoliaceae 369
Cardiolepidaceae 140, 155, 156, 160, 162, 163, 166, 167, 248, 256, 284, 329
Cardiolepis 139, 155, 160, 292
Cardioneura 198
Cardiopterides 242
Cardiopteridium 196, 199, 316, 325, 330
Cardiopteris 196, 199
Carmichaelia 373
Carnocoonites 173, 174
Carpenteria 221, 241
Carpolithus 264
Carya 360
Caryanthus 267
Caryophyllidae 249, 280
Caspiocarpus 265
Cassia 363, 368, 369
Castanea 270, 360
Castanopsis 270, 362, 363
Casuarina 367, 368, 373, 375
Cathaya 229
Cathaysiodendron 322
Cathaysiopteris 322
Caudatocarpus 75, 76, 290

- Caulerpales 43
Caulerpites 32
Caulopteris 117, 126, 127, 324
Caytonanthus 161, 166
Caytonia 139, 161, 166
 Caytoniales 55, 145, 146, 166, 167, 248
Cedrela 368
Cedrus 230
 Celastraceae 368
Celastrorhynchium 344
Celastrum 362
Celtis 359, 360
 Centricae, Centrophyceae 31
Cephalopteris 313
 Cephalotaxaceae 229, 238, 239, **241**
Cephalotaxopsis 230, 239, 240
Cephalotaxus 201, 213, 239
Cercidiphyllum 360
Cerlops 370
Chacassopteris 111, 324
 Chaetophorales 38, 42
Chaleuria 130, 290, 310
Chaloneria 70, 73, 79, 317
 Chaloneriaceae 73, 79, 80
Chamaecyparis 233, 363
Chansitheca 122
 Charales, Charophyceae 47
Charnelia 330
 Charophyta 45
 Cheirolepidiaceae 225, 233, 241
Cheirolepidium 225
Cheiropleuria 125, 281
Cheiorrhiza 56, 57
 Cheirostrobales 85
Cheirostrobis 85, 87, 316
 Chenopodiaceae 364, 366
Chinlea 80
Chiropteris 339
Chitospermum 246
 Chloranthaceae 262, 369, 371
 Chlorophycophyta, Chlorophyta **40, 41**
Chomotriletes 277
Chorionopteris 117
Chovanella 39, 46, 47
 Chromophyta 18
 Chrysomonadophyceae, Chrysophyceae, Chrysophycophyta, Chrysophyta 18, 25, 28
 Chrysostomataceae 25
Chytridiomycetes 49
Ciboticaulis 122
Cicatricosisporites 120, 122, 345, 346
Cingularia 92, 93
Cinnamomum 269, 363
Circoporoxylon 233
Circulisporites 48
Cissites 265, 344
Cistella 171
Cladaitina 207, 279, 281, 283
Cladophlebis 119, 120, 126—128, 322, 334, 337—339, 341, 342, 344, 346
Cladostrobis 140, 206, 207, 211, 281, 326
 Cladoxylales 55, 71, 101
Cladoxylon 102, 103, 313
Classopollis 225—227, 261, 288, 337, 341, 344—347, 353, 354, 377
Classostrobis 225, 226
Clathropteris 123, 125, 281, 337, 338, 341, 342, 344
Clavatipollenites 254, 262, 263, 345, 346
Clavator 39, 47
 Clavatorales 47
Clepsydropsis 105—107
Clethra 362
Clypeator 39
 Coccolithophoridophycidae **25**
 Coccolithophyceae 25
 Cochlospermaceae 369
Cocos 366
 Codiaceae 43
Codium 43
 Codonotheca 273
Coenobiodiscus 29
Colchidia 229
Colpodexylon 311, 312
Colubrina 362
 Combretaceae 365, 366, 369
Combretanthites 269
Comia 244, 322, 327, 328
Comipteridium 244
Complexiopollis 264
Compsopterides 242
Compsorteris 155, 159, 321, 322
Compsostrobus 229
Concholepis 215
 Coniferales 211
 Coniferopsida 146
Coniopteris 120, 122, 341, 342, 344—346
 Conjugatophyceae 41
Conophyton 16
Conostoma 176
Convallarites 98
Cooksonia 55, 59—61, 65, 307—309
 Cooksoniaceae 61
Coprosma 369, 373
Corallina 37
 Corallinaceae 36, 37
 Corallineae 35
Cordaicarpus 203
Cordaicladus 208
Cordaioxylon 209
 Cordaitales 129, 202
 Cordaitanthaceae 140, 200, 202—205, 207, 208, 216, 219
 Cordaitanthales 55, 144, 146, 163, 199, 202, 206—208, 211, 215, 216, 240, 244, 246
Cordaitanthus 200, 201, 203—205, 208, 215, 276, 317
Cordaites 200, 201—203, 205, 208, 211, 244, 317, 318, 321, 322, 325,

- 326, 330, 331
Cordaitina 205, 207
Cornucarpus 150
Coronasclerotes 48
Corylus 359, 360
Corynepteris 107—109, 112, 113, 115, 317
Corystospermaceae 153, 162
Craniopsis 21
Cranwellia 374
Crassinervia 201, 208, 326
Crassispora 78
Credneria 351
Crematopteris 336
Crenaticaulis 64, 65, 71, 309
Crirstatisporites 278
Crossotheca 117, 177
Cryptarcha 51
Cryptomeria 230, 231, 235
Cryptonemiales 37
Ctenis 187, 189, 337, 338, 341
Culgoweria 166
Cunninghamia 230
Cunninghamiostrobus 232
Cunonia 371
Cunoniaceae 365, 369, 376
Cupania 368, 374
Cupaniedites 374
Cupressaceae 212, 232
Cupressinocladus 225, 226, 232, 233, 241, 242, 346
Cupressinoxylon 231—233
Cupressus 213, 230, 233
Cyanophyta 12
Cyathea 122, 372
Cyathaceae 100, 121, 122
Cyathodendron 122
Cyathrachis 122
Cycadaceae 188
Cycadales 55, 140, 146, 173, 175, 186, 189, 242
Cycadeoidea 190, 1(1), 193, 344
Cycadeoideaceae 190
Cycadocarpidiaceae 223
Cycadocarpidium 223—225, 337, 338
Cycadolepis 195
Cycadopites 155, 159, 287, 288, 336
Cycadopsida 127, 143, 146, 153, 173, 175, 186, 196, 197, 256, 257, 265
Cycas 139, 186, 188, 268
Cyclobaculisporites 82
Cyclobalanopsis 362
Cyclococcolithus 21
Cyclocrinus 44
Cyclogranisporites 177
Cyclopteris 198
Cyclostigma 77, 81, 82, 313, 314, 330
Cyclostrobus 80, 335
Cyparissidium 233—236, 241, 242
Cystoseira 32
Cystosporites 75, 269
Czekanowskia 155, 161, 165, 166, 292,
- 336, 338, 341
Czekanowskiales 55, 164
Dacrycarpus 235, 346
Dacrydium 213, 276, 281, 372, 375
Dadoxylon 172, 205, 219, 245, 312, 313
Dalbergia 368, 369
Dammarites 227
Damudopteris 119, 120
Danaea 117
Danaeites 117, 327
Danaeopsis 117, 337, 338
Darneya 213, 223, 240
Dasycladaceae 43, 44
Dasycladales 43, 44
Davalliaceae 100
Debeya 351, 352, 362
Delphinets 29
Deltolepis 188
Deltosperma 148
Denkaria 170, 171
Dennstaedtia 125
Dennstaedtiopsis 125
Densoisporites 80, 288, 335, 336
Densosporites 282
Dewalquea 260, 351, 352
Diatomeae 18
Diatomozonotriletes 286
Dicalamophyllum 94
Dicheiropollis 345
Dichophyllum 153, 157
Dicksonia 122
Dicksoniaceae 100
Dicksonites 150, 152
Dicotyledones 249
Dicotylophyllum 259, 262
Dicranophyllales 55, 146, 199, 208, 209, 215, 216, 221, 244
Dicranophyllopsida 209
Dicranophyllum 201, 209—211, 215, 244, 298, 325, 330
Dicroidium 154, 159, 162, 339
Dictyochoa 27, 28
Dictyophyllidites 346
Dictyophyllum 123, 281, 338, 340, 341, 346
Dictyopteridium 169—173
Dictyotriletes 277, 285
Dictyozamites 172, 194, 195, 340, 342, 346
Diichnia 149, 156
Dilleniaceae 365, 369, 371
Dilleniidae 249, 280, 346
Dilobeia 371
Dimorphosiphon 43
Dinophyceae, Dinophysiales 20
Dinophyton 338
Dioon 186
Diospirophyllum 351
Diplolabis 106, 113
Diplotmema 149, 180

Diplosacciti 279
Dipteridaceae 121, 125, 281, 338
Dipteris 125, 281
Dipterocarpaceae 367
Dirhopalostachyaceae 188
Dirhopalostachys 188, 256
Discinities 136, 137
Discopteris 115, 129, 317
Diselma 233
Disorus 122
Distephanus 27, 28
Dizeugotheca 331
Dodoniaea 362, 364
Dolerotherca 182—184, 273
Doliostomia 155
Doneggia 114, 129
Doratophyllum 189
Dracaena 366
Drepanocarpus 369
Drepanophycales 68, 70
Drepanophycus 70, 72, 298, 309, 311, 312
Drimys 368
Dryandra 363
Drydenia 32, 34
Dryophyllum 359, 362, 363
Dunedoonia 172
Dvinostrobis 219, 220

Ebenaceae 365
Eboracia 122
Ebriophyceae 24
Ebriopsis 21
Echinostachyaceae 96, 289
Echinostachys 95, 96, 99, 336
Eddya 133, 136
Elaeocarpaceae 366, 369
Elaterites 92
Elaterocolpites 345
Elaterosporites 345, 349
Elatides 227, 230—232, 341, 344
Elatocladus 227, 231, 234, 236, 241, 242, 338
Eleutherophyllum 67, 81, 84
Embothriophyllum 374
Embothrium 368
Emphanisporites 307
Emplectopteridium 168, 322
Emplectopteris 139, 151, 152, 168, 169, 322
Endosporites 73, 79, 275
Enfieldia 33
Enigmophyton 67
Entsovia 209, 210, 328, 329
Eoangiopteris 117
Eoasrion 10, 11
Eobacterium 10
Eochara 47
Eoginkgoites 142, 163, 194, 195, 338
Eokachya 269
Eomarchantites 57

Eomimosoidea 269
Eomycetopsis 11
Eorachis 125
Eosperma 148
Eospermatopteris 131, 312
Eosphaera 36, 38, 41
Eovolvox 38, 41
Ephedra 146, 363, 366
Ephedrales 55, 146
Ephedripites 288, 345, 349, 353
Epilobium 373
Epiphytaceae 37
Epiphyton 14
Equisetaceae 96—98
Equisetales 55, 84, 94, 96, 97
Equisetidae 84, 89, 97
Equisetinosachys 94, 330
Equisetites 95, 96, 336—338
Equisetopsida 66, 71, 84, 94—96, 98
Equisetosporites 278
Equisetostachys 96, 336
Equisetum 84, 94, 96, 98, 341, 344
Eremopteris 150, 152, 153
Eretmonia 170—172
Eretmophyllum 155, 161, 343
Ericaceae 365
Eristophyton 205
Ernestiodendron 219, 223, 318, 319
Eskdalia 77, 316, 317, 324
Estinnophyton 67, 71, 73, 84
Etapteris 105—107, 111—113
Eucalyptus 368, 373
Eucommiidites 140, 254, 261, 288
Eugenia 364
Euphorbia 369
Euphorbiaceae 263, 365, 366, 368
Europhyllites 208
Eurystoma 176
Euryzonotriletes 277
Eusigillaria 79
Eusphenopteris 153, 197
Euthursophyton 66
Eviostachya 71, 85, 86, 104, 313

Fabaceae 365, 366, 368
Fagaceae 270, 359
Fagales 250
Fagofolia 252
Fagopsis 270
Fagus 270, 360
Falsebria 21
Farndalea 231, 241
Fascipteris 322
Favularia 79
Fedekurtzia 55, 136, 330, 378
Felixipollenites 201, 203, 204, 276
Feraxochea 176—178, 273
Ficofolia 252
Ficophyllum 254, 259
Ficus 351, 362, 365
Filicales 100, 121

- Filicopsida 99
Fitzroya 368
 Flacourtiaceae 366, 369
Flemingites 69, 75, 76, 78, 83, 311
 Florideophyceae 37
Florinia 239
Florinites 201, 202, 204, 207
 Foerstiales 33
Fortopteris 197
Frankenia 363
Fraxinus 360
Frenelopsis 226, 227, 241, 344
Fryopsis 199, 316
 Fucales 32
Fucoides 32
Fucus 32
 Fungi 47
Furcula 159, 197, 199, 251, 259
- Galeacornea* 345
Gangamopteris 171, 173, 327, 330—332
 Garwoodiaceae 43
 Garwoodioideae 43
Gaussia 139, 205, 206, 215, 326
Geinitzia 227, 231, 241, 242
Genomosperma 143, 176
Geonothus 364
Geperapteris 115, 127, 129
 Gesneriaceae 369
Gigantonoclea 168, 322
Gigantonomia 168, 169
 Gigantonomiaceae 169
 Gigantonomiales 55, 145—147, 152, 167, 169
 Gigantopteridales 55, 167, 169
Gigantopteris 158, 159, 167—169, 321, 322
Gigantotheca 168, 169
 Gigartiniales 40
Ginkgo 143, 147, 155, 163—165, 272, 341, 343, 358, 360, 368
 Ginkgoaceae 163, 164
 Ginkgoales 140, 145—147, 154, 156, 163, 164, 167, 242
Ginkgocycadophytus 281
Ginkgoites 164, 327, 337—339, 346, 352
 Ginkgoopsida 127, 143, 146, 147, 149, 153, 155, 157, 165, 184, 186, 196, 197, 199, 211, 212, 256—258, 265, 296
Ginkgophyllum 163, 242, 330
Girvanella 15, 17
Gleichenia 341, 345
 Gleicheniaceae 100, 121, 122
Gleicheniuidites 269, 345
Gleichenites 122, 346
Gleichenoides 122
Glenobotrydion 11
Glenopteris 321, 333
Globochaete 42
- Gloeocapsomorpha 38
Glomus 49
Glossophyllum 139, 155, 160, 329, 337, 338
 Glossopteridales 55
Glossopteris 167, 169—174, 323, 327, 330—332
Glossotheca 170, 172
Glottophyllum 327
Glyptostroboxylon 231
Glyptostrobus 358, 360
Gnetaceapollenites 288, 336, 353
 Gnetales 55, 146, 175
Gnetopsis 176
Gnetum 251
Goeppertella 125
Gomphostrobus 218, 219
Gonatosorus 122
 Gondwanides 242
Gondwanidium 330
 Gondwanostachyaceae 96—98, 378
Gondwanostachys 95—97, 331
Gondwanotheca 151, 152
Gonyaulacysta 23
Gosslingia 64, 71, 309
Gothania 200, 203, 204
Grambastia 115
 Grammitidaceae 100, 121, 125
Grandispora 312
Granulatisporites 111, 177, 314, 332
Grevillea 372
Grewiopsis 351, 358, 359
Gunflintia 11
 Guttiferae 366
Guttulapollenites 275
 Gymnocodiaceae 37
 Gymnodiniales 20
Gymnosolen 11
 Gymnospermae 53, 137
- Haiburnia* 231, 241
Halletheca 182, 183
 Halosphaeriaceae 41
 Hamamelidae 249, 250, 267, 346
 Hamamelidales 267, 345
 Haplomitricales 57
Harrisiothecium 154, 162
Hartzia 166, 338
Hausmannia 123, 125, 281, 346
Hebe 373
 Hediosmum 262
Heidiphyllum 339
Heilungia 344
Heliconia 369
 Heliconiaceae 369
 Hemisphaeriales 49
Hepaticites 56, 57
 Hepaticopsida 54
Heterangium 179, 180
Hibbertia 371
Hicklingia 65, 310

Hippocrateaceae 368
Hirmeriella 225, 227
Hirsutum 171
Holcospermum 316
Honselera 311
Horneophyton 58, 59, 61, 63, 65
Horneophytosida 65
Horridisporites 332
Hsuea 59, 65
Hungerfordia 32
Huroniospora 11, 36
Hydrangeaceae 364
Hydrasperma 141, 143, 176, 255, 316
Hygienia 71, 84, 103, 310, 312
Hymenophyllaceae 100, 114
Hymenophyllites 114
Hymenophyllopsidaceae 100
Hymenozonotrilletes 277
Hypnodendraceae 58
Hystricosporites 287

Ibyka 67, 102, 104, 311
Ibykales 55, 85, 100, 104
Icacinaceae 264, 368
Idanothekion 150, 152, 276
Iegosigopteris 118
Ilex 349, 364
Inferpollenites 275
Inga 368, 369
Iniopteris 244
Intia 56, 58, 327
Inzeria 11
Irania 161, 166, 256
Iraniales 166
Iridopteridales 55, 104
Iridopteris 67, 102, 104, 311
Irrimales 277
Isoetaceae 70, 73, 80
Isoetales 69, 70, 71, 82, 289
Isoetes 69, 80, 282
Isoetites 80
Ixostrobus 165

Jacaranda 369
Jacutophyton 11, 16
Jambadostrobos 170
Johnstonia 154, 339
Jugasporites 223, 275, 280, 321
Juglandaceae 359
Juglandales 264, 352, 364
Juglans 358, 369
Juliphyton 309
Jungermanniales, Jungermanniineae 56
Juniperoxylon 233
Juniperus 233

Kakabekia 11
Kallostachys 92
Kalymma 148, 149

Kandelia 370
Karinopteris 153, 180, 197
Karkenia 164, 167, 346
Karkeniaceae 163, 164
Karpinskya 39
Kenderlykia 125
Kendostrobus 172
Kenella 264, 266
Keteleeria 229, 230
Keteleerioxylon 229
Kidstonia 119
Kirjamkenia 155, 156, 159, 160, 162, 165
Klausipollenites 336
Klukia 120, 122, 340, 341
Knightia 374
Knorria 78
Koretrophyllites 98
Kraeuselisporites 269, 336
Krithodeophyton 67, 68
Krylovia 205, 206, 326
Kungurodendron 215, 219, 220, 328
Kussiella 11
Kuznetskia 200, 201, 205, 326
Kylikipteris 122

Lacoea 136, 137
Laevigatosporites 269, 283
Lagenicula 75, 269
Lagenospermum 139
Lagenostoma 139, 143, 176, 180, 245, 317
Lagenostomales 55, 140, 144—148, 175, 178, 245, 290
Langoxylon 310
Larix 229, 281, 360
Lasiostrobus 236, 240
Lauraceae 365, 369
Laurofolia 252
Laurus 261, 362, 363, 366
Lebachia 215, 217—220, 223, 318, 319
Lebachiaceae 207, 211, 216, 217, 229, 236, 240, 241
Leclercqia 71, 73, 309, 311
Lecrosia 221
Legumifolia 252
Leiofusa 48
Leiosphaeridia 52
Leiosphaeridiaceae 41
Leiotrilletes 277, 278, 283
Lepeophyllum 205, 207, 208, 326
Lepidocarpaceae 70, 73—75, 318
Lepidocarpon 73, 75, 76, 82, 290, 316, 324
Lepidocaropsis 75
Lepidodendraceae 73
Lepidodendrales 71, 75
Lepidodendron 74—77, 82
Lepidodendropsidaceae 82
Lepidodendropsis 69, 77, 82, 311, 312, 316, 317, 324, 330

- Lepidophloios* 76—78, 316—318
Lepidopteris 139, 155, 158, 159, 162, 320, 321, 333—339
Lepidosigillaria 312
Lepidostrobophyllum 75
Lepidostrobopsis 75
Lepidostrobos 69, 74—76, 316, 324
Lepidozamia 375
Leptocycas 186, 188
Leptophloeum 312
 Leptophloeaceae 82
Leptospermum 373
 Leptostrobales 55, 145, 146, 154, 163, 164, 166, 248
Leptostrobos 155, 164—166, 292
Lesleya 136, 209, 244
Leuthardtia 139, 155
Libocedrus 233, 368, 373
Licmophora 29
Lidgeffonia 170, 171
 Liliaceae 263
Liliacidites 254, 262, 263, 345
 Liliidae 249, 259, 263
 Liliopsida 249
Lilpopia 87, 89
 Lilpopiaceae 89
Lindleycladus 225, 241
Linguifolium 339
Linopteris 172, 185, 198, 317
Liquidambar 359, 360
Liriophyllum 254, 260, 265
Lithocarpus 270, 362
Lithophyllum 37
Lithothamnium 37
Litostrobos 87, 88
Litsea 362
Livistona 362
Lobatannularia 91, 322, 329
Lobopteris 126—128
Lomatia 368
Lonchopteridium 198
Lonchopteris 197, 318
Lonicera 360
Lophiodendron 77, 324
Lophoderma 70
Lophodiacrodiium 52
Lophotriletes 277
 Loxogrammaceae 272
Lueckisporites 275, 276, 321, 334
Lunalisporites 276
 Lycopodiales 68, 70, 71
 Lycopodiopsida 55, 65, 66, 68, 70
Lycopodites 69, 71, 311, 312
Lycopodium 71, 311
 Lycopsidea 68
Lycospora 74—76
 Lyginopteridales 175
Lyginopteris 178—181, 201
Lyginorachis 316
Lygodium 124, 361
Lyonophyton 59—61, 65, 66
Lynamula 21
Lyrasperma 143, 148, 149, 151, 152
Lyssoxylon 186
 Lythraceae 270

Macclintockia 358
Madygenopteris 334
Maedleriella 39
Magnolia 358, 360, 363
 Magnoliaceae 376
Magnoliaephyllum 254, 265, 351
 Magnoliidae 249, 254, 259, 346
 Magnoliophyta 53, 55, 247
 Magnoliopsida 249
Mahonia 364
 Malpighiaceae 368
Mametella 35
Manchurostachys 95, 99
 Manihotites 351
Manningia 267
 Marattiaceae 115
 Marattiales 55, 115, 127, 338
Marattiopsis 54, 338, 341
 Marchantiales 57
Marcouia 338
Margaritopteris 198
Margophyton 64, 65, 310
Mariopteris 153, 196, 197, 317, 318
Marsilia 123, 125, 290, 291
 Marsilliales 55, 100, 125, 289
Marskea 236—239
Masculostrobos 225
Mataia 234—236, 342
Matonia 124, 346
 Matoniaceae 121, 124, 338
Matonidium 345
Matoniopteris 124
Mauerites 153, 154, 157, 162, 164, 244, 328, 333
Mazocarpon 75, 78
Mazostachys 92, 93
Medullosa 174, 183—185, 318
 Medullosales 175
Megalopteris 136
Megaphyton 114, 127, 128
Megatheca 180
Mehtaia 235
 Meliaceae 366, 368
Mellolinites 48
 Melobesiae 35
Menispermites 253, 254, 260, 344, 351
Mertensides 122
Mesidiophyton 86, 88
Mesocalamites 90, 94, 98, 317, 319, 325
Mesocena 21, 27
Mesodescolea 189
Mesopitys 205
Mesosingeria 189, 346
Mesoxylon 202, 203, 209
Metacaenoxylon 205
Metaclepsydropsis 113

- Metallogenium* 10, 11
Metasequoia 135, 217, 230, 231, 358—360
Metrosideros 373
 Metzgeriineae 56, 57
Metzgeriites 57
Mexiglossa 167
Miadesmia 83
Michelilloa 186
Michrhystridium 52
Microbiota 233
Microcachrys 372, 374, 375
Microcachrydites 349
Microspermopteris 179, 180
Microstrobos 374
Microthyrium 48
Milforsia 373
Millaya 117
 Mimosaceae 368
Mitrospermum 143, 203, 204, 245
Mizzia 39, 44
 Mniaceae 58
Moellerina 39
Mohriopsis 346
 Monimiaceae 365, 368, 376
Monocolpites 370
Monocotyledones 249
Monoletes 182, 272, 273, 277, 281
 Monosaccites 279
Monoscalitheca 111
Monpolsacciti 279
Mooreisporites 286
 Moraceae 365
Mostotchkia 209, 210, 329
Murospora 286
Musatea 108, 110, 113
 Musci 57
Muscites 54, 58
 Mycetalia 47
Myeloxylon 183—185
Myosolis 373
Myrcia 369
Myrica 360, 363
 Myricaceae 368, 369
 Myristicaceae 368
 Myrsinaceae 365, 369
 Myrtaceae 363, 366, 369, 372, 373, 375, 376
 Myrtales 270
 Myxomyceta 48
- Nageiopsis* 345
Najadita 57
Nansenia 229
Nathorstia 124, 344, 345
Nathorstiana 80
Nectandra 369, 374
Nellostrobos 229
Nelumbites 264
Nelumbo 260, 264
 Nematomorphytae 52
- Nematophytales 33
Nematophyton 33
Nematoplexus 33
Nematothallus 33, 35, 307
Nemejcopteris 106, 108, 111
Neocalamites 95, 96, 321, 337—339, 341
Neolitsea 362
Neosolenopora 39
Neozamites 195
Nephropsis 163, 204, 207, 208, 326, 328, 330
 Netromorphitae 52
Neuraletopteris 198
Neurodontopteris 198
Neuropteridium 336
Neuropteris 184, 185, 198, 316—319, 321, 325—327
Nikitinisporites 313
Nilssonia 187—189, 322, 333, 337, 338, 341, 342, 344, 345, 352
 Nilssoniaceae 189
Nilssoniocladus 186, 187, 189
Nilssoniopteris 187, 193—195, 341, 345
Nipaniophyllum 173, 174
Nipanioruha 235
Nipaniostrobus 235
Nipanioxylon 173, 174
Noeggerathia 136, 137
 Noeggerathiales 55, 130, 136, 209
Noeggerathiopsis 173, 202, 331
Noeggerathiostrabus 136, 137
Nordenskiöldia 267
 Normapolles 254, 264, 267, 269, 348, 349, 352, 353, 362
Nothia 55, 59, 63—65
Nothofagidites 349
Nothofagus 349, 353, 367, 371—376
Nothorhacopteris 330
Notocalamites 95, 97
Nubecularia 19
Nucellangium 49, 143, 203, 245
Nucicarpus 155, 160, 167
Nuscoisporites 220, 321
 Nyctaginaceae 368
 Nymphaeaceae 366
 Nymphaeales 260
Nymphaefolia 252
Nypa 349, 362, 363, 366, 367, 370, 375
Nyssidium 267
Nytraria 363
- Odontopteris* 196, 197, 318, 321
 Olacaceae 366
Oligocarpia 100, 111, 114, 317, 327
Oligosphaeridium 21
 Oncolithi 17
Onoana 264
Onoclea 125
Onychiopsis 125, 345, 346
Oocampa 130

Ophioglossaceae 272
 Ophioglossales 100, 115, 131
Oreopanax 369
Orestovia 33—35, 311
Orestovites 34
Oricilla 63, 65
Orthotheca 117
Ortiseia 219, 220, 223, 320
Ortonella 38, 43
Osmunda 119, 358, 360
Osmundacaulis 117, 119
 Osmundaceae 272
 Osmundales 112, 118, 338
Osmundites 119
Ostrebiium 43
Otozamites 195, 338—342, **344**, **346**
Ottokaria 139, 171, 173
Ovalipollis 275
Ovopteris 128
Oxroadia 71

Pachydermophyllum 339
Pachypteris 155, 162, 211, 233, 333,
 339, 341, 344
Pachytesta 143, 181, 245, 317
Pachytheca 33, 34, 309
Pagiophyllum 227, 228, 231, 234, 241,
 242, 341, 342, 344—346
Paikhoia 327
Palaeancistrus 49
Palaeococolithus 27
Palaeocycas 187
Palaeolingbya 11
Palaeopitys 130, 131
Palaeoporella 43
Palaeopteridium 136, 137
Palaeosclerotium 50
Palaeosmunda 117—119
Palaeostachya 92, 93, 283
Palaeotaxus 238
Palaeovittaria 173
Palaeoxylon 312
Paleobrugiera 370
Paleorosa 269
Palibinia 363
Pallavicinites 56, 57
 Palmae 368
Palmidites 371
Palmocarpon 370
Palmophyllum 370
Palmopollenites 370
Palmorachis 370
Palmoxylon 370
Palyssia 223, 227
 Palyssiaceae 227
Paracalamites 91, 95, 98, 321, 325,
 326, 328, 330, 331
Paracalathiops 177, 178, 273, 276
Parachaetetes 39
Paracycas 189
Paradoxopteris 124

Paragondwanidium 151, 152, 199, 325,
 326
Paralycopodites 76
Paranocladus 331
Paraprotophyllum 351
Pararaucaria 217, 229, 231
Parasequoia 232
Parasporotheca 182, 183, 273, **276**, **281**
Parataxodium 230, 232, 352
Parataxopitys 237
Parathesis 362
Parathranium 21
Parazolla 126
Parillinites 275
Paripteris 183, 185, 198, 317
Parka 38, 40, 42, 309
Parrotia 360
Partha 171
Parvisaccites 275
Patomia 11
Paullinia 368
Paurodendron 83
Pechorostrobus 206, 207
Pecopteris 111, 112, 114, 115, 126—
 128, 153, 317, 318, 321, 322, 326, 327
Pelletixia 120, 122, 345
Pelliothallites 56
 Peltaspermeaceae 153, 155—157, 160,
 162, 167, 169, 173, 244, 329
 Peltaspermaleae 55, 140, 145—147,
 153—155, 159, 164—167, 172, 175,
 199, 209, 244, 298, 321, 333
Peltaspermum 139, 155, 157, 159, 165,
 166, 328, 334, 337, 339
Peltastrobus 87, 89
Pemphixipollenites 272
Pendulostachys 92, 93, 283
 Pennatae, Pennatophyceae 31
Pennsylvanioxylon 203
 Pentoxylales 55, 146, 147, 173
Pentoxylon 173, 174
Perezlaria 161, 167
 Peridinales 20
Perinopollenites 231
Permotheca 155, 160, 268, 284
Persea 362
Persoonia 374
Pertica 60, 63, 64, 309, 310
Petcheropteris 118
 Phaeophyta 32, 33, 50, 66
Phanerosorus 123, 124
Phasmatocycas 188, 321
Phillipopteris 100
 Phillophoraceae 40
Phlebopteris 123, 124, 337, 338, 340,
 341, 344—346
Phoebe 369, 374
Phoenicopsis 155, 166, 338, 341, 352
Phylladoderma 142, 155, 159, 160, 163,
 211, 284, 292, 327, 329
Phyllocladus 214, 234, 372
Phylloglossum 71

- Phyllopitys* 94, 96, 211, 326, 327
Phyllothea 85, 94—96, 98, 326, 328, 331
 Phyllotheaceae 85
Phytocrene 264
Piazopteris 124, 346
Picea 213, 229, 230, 360
Piceoxylon 229
Pietzschia 103, 104
Pilophorosperma 154, 162, 339
Pilularia 125
 Pinaceae 228—230, 241, 276, 281, 341, 360
 Pinales 55, 140, 146, 199, 211, 240
 Pinophyta 53, 137, 160, 171, 199, 211, 242, 243
 Pinopsida 143, 146, 155, 184, 199, 211, 212, 238, 256, 257
Pinoxylon 229
Pinus 143, 228—230, 268, 360, 363, 364, 367
Pisonia 368
Pithecolobium 363, 369
Pitus 179
Pityanthus 236, 237
Pityocladus 227, 229, 230, 241
Pityophyllum 228, 230, 341, 344
Pityostrobus 229, 230
Plagiozamites 321, 322
Plantaginopsis 254, 260
 Platanaceae 359, 364
 Platanofolia 252
Platanus 351, 358, 360, 362
Platyphyllum 312, 313
Platysaccus 275
Platyspiroxylon 237
 Platydomaceae 100, 121, 289
Pleuromeia 80, 81, 280, 291, 334—336
 Pleuromeiaceae 70, 80, 211, 333, 335
 Pleuromeiales 71
Plicatipollenites 275
Plumeria 369
Plumsteadirostrobis 171
 Podocarpaceae 201, 212, 214, 230, 233, 276, 346, 349, 374
Podocarpoxylon 230, 231, 233
Podocarpus 233, 235, 279, 367, 368, 370, 372, 373, 375
Podosporites 275
 Podozamitaceae 223
Podozamites 213, 223, 224, 241, 337—339, 341, 342, 344
 Polarisaccites 275
 Polygonaceae 368
 Polygonomorphytae 52
Polymorphopteris 128
 Polypodiaceae 100, 121, 125, 272, 281
 Polypodiales 105, 112, 113, 121, 128
 Polypodiophyta 99
 Polypodiopsida 66, 85, 99, 101, 115, 117, 126, 127
Polypodites 125, 345, 373
Polypodium 125
Polysporia 73, 79
Polyssaievia 69, 211, 327
Populophyllum 260
Populus 358, 360
Poroplanites 262
 Porostromata 15
 Poroxylaceae 151
Poroxylon 151
Porphyridium 36
Pothocites 92, 97
Potonia 183, 184, 198, 273, 280, 281
Potonieisporites 207, 319
Praehepaticites 309
 Prasinophyceae 41
Premnoxylon 202
Prisca 254, 265, 266
 Prochlorophyta 13
 Progymnospermopsida 66, 129, 130
 Propteridophyta 53, 58, 66
 Proteaceae 367—369, 372—374
 Proteaceae 371
 Proteaeifolia 252
Proteaephyllum 254, 259, 260
Proteokalon 130—132
Protium 369
Protoacerophyllum 362
Protobarinophyton 67, 68, 309
Protocalamosiachys 92, 97
Protocephalopteris 127, 129, 310
 Protococcopyceae 42
Protocupressinoxylon 225, 226
Protocyathea 122
Protohaploxypinus 154, 155, 159, 170—172, 275, 320, 321, 328, 329, 336
Prothygia 84, 103
 Protolepidodendrales 68—71, 80, 84
Protolepidodendron 71, 73, 309, 311
Protolepidodendropsis 312, 313
Protophyllocladus 214, 233
Protophyllum 358
Protopicea 278
 Protopytales 55, 130, 133, 275, 289
Protopytis 130, 133, 134
 Protopteridiales 55, 130, 131, 275
Protopteridium 131, 310
Protosalvinia 33—35, 285, 311, 312
 Protosalviniales 33
Protosequoia 232
 Protosphagnales 54
Protosphagnum 56, 58
Protostigmara 75, 80, 82, 316
 Prototaxitaceae 33
Prototaxites 33—35, 309, 312
Prototaxoxylon 237
Proxapertites 353
 Prynadaeaceae 85
Prynadaeopteris 127—129, 327
Psalixochlaena 110, 114
 Psalixochlaenaceae 114
 Psaroniaceae 115
Psaronius 49, 115, 117, 122, 127, 317,

- 318, 331
Pseudoaraucaria 229
Pseudobornia 85, 86, 313
 Pseudoborniales 85
Pseudoctenis 189, 320, 338, 339, 341
Pseudocycas 195
Pseudofrenelopsis 226
Pseudolaricioxylon 229
Pseudolarix 229, 230
Pseudolepidodendropsis 312, 313
Pseudoprotophyllum 351
Pseudosporochnus 102, 103, 310, 311, 312
Pseudotorellia 161, 343
 Pseudotorelliaceae 163
Pseudotsuga 281
Pseudovolvizia 215, 219, 223, 320, 321
Psilamonocolpites 349
 Psilophytales 62
Psilophyton 59—64, 129, 309, 310
Psygmophyllum 242—244, 327—329
 Pteridaceae 125
 Pteridophyta 53, 66
Pteris 125
Pterispermotrobus 154
Pterocarya 360
Pteroma 155, 163
Pteronilssonina 170, 172, 331
Pterophyllum 194, 195, 322, 333, 336, 338, 341, 344—346
 Pteropsida 99
Pterostome 375
Pteruchus 154, 162, 163, 339
Ptilophyllum 181, 193—195, 340—342, 344
Ptilozamites 154, 162
Puertollania 79
Punctatisporites 281, 283
Pursongia 329
 Pyrrophyta 20
- Quadrocladus* 214, 219, 221, 320, 329, 334
Quaestora 183, 185
Quasiumbella 39
Quercophyllum 254, 259
Quercus 250, 269, 270, 358, 360, 362—364, 369
Quereuxia 351
- Radstockia* 117
Raistrickia 110, 269, 283
 Ranunculales 265
 Ranunculidae 249
Ranunculus 373
 Rapateaceae 365
Raphaelia 119, 341, 344
Rebuchia 309
 Receptaculitales 45
Regnellidium 125
Reinmannia 131, 132
- Reinschia* 42
Reinschospora 278
Rellimia 130, 132, 310, 311
Renalia 59, 63—65, 309
 Restionaceae 365, 371
Reticulopteris 198
Retimonocolpites 254, 262, 267
Retinosporites 211, 233
Retispora 81, 83, 286, 314, 315
Retusotriletes 285
Rhabdocarpus 203
Rhabdoporella 39, 44
Rhabdosporites 286, 310, 312
Rhabdotaenia 171, 172, 331
Rhabdoxylon 105
 Rhacophytaceae 109
Rhacophyton 105, 107, 109, 129, 313
Rhacopteris 322, 330
Rhamnites 351
Rhamnus 364
Rhaphidopteris 154, 162, 244, 329, 333, 341
Rhaphoneis 29
Rhetinotheca 183, 273
Rhexoxylon 156, 159, 162, 339
Rhipidopsis 160, 242—244, 322, 327, 329
 Rhizogoniaceae 58
Rhizopalmoxyton 370
Rhizophora 366, 370, 375
 Rhizophoraceae 365, 366, 368, 370
Rhodeopteridium 179, 180, 316, 325, 330
 Rhodophyta, Rhodophycophyta 36, 37, 39, 40
Rhombodinium 21
Rhoophyllum 374
Rhopalostachys 374
Rhus 360, 363, 364
Rhymokalon 101—104
Rhynchogonium 181
Rhynia 59—62, 64, 65, 297
 Rhyniaceae, Rhyniales, Rhyniopsida 55, 61, 62
Rhytidolepis 79
Rhytidophyton 34, 35
Rigbya 170, 171
 Rimales 277
Rissikia 234—236, 339
Rodeites 125
Rogersia 254, 259
Rosa 360
 Rosaceae 364, 369
 Rosales 267
 Rosidae 249, 253, 254, 264, 345
Rosifolia 252
Rowleya 111
 Rubiaceae 364, 369, 373
Ruehleostachys 244
Ruffordia 122, 345
Rujfloria 205—209, 297, 298, 325—327, 330

Ruffloriaceae 140, 202, 205, 211, 215,
247, 378
Rufflorinia 189, 346
Russellites 321
Rutaceae 365, 368

Sabal 362
Saccites 279
Sagenopteris 161, 167, 336, 339, 341
Sahnia 173, 174
Sahnianthus 269, 270
Sahnipusham 269
Salairia 326
Salicaceae 359, 364
Salix 360
Salpingostoma 180
Salvinia 123, 126, 291
Salviniaceae 126
Salvinales 55, 100, 126, 289
Samaropsis 148, 203—205, 207, 219,
243, 246
Sandrewia 169
Sanmiguelia 259
Santalum 375
Sapindaceae 366, 368
Sapindopsis 253, 254, 260
Sapindus 362, 368
Sapotaceae 369
Sashinia 212, 215, 219—221, 229, 329
Sawdonia 63—65, 70, 297, 309, 310,
312
Saxegothaea 234, 281
Saxegothopsis 374
Saxifragales 267
Scandianthus 267
Scarburgia 235, 236
Schimperia 92
Schinus 368
Schizaeaceae 121
Schizolepis 227, 229, 230, 341
Schizoneura 85, 95, 96, 98, 99, 322,
331, 336
Schizoneuraceae 85
Schizostachys 111
Schopfiastrum 179, 180
Schuetzia 155, 159, 160
Sciadophytaceae 59
Sciatophyton 59—61
Sciadopitophyllum 232
Sciadopitys 232
Sciadopitytes 232
Sclerocelyphus 100
Scoleopteris 115—117, 280, 317, 318
Scutasporites 219, 329
Scutum 171
Scytophyllum 159, 199, 334, 336, 337,
338
Selaginella 83, 275, 290, 318
Selaginellales 69, 70, 83, 289
Selaginellites 83, 338
Sendersonia 94, 96

Senftenbergia 107, 110, 114, 283, 317
Senothea 170, 172, 173
Septomedullopitys 205, 209
Sequoia 213, 230, 231, 351, 352, 360,
363
Sequoiadendron 230, 231
Sequoiapollenites 231
Sermaya 100, 114, 119
Sermayaceae 112, 114
Sertostrobos 213, 223, 240
Setosisporites 82, 269
Sewardiodendron 231, 241
Siderella 133
Sideroxylon 366, 369
Sigillaria 75, 77, 78, 317, 318
Sigillariaceae 70, 78
Sigillariostrobos 75
Signacularia 80, 329, 333
Silicoflagellatophycidae 27
Simaroubaceae 366
Simplothea 177, 273, 276
Sinophyllum 344
Siphonales 43
Siphonophyceae 40, 42
Sitholeya 235
Skilliostrabus 80, 81, 335
Slivkovia 209, 210
Solenites 161, 165, 166
Solenopora 35, 39
Solenoporaceae 37, 39
Solenoxylon 209
Sonneratia 367, 370, 375
Sonneratiaceae 270, 366, 368
Sorbus 360
Sparsistomites 201, 208
Spencerisporites 73
Spencerites 73, 79, 275, 280
Spermolithus 141, 149, 313
Spermopteris 151, 152, 188
Sphaerocarpaceae 57
Sphaerocarpus 42
Sphaeromorphytae 51
Sphaerosaccites 279
Sphagnidae 57
Sphagnum 57
Sphagnumsporites 57
Sphenobaiera 153, 155, 156, 161, 164,
320, 337, 338, 341, 343
Sphenobaieraceae 163
Sphenolepis 232
Sphenophyllaceae, Sphenophyllales 85
Sphenophyllostachys 88
Sphenophyllum 85—89, 313, 314, 317,
321, 322, 324, 326, 327, 331, 334
Sphenopteridium 149, 173, 313, 316,
330
Sphenopteris 112, 115, 127, 128, 159,
160, 179—181, 196, 197, 313, 317, 319,
321, 322, 326, 333
Sphenostrobos 86—88
Sphenoxylon 130, 131
Sphenozamites 195, 340

- Spirea* 360
 Spongiophytaceae 33
Spongiophyton 33—35, 311
 Spongiostromata 14
Sporangiostrombus 73, 79
Sporogonites 54, 309
Sporophyllites 159, 160, 167, 244
 Squamariaceae 36, 37, 39
Stacheia 35
Stachyopitys 155, 163, 339
Stachyotaxus 227
Stachypteris 120, 122, 341, 344
Stamnostoma 143, 176, 179
Staphidiophora 166
 Stauropteridaceae 109, 289
Stauropteris 106, 109
Stauroxylon 131, 179
Steganotheca 59—61
Stellatopollis 254, 262, 263, 280, 345
Stenogrammites 39
Stenomischus 232
Stenomyelon 148—149
 Stenozonotriletes 277
Stephanospermum 181
Stephanostoma 143, 246
Stephenophyllum 165, 166
Sterculia 369
 Sterculiaceae 365, 369, 371
Stewartiopteris 117
Stewartiotheca 183
Stigmara 74, 76, 78, 83, 301, 316, 324
Stigmariopsis 78
Stiphorus 139, 155, 157, 160, 165, 167, 329
Stipitopteris 117
Stolophyton 309
Striatopodocarpites 275
Striatopollis 263
 Stromatolithi 15
Strotersporites 275
Sturia 114
Sturiella 192, 336
Stylites 80
 Styracaceae 369
Sublepidodendron 316, 317
Subsiggalaria 79
Suchoviella 205—207, 215
Sulcinephropsis 207
Sullisaccites 201, 203, 204, 276
Sullitheca 182, 183
Supaia 154, 157, 321, 333
Surirella 29
Sutcliffia 184, 185, 198
Svalbardia 133, 134, 136, 310
Swedenborgia 215, 223—225
Swillingtonia 298, 318
 Sycidiphyceae 47
Sycidium 39, 46, 47
Sylvella 200, 205, 326, 328
Sylvopteris 328
 Symplocaceae 369
Symplocos 349
- Synaplomorphitae 52
 Syniopterides 242
Syniopteris 244
Synlycostrombus 83
Synsphaeridium 48
Syringodendron 79
- Taeniaesporites* 269, 276, 321, 336
Taenocrada 66, 309, 312
Taeniopteris 136, 186, 188, 318, 320, 322, 327, 329, 334, 339
Taiwanioxylon 231
Takhtajanodoxa 82
Talchirella 291
 Tamaricaceae 366
Tantalosperma 179, 180
 Tasmanitaceae 40, 41
Tasmanites 38, 41
Tatarina 155, 158—160, 329, 334
 Taxaceae 201, 230, 237, 241
 Taxales 238
 Taxodiaceae 212, 230, 241
Taxodiaceapollenites 231
Taxodiastrum 231
Taxodioxylon 231
Taxodium 217, 230, 231, 360
Taxopitys 237
Taxospermum 151
Taxus 236, 237, 239
Tchernovia 94, 95, 326, 331
 Tchernoviaceae 94, 97, 98, 378
Tchirkoviella 199
Tedelea 107, 110, 113, 114
 Tedeleaceae 112, 113
Teilhardia 125
Telangium 177—180, 273, 326
Telangium 176, 180
Tempskya 127, 129
Terminalia 363, 369
 Ternstroemiaceae 365
Tetracera 369
Tetraclinis 213, 364
Tetrameridium 117
Tetraporina 262
Tetrasporites 54
Tetrastichia 177—180
Tetraxylopteris 130—132, 179, 310
Thamnopteris 113, 117, 118, 329
Thaumatopteris 123, 281, 340, 341
Thomasiocladius 229, 239, 241
Thuites 232
Thuja 233, 358
Thuringia 159
Thursophyton 312
 Thymeleaceae 263
Thyrsopterorachis 122
Ticoa 187, 189, 346
Tilia 359, 360
 Tiliaceae 366, 369
Timanostrobos 215, 216, 219—221, 329
 Tingiales 55

- Tingia* 136, 137, 321, 322
Tingiostachys 137
Tinsleya 151, 152, 157, 321
Todeopsis 119
Todites 119, 120, 338, 339
Tomaxellia 225, 227
Tomharrisia 239, 241
Tomia 327
Tomiodendron 77, 81, 82, 311, **324**
Tomioctrobus 80, 81, 334, 335
 Torelliaceae 163
Toretzia 228
Torreya 237, 239
Tortkophyton 312
Trachycarpus 362
Trachytriletes 277
Triadispora 275, 288
Trianthera 269
Triceratium 29
Trichilia 368
 Trichopityaceae, Trichopityales 155—
 157, 209
Trichopitys 139, 156, 157, 164
Tricococotes 366
Tricoempleopteris 168
Tricolpites 254, 263
Tricolpopollianthus 267
Tricolpoporopollenites 263
Tricolporoidites 263
Tricranolepis 235, 337
Trifossapollenites 262
Trigonobalanus 270
Trigonocarpales 55, 140, **144—146**,
 175, 197, 198, 245
Trigonocarpus 181, 316
Triletes 269, 277, 291
Triloboxylon 131, 132, 179, 310
 Trimerophytales 55, 61, 62
Trimerophyton 60, 64, 309
Tripartites 269, 286
Triphyllopteris 148, 149, 173, 316, 324
Triporina 262
Triporopollenites 373
Trisacocladius 235
Tristichia 179
Tritaenia 233
Trizygia 86, 88
 Trochiliscophyceae 47
Trochiliscus 39, 47
Trochodendrocarpus 352
Trochodendroides 267, 344, 351, **358**,
 359
Trudopollis 269
Tsuga 229, 230, 276, 281, 360
Tsugaepollenites 233
Tubicaulis 111
Tungussocarpus 205, 207, 243, **246**,
 247, 326
Turkmeniaria 39
Tyllosperma 143, 176
Tylodendron 219
Tyrnia 195
 Udoteaceae 43
Ullmannia 219, 223, 280, 320, 321
 Ulmaceae 364, 368
Ulmus 359, 360
Ulodendron 76, 77, 322
 Ulotrichophyceae 42
Umbella 47
Umkomasia 154, 162, 339
 Umkomasiaceae 153—156, 162, 165,
 173, 339
Ungdarella 35, 37
 Ungdarellaceae 37, 39
Uralostachya 93
Ursodendron 77, 81, 82, 324
Uscunajphyton 309
Ushia 362
Ussuriocladus 228, 345

Valvisisporites 79
Vardekloeftia 191, 192
Vargolopteris 125
 Variegerminates 279
 Velloziaceae 365
 Vendotaenides 33, 306
Vermiporella 44
Vertebraria 171, 172
Veryahium 48, 52
Vesicaspora 152, 154, 155, 159, 160,
 276
 Viatcheslavia 80, 327, 329, 333
Viburnofolia 252
Viburnum 351, 359
Viracarpon 366
 Vitaceae 361
Vitiphylum 254, 260
Vitis 358, 360
 Vitreisporites 160, 167
Vittaephyllum 155, 159, 199
Vittatina 140, 154, 155, 159, 172, 287,
 288, 319—321, 328, 329, 332
Vojnovskya 200, 204, 215, 326
 Vojnovskyaceae 140, 200, 202, 204,
 207, 214, 247, 378
Voltzia 215, 223, 336, 338
 Voltziaceae 99, 207, 212, 221, 241, 249
Voltziopsis 339
 Volvocophyceae 41
Vorcutannularia 56, 58, 327

 Walchia 69, 211, 215, 217
 Walchiaceae 217
Walchiostrobus 215, 219, 223
Walkomiella 221, 331
Waltzispota 286
Weichselia 123, 124, 344—346
Weissistachys 93
Weltrichia 191, 192
 Welwitschiales 55, 146, 175
Weylandites 288
Whittleseya 184

Widdringtonia 233
Wielandiella 192, 338
Wielandiellaceae 192
Williamsonia 191, 192
Williamsoniaceae 190, 192
Williamsoniella 191, 192
Willsiostrobos 224
Windwardia 165, 166
Winteraceae 365, 368, 371—373
Woodwardia 125

Xanthorchoea 373
Xenocladia 103
Xylopteris 154, 162, **339**

Yabeiella 339
Yavorskiya 242—244, **327, 334**
Yetzopteris 124

Yuccites 223, 224, 241, 336

Zalesskiya 113, 118
Zamia 368
Zamiophyllum 195
Zamiopteris 211, 243, 244, 326, 330
Zumites 194, 195, 338—342, 345
Zelkova 360
Zimmermannitheca 140, 177, 178
Zizyphus 363
Zonotriletes 277
Zosterophyllales 55
Zosterophyllopsida 59, 64, 70
Zosterophyllum 61, 63—65, 298, 309
Zygophyllaceae 364
Zygophyllum 363
Zygopteridaceae 107, 109, 111, 113
Zygopteridales 55, 103—105, 112, 113, 129
Zygopteris 49, 106, 107, 111

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава 1. Типы сохранности и методы изучения ископаемых растений	5
Глава 2. Систематика ископаемых растений	9
I. Прокариоты	9
Отдел Bacteriophyta (Bacteriae). Бактерии	9
Отдел Cyanophyta. Цианобактерии	12
Известковые фосцилии водорослевого происхождения	14
II. Эвкариоты	18
Отдел Pyrophyta. Пирофитовые водоросли (динофлагелляты)	20
Отдел Chrysophyta (Chrysophycophyta). Золотистые водоросли	25
Отдел Bacillariophyta (Diatomeae). Диатомовые водоросли (диатомеи)	28
Отдел Phaeophyta. Бурые водоросли	32
Отдел Rhodophyta (Rhodophycophyta). Красные водоросли	36
Отдел Chlorophyta (Chlorophycophyta). Зеленые водоросли	40
Отдел Charophyta. Харовые водоросли (харофиты)	45
Грибы	47
Акритархи и криптархи	50
Высшие растения	53
Отдел Bryophyta. Моховидные	55
Отдел Propteridophyta. Проптеридофиты	58
Класс Rhyniopsida. Риниевые	61
Класс Zosterophyllopsida. Зостерофилловые	64
Класс Horneophytopsida. Горнеофитовые	65
Сателлитные роды отдела Propteridophyta	66
Отдел Pteridophyta. Птеридофиты	66
Класс Barinophytopsida. Баринофитовые	67
Класс Lycopodiopsida (Lycopsida). Плауновидные	68
Класс Equisetopsida (Articulatae). Членистостебельные (хвощовые)	84
Класс Polypodiopsida (Pteropsida, Filicopsida). Папоротники (полиподиосиды)	99
Класс Progymnospermopsida. Прогимноспермовые	129
Отдел Pinophyta (Gymnospermae). Голосеменные	137
Класс Ginkgoopsida. Гинкгоосиды	147
Класс Cycadopsida. Цикадопсиды	175
Сателлитные роды классов Ginkgoopsida и Cycadopsida	197
Класс Pinopsida (Coniferopsida). Пинопсиды (кониферопсиды)	199
Сателлитные роды отдела Pinophyta	242
Отдел Magnoliophyta (Angiospermae). Покрытосеменные (магнолиофиты)	247
Классификация дисперсных листьев	251
Возможные предки покрытосеменных	255
Древнейшие покрытосеменные	258
Глава 3. Палеопалинология	271
Некоторые понятия и термины	271
Таксономия дисперсных мiosпор	277
Соотношение паратаксонов мiosпор с эвтаксонами	279
Морфологическая эволюция мiosпор	285
Дисперсные мегаспоры	289
Глава 4. Эпидермально-кутикулярные исследования	292
Используемые признаки	292

Систематическое значение признаков	296
Эволюция эпидермально-кутикулярных признаков	297
Классификация дисперсных кутикул	299
Глава 5. Палеофлористика	300
История флор	304
Становление наземной растительности	305
Силуро-девонские флоры	308
Флоры карбона и перми	314
Переход от палеофита к мезофиту	332
Триасовые флоры	335
Юрские и раннемеловые флоры	339
Переход от мезофита к кайнофиту и позднемеловые флоры	348
Кайнозойские флоры	354
Особенности палеофлористики кайнозоя, основные фитоцены	356
Голарктическое царство	358
Тропическое царство	365
Нотальное царство	371
Австралийское царство	374
Основные черты флорогенеза	376
Список литературы	380
Литературные источники, использованные для составления иллюстраций	382
Указатель родовых и надродовых латинских названий	385

СПРАВОЧНИК СПЕЦИАЛИСТА

Сергей Викторович Мейсн

ОСНОВЫ ПАЛЕОБОТАНИКИ

Редактор издательства *Т. А. Горохова*
Переплет художника *В. В. Евдокимова*
Художественный редактор *Г. Н. Юрчевская*
Технический редактор *Л. Я. Голова*
Корректор *Л. М. Кауфман*

ИБ № 6739

Сдано в набор 04.07.86. Подписано в печать 15.10.86. Т-18957. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага типографская № 1, имп. Гарнитура Литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 25,5. Усл. кр.-отт. 25,75. Уч.-изд. л. 30,0. Тираж 3500 экз. Заказ 1877/1972—1. Цена 1 р. 90 к.

Ордена «Знак Почета» издательство «Недра»,
125047, Москва, пл. Белорусского вокзала, 3.

Ленинградская типография № 4 ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского объединения «Техническая книга» им. Евгении Соколовой Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.
191126, Ленинград, Социалистическая ул., 14.