



А.Л. Юрина
О.А. Орлова
Ю.И. Ростовцева

ПАЛЕОБОТАНИКА

Высшие растения



Издательство
Московского университета

КРУПНЕЙШИЕ ПАЛЕОБОТАНИКИ



Каспер Мария Штернберг (1761-1831)



Адольф Бронн (1801-1876)



Арриган Николаевич Криштофович (1885-1953)



Всеволод Андреевич Вахрамеев (1912-1986)



Дюквирфид Генри Скотт (1854-1934)



Рудольф Флорин (1894-1965)



Армен Леонович Тахтаджян (1910-2009)



Сергей Викторович Мейен (1935-1987)

**А.Л. Юрица
О.А. Орлова
Ю.И. Ростовцева**

ПАЛЕОБОТАНИКА **Высшие растения**

Допущено УМО по классическому университетскому образованию в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по направлению 020300 «Геология»



**Издательство
Московского университета
2010**

УДК 561; 56:581
ББК 28.592
Ю64

*Публикуется по решению редакционно-издательского совета
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова*

Рецензенты:

зав. лабораторией палеофлористики Геологического института
РАН, доктор геол.-мин. наук *А.Б. Герман*,
доктор биол. наук *А.В. Бобров*

Юрина А.Л., Орлова О.А., Ростовцева Ю.И.

Ю64 Палеоботаника. Высшие растения: Учебное пособие / А.Л. Юрина, О.А. Орлова, Ю.И. Ростовцева. — М.: Издательство Московского университета, 2010. — 224 с., илл.

ISBN 978-5-211-05759-3

В учебном пособии изложены основные сведения о морфологическом и анатомическом строении ископаемых высших растений, их геологическом и географическом распространении. Рассмотрены основные методы палеоботанических исследований. Описано палеофлористическое районирование суши для разных эпох.

Систематическая часть учебного пособия содержит характеристику одного царства (Растения), одного подцарства (Высшие растения), двух надотделов (Споровые и Семенные растения), двух групп отделов (Голосеменные и Покрытосеменные растения), 10 отделов, 19 классов и 100 родов. В описании рода даны этимология, типовой вид, распространение и изображение. Для каждого отдела приводится характеристика современного типового рода. Указываются основные библиографические источники, использованные при характеристике всех систематических единиц. Все разделы сопровождаются разнообразным иллюстративным материалом, в значительной степени новым и оригинальным.

Для студентов и магистрантов геологических, биологических и географических факультетов университетов и других вузов естественного профиля; может быть использовано преподавателями по специальностям: "Палеонтология", "Геологическая съемка" и "Поиски полезных ископаемых".

УДК 561; 56:581
ББК 28.592

© Юрина А.Л., Орлова О.А.,
Ростовцева Ю.И., 2010

ISBN 978-5-211-05759-3

© Издательство Московского университета, 2010

Содержание

Предисловие.....	5
Сохранение растений в ископаемом состоянии и основные методы их изучения.....	8
Краткая история становления палеоботаники	10
Палеоботаника на геологическом факультете Московского университета.....	13

Систематическая часть

Царство Растения. Regnum Phyta.....	15
Подцарство Высшие растения. Subregnum Telomophyta.....	16
Надотдел Спорофиты (Споровые растения). Superdivisio Sporophyta	22
Отдел Риниофиты. Divisio Rhyniophyta	24
Класс Риниопсиды. Classis Rhyniopsida.....	25
Класс Зостерофиллопсиды. Classis Zosterophyllopsida.....	30
Отдел Ликоподиофиты (Плауновидные). Divisio Lycopodiophyta	34
Класс Ликоподиопсиды. Classis Lycopodiopsida	38
Класс Элеутерофиллопсиды. Classis Eleutherophyllopsida	44
Класс Изозтопсиды. Classis Isoëtopsida.....	45
Отдел Эквизетофиты (Хвощевидные). Divisio Equisetophyta	68
Класс Сфенофиллопсиды. Classis Sphenophyllopsida.....	70
Класс Эквизетопсиды. Classis Equisetopsida	75
Отдел Полиподиофиты. Divisio Polypodiophyta	90
Класс Неггератиопсиды. Classis Noeggerathiopsida	94
Класс Мараттиопсиды. Classis Marattiopsida	96
Класс Полиподиопсиды. Classis Polypodiopsida	99
Отдел Археоптеридофиты. Divisio Archaeopteridophyta	107
Класс Археоптеридопсиды. Classis Archaeopteridopsida	108
Надотдел Сперматофиты (Семенные растения). Superdivisio Spermatoophyta	112
Группа отделов Гимноспермы (Голосеменные). Grex Divisionum Gymnospermae	117
Отдел Лигиноптеридофиты. Divisio Lyginopteridophyta	118
Класс Лигиноптеридопсиды. Classis Lyginopteridopsida	122
Отдел Гинкгофиты. Divisio Ginkgophyta	137
Класс Гинкгоопсиды. Classis Ginkgoopsida	139

Отдел Цикадофиты. Divisio Cycadophyta	145
Класс Цикадопсиды. Classis Cycadopsida	147
Класс Беннеттитопсиды. Classis Bennettitopsida	149
Отдел Пинофиты. Divisio Pinophyta	154
Класс Кордаитопсиды. Classis Cordaitopsida	155
Класс Пинопсиды. Classis Pinopsida	158
Группа отделов Ангиоспермы (Покрытосеменные). Grex Divisionum Angiospermae	169
Отдел Магнолиофиты. Divisio Magnoliophyta	170
Класс Магнолиопсиды (Двудольные). Classis Magnoliopsida (Dico- tyledones)	175
Класс Лилиопсиды (Однодольные). Classis Liliopsida (Monocotyle- dones).....	180
Ископаемые флоры и палеофлористическое районирование суши	183
Палеозой. Флора силура и девона.....	184
Позднепалеозойское фитогеографическое районирование	187
Мезозойское фитогеографическое районирование	193
Кайнозойское фитогеографическое районирование	197
Список литературы.....	198
Указатель латинских названий.....	212
Указатель терминов.....	220

Предисловие

Палеоботаника — это наука, изучающая растительный мир геологического прошлого, что отражено в ее названии как сочетание греческих слов “palaios” — древний и “botane” — растение. Предметом исследований палеоботаники являются систематика, морфология, анатомия ископаемых растений и их развитие во времени и пространстве. Отсюда вытекает неразрывная связь с дисциплинами ботанической и геологической наук.

На протяжении нескольких десятилетий в учебном процессе геологического факультета Московского университета по курсу “Палеоботаника” широко использовались учебник “Палеоботаника” (Криштофович, 1957) и учебное пособие “Палеоботанический атлас” (Друщиц, Якубовская, 1961). С момента их выхода в свет прошло почти 50 лет, и они стали библиографической редкостью. Кроме того, ученым-палеоботаникам широко известен справочник специалиста “Основы палеоботаники” (Мейен, 1987), который предназначен для уже подготовленных палеонтологов, геологов и биологов, освоивших основы палеоботаники и изучающих конкретные проблемы этой науки. Возникла необходимость создания нового учебного пособия, отражающего современное состояние науки, для использования студентами и преподавателями геологических факультетов университетов на практических и лекционных занятиях по палеоботанике, а также для специалистов-палеонтологов, геологов и всех, кто интересуется общими вопросами, связанными с историей Земли и ее органического мира.

Приступая к работе, авторы старались учесть и использовать накопившийся за эти годы огромный фактический материал, новые находки ископаемых растений, сделанные во всем мире, а также данные о растениях, полученные с помощью новых методов и особенно электронной микроскопии. В данном учебном пособии авторами принята система высших сосудистых растений А.Л. Тахтаджяна (1986), не включающая покрытосеменные и моховидные, так как с его точки зрения последние не являются сосудистыми. Система магнолиофитов добавлена по А.Л. Тахтаджяну (1987). В отдельные части общей системы мы внесли некоторые изменения и дополнения. Так, в подцарство Высшие растения были введены два новых надотдела: Споровые и Семенные растения. Для надотдела Семенные

растения впервые добавлены два новых дополнительных таксона в ранге группа отделов — *Grex divisionum* (согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры, 1996, ст. 43): Голосеменные и Покрытосеменные. Кроме того, вместо порядка *Archaeopteridales* (по А.Л. Тахтаджяну) мы приняли новый отдел *Archaeopteridophyta*, предложенный Н.С. Снигиревской (2000), отвечающий нашим представлениям об эволюции высших растений. В отдел ликоподиофитов добавлены новый класс *Eleutherophyllopsida* cl. nov. (S. Snigirevsky et O. Orlova, in press) семейства *Diaphorodendraceae*, *Flemingitaceae* и *Sigillariostrobaceae*; в отдел эквизетофитов — порядок *Huttoniales*, семейства *Tchernoviaceae* и *Schizoneuraceae*; в отдел гинкгофитов — семейства *Karkeniaceae* и *Toretziaceae*.

Учебное пособие состоит из нескольких частей. Во вступительной части изложены краткая история становления отечественной палеоботаники, формы сохранности и методы изучения ископаемых растений. Во второй систематической части согласно принятой системе высших растений даны характеристики отделов, классов и родов ископаемых споровых и семенных растений. При характеристике родов авторы ограничились рассмотрением тех форм, которые особенно широко распространены или имеют важное значение для стратиграфии, а также для филогенетических, палеофитогеографических и палеоклиматических реконструкций. В этимологии родовых названий — там, где для их образования использовались корни латинизированных греческих или греческих слов, поставлено сокращение *латинизир. греч.* или *греч.* Количество родов покрытосеменных ограничено, поскольку древнейшие их представители в ископаемом состоянии встречаются редко, а более молодые формы близки и по общей морфологии, и по строению репродуктивной сферы современным цветковым, исчерпывающие сведения о которых можно получить в ботанических руководствах. Подробнее о чередовании полового (гаметофит) и бесполого (спорофит) поколений, на которое в ботанике обращается существенное внимание, мы также рекомендуем обращаться к ботаническим руководствам. Значительная часть пособия иллюстрирована изображениями древних растений, взятых из классических палеоботанических работ, а также оригинальными рисунками и фотографиями, подготовленными специально для настоящего издания. Авторы руководствовались тем, что в палеоботанике, как и в палеонтологии в целом, большое значение имеет наглядность представляемого материала. Последняя часть посвящена истории флор прошлого Земли и палеофлористическому районированию суши.

Пособие подготовлено сотрудниками кафедры палеонтологии геологического факультета Московского государственного уни-

верситета имени М.В. Ломоносова А.Л. Юриной, О.А. Орловой и Ю.И. Ростовцевой.

При подготовке рукописи авторы постоянно консультировались с коллегами кафедры палеонтологии МГУ, Палеонтологического и Геологического институтов РАН: И.А. Михайловой, В.А. Красиловым, С.В. Наугольных, Н.П. Масловой и Н.В. Горденко. Замечания официальных рецензентов А.В. Боброва (МГУ, географический ф-т) и А.Б. Германа (ГИН РАН) помогли усовершенствовать структуру пособия.

Авторы выражают искреннюю признательность и благодарность всем, кто в той или иной мере способствовал улучшению содержания книги и появлению ее в свет.

Сохранение растений в ископаемом состоянии и основные методы их изучения

Все растительные остатки по форме сохранности можно разделить на две основные группы: первая, когда органическое вещество не сохраняется (отпечатки, слепки, ядра) и вторая, когда органическое вещество сохраняется частично и редко почти полностью (фитолеймы и петрификации). Форма сохранности предопределяет метод ее исследования.

При полном разрушении органического вещества в ископаемом состоянии остаются отпечатки листьев, коры, корней и др., а также слепки внутренних полостей. Такие остатки изучаются *органографическим методом*, основанном на всестороннем исследовании морфологических признаков растения, доступных для наблюдения глазами или с помощью лупы и бинокля (=стереомикроскопа), без какой-либо химической обработки. Микроструктуру поверхности отпечатков изучают с помощью прозрачных пленочных оттисков (реплик) или непрозрачных слепков из различных материалов (парафина, силиконовой резины и др.).

Обугленные остатки растений, сохранивших в той или иной степени органическое вещество, и в разной степени сплюснутые, называются *фитолеймами*. Типичными фитолеймами можно считать семена и плоды, споры и пыльцевые зерна растений, сохраняющиеся в горных породах. К фитолеймам также относят скопления кутикул растений. Главный метод в изучении фитолейм — мацерация в окислительных смесях и изготовление трансфер-препаратов. В процессе мацерации происходит удаление органического вещества с помощью азотной кислоты и щелочи. После обработки остаются споры и пыльца или кутикулярные пленки, которые затем изучают под световым и электронным микроскопами. Если мацерируется целый штучный образец породы, из которого в результате его разрушения извлекаются растительные остатки, то этот метод называется объемной мацерацией (от *англ.* bulk maceration).

Кутикулярные пленки, выделенные в результате мацерации, несут на себе элементы клеточного строения эпидермиса растений и изучаются с помощью *эпидермально-кутикулярного анализа*. *Кутикула* — это плотное химически устойчивое вещество неклеточного строения, которое покрывает клетки эпидермиса и сохраняет на своей внутренней стороне отпечатки клеток и скульптуру кожицы. После химической обработки кутикулы под микроскопом изучают форму клеток, строение устьиц и характер их расположения.

Другую группу фитолейм, а именно споры и пыльцу изучают с помощью *палинологического метода*, или спорово-пыльцевого анализа. Споры и пыльца содержатся в большом количестве в породах различного генезиса. В ископаемом состоянии у спор и пыльцы сохраняется лишь внешняя оболочка, или экзина, которая состоит из химически устойчивого соединения спорополленина. Для выделения спор и пыльцы породу сначала дезинтегрируют с помощью щелочей и кислот. Затем при помощи тяжелой жидкости отделяют органическое вещество от минерального. После обработки препараты готовят для исследования под микроскопом. У спор и пыльцы изучают форму зерен, наличие и характер апертуры и скульптуры. В результате составляются палинологические спектры, отражающие видовой и процентный состав растительности данного региона и ее изменения во времени. Палинологический метод распространен очень широко, так как споры и пыльца сохраняются в большом количестве и встречаются как в морских, так и в континентальных отложениях, что особенно важно для стратиграфии и корреляции толщ.

Отдельным *палеокарпологическим методом* изучаются семена и плоды растений. Они часто встречаются в породах вместе с отпечатками листьев и шишек. Для извлечения их из породы пробу размачивают, полученный осадок процеживают, высушивают и под бинокляром изучают содержащиеся в ней растительные остатки.

Иногда растительное вещество полностью или частично подвергается минерализации с сохранением внутренней клеточной структуры, что приводит к образованию окаменелостей, или *петрификаций* (от *англ.* petrification). Такие остатки изучаются *палеоксилнологическим методом*. Петрификации бывают различного минералогического состава — ожелезненные, окремненные, обызвествленные, пиритизированные и т.д. Наиболее часто петрификации встречаются в виде угольных почек (от *англ.* coal-balls), т.е. в виде карбонатных, пиритовых или марказитовых конкреций в угольных пластах. Петрификации изучают с помощью травленных или полированных шлифовок и реплик. Для этого готовят три различных среза стебля: поперечный, радиальный и тангентальный (срез проходит по хорде). В этих срезах изучают элементы строения проводящей системы растения.

Таким образом, основными методами исследований в палеоботанике являются органографический, эпидермально-кутикулярный, палинологический, палеокарпологический и палеоксилнологический.

Краткая история становления палеоботаники

Первые упоминания о находках ископаемых растений относятся к древности, однако в то время отпечатки растений принимали за проявление некой силы или считали всего лишь игрой природы. Лишь начиная с XVIII в. ученые стали интересоваться их происхождением. Первую попытку применить ботаническую (линнеевскую) номенклатуру к ископаемым растениям в 1804 г. сделал Ф. Шлотгейм (F. Schlotheim), который разделил все ископаемые растения на 5 классов и 12 порядков в соответствии с их сохранностью. Важнейший вклад в исследование ископаемых растений внес К.М. Штернберг (K. Sternberg). В начале XIX в. он первым начал классифицировать ископаемые растения согласно принципам ботанической номенклатуры. В 1957 г. на Восьмом Международном ботаническом конгрессе в Париже была объявлена формальная дата выхода первой части трудов Штернберга (Sternberg, 1820) как дата действительно обнародованных названий для всех групп ископаемых растений. Согласно статье 13.1.f. Международного кодекса ботанической номенклатуры (1996), трактующей принцип приоритета, “действительное обнародование названий для ископаемых растений всех групп рассматривается как начинающееся с 31 декабря 1820 года”.

Одним из основоположников палеоботаники также принято считать А. Броньяра (A. Brongniart, 1801–1876), который впервые создал цельную систему растительного прошлого и сделал сравнение древних флор с современными. Кроме того, он одним из первых стал изучать внутреннее строение ископаемых растений.

В середине XIX в. палеоботаника переживала пышный расцвет, что проявилось в создании учеными различных стран большого количества монографий и статей об ископаемых растениях — их морфологии и анатомии. Особо следует отметить Г. Гепперта (G. Goepfert), В. Шимпера (V. Schimper), К. Эттингсгаузена (K. Ettingshausen), О. Геера (O. Heer), Г. Сапорта (G. Saport), А. Натторста (A. Nathorst), Г. Потонье (G. Potonie) и А.Ч. Сьюарда (A. Seward), создавших важные региональные работы с монографическим описанием ископаемых растений, а также первые учебники по палеоботанике.

Особо отметим труды шведского палеоботаника Р. Флорина (R. Florin, 1894–1965), который разработал основные принципы эпидермально-кутикулярных исследований ископаемых растений на примере современных и ископаемых голосеменных: цикадовых и гинкговых мезозоя, а также хвойных и кордаитовых позднего палеозоя. Проблемой происхождения семенных растений в те

годы занимался выдающийся английский палеоботаник Д. Скотт (D. Scott, 1854–1934). Он также провел классические анатомические исследования разнообразных групп ископаемых растений и создал классический учебник по палеоботанике.

В начале—середине XX в. Т.М. Харрис (T.M. Harris, 1903–1983) монографически описал мезозойские флоры основных групп высших растений. В области морфологии и систематики ископаемых растений наибольшую известность ему принесли исследования кейтониевых, пельтаспермовых, гинкговых, чекановские, беннеттитовых, цикадовых и хвойных.

С 1929 по 1953 г. немецкий палеоботаник В. Готан (W. Gothan) занимался описанием флор карбона с детальным изучением морфологии и анатомии растений. Предметом его особого интереса были вопросы биогеографии, а также работы по геологии угля.

В России интерес к ископаемым растениям возник с 20-х гг. XIX в. Многочисленные исследователи того времени, путешествуя по Уралу и Сибири, писали о находках ископаемой древесины. Огромный вклад в развитие отечественной палеоботаники внесли Э.И. Эйхвальд и К.Е. Мерклин. Первый описал и изобразил растения позднего палеозоя и мезозоя. Мерклин известен работами по ископаемым древесинам России. Важную роль в развитии знаний об ископаемых флорах России сыграл И.Ф. Шмальгаузен (1849–1894), который изучал анатомию ископаемых растений и создал капитальный труд “Флоры Южной России”.

Значительный вклад в развитие российской палеоботаники внес М.Д. Залесский (1877–1946). Он первый проводил фундаментальное изучение каменноугольных и пермских флор из различных регионов России, особое внимание уделял анатомическому строению палеозойских растений. Примерно в те же годы работал И.В. Палибин (1872–1949) — исследователь палеоген-неогеновых флор России.

Одним из выдающихся палеоботаников России считается А.Н. Криштофович (1885–1953), который занимался юрскими, меловыми, палеогеновыми и неогеновыми флорами России. Им был создан классический учебник по палеоботанике, выдержавший четыре издания (1933, 1934, 1941, 1957). В области изучения палеозойских флор следует отметить труды М.Ф. Нейбург (1894–1962), которая сосредоточила свое внимание на позднепалеозойских флорах Кузнецкого и Печорского бассейнов, а также Сибири, занималась монографическим изучением плауновидных, хвощевидных, гинкгофитов и кордаитовых (Нейбург, 1948, 1960а, б).

Необходимо отметить работы известного советского палеоботаника В.Д. Принады (1897–1951), изучавшего мезозойские флоры Сибири и Дальнего Востока. Именно В.Д. Принада впервые в СССР применил метод изучения мезозойских кутикул.

Замечательный ученый нашего времени В.А. Вахрамеев (1912–1986) вошел в науку главным образом как первоклассный исследователь в области палеофлористики и стратиграфии континентальных

отложений. Он изучал юрские и меловые отложения Казахстана, Урала, Якутии, Дальнего Востока и Сахалина, разработал детальную флоростратиграфию юры и мела Якутии и занимался фитогеографией мезозоя всего мира. В.А. Вахрамеев написал монографию об эволюции юрских и меловых фитохорий.

Выдающимся российским палеоботаником второй половины XX в. является С.В. Мейен (1935–1987). Он один из основоположников палеоботанической школы Геологического института. С.В. Мейен занимался изучением позднепалеозойских флор Ангариды и палеофитогеографическим районированием. Им опубликовано справочное пособие по палеоботанике (Мейен, 1987).

В настоящее время ведущую роль в развитии отечественной палеоботаники занимает В.А. Красилов (ПИН РАН), работы которого посвящены проблемам изменения флор на рубеже мела и палеогена, происхождению цветковых растений, палеоэкологии и эволюции экосистем. В.А. Красилов широко внедрил микроструктурные методы изучения ископаемых растений, а также первым в стране ввел в практику палеоботанических исследований использование электронного сканирующего микроскопа.

Палеоботаника на геологическом факультете Московского университета

В учебной работе кафедры палеонтологии во все времена большое значение уделялось и уделяется сочетаниям принципов глубокой теоретической подготовки с навыками практических и полевых (экспедиционных) исследований. Как старейшие, так и современные заведующие кафедрой в построении учебного процесса, и особенно в выборе специалистов, читающих основополагающие курсы, руководствовались именно этими принципами.

Преподавание палеонтологии, как и организация кафедры палеонтологии (1939) Московского университета тесно связана с именем академика Юрия Александровича Орлова (1893–1966), который создал базу для основных разделов палеонтологии: беспозвоночные и позвоночные животные. Ю.А. Орлов считал, что без палеоботаники курс палеонтологии будет неполноценным. Для проведения занятий по палеоботанике он пригласил из Санкт-Петербурга выдающегося ученого, профессора, чл.-корр. АН СССР Африкана Николаевича Криштофовича, палеоботанические работы которого отличались обилием фактического материала, тщательным описанием и интереснейшей его обработкой. В течение 1939–1940 гг. А.Н. Криштофович приезжал в Москву со своей палеоботанической коллекцией и проводил со студентами лекционные и практические занятия. На кафедре до сих пор хранятся черновики плана проведения этих занятий. Однако совмещать огромную научную работу (над четвертым изданием учебника “Палеоботаника”, предыдущие издания которого мгновенно расходились) и приезжать в Москву для проведения курса палеоботаники для А.Н. Криштофовича было очень трудно. Поэтому после небольшого перерыва, связанного с Великой Отечественной войной, с 1943 по 1955 г. курс палеоботаники на кафедре читал профессор, чл.-корр. АН СССР Лев Мелхиседекович Кречетович, известный ботаник, морфолог и систематик. Одному из авторов настоящего учебного пособия в студенческие годы довелось слушать его необыкновенные поэтические лекции и рассказы о хвойных, особенно о найденной им двуполой шишке лиственницы и строении ископаемых шишек араукарий. С 1956 по 1977 г. лекции по палеоботанике проводила ученица А.Н. Криштофовича кандидат биологических наук Тамара Антоновна Якубовская, специалист по неогеновым флорам юга России. В лекционном курсе она стала развивать многие положения А.Н. Криштофовича, которые он не успел изложить на кафедре в своем первом, столь непродолжительном курсе палеоботаники. Очень короткое время (1978–1979 гг.) лек-

ции читал выдающийся палеоботаник двадцатого столетия, доктор геолого-минералогических наук Сергей Викторович Мейен, лекции которого слушала огромная аудитория студентов, аспирантов, сотрудников геологического факультета МГУ и других организаций. Особенно большой интерес вызывали лекции по позднепалеозойской флоре Гондваны и обсуждение проблем “фиксизма” и “мобилизма”, связанных с гондванской флорой. На лекциях разгоралась большая дискуссия, почти переходящая в баталии, но С.В. Мейен не жалел на это времени и только радовался необычайному интересу к этой проблеме. С 1979 г. по настоящее время лекции читает выпускница кафедры палеонтологии, ученица профессоров геологического факультета Алексея Алексеевича Богданова и Владимира Васильевича Друщица, доктор геолого-минералогических наук Алефтина Львовна Юрина, многолетний труд которой в соавторстве с другими сотрудниками кафедры предлагается вниманию читателя.

**ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ.
REGNUM PHYTA**

Этимология от латинизир. греч. *phyton* — растение.

Растения и животные, их сходства и различия. Растения представляют собой как одноклеточные (водоросли), так и многоклеточные, в основном неподвижные организмы, произрастающие в водной и наземной среде. Они приобрели специфические приспособления к жизни на суше. Растения обладают рядом признаков, отличающих их от представителей животного мира. Самое главное отличие растений от животных заключается в способе их питания (трофике). Для всех растений характерен *фотосинтез*, т.е. непосредственное использование солнечной энергии, в результате которого создается органическое вещество из углекислого газа и воды и выделяется кислород. Для осуществления процесса фотосинтеза необходима группа пигментов, важнейшими из которых является хлорофилл. Наличие этого пигмента определяет уникальность строения растительной клетки.

Клетка растений состоит из более или менее жесткой клеточной оболочки и протопласта, который содержит ядро, вакуоли (вместилища, емкости) и различные пластиды (например, хлоропласты). Жесткость клеточной оболочки зависит от наличия в ее составе полимера целлюлозы (особым образом соединенных молекул глюкозы), лигнина (высокополимерного нерастворимого в воде вещества), а также жировых веществ — кутина, суберина и воска. Последние предотвращают чрезмерную потерю воды растением. Клетки животных не имеют целлюлозной оболочки и хлорофилла.

Растениям свойственна способность к верхушечному росту, приводящему к нарастанию новых тканей на образовавшиеся ранее.

Сохранение в ископаемом состоянии. Растения встречаются в ископаемом состоянии в виде разрозненных частей (пла-

стинки слоевища, стебли, листья, корни, органы размножения), что создает трудности при реконструкции общего облика растений.

Достоверные находки ископаемых растений известны с верхов венда, хотя, вероятнее всего, они возникли значительно раньше.

Классификация. По уровню организации и среде обитания царство растений разделяется на два подцарства: Низшие растения — *Thallophyta* и Высшие растения — *Telomophyta*. Низшие растения, для которых употребляется сборное название “водоросли”, в основном живут в морской и пресной воде, и только некоторые представители являются наземными формами. Высшие растения наоборот обитают в наземных условиях, и лишь небольшое число из них является вторично водными организмами. Различная среда произрастания низших и высших растений обуславливает существенно разный тип структурной организации.

Подцарство Высшие растения. Subregnum *Telomophyta*

Этимология от латинизир. греч. *telos* — конец и *phyton* — растение.

Общая характеристика. Растения этого подцарства отличаются от растений подцарства Низших следующими признаками.

1. Тело высшего растения расчленено на три вегетативных органа: *стебель* — основная осевая часть, по которой осуществляется транспорт продуктов питания растения; *лист*, вырабатывающий органические соединения в процессе фотосинтеза и выполняющий функцию газо- и водообмена; *корень*, укрепляющий растение в почве и доставляющий воду с растворенными в ней минеральными веществами. Репродуктивную функцию — способность к размножению — у растений выполняют устроенные различным образом органы размножения. Не все высшие растения расчленены на вегетативные органы. Их возникновение в процессе эволюции растений происходило постепенно. Самые примитивные высшие растения имели только стебель и просто устроенные органы размножения, затем появились настоящие листья и в дальнейшем корень.

2. Одной из важнейших особенностей высших растений является тканевое строение тела растения. *Ткань* — это устойчивая группа клеток, выполняющая одинаковые функции и характеризующаяся сходными морфологическими, физиологическими, топографическими признаками, а также общностью происхождения. Выделяют много типов тканей, но здесь остановимся лишь на некоторых, важных для палеоботаники: покровные, проводящие, механические, основные и образовательные. *Покровная ткань* (эпидермис, эпидерма) защищает внутренние ткани от неблагоприятных условий внешней среды и участвует в газообмене и *транспирации* — испарении воды растением (от *лат.* *trans* — через, *spiro* — дышу, выдыхаю). Появление покровной ткани было одним из следствий перехода растений к жизни на суше. Клетки эпидермы плотно сомкнуты, их наружные стенки утолщены и покрыты пленкой неклеточного строения — *кутикулой*, состоящей из жиро- и воскоподобных веществ, не проницаемых для воды. Газообмен и испарение воды осуществляется через *устыща*, представляющие собой отверстия (устычная щель, или апертура) в эпидерме, ограниченные двумя специализированными *замыкающими клетками* (рис. 1).

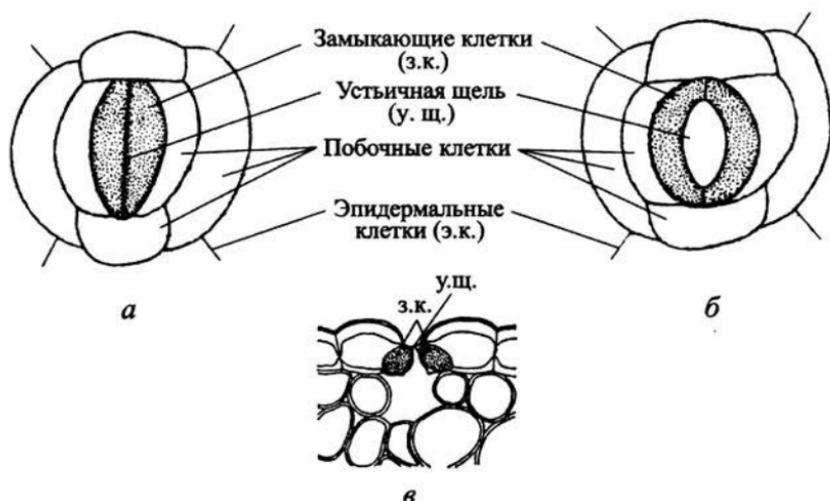


Рис. 1. Строение устьичного аппарата: *а—б* — вид сверху:

бобовидные замыкающие клетки (показаны крапом) и побочные клетки; замыкающие клетки сомкнуты, устьичная щель закрыта, испарение не происходит (*а*); замыкающие клетки изменили свою форму, устьичная щель раскрыта, лишняя вода испаряется (*б*); поперечный разрез листа через устьице (*в*)

Проводящие ткани — ксилема (от латинизир. греч. *xylon* — срубленное дерево), или древесина, и флоэма (от латинизир. греч. *phloios* — кора), или луб, обеспечивают перемещение веществ по растению. По ксилеме в восходящем направлении передвигается вода с растворенными в ней минеральными веществами, по флоэме в нисходящем направлении от листа к корню движутся углеводы. Ксилема сложена прозенхимными, сильно вытянутыми мертвыми клетками со скошенными концами — *трахеидами*, сообщающимися между собой посредством пор. По характеру утолщений оболочек различают

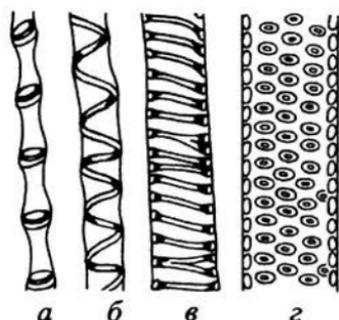


Рис. 2. Основные типы трахеид: а — кольчатые, б — спиральные, в — лестничные, г — сетчатые

клеток различают экзархную, эндархную и мезархную ксилемы. *Экзархная ксилема* — это система клеток, созревание которых происходит в центростремительном направлении, т.е. самые старые элементы находятся дальше всего от центра оси; *эндархная ксилема* — созревание клеток происходит в центробежном направлении, т.е. самые старые элементы расположены ближе всего к центру оси; *мезархная ксилема* — ксилема дифференцируется как в центростремительном, так и в центробежном направлениях. Ксилема и флоэма и некоторые основные ткани (сердцевина, эндодерма, перицикл) составляют центральный проводящий цилиндр, или *стелу* (от латинизир. греч. *stela* — колонка, столб). Учению о стеле в палеоботанике уделяется очень большое внимание. Среди всех высших растений предлагается различать следующие стелярные типы (рис. 3). *Протостела* (от греч. *protos* — первый) — это разновидность стелы, где в центре сплошного столба без сердцевины располагается ксилема, кольцом ее окружает флоэма. Стела с округлой до эллиптической в поперечном

кольчатые, спиральные, лестничные и сетчатые трахеиды (рис. 2). Воду пропускают неутолщенные стенки трахеид. У высокоорганизованных растений наряду с трахеидами появляются *сосуды* — ряд сросшихся между собой клеток, смежные поперечные стенки которых перфорированы. Сосуды значительно длиннее трахеид, у некоторых покрытосеменных их длина достигает 3,6–5 м. По созреванию

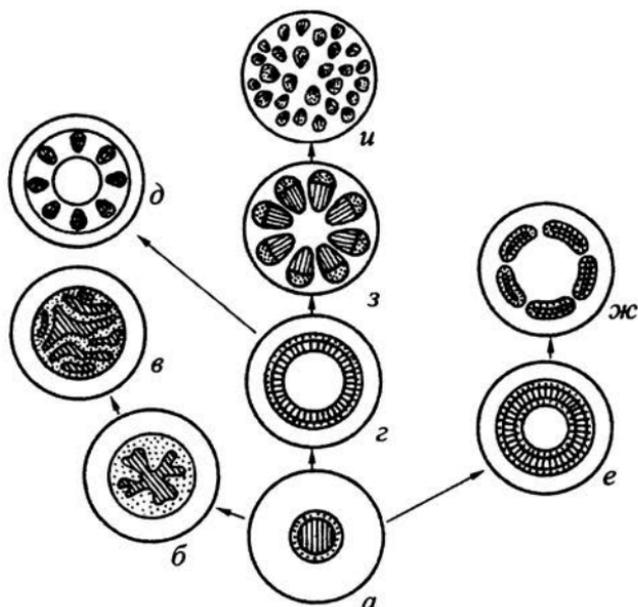


Рис. 3. Основные типы стел высших растений: *a* — протостела, *б* — актиностела, *в* — плектостела, *г* — эктофлойная сифоностела, *д* — артро-стела, *е* — амфифлойная сифоностела, *ж* — диктиостела, *з* — эвстела, *и* — атактостела (Тахтаджян, 1956)

сечении ксилемой выделяется в *гаплостелу* (от латинизир. греч. haploos — одиночный, простой). *Актиностела* (от латинизир. греч. aktis — луч и стела) — это стела с лопастной или звездообразной ксилемой. *Плектостела* (от латинизир. греч. plectos — сплетенный и стела) — стела с ксилемой и флоэмой в чередующихся пластинах или полосках. *Сифоностела* (от латинизир. греч. siphon — трубка и стела) характеризуется появлением в центральной части стелы сердцевины, имеющей рыхлую структуру и быстро разрушающейся, в результате чего осевая часть стелы становится полый. Различают *эктофлойную* (только с внешней флоэмой) и *амфифлойную* (с внутренней и внешней флоэмами) сифоностелы. Из последней возникла *диктиостела* (от латинизир. греч. diktyon — сеть и стела) — сетчатый цилиндр со множеством листовых прорывов. *Листовой прорыв* — это лакуна в проводящем цилиндре, расположенная над местами отхождения листовых следов — пучков, идущих в лист. Стелу с круговым расположением проводящих пучков на поперечном срезе, разде-

ленных основной тканью, называют *эвстелой* (от латинизир. греч. eu — настоящий, истинный и стела). От сифоностелы возникла *артростела* (от лат. arthrus — членистый и стела) т.е. стела, имеющая членистое строение и характеризующаяся наличием центральной полости и протоксилемных лакун (пространств, окруженных паренхимными клетками в протоксилеме проводящего пучка). Тип стелы с диффузным расположением отдельных проводящих пучков на поперечном срезе называют *атактостелой* (от латинизир. греч. ataxia — беспорядочный). Учение о принципах строения, взаимоотношения между разными типами стел у представителей отделов высших растений, имеющих важное эволюционное и таксономическое значение, называют *стелярной теорией*.

Механические ткани способствуют противостоянию растения разным механическим нагрузкам (удержание массы кроны, порывы ветра, дождя и др.) и предохраняют от повреждений. Эти ткани состоят из вытянутых, нередко волокнистых клеток с сильно утолщенными оболочками.

Образовательные ткани, или *меристемы* (от латинизир. греч. meristos — делимый) состоят из недифференцированных клеток, функция которых заключается в образовании других типов тканей. Нарастание побега, кончика корня, участие в образовании проводящих тканей, клеток в ответ на ранение происходит за счет образовательной ткани. Пространство между всеми типами названных тканей заполняет *основная ткань* растения.

3. Высшие растения характеризуются наземной средой произрастания, которая значительно отличается от водной среды низших растений большим количеством световой энергии и иным спектральным составом. Условия жизни в наземной среде более разнообразны, чем в водной. Дифференциация тела высшего растения в процессе эволюции происходила сложнее, чем у низших растений, что в итоге привело к образованию качественно новых органов и тканей.

Сохранение в ископаемом состоянии. Чаще всего в ископаемом состоянии сохраняются отпечатки стеблей и ветвей, листьев, реже репродуктивных органов. Нередки также ядра стволов. Значительно реже встречаются петрификации. Как правило, при любой форме сохранности находки бывают разрозненными (фрагменты стеблей, изолированные листья, спорангии и др.). Каждой отдельной находке дается латинское название, и нередко получается, что стебель имеет одно

название, лист — другое, стробил — третье. И только после сложной и длительной процедуры реконструкции выясняется, что составные части с разными латинскими названиями принадлежат одному растению.

Гипотезы происхождения высших растений. Происхождение высших растений все специалисты связывают с водорослями — представителями низших растений. Ботаники обращают внимание на детали строения современных форм водорослей и главным образом на состав хлорофилла (Лотова, 2001). Вначале была разработана гипотеза происхождения высших растений от бурых водорослей. Среди других признаков у бурых водорослей отмечалось сложное расчленение тела, намечающаяся дифференциация на ткани и появление многоклеточных спорангиев. Однако против этой гипотезы были высказаны возражения, касающиеся различия в составе пигментов хлорофилла. Бурые водоросли имеют пигменты хлорофиллов “*a*” и “*c*”. Последний у современных высших растений не выявлен, так же как и добавочный пигмент фукоксантин желто-бурого цвета. Затем происхождение высших растений стали связывать с зелеными водорослями. Современные представители тех и других характеризуются наличием хлорофиллов “*a*” и “*b*” и общим запасующим веществом — крахмалом. Зеленые водоросли живут преимущественно в пресной воде, а также встречаются на суше. Такое экологическое разнообразие и структура хлорофилла позволили, как считают ботаники, зеленым водорослям эволюционировать в разных направлениях, а полупогруженным формам стать предками высших растений (Карпун, 2001). Известна также гипотеза происхождения высших растений от водорослей, напоминающих ныне живущие харовые. С высшими растениями их сближает общность строения деталей клеток на заключительном этапе деления. Харовые живут в пресной и солоноватой воде, отдельные приурочены к влажным наземным местообитаниям. Полагают, что указанные особенности харовых могли привести к возникновению высших растений.

Палеоботаник С.В. Мейен (1979) полагал, что предками высших растений была группа водорослей, сочетающая признаки бурых и зеленых водорослей и имеющая толстую кутикулу и споры, сходные со спорами высших растений. В настоящее время в вопросе происхождения высших растений остается широкое поле для различных гипотез. Отметим, что палеонтологическая летопись до сих пор не располагает решающими фактами в этом сложнейшем и интереснейшем вопросе.

Классификация. Существует два основных способа размножения растений: вегетативный и генеративный. В основе *вегетативного размножения* лежит способность высших растений к регенерации. Осуществляется оно путем распада материнской особи на две или более дочерних. *Генеративное размножение* включает бесполое размножение и половое воспроизведение и связано с повторяющимся чередованием в жизненном цикле растения двух фаз — оплодотворением и редукционным делением. Оно осуществляется спорами и семенами. По генеративному способу размножения подцарство Высшие растения разделяется на два надотдела: Споровые растения (Sporophyta) — размножаются спорами и Семенные растения (Spermatophyta) — размножаются семенами.

Надотдел Спорофиты (Споровые растения). Superdivisio Sporophyta

Этимология от латинизир. греч. spora — спора и phytos — растение.

Общая характеристика. Споровые растения характеризуются следующими признаками.

1. Размножение осуществляется с помощью спор. *Споры* — это одноклеточные образования, способные к развитию в новый организм. Они образуются в *спорангиях* — особых вместилищах, разным образом расположенных на растении. Незрелые споры в спорангиях собраны в *тетрады* (агрегат, собранный из четырех спор, где каждая соприкасается с тремя соседними). При созревании тетрада распадается на отдельные споры и на *проксимальном полюсе* (внутреннем, в котором сначала все споры были связаны между собой) образуются *тетрадные рубцы* — следы бывшей связи (рис. 4). Эти рубцы бывают *трехлучевыми* (споры в тетрадах в виде трехгранной пирамиды) и *однолучевыми* (споры в тетрадах залегают четырьмя удлиненными сферическими секторами). Тетрадный рубец превращается в щель, через которую спора прорастает. В литературе встречаются многочисленные синонимы термина “щель прорастания”: щель растрескивания, разверзания, раскрывания и др. Размер спор измеряется десятками, в редких случаях сотнями микрон. Условно принимается, что споры размером меньше 200 мкм называются *миоспорами* (биологического смысла этот размер не имеет).

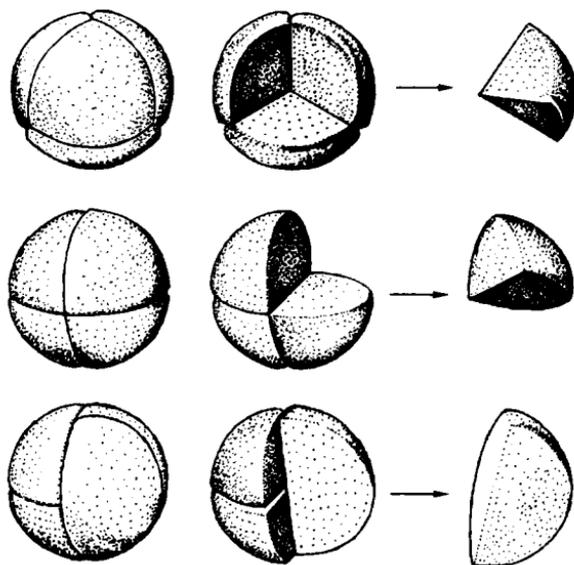


Рис. 4. Три основных типа тетрад и расположение в них трехлучевых (средний ряд) и однолучевых (верхний и нижний ряды) спор (Лотова, 2001)

2. Растения разделяются на *изоспоровые* (равноспоровые), которые продуцируют морфологически однородные споры одного размерного класса и *гетероспоровые* (разноспоровые), продуцирующие два типа спор: крупные *мегаспоры* и мелкие *микроспоры*.

3. Гетероспория имеет важное биологическое значение и связана с дальнейшей эволюцией высших растений.

Геологическое распространение. Первые достоверные находки споровых растений известны с раннего силура, но вероятнее всего, что временем появления этой группы был ордовикский период, в котором находят изолированные споры, напоминающие споры высших растений. Споровые растения существуют и в настоящее время, занимая второе место в современной флоре по числу видов (более 13 тыс.). Современные представители отдела полиподиофитов этого надотдела намного превосходят по числу видов все другие группы споровых растений.

Систематический состав. К надотделу споровых растений относят пять отделов: Риниофиты (Rhyniophyta), Ликоподиофиты (Lycopodiophyta), Эквизетофиты (Equisetophyta), Полиподиофиты (Polypodiophyta), Археоптеридофиты (Archaeopteridophyta).

ОТДЕЛ РИНИОФИТЫ. DIVISIO RHYNIOPHYTA

Этимология от родового названия *Rhynia* и латинизир. греч. *phyton* — растение.

Общая характеристика. Риниофиты — первые наиболее примитивные высшие наземные растения травянистого облика высотой 20–70 см, очень редко до 3 м. Признаки отдела приведены ниже.

1. **Стебель**, обычно называемый *осью*, голый и гладкий или покрытый различными выростами — неваскуляризованными *эмергенцами* (без проводящего пучка), различающимися по величине и очертанию, расположенными на оси в основном неупорядоченно. Ветвление осей преимущественно *дихотомическое* (главная ось делится на две дочерние оси), редко *трихотомическое* (главная ось делится на три дочерние), Н- и К-образное. У некоторых представителей выделяется отчетливая главная ось и тогда ветвление называют *монопоидальным*. Корни и настоящие листья отсутствуют.

2. **Спорангии.** Примитивные риниофиты характеризуются верхушечными, одиночными, округлыми или эллиптическими спорангиями; у более продвинутых форм одиночные спорангии занимают боковое положение на оси, свободно рассеяны по побегу или сидят на коротких ножках; у некоторых спорангии собраны в плотные или рыхлые терминальные стробилы. Способ раскрытия спорангиев древних представителей достоверно не известен, у других спорангии раскрывались вдоль щели на две равные или неравные створки.

3. **Споры.** Растения равноспоровые: споры округлые или округло-треугольные с трехлучевой щелью, с небольшим утолщением экзины в месте схождения лучей (ретузоидное строение). *Экзина* (наружная оболочка споры или пыльцы) гладкая или несет мелкие шипики.

4. **Стела.** Оси риниофитов протостелические, без признаков сердцевины и вторичных тканей. Проводящий пучок в поперечном сечении округлый или эллиптический. Протоксилема экзархная или эндархная состоит из кольчатых или спиральных трахеид.

Сохранение в ископаемом состоянии. Обычно сохраняются отпечатки осей, редко отпечатки спорангиев и крайне редко петрифицированные оси и спорангии.

Геологическое распространение. Только ископаемые формы: силур—начало позднего девона.

Происхождение риниофитов связывается с зелеными водорослями (подробнее см. с. 21).

Классификация. Риниофиты представляют собой самую примитивную, предковую группу высших растений. В состав этого отдела включаются два класса, различающиеся главным образом расположением спорангиев на оси — Риниопсиды (*Rhyniopsida*) и Зостерофиллопсиды (*Zosterophyllopsida*), однако систематическое положение последнего спорно. Большинство авторов склоняются к сближению его с *Rhyniophyta*, другие склонны перенести в отдел *Lycoperodiophyta*. С риниофитами этот класс сближает отсутствие листьев, а с плауновидными — латеральное расположение спорангиев и экзархная ксилема рода *Gosslingia* (см. характеристику рода ниже). Некоторые исследователи выделяют зостерофилловые в самостоятельный отдел *Zosterophyllophyta* (Жизнь растений, 1978). В данном руководстве они оставлены в отделе *Rhyniophyta* в ранге отдельного класса.

Класс Риниопсиды. Classis Rhyniopsida

Общая характеристика

1. У примитивных представителей (*Rhyniales*) главная ось не выражена или выделяется очень слабо, у продвинутых форм (род *Trimerophyton* и родственные ему формы) присутствует отчетливая главная ось. В морфологическом ряду от растений типа *Rhynia* к наиболее продвинутому тримерофитовым увеличиваются размеры осей, интенсивность и сложность их ветвления.

2. Оси голые или с эмергенцами, настоящих листьев нет.

3. Спорангии одиночные, верхушечные, округлые или эллиптические, реже почковидные.

4. Проводящий пучок протостелический.

Геологическое распространение. Ранний силур—средний девон.

Порядок Rhyniales

Семейство Rhyniaceae Kidston et Lang, 1920

Род Rhynia Kidston et Lang, 1917

Этимология по местонахождению Rhynie в Шотландии.

Типовой вид — *R. gwynne-vaughanii* Kidston et Lang, 1917; нижний девон Шотландии (Северная Великобритания, западнее г. Абердин).

Характеристика (рис. 5). Растение достигало высоты 20 см. От дихотомирующих *ризомов* (=подземных стеблей) вертикально вверх поднимались цилиндрические, гладкие, безлистные оси, ветвящиеся в свою очередь дихотомически, трихотомически и моноподиально. Одни оси были стерильными, на других располагались терминальные одиночные спорангии, значительно вытянутые в длину. Споры гладкие или реже шиповатые, иногда с утолщением края, диаметром 65–78 мкм. Проводящий пучок — округлая протостела, трахеиды со спиральными и кольчатыми утолщениями.

Распространение. Ранний девон Шотландии.

Семейство Cooksoniaceae Banks, 1968

Род Cooksonia Lang, 1937

Этимология в честь исследовательницы-палеоботаника Изабель Куксон (Isabel Cookson).

Типовой вид — *C. pertoni* Lang, 1937; верхний силур Южного Уэльса (Великобритания).

Характеристика (рис. 6). Стебель голый, безлистный, многократно дихотомически ветвящийся, заканчивающийся одиночными спорангиями. Строение нижних частей растения неизвестно. Спорангии одиночные, терминальные, округлые или почковидные, значительно вытянуты в ширину. Иногда намечается линия по дистальному краю, возможно указывающая на поперечное раскрытие спорангиев. Споры с трехлучевой щелью разверзания, гладкие или бородавчатые с двухслойной экзиной. Эпидермис из удлиненных толстостенных клеток. Центральный проводящий цилиндр состоит из кольчатых трахеид.

Распространение. Середина силура (венлокский ярус) — ранний девон Англии, Чешской Республики, Украины, Казахстана и Северной Америки.

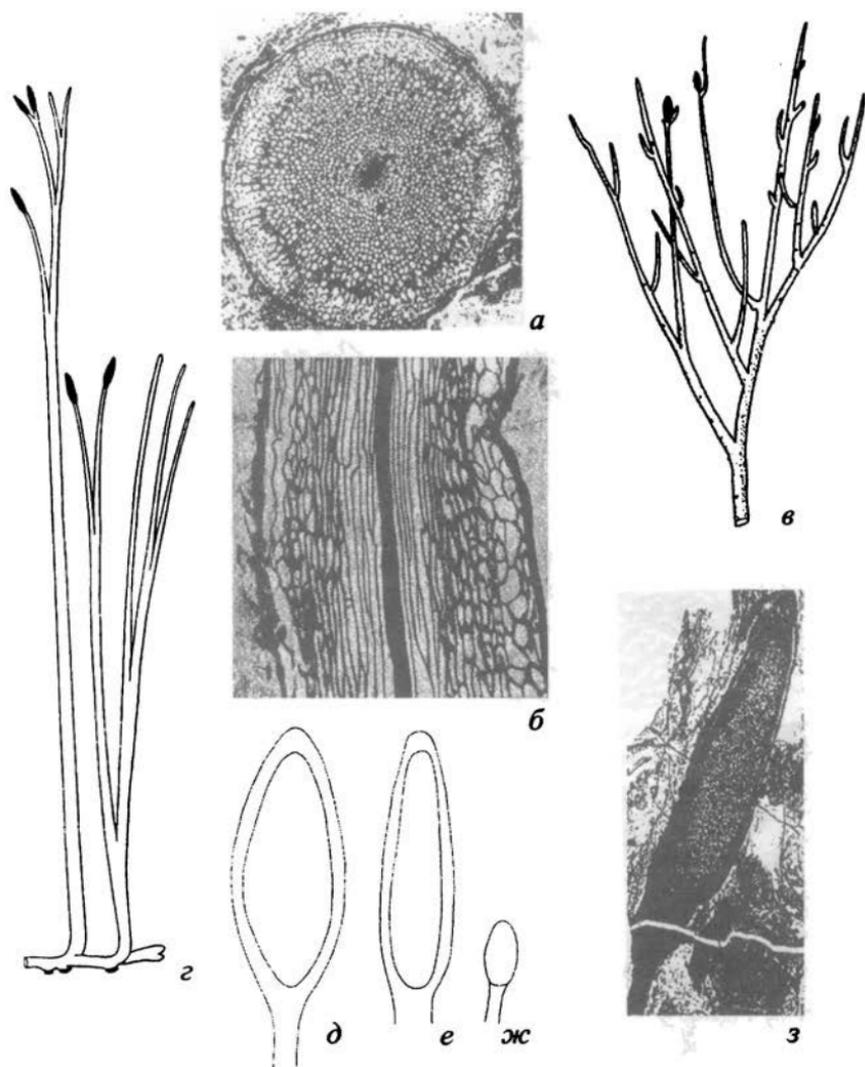


Рис. 5. Класс Rhyniopsida (S_1-D_2).

Строение рода *Rhynia*: а—в, ж, з — *R. gwynne-vaughanii* Kidston et Lang: а — поперечное сечение оси с протостелическим пучком в центре, $\times 21$; б — продольный срез оси, $\times 21$ (а, б — Zimmermann W., 1930), нижний девон Шотландии; в — реконструкция воздушных осей с редкими одиночными “перевершинивающимися” спорангиями (Edwards David, 1980), нижний девон Шотландии, $\times 0,7$; ж — схематическая форма спорангия (Edwards Dianne, 1970b); з — продольный срез удлиненного спорангия, содержащего большое количество спор (Kidston, Lang, 1917), нижний девон Шотландии, $\times 4$; з—е — *R. major* Kidston et Lang: з — реконструкция стерильных и фертильных осей с терминальными одиночными спорангиями (Kidston, Lang, 1921), нижний девон Шотландии, $\times 0,6$, д—е — схематическое изображение формы спорангия (Edwards Dianne, 1970b)

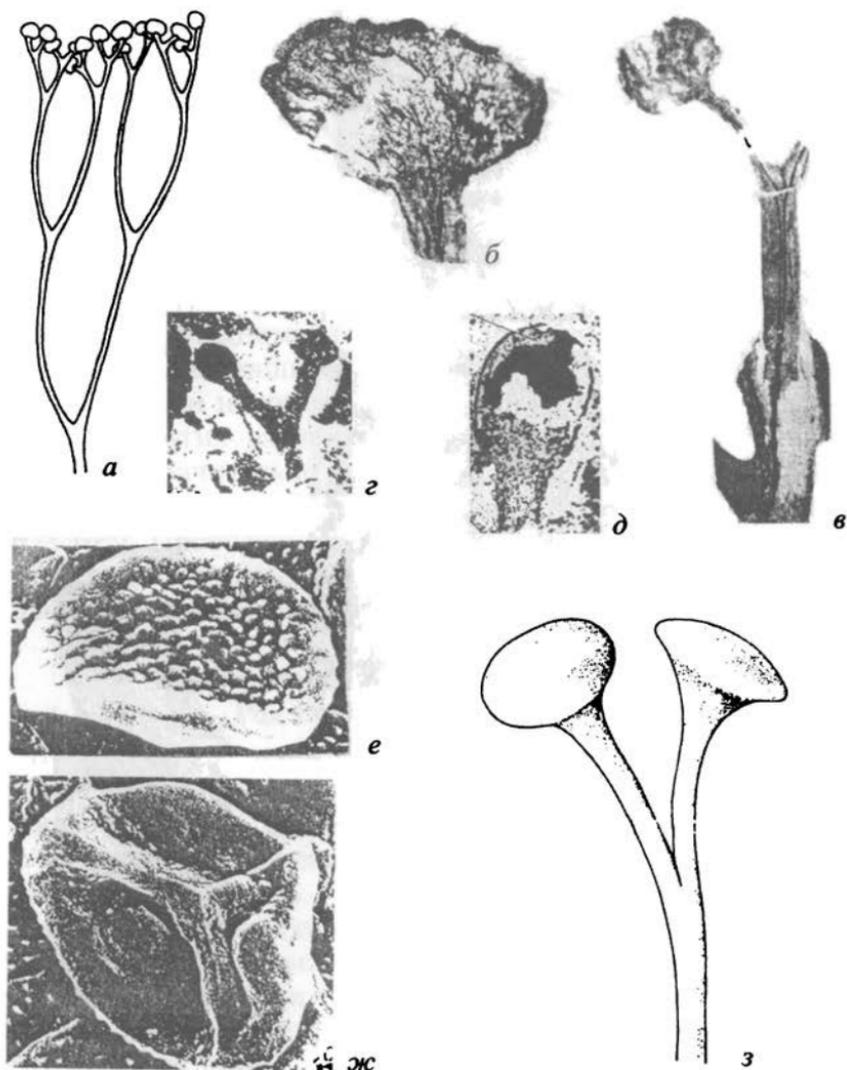


Рис. 6. Класс Rhyniopsida (S_1-D_2).

Строение рода *Cooksonia*: а — *C. caledonica* Edwards: реконструкция растения (Edwards Dianne, 1970b), нижний девон Великобритании, $\times 1,1$; б, в — *C. crassiparietilis* Jurina: б — отдельный спорангий с толстой стенкой, растрескивающейся сверху и сбоку, $\times 7$, в — дихотомирующая ось с терминальным спорангием (б, в — Юрина, 1969), $\times 3,2$, нижний девон Центрального Казахстана; г, д — *C. hemisphaerica* Lang: г — округлые терминальные спорангии (Edwards Dianne, 1979), поздний силур Великобритании, $\times 10$, д — отдельный полушаровидный спорангий (Lang, 1937), нижний девон Великобритании, $\times 9$; е — з — *C. pertoni* Lang: е — скульптура дистальной поверхности споры, $\times 1890$, ж — трехлучевая щель разверзания (е, ж — Edwards et al., 1995), $\times 2070$, нижний девон Великобритании, з — реконструкция терминальной части растения (Fanning et al., 1988), нижний девон Великобритании, $\times 18$

Порядок Psilophytales
Семейство Psilophytaceae Hirmer, 1927
Род Trimerophyton Hopping, 1956

Этимология от латинизир. греч. trimeros — трехчленный (по способу ветвления боковых ветвей) и phyton — растение.

Типовой вид — *Psilophyton robustius* Dawson, 1871; нижний девон Восточной Канады (полуостров Гаспе).

Характеристика (рис. 7). Травянистое растение высотой не более 0,5 м, которое характеризуется сложным комплексным ветвлением безлистных голых осей. На главной моноподиальной оси спирально расположены боковые, *трифуркирующие*, т.е. разделяющиеся на три оси. Каждая из трех ветвей опять трифуркирует, но на оси разной длины. Две меньшие оси дважды дихотомируют, образуя четыре спорангиальные окончания. Срединная ветвь дихотомирует три раза и оканчивается восемью спорангиями. Удлиненные спорангии содержат гладкостенные споры 50 мкм диаметром. Анатомическое строение неизвестно.

Распространение. Ранний девон Канады.

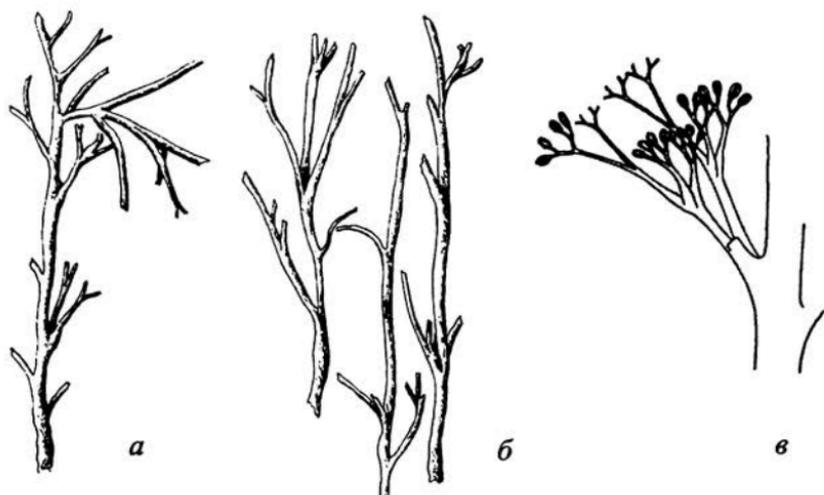


Рис. 7. Класс Rhyniopsida (S_1-D_2).

Строение рода *Trimerophyton*: *a-v* — *T. robustius* (Dawson) Hopping: *a, б* — оси второго порядка трифуркируют, терминальные — дихотомируют (Kräusel, Weyland, 1961), $\times 0,7$, *v* — реконструкция боковой ветви со спорангиями (Hopping, 1956), $\times 0,3$; все — нижний девон Канады

Класс Зостерофиллопсиды. Classis Zosterophyllopsida

Общая характеристика

1. Воздушные побеги ветвятся моноподиально, дихотомически или Н- и К-образно, голые или с эмергенцами.

2. Спорангии одиночные, округлые или почковидные, расположены сбоку на осях на коротких ножках или собраны в терминальные образования, внешне напоминающие колоски. Спорангии раскрывались вдоль с помощью дистальной щели на две створки.

3. Проводящий пучок протостелический, эллиптический или цилиндрический в поперечном сечении; протоксилема экзархная (у рода *Gosslingia*).

Геологическое распространение. Поздний силур—начало позднего девона. Предполагают, что зостерофиллопсиды дали начало древним плауновидным — растениям типа *Asteroxylon*.

Порядок Zosterophyllales

Семейство Zosterophyllaceae Kräusel, 1938

Род *Zosterophyllum* Penhallow, 1892

Этимология от сходства с современным родом покрытосеменных *Zostera*, растущим в морской воде, и от *лат.* phyl-
lum — лист.

Типовой вид — *Zosterophyllum myretonianum* Penhallow, 1892; основание нижнего девона (Dundee Formation) Шотландии.

Характеристика (рис. 8). Растение травянистого облика, состоящее из голых безлистных побегов, дихотомически разветвляющихся в верхней части, а в нижней Н- и К-образно. Побеги большей частью оканчиваются терминальными компактными или рыхлыми стробилами. Спорангии в них прикреплялись к оси сбоку ножкой, реже свободно рассеяны по оси. На основании последнего признака выделяют подроды: соответственно *Eu-Zosterophyllum* и *Platy-Zosterophyllum*. Спорангии раскрывались при помощи дистальной щели. Споры гладкие с *курватурой* (=округлыми ребрами, соединяющими концы тетрадных лучей) или без нее, диаметром от 25 до 90 мкм. Ксилемный пучок на поперечном сечении округлый или эллиптический, трахеиды большей частью кольчатые.

Распространение. Поздний силур Австралии — ранний девон Европы и Азии.

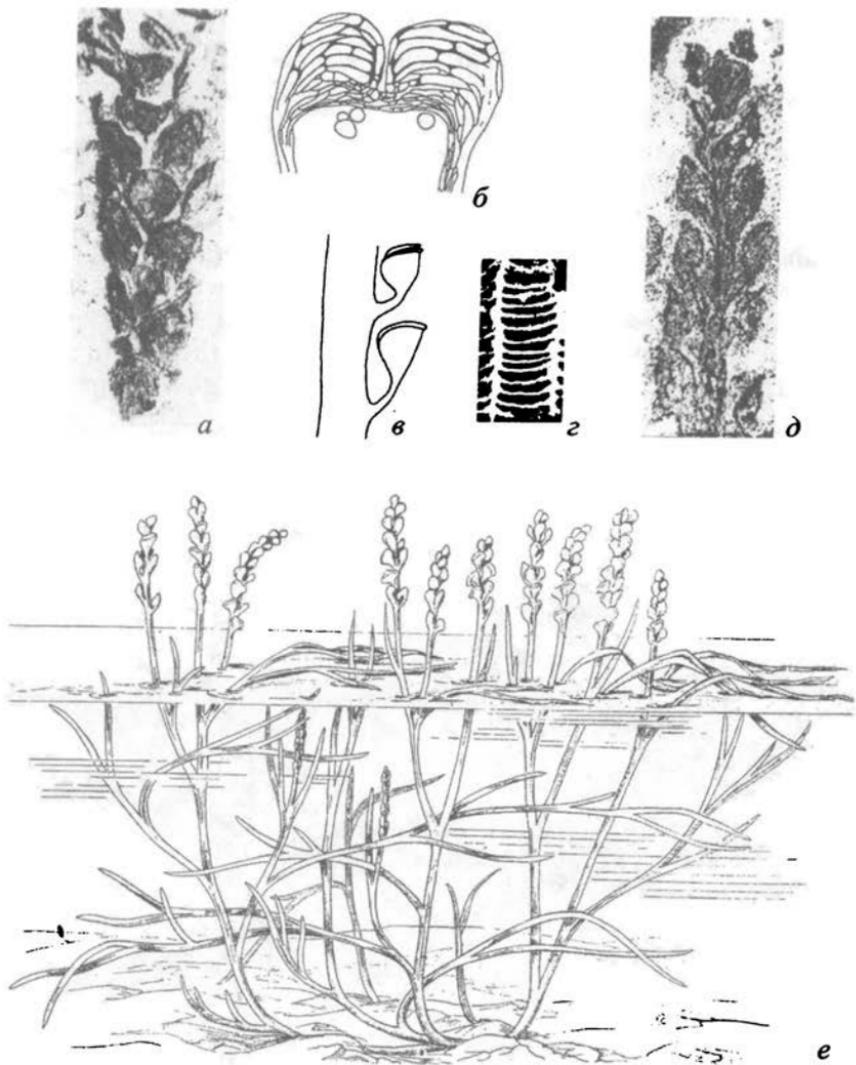


Рис. 8. Класс Zosterophyllopsida (S₂-D₃).

Строение рода *Zosterophyllum*: а — *Z. australianum* Lang et Cookson: стробил с радиально расположенными спорангиями (Юрина, 1969), нижний девон Центрального Казахстана, $\times 2$; б, в — *Z. llanoveranum* Crot et Lang: б — верхушечные края створок спорангия, в полости спорангия видны отдельные споры, $\times 50$, в — дистально растрескивающиеся спорангии (б, в — Edwards Dianne, 1969a), $\times 2,8$, нижний девон Великобритании (Южный Уэльс); г — *Z. divaricatum* Gensel: трахеиды с кольчатыми утолщениями (Gensel, 1982a), нижний девон Канады, $\times 349$; д — *Z. myretonianum* Penhallow: двурядное расположение спорангиев в стробиле (Edwards, 1975), нижний девон Шотландии, $\times 2,3$; е — *Z. rhenanum* Kräusel et Weyland: реконструкция растения (Kräusel, Weyland, 1935), нижний девон Германии (Рейнская область), $\times 0,5$

Под *Gosslingia* Heard, 1927

Этимология в честь F.N. Gossling — первооткрывателя местонахождения этого растения.

Типовой вид — *Psilophyton breconensis* Heard, 1925; нижний девон (слои Сенни (Senni Beds)) Великобритании (Южный Уэльс).

Характеристика (рис. 9). Растения кустообразной формы, достигающие, вероятно, высоты 0,5 м. Стебли тонкие, прямые, лишенные листьев, дихотомически или псевдомоноподially ветвящиеся с пазушными придатками ниже дихотомии. Шаровидные, почковидные и сердцевинные спорангии

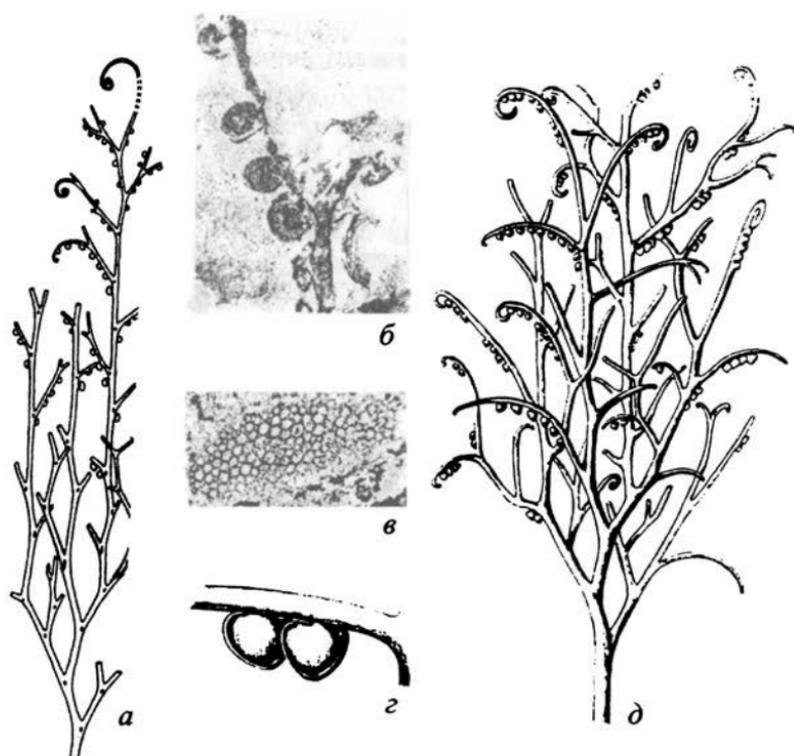


Рис. 9. Класс Zosterophyllopsida (S_2-D_3).

Строение рода *Gosslingia*: *a—в* — *G. breconensis* Heard: *a* — реконструкция растения, $\times 0,5$, *б* — почти шаровидные спорангии, расположенные только с внешней стороны оси, $\times 3,3$, *в* — поперечный срез эллиптического ксилемного пучка (*a—в* — Edwards Dianne, 1970a), $\times 36$, *a—в* — нижний девон Великобритании; *г—д* — *G. cordiformis* Schweitzer: *г* — сердцевидные спорангии, $\times 4,2$, *д* — реконструкция растения (*г, д* — Lemoigne, 1988a), $\times 0,7$, нижний девон Германии (Рейнская область)

расположены только на внешней стороне боковых ветвей верхней части растения, прикреплены к оси короткой ножкой и ориентированы к ней под прямым углом. Спорангии раскрываются вдоль дистального края и содержат многочисленные шиповатые споры диаметром до 50 мкм. Проводящий пучок эллиптической формы в поперечном сечении, ксилема экзархная, трахеиды лестничные, иногда присутствует сетчатая поровость.

Распространение. Ранний девон Англии и Приднестровья.

Род *Oricilla* Gensel, 1982

Этимология от *лат.* *augis-eag* — колос, так как имеется колосоподобное расположение спорангиев вдоль оси.

Типовой вид — *O. bilinearis* Gensel, 1982; ранний девон (эмский ярус) Восточной Канады (провинция Нью-Брунсуик).

Характеристика (рис. 10). Растение, вероятно, прямостоячее. Главная ось цилиндрическая, гладкая и разделяется через большие интервалы

на ветви, расположенные под тупым углом с главной осью. Почковидные спорангии прикрепляются к оси очень короткими ножками и располагаются двумя рядами по обеим сторонам оси. Спорангий и ножка ориентированы под прямым углом к оси. Раскрытие

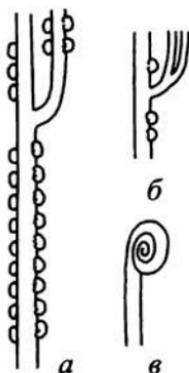


Рис. 10. Класс Zosterophyllopsida (S_2-D_3).

Строение рода *Oricilla*: *a-v* — *O. bilinearis* Gensel: *a, б* — реконструкция фертильных осей с расположением в двух рядах почковидных спорангиев, $\times 0,6$, *в* — конечные оси, свернутые улиткообразно (все — Gensel, 1982b), $\times 0,8$, все — эмский ярус нижнего девона Канады

спорангия происходило вдоль утолщенного дистального края. Споры изоспоровые, округлые, гладкие, трехлучевые.

Распространение. Ранний девон Канады, Казахстана и Китая.

Рекомендуемая литература

Жизнь растений, 1978; Юрина, 1969; Edwards David, 1980; Edwards Dianne, 1969a, b, 1970a, b, 1975, 1979; Edwards et al., 1995; Fanning et al., 1988; Gensel, 1982a, b; Gensel, Andrews, 1984; Hopping, 1956; Kidston, Lang, 1917, 1921; Kräusel, Weyland, 1935, 1961; Lang, 1937; Lemoigne, 1988a; W. Zimmermann, 1930.

ОТДЕЛ ЛИКОПОДИОФИТЫ (ПЛАУНОВИДНЫЕ). DIVISIO LYCOPODIOPHYTA

Этимология от родового названия современного плауна *Lycopodium* и от латинизир. греч. *phyton* — растение.

Общая характеристика. Плауновидные — одна из современных групп споровых травянистых растений. Ископаемые плауновидные многочисленны и представлены крупными деревьями, некоторые из них достигали высоты 30–40 м и диаметра 2 м у основания, а также небольшими деревцами высотой 1–4 м. Самые древние ликоподиофиты — это травянистые или кустарникоподобные формы. Растения этого отдела обладают следующими общими признаками.

1. Тело плауновидных расчленено на стебель, листья и органы размножения. Стебель и оси обычно дихотомически ветвятся. Впервые у плауновидных появляется *настоящий лист*. Он отличается от эмергенц риниофитов тем, что на всем протяжении листа проходит проводящий пучок — жилка, у самых древних плауновидных он подходил только к основанию листа. Листья относительно мелкие (растения *микрофилльные*, от латинизир. греч. *mikros* — малый и *phylon* — лист), с одной жилкой, игольчатые, ланцетные, у древнейших групп — многократно рассеченные на конце.

2. После опадения или сгнивания листьев на коре остается скульптурный узор из листовых подушек и листовых рубцов, особенно характерный для ископаемых древовидных плауновидных (рис. 11). *Листовая подушка* — это небольшое возвышение, на котором располагался *листовой рубец* — след от прикрепления основания листа. На листовом рубце различаются три элемента: в середине находится маленький *листовой рубчик* от проводящего пучка, вышедшего в лист; два боковые представляют выходы воздухоносной ткани (= *аэренхимы*) и называются *парихнами*. Последние могут присутствовать также вне поля листового рубца. Иногда на листовой подушке может присутствовать *киль*, в виде продольной борозды, протягивающейся сверху вниз. Часть *киля* ниже листового рубца называется *нижним килем*, выше листового рубца — *верхним килем*.

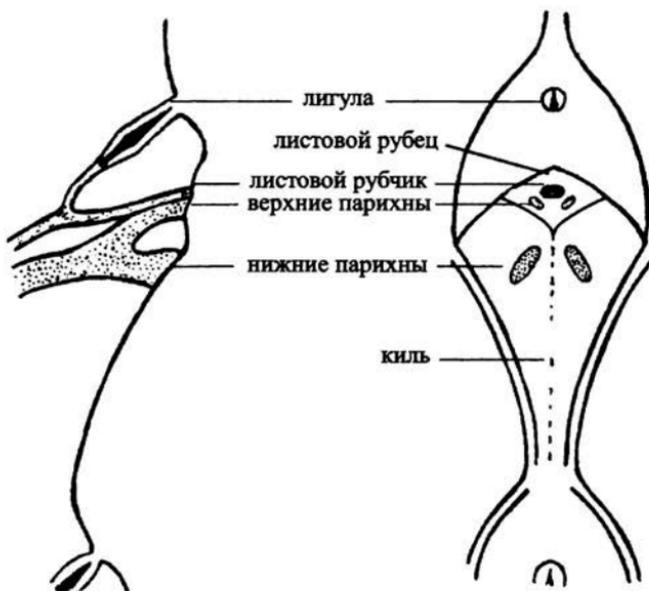


Рис. 11. Отдел Lycopodiophyta ($S_2?$, D—Q).
Схема строения листовой подушки и листового рубца
древовидных плауновидных

3. В пазухе листа или непосредственно на самом листе, иногда в ямке помещается *лигула* (от лат. *ligula* — язычок) — особый маленький вырост проводящих тканей, функциональное значение которой до сих пор дискуссионно (возможно, секреторный орган). Лигула присутствует не у всех плауновидных, но если она развита, то после ее опадения остается лигульный рубец.

4. Нижняя подземная часть ствола обычно многократно дихотомически ветвится, образуя *стигмари*и (некоторые исследователи используют термин *ризофор* от латинизир. греч. *rhiza* — корень и *phoros* — несущий). Стигмари по положению соответствуют корням и служили опорой ствола. По анатомическому строению они отличаются от настоящих корней. От стигмарий отходили *аппендиксы* — придатки, выполняющие функцию корней. После отпадения аппендиксов оставался небольшой округлый рубец, в центре которого наблюдался рубчик проводящего пучка.

5. Спорангии расположены на верхней (=адаксиальной) стороне листа — *спорофилла*, у древних — на побеге; одиночные или собраны в спороносные колоски, или *стробилы* (от латинизир. греч. *strobilos* — сосновая или еловая шишка).

Вегетативные и фертильные листья тождественны. Растения изо- и гетероспоровые.

6. Стела представлена разновидностями протостелы: гаплостелой, актиностелой и сифоностелой. Листовые прорывы отсутствуют. У некоторых форм появляется *вторичная древесина* (=вторичная ксилема), сформированная камбием, обеспечивающим вторичный рост растения.

7. Ствол древовидных форм имел толстую кору и тонкий проводящий цилиндр. Такое соотношение характерно для стволов *маноксилического* типа (*латинизир. греч.* *manos* — редкий и *xylon* — древесина). Современные растения с маноксилическим стеблем произрастают в условиях безморозного климата.

Геологическое распространение. Первые достоверные плауновидные появились в начале раннего девона, хотя, возможно, они существовали уже и в позднем силуре. Каменноугольный и пермский периоды были временем расцвета ликоподиофитов, они известны также в мезозое и кайнозое. До наших дней сохранились лишь травянистые растения, занимающие четвертое место в современной флоре по числу видов (около 2000).

Сохранение в ископаемом состоянии. Чаще всего в ископаемом состоянии сохраняются отпечатки стеблей, ветвей, реже листьев, спорофиллов и стробиллов. Нередки также ядра стволов и стигмариий. Значительно реже встречаются петрификации.

Однако не всегда в породе хорошо сохраняется скульптурный узор из листовых подушек, листовых рубцов и листовых рубчиков в первоначальном виде, характерный для древовидных плауновидных рассмотренных ниже представителей порядка *Lepidodendrales*. От степени сохранности стволов зависит та или иная морфология отпечатков коры, иногда с совершенно иной

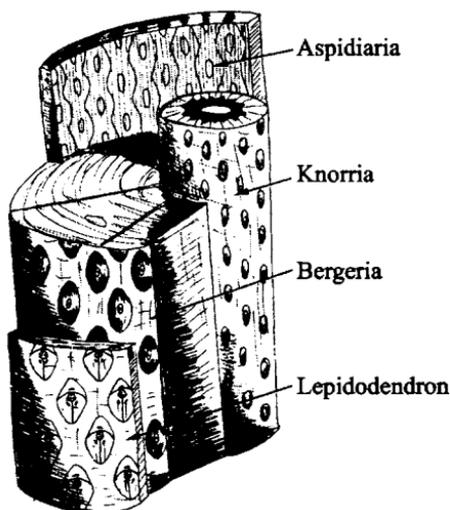


Рис. 12. Отдел Lycopodiophyta (S₂?, D—Q).

Блок-диаграмма, показывающая различные формы сохранности плауновидных (оригинал А.Л. Юриной)

внешностью. Эти формы сохранности описываются под особыми родовыми названиями, мы обратим внимание на три из них (рис. 12).

Род *Bergeria* Presl, 1838. Это отпечаток стебля, лишенного покровной ткани-эпидермиса. Листовые подушки в таких случаях хорошо различаются. Листовой рубец отчетливый или слабо ограниченный, но расположен ниже, ближе к центру подушки, чем на соответствующей подушке, полностью сохранившейся. Листовой рубчик ясно различим и расположен также значительно ниже. Тонкая скульптура в виде поперечных морщинок, наблюдаемых на киле, у форм этой сохранности не наблюдается.

Род *Aspidiaria* Presl, 1838. Отпечаток обратной (внутренней) стороны поверхностных частей коры, т.е. слепок более глубоких областей ствола, чем *Bergeria*. На слепке видны спирально расположенные бугорки, часто сливающиеся между собой, несколько напоминающие по внешнему облику листовые подушки. Эта форма сохранности встречается довольно редко в ископаемом состоянии.

Род *Knorria* Sternberg, 1825 является одной из распространенных форм сохранности. Она представляет собой отпечаток, но чаще ядро ствола, потерявшего до фоссилизации не только эпидермис, но и более глубокие слои коры и некоторые части стелы. На поверхности такого ядра листовые подушки с их элементами строения не видны. Различаются короткие цилиндрические, выпуклые, слегка уплощенные, обычно спирально расположенные вертикальные валики или бугорки, представляющие собой листовые следы с сопровождающими их парихнами. Особенно часто эта форма сохранности встречается в слоях, претерпевших далекий перенос водой.

Происхождение. Отдел Lycopodiophyta считается производным от Rhyniophyta, скорее всего от Rhyniales, даже несмотря на то что самые ранние ликоподиофиты появляются почти одновременно с риниофитами. Исследователи С.В. Мейен и А.Л. Тахтаджян предполагают, что есть все основания считать, что латеральное расположение спорангиев плауновидных, так же как и латеральное расположение спорангиев у зостерофиллопсид, произошло из терминального их расположения у примитивных риниофитов. Гипотетическую схему перехода терминального расположения спорангиев в латеральное приводит А.Л. Тахтаджян (1956).

Классификация. В составе отдела плауновидных по типу органов размножения (одиночный спорангий или стробил), их положению на оси, типу дифференциации спор, наличию лигулы выделяется класс Ликоподиопсиды (*Lycopodiopsida*), класс Изозтопсиды (*Isoëtopsida*). В каждом классе выделяется 5–6 порядков. Условно в этот отдел можно отнести третий класс — *Eleutherophyllopsida* (см. его характеристику).

Класс Ликоподиопсиды. Classis Lycopodiopsida

Общая характеристика

1. Древние (девонские) плауновидные этого класса представлены травянистыми растениями высотой до 1 м с горизонтально стелющимися осями, от которых вертикально вверх поднимаются воздушные оси, дихотомически или псевдомоноподiallyно ветвящиеся, покрытые простыми неветвящимися, или вильчато-ветвящимися листьями, или расчлененными на три-пять лопастей. Современные ликоподиопсиды также травянистые растения.

2. Спорангии одиночные, прикрепляются к стеблю в пазухе листа или расположены адаксиально на спорофилле.

3. Спорангии обычно располагаются фертильными зонами, у современных представителей — собраны в стробилы.

4. Растения изоспоровые.

5. Лигула у большинства растений не выявлена.

Геологическое распространение. Существуют с девонского периода (расцвет) и поныне (два рода).

Порядок Lycopodiales

Семейство Lycopodiaceae Mirbel, 1802

Род *Lycopodium* L., 1753

Этимология от латинизир. греч. *lykos* — волк и *podos* — нога.

Типовой вид — *L. clavatum* L., 1753; современный.

Характеристика (рис. 13, е). Вечнозеленые, многолетние травянистые растения с дихотомическим (редко псевдомоноподiallyным) ветвлением. Листья сравнительно небольшие, располагаются по сжатой спирали. Форма листовой пластинки разнообразна: шиповидная, линейная, овальная, треугольная и др. Обычно спорофиллы собраны в плотные стробилы (сидячие или на ножке). Длина стробиллов до 400 см. Спорангии находятся в пазухах спорофиллов или на их верхней

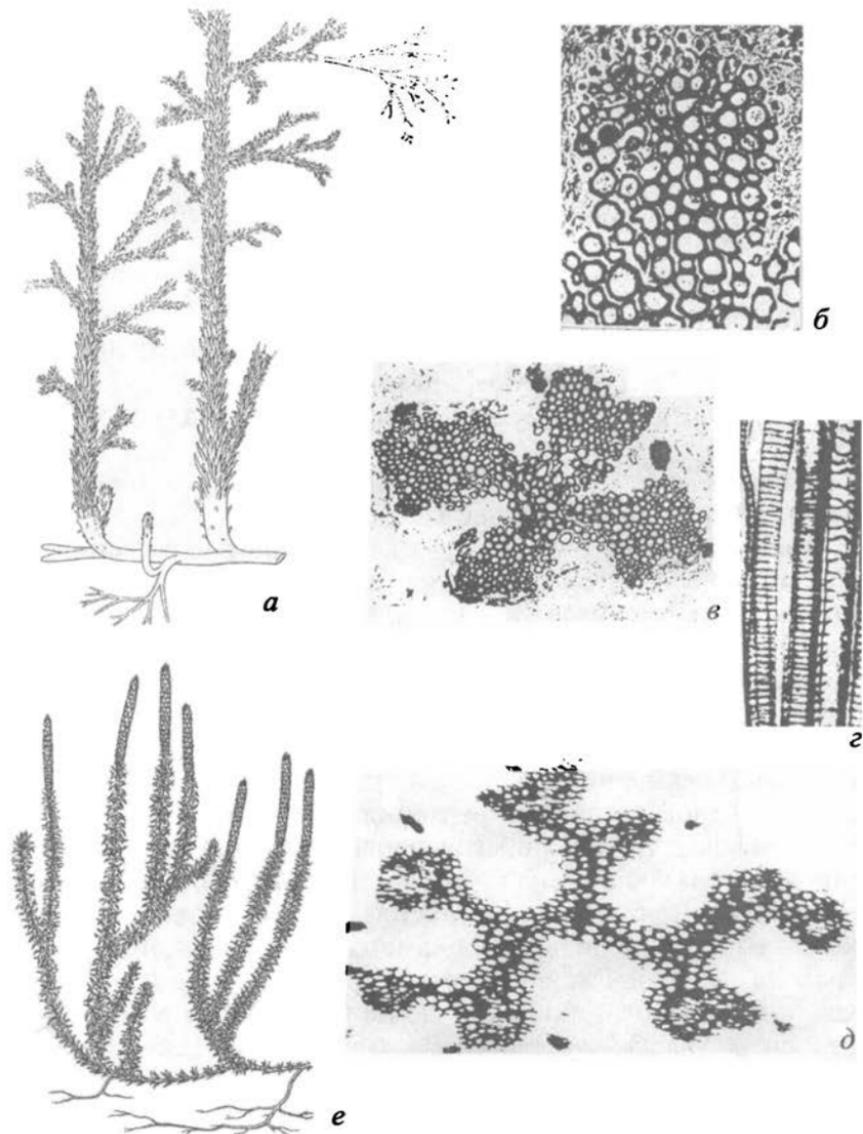


Рис. 13. Класс Lycopodiopsida (D—Q).

Строение родов *Asteroxylon* и *Lycopodium*: *a—д* — *A. mackiei* Kidston et Lang: *a* — реконструкция растения (Kidston, Lang, 1921), $\times 0,4$, *б* — поперечное сечение клеток трахеид на окончании луча ксилемы, $\times 75$, *в* — поперечное сечение ксилемы, от концов ксилемных лучей отходят листовые следы, $\times 24$, *г* — спиральные и лестничные трахеиды ксилемного пучка на продольном срезе, $\times 150$, *д* — поперечное сечение ксилемы звездчатой формы, тип стелы — актиностела (*б—д* — Kidston, Lang, 1920), $\times 23,6$; все — нижний девон Великобритании; *е* — *Lycopodium annotinum* L.: общий вид растения (Тахтаджян, 1956), современный, $\times 0,07$

стороне. Стенка спорангиев состоит из трех слоев клеток. Споры мелкие диаметром до 30 мкм, тетраэдрические с трехлучевым тетрадным рубцом. Проводящий цилиндр — плектостела и актиностела. Проводящие элементы флоэмы в виде очень длинных клеток с ситовидными участками на продольных срезах.

Распространение. Современный; повсеместно (около 1000 видов).

Порядок *Asteroxylales*

Семейство *Asteroxylaceae* Kidston et Lang, 1920

Род *Asteroxylon* Kidston et Lang, 1920

Этимология от латинизир. греч. *aster* — звезда и *xylon* — древесина.

Типовой вид — *A. mackiei* Kidston et Lang, 1920; нижний девон Шотландии (севернее г. Абердин).

Характеристика (рис. 13, *a—d*). Травянистые растения высотой до 0,5–1 м, состоящие из голых горизонтально стелющихся осей (ризомов), из которых вертикально вверх поднимаются стебли псевдомоноподиально ветвящиеся, плотно покрытые узкими спирально расположенными под острым углом листьями. Между листьями на васкуляризированных ножках располагаются почковидные спорангии с дистальным растрескиванием. Споры гладкие диаметром до 65 мкм с трехлучевой щелью разверзания. Растение гомоспоровое. Ксилема воздушных побегов первичная, звездчатой формы (актиностела), сплошная, без паренхимы, с протоксилемой вблизи концов лучей. Метаксилема отличается от протоксилемы только большим диаметром поперечного сечения трахеид. От лучей ксилемы отходят проводящие пучки, подходящие к основанию листа, но не вступающие в него. В переходных участках стела слабо актиностелическая, в ризомах — округлая. Кора подразделяется на узкую внешнюю и широкую дифференцированную внутреннюю.

Распространение. Ранний девон (пражский век) — средний девон (живет) Европы.

Порядок *Drepanophycales*

Семейство *Drepanophycaceae* Kräusel, 1938

Род *Drepanophycus* Goeppert, 1852

Этимология от латинизир. греч. *drepanum* — серп и *phykos* — водоросль.

Типовой вид — *D. spinaeformis* Goepfert, 1852; нижний девон Германии (Рейнская область).

Характеристика (рис. 14). Травянистые растения высотой до 0,5–1 м со стелющимися осями и поднимающимися от них прямостоячими дихотомически ветвящимися стеблями, покрытыми листьями, расположенными беспорядочно или по спирали. Листья прямые или серповидно изогнутые, с

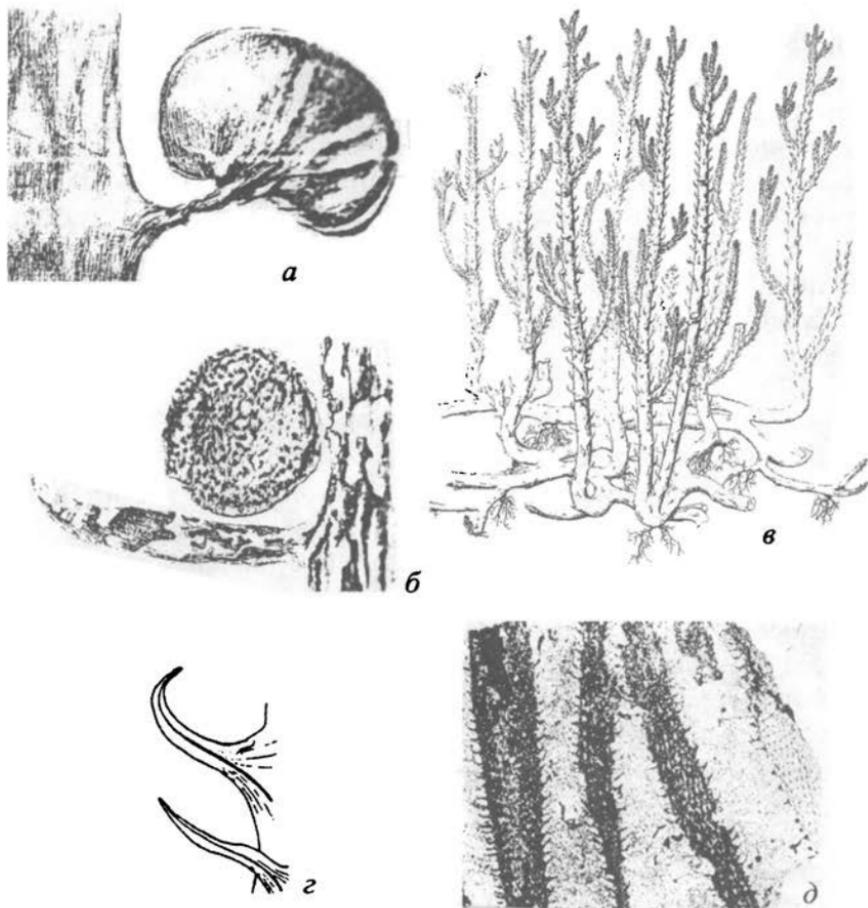


Рис. 14. Класс Lycoperodiopsida (D—Q).

Строение некоторых представителей рода *Drepanophycus*: *a—г* — *Drepanophycus spinaeformis* Goepfert: *a* — одиночный спорангий, прикрепленный к оси (Schweitzer, 1980), $\times 2,8$, *б* — одиночный спорангий, расположенный на верхней стороне листа (Kräusel, Weyland, 1935), $\times 2,8$, *в* — реконструкция растения (Schweitzer, 1980), $\times 0,18$, *г* — форма листьев и проводящий пучок листа (Kräusel, Weyland, 1935), $\times 2,8$; *a—г* — нижний девон Германии; *д* — *D. gaspianus* (Dawson) Stockmans: отпечатки облиственных осей (Grierson, Banks, 1963), средний девон США (шт. Нью-Йорк), $\times 0,5$

широким основанием треугольной формы и острой верхушкой. Листья имеют срединную жилку на всем их протяжении. После их опадения остаются гладкие округлые или ромбовидные листовые рубцы. Одиночные округлые, почковидные спорангии располагаются на верхней стороне листа в средней его части, на конце или ближе к основанию, прикрепляясь короткой ножкой. Отдельные спорангии также на коротких ножках располагаются между листьями. Споры округлой формы диаметром 25—45 мкм. Стерильные и фертильные листья имеют сходное строение. Проводящий пучок представлен только первичной ксилемой, от экзархной до мезархной. Различие протоксилемы и метаксилемы основано только на размерах. Трахеиды кольчатые и спиральные. Проводящий пучок в целом представляет собой тонкую протостелу, слабо или отчетливо лучеподобную лопастную (актиностела) с тенденцией расположения протоксилемы в вершинах лопастей.

Распространение. Ранний—поздний девон (франский век) Северной Америки, Европы и Азии.

Порядок *Protolepidodendrales*

Семейство *Protolepidodendraceae* W. Zimmermann, 1930

Род *Protolepidodendron* Krejčí (1880) Gothan ex H. Potonie, 1921

Этимология от латинизир. греч. *protos* — первый и родового названия *Lepidodendron*.

Типовой вид — *Protolepidodendron scharianum* (Krejčí, 1880; Kräusel et Weyland, 1929); средний девон Чешской Республики.

Характеристика (рис. 15). Травянистые растения высотой до 0,5 м с горизонтально стелющимися осями, от которых поднимаются вверх дихотомически разветвленные стебли, покрытые листьями, бифуркирующими от середины или на самом кончике. Листовая пластинка узкая, расширенная у основания, с проводящим пучком посередине. После опадения листьев остаются округлые, веретеновидные листовые рубцы. Спорангии одиночные, овальной формы, располагаются на верхней стороне листа. Стерильные и фертильные листья сходны. Строение спор неизвестно. Проводящий цилиндр — протостела, состоящая из сплошной первичной экзархной ксилемы с протоксилемой в зубчиках или выступах, число которых по окружности (на поперечном сечении)

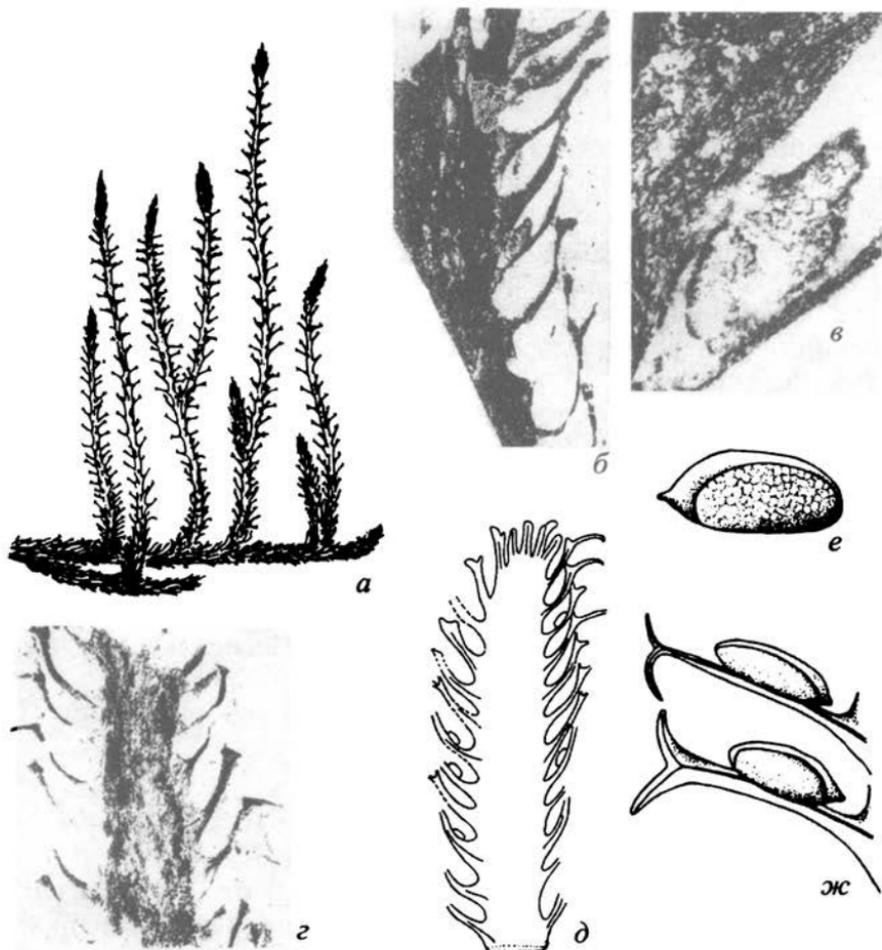


Рис. 15. Класс Lycopodiopsida (D—Q).

Строение рода *Protolepidodendron*: а—ж — *P. scharianum* (Krejčí) Kräusel et Weyland: а — реконструкция растения, $\times 0,23$, е — форма спорангия, $\times 10$; ж — положение одиночного спорангия на верхней стороне дихотомически ветвящегося спорофилла (а, е, ж — Kräusel, Weyland, 1932), $\times 5,7$ — средний девон Германии; б, в — положение одиночного спорангия на верхней стороне спорофилла (б — $\times 5,7$; в — $\times 28,6$); з — фрагмент отпечатка с бифуркирующими листьями, $\times 3,6$, д — верхушечная спороносная ось с одиночными спорангиями на спорофиллах, $\times 2,8$ (б—д — Юрина, 1969), средний девон Центрального Казахстана

достигает 16. Листовые следы отходят от протоксилемных выступов протостелы.

Распространение. Конец раннего девона—средний девон Америки, Европы и Азии.

Класс Элеутерофиллопсиды.

Classis Eleutherophyllopsida (cl. nov. S. Snigirevsky et O. Orlova, in press)

Общая характеристика. Растения травянистого облика, характеризующиеся следующими признаками.

1. Листья простые или раздваивающиеся на конце, располагающиеся псевдомутовчато.

2. Присутствуют листовые подушки.

3. Одиночные спорангии располагаются на верхней стороне листа. По форме спорофиллы не отличаются от стерильных листьев.

4. Растения равноспоровые.

5. Корневище членистое, междоузлия короткие.

Замечания. В данной работе мы условно включаем этот класс в отдел Лусородиофиты, так как первые четыре признака класса отвечают характеристике отдела Плауновидные, в то время как последний признак — членистое корневище — характерен для отдела Хвощевидные. Кроме того, неизвестно анатомическое строение этих растений. Не исключено, что такие растения могут относиться к новому отделу.

Геологическое распространение. Ранний карбон Европы и Китая.

Порядок Eleutherophyllales

Семейство Eleutherophyllaceae Kräusel et Weyland, 1949

Род *Eleutherophyllum* Stur, 1877

Этимология от латинизир. греч. — *euthygrammum* — линейка; и лат. *phyllum* — лист.

Типовой вид — *Equisetites mirabilis* Sternberg, 1820; нижний карбон (намюр "А") Польши (Walbrzych).

Характеристика (рис. 16). Тонкие, иногда дихотомически ветвящиеся, прямые или слегка изгибающиеся стебли травянистых



Рис. 16. Класс Eleutherophyllopsida (C₁). *Eleutherophyllum mirabilis* (Sternberg) Stur: безлистные стеблевые побеги, покрытые удлиненно-шестиугольными листовыми подушками, расположенными псевдомутовчато (Kvaček, Straková, 1997), нижний карбон (намюр "А") Польши, × 0,35

плауновидных. Стерильные листья треугольные в очертании, с одной простой жилкой, на отпечатках отчетливо прослеживаемой от центрального проводящего пучка до входа в лист. Спорофиллы узкие, простые или раздваивающиеся на верхушке, с широким и массивным основанием, с одной простой жилкой; несут один спорангий яйцевидно-овальной формы, прикрепленный на верхней стороне спорофиллоидов непосредственно у расширенного основания. Растение равноспоровое. Безлистные участки побегов покрыты удлиненно-шестиугольными или овальными листовыми подушками длиной до 2 мм, расположенными псевдомутовчато по 8–10 на половине побега. Корневище ползучее, его поверхность неровная, покрыта короткими ребрами, разделенными глубоко вдавленными бороздами, чередующимися в соседних “междоузлиях”. Внутреннее строение не известно.

Распространение. Ранний карбон Польши и Чешской Республики (намюр “А”), Бельгии, Болгарии, Голландии, Турции, Украины, Китая и России (визе).

Класс Изоэтопсиды.

Classis Isoëtopsida

Общая характеристика. Представители этого класса имеют следующие признаки.

1. Крупные вымершие деревья и деревца с отчетливым главным стеблем и современные травянистые растения.

2. Спорангии чаще всего собраны в стробилы, реже располагаются фертильными зонами.

3. Стробилы занимают боковое и верхушечное положение.

4. Почти все растения гетероспоровые.

5. Лигула присутствует.

Геологическое распространение. Появляются в позднем девоне, широко распространены в каменноугольном и пермском периодах, реже в мезозое, кайнозое и ныне (три современных рода).

Порядок Isoëtales

Семейство Isoëtaceae Reichenbach, 1828

Род *Isoëtes* Linnaeus, 1753

Этимология от латинизир. греч. *isos* — равный и *etos* — год (вечнозеленый).

Типовой вид — *I. lacustris* Linnaeus, 1753; современный.

Характеристика (рис. 17, е). Небольшие травянистые растения, у которых стебель сильно редуцированный (укороченный), т.е. видоизменен в запасующий орган — короткий и толстый сплюснутый сверху стебель, заканчивающийся в нижней части укороченными клубневидными подземными ризофорами, которые у взрослого растения часто разделены

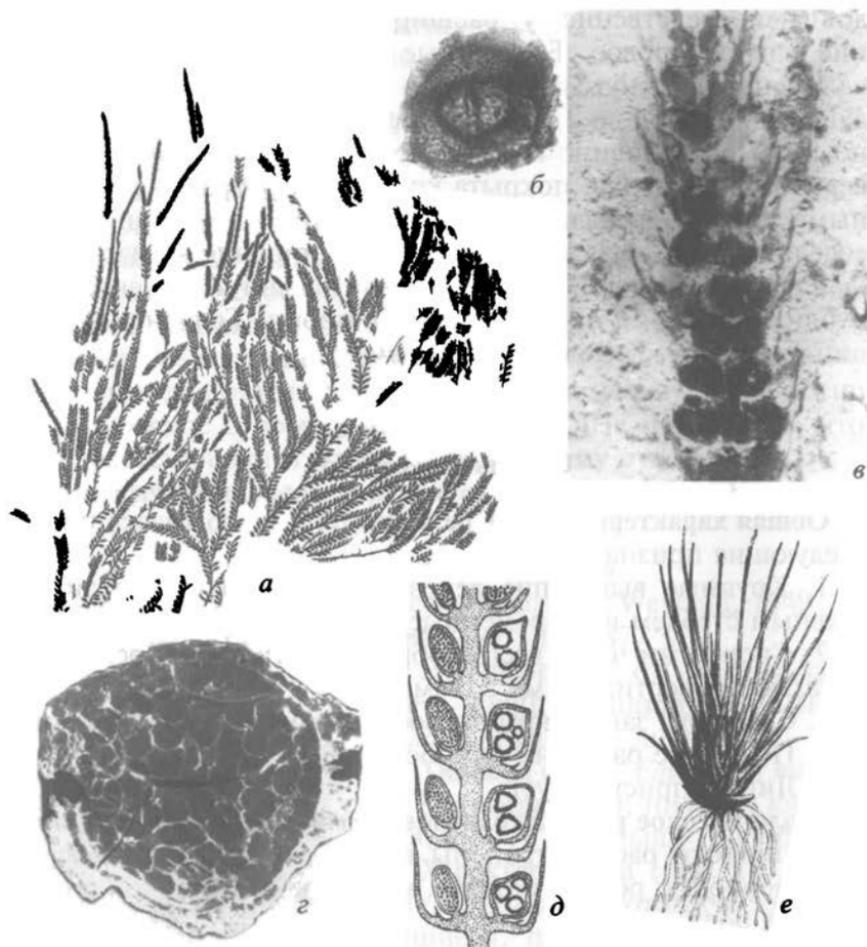


Рис. 17. Класс Isoëtopsida (D₃-Q).

Строение родов *Selaginella* и *Isoetes*: а — *Selaginella gutbieri* (Goepfert) Thomas: общий вид растения (Thomas, 1997), средний карбон (вестфал "D") Германии, $\times 0,42$; б, в — *Selaginella* cf. *gutbieri* (Goepfert) Thomas: б — микроспора, $\times 425$, в — верхняя часть стробила, $\times 6,9$, г — мегаспора (б-г — Bek et al., 2001), $\times 85$, б-г — средний карбон (вестфал "D") Чешской Республики; д — *S. kraussiana* Brongniart: продольный разрез стробила (Тахтаджян, 1956), современный, $\times 10$; е — *Isoetes lacustris* L.: общий вид современного растения (Zimmermann W., 1930), $\times 0,5$

на две-четыре лопасти. Листья из-за крайнего укорочения стебля отсутствуют, сохранились только спорофиллы, которые и выполняют функцию фотосинтеза. Сидячий стробил тоже видоизменен. Ось стробила сильно укорочена и уплощена сверху, несет розетку спирально расположенных небольших шиловидных спорофиллов. Каждый спорофилл несет один большой округло-эллиптический спорангий, расположенный между его основанием и лигулой. Мегаспоры трехлучевые, микроспоры однолучевые. Проводящий цилиндр оси — гаплостела.

Распространение. Мел Евразии — современность (Северное полушарие).

Порядок *Selaginellales*

Семейство *Selaginellaceae* Milde, 1865

Род *Selaginella* Beauvois, 1805

Этимология от родового названия рода *Selago* и добавления уменьшительного суффикса.

Типовой вид — *Lycopodium selago* Linnaeus, 1753; современный.

Характеристика (см. рис. 17, *a—d*). От небольших (5–10 см) до сравнительно крупных (2–3 м) ползучих, лазающих и вьющихся растений, у которых стебель ветвится дихотомически, причем обычно из-за сильного развития одной ветви вильчатое ветвление переходит в дихоподиальное, а иногда и в псевдомоноподиальное. Стебель покрыт однослойной эпидермой, лишенной устьиц. Стела от протостелы до сифоностелы. Ксилема экзархная. Листья у одних видов одинаковые, мелкие, располагаются по спирали, у других разные и отходят от стебля супротивно или в четырех продольных рядах, т.е. два ряда относительно крупных боковых и два ряда мелких верхних листьев. Устьица обычно только на нижней стороне листа, а на верхней поверхности около его основания имеется небольшой погруженный в ямочку язычок (лигула). Стробилы располагаются на верхушках ветвей, спорофиллы — плотно спирально на оси стробила. У большинства видов мега- и микроспорофиллы находятся в одном и том же стробиле, причем первые обычно в нижней части, а вторые — в верхней. Спорангии почковидные или обратно-яйцевидные, на коротких ножках. Микроспоры мелкие с явно выраженными трехлучевыми тетрадными рубцами и

точечной скульптурой. Мегаспоры средних размеров, трехлучевые, с сетчатой скульптурой.

Замечания. Данный род насчитывает около 700 видов (Тахтаджян, 1956) и в нем выделяются несколько подродов, для палеоботаников особенно интересен подрод *Hexaphyllum* Thomas (2005), представленный четырьмя среднекаменноугольными видами.

Распространение. Средний карбон (вестфал "D" Чешской Республики и Германии) — современность повсеместно.

Порядок *Lepidodendrales*

Семейство *Lepidodendraceae* Endlicher, 1836

Род *Lepidodendron* Sternberg, 1820

Этимология от латинизир. греч. *lepidos* — чешуя и *dendron* — дерево.

Типовой вид — *L. dichotomum* Sternberg, 1820; средний карбон (Bolsovian) Чешской Республики (Radnice, Bohemia).

Характеристика (рис. 18, з—ж). Дихотомически ветвящиеся стволы высотой до 45 м с поперечником 2 м у основания, концы веток облиственны, ниже на наружной поверхности по правильной спирали находятся листовые подушки, четырехугольные, вертикально вытянутые по форме, различного очертания и размеров. Листья многочисленные, линейно-ланцетовидные, длиной до 1 м, с единственной центральной жилкой, от которой по обе стороны располагаются устьичные полосы, иногда погруженные в желобки. От листьев на листовой подушке оставался листовой рубец, состоящий из центрального рубчика проводящего пучка, по сторонам которого находились два боковые — парихны. Непосредственно над листовым рубцом располагается лигульная ямка. Листовая подушка иногда разделяется продольным срединным килем. Под листовым рубцом в правой и левой частях листовой подушки могут присутствовать округлые следы от выходов тяжей аэренхимы. Поверхность вокруг листовых подушек часто окружена продольными толсто- или тонкоморщинистыми полосами. В толстых стволах располагалась сифоностела, в тонких ветках — протостела. Основная часть ствола представлена многослойной корой, пронизанной проводящими пучками, идущими в листья и сопровождаемыми тяжами воздухоносной ткани.

Замечания. Изолированные стерильные листья рода *Lepidodendron* описаны под названием *Lepidophylloides* Snigirevska-

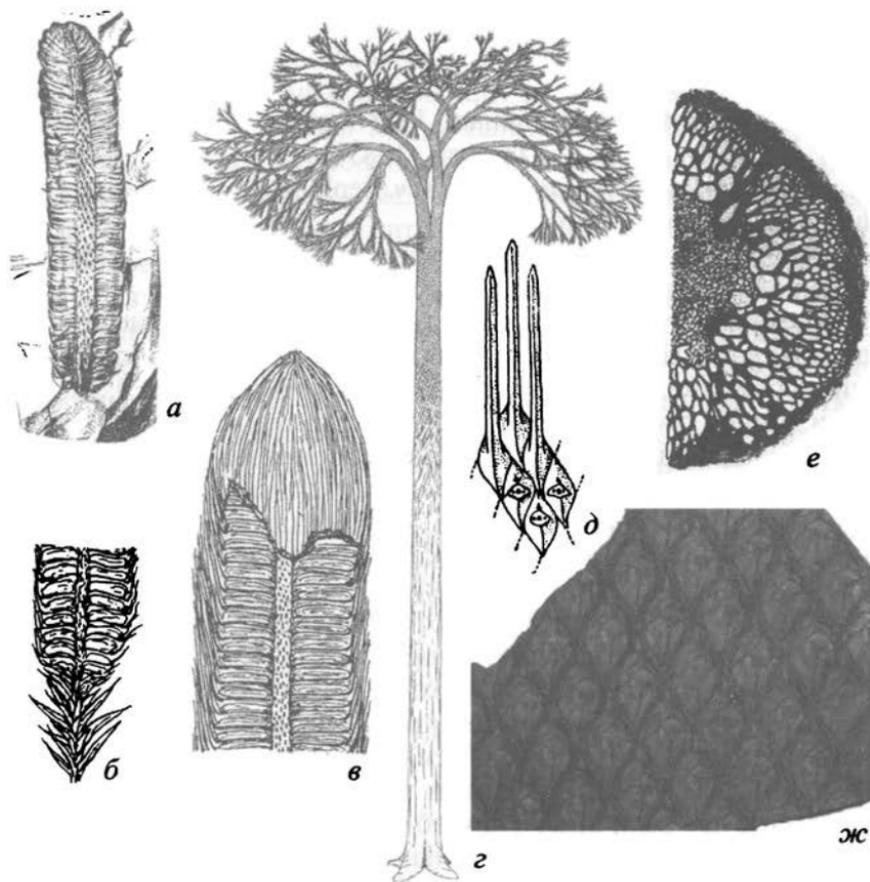


Рис. 18. Класс Isoëtopsida (D₃-Q).

Строение родов *Lepidodendron* и *Lepidostrobus*: *a* — *Lepidostrobus* sp.: общий вид стробила (Brongniart, 1837), карбон Европы, $\times 0,5$; *б* — *L. lycopoditis* Feistmantel: строение нижней части стробила (Němejc, 1963), средний карбон (вестфал) Чешской Республики, $\times 0,7$; *в* — *L. obovatus* (Renier) Němejc: верхняя часть стробила (Němejc, 1963), средний карбон (вестфал) Чешской Республики, $\times 0,7$; *з*, *д* — *Lepidodendron* sp.: *з* — реконструкция формы роста (Eggert, 1961), уменьш. в 103 раза, *д* — схема строения коры — в верхней части три прикрепленных к стеблю листа, в нижней — три листовых рубца, оставшиеся от опавших листьев (Криштофович, 1957); *е* — *L. hickii* Watson: часть поперечного сечения стелы (Williamson, 1889), средний—верхний карбон Европы, $\times 18$; *ж* — *L. aculeatum* Sternberg: строение коры, средний карбон Чешской Республики, $\times 0,5$

уа, фертильные — *Lepidostrophylloides* Hiermer, корнеподобные образования — *Stigmaria* Brongniart. Фруктификации рода *Lepidodendron* обычно представлены терминальными стробилами рода *Lepidostrobus* (Brongniart) emend. Brack-Hanes et Thomas.

Распространение. Каменноугольные отложения Европы, Северной Америки, Азии и Австралии; ранняя пермь Китая.

Род *Lepidostrobus* Brongniart, 1828 emend. Brack-Hanes et Thomas, 1983

Этимология от латинизир. греч. *lepidos* — чешуя и *strobilus* — шишка хвойного дерева.

Типовой вид — *L. ornatus* Brongniart, 1828; верхний карбон Великобритании (графство Дербишир).

Характеристика (см. рис. 18, а—в; 23). Генеративные органы древовидных лепидодендроновых представлены терминальными стробилами цилиндрической формы диаметром от 0,5 до 7,5 см и длиной от 1 до 50 см. Стробил состоит из оси, на которой сидят спорофиллы, расположенные спирально. Фертильная часть спорофилла располагается в горизонтальной плоскости почти под прямым углом к оси, стерильная его часть свободно направлена вверх почти параллельно оси. Стерильные части спорофиллов ланцетовидной или линейно-ланцетовидной формы в нижней части имеют щитовидное расширение и перекрывают вышележащие спорофиллы, создавая надежную защиту для спорангиев. На верхней поверхности фертильной части спорофилла в его самой широкой части находится спорангий с неизвестным строением спор либо микроспорангиатный. Микроспоры в спорангии многочисленные, сильно изменчивые по величине, округло-треугольные, с трехлучевым тетрадным рубцом, по формальной классификации, относящиеся к роду *Lycospora* (Schopf, Wilson et Bentall) Somers, 1972. Внутренняя структура оси стробилов как прото-, так и сифоностелическая с экзархной ксилемой, с лестничной поровостью трахеид метаксилемы и спиральной — протоксилемы.

Распространение. Каменноугольные отложения Европы и Северной Америки.

Семейство *Diaphorodendraceae* DiMichele et Bateman, 1992

Род *Diaphorodendron* DiMichele, emend. DiMichele et Bateman, 1992

Этимология от латинизир. греч. *diaphoros* — отличный и *dendron* — дерево.

Типовой вид — *Lepidodendron vasculare* Binney, 1862; средний карбон (вестфал “А”) Ланкашира (Англия).

Характеристика (рис. 19, а, д; 23). Древовидные плауновидные с редко ветвящейся верхушкой ствола. Боковые вет-

ви отходят от ствола поочередно. Листовые подушки более высокие, чем широкие, с отчетливым листовым рубцом. Ранний и поздний кили с одной или несколькими складками. Присутствуют парихны. Лигульная ямка неглубокая, узкая, вертикально ориентирована. Лигула маленькая, овальная. Проводящий цилиндр — медуллированная протостела. Сердцевина местами паренхиматозная. Протоксилема экзархная. Сердцевинные лучи гомогенные. Кора трехзонная. Внутренняя кора — из компактной бочковидной паренхимы. Средняя кора состоит из тонкостенной паренхимы. Наружная кора — целиком из гомогенных, удлинённых, толстостенных клеток паренхимы, участки с более тонкостенными клетками, окружающие листовые следы, дают слабое радиальное чередование толсто- и тонкостенных клеточных участков в наружной коре.

Замечания. Стебли встречаются совместно со стробилами *Achlamydocarpon varius* (Baxter) Taylor et Brack-Hanes. Корнеподобные образования представлены родом *Stigmaria*.

Распространение. Средний карбон (вестфал “A–D”) Великобритании, Бельгии, Германии и США.

Род *Synchysidendron* DiMichele et Bateman, 1992

Этимология от латинизир. греч. *synchysis* — ошибка (означает ранее ошибочное положение видов этого рода в родах *Lepidodendron* и *Diaphorodendron*); *dendron* — дерево.

Типовой вид — *S. resinosum* DiMichele et Bateman, 1992; средний карбон (вестфал “D”) США (окрестности г. Харисбург).

Характеристика (рис. 19, б, г, ж; 23). Древовидные плауновидные с часто ветвящейся кроной. Листовые подушки небольшие, в виде ромба, высота которого немного больше ширины. Листовой рубец и парихны отчетливые. Нижний киль с несколькими складками, поздний киль простой. Лигульная ямка глубокая, в форме луковицы. Лигула яйцевидная. Проводящий цилиндр — сифоностела. Сердцевина целиком паренхиматозная. Протоксилема экзархная. В крупных осях первичная ксилема разделена на отдельные глубокие паренхиматозные клинья. Сердцевинные лучи гетерогенные. Кора трехзонная.

Замечания. Стебли встречаются совместно со стробилами *Achlamydocarpon varius* (Baxter) Taylor et Brack-Hanes.

Распространение. Средний карбон (вестфал “C–D”) США.

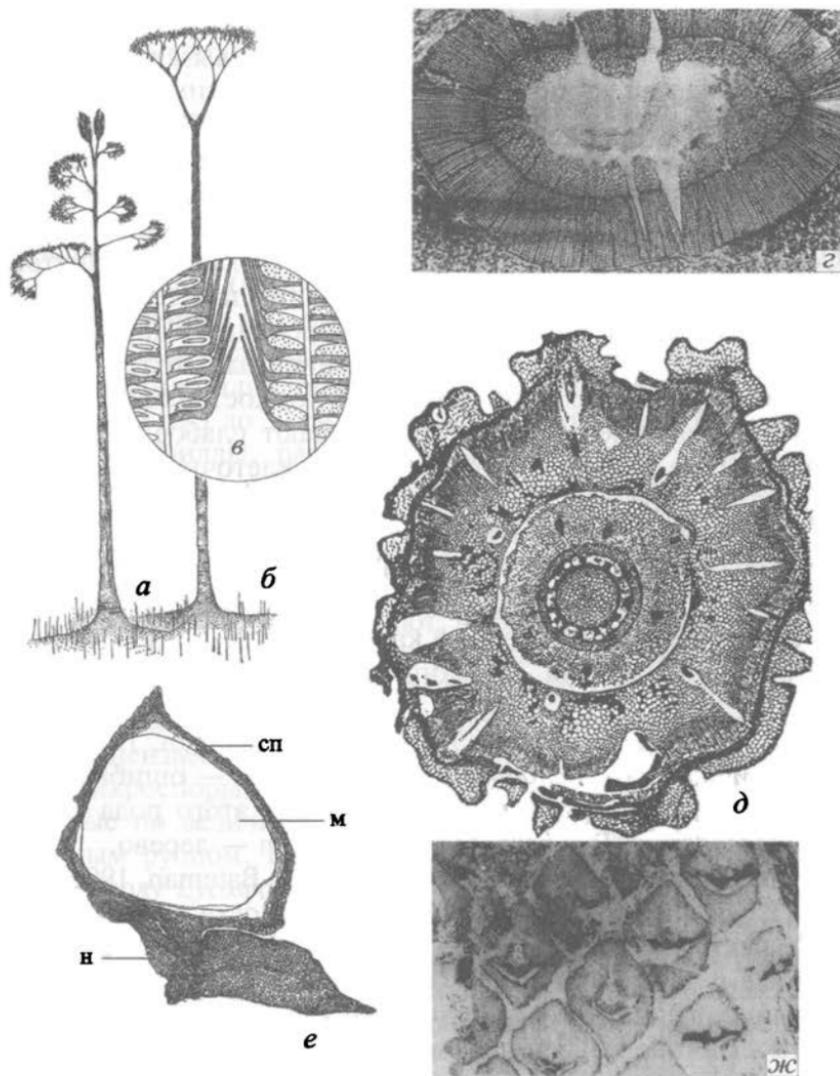


Рис. 19. Класс Isoëtopsida (D₃-Q).

Строение родов *Diaphorodendron*, *Synchysidendron* и *Achlamydocarpon*: *a* — *Diaphorodendron scleroticum* (Pannell) DiMichele: реконструкция формы роста, средний карбон (вестфал "D") США, уменьш. в 200 раз; *б*, *г* — *Synchysidendron dicentricum* (C. Felix) DiMichele et Bateman: *б* — реконструкция общего облика растения, уменьш. в 200 раз, *г* — поперечный срез стелы, средний карбон США, $\times 3,3$; *в* — *Achlamydocarpon varius* (Waxter) Taylor et Brack-Hanes emend. Leisman et Phillips: схема строения микроспорангиатного (справа) и мегаспорангиатного (слева) стробила, $\times 4,7$; *д* — *Diaphorodendron vasculare* (Binney) DiMichele: поперечное сечение ствола (Scott D., 1920), средний карбон (вестфал "C-D") Англии, $\times 4,7$; *е* — *Achlamydocarpon takhtajanianum* (Snigirevskaya) Schumacher-Lambry: поперечный срез через мегаспорангий с одной функциональной мегаспорой

Род *Achlamydocarpon* Schumacher-Lambry, 1966

Этимология от *лат.* *chlamydatus* — одетый в плащ и *латинизир. греч.* *karpos* — плод.

Типовой вид — *A. belgicum* Schumacher-Lambry, 1966; карбон Бельгии.

Характеристика (рис. 19, в, е). *Моноспорангиатные* (=однополые) стробилы древовидных лепидодендроновых рода *Dia-phorodendron* и *Synchysidendron* без *интегумента* (=покрова). В каждой мегаспорангии находится одна *фертильная* (=зрелая) мегаспора типа *Cystosporites* и три *абортивных* (=неразвитых) мегаспоры. Спорофилл отделяется вместе со своим спорангием (с функциональной мегаспорой). Ось с тонкой экзархной протостелой или сифоностелой, внутренняя кора с малым количеством паренхимы, строение средней неизвестно, наружная волокнистая кора сливается с основаниями спирально расположенных спорофиллов. Микроспорангиатные стробилы с многочисленными микроспорами типа *Carpasporites* и *Granisporites*.

Распространение. Ранний карбон Великобритании; средний—поздний карбон США, Великобритании, Бельгии и Украины (Донбасс).

Семейство *Flemingitaceae* Thomas et Brack-Hanes, 1984

Род *Flemingites* Carruthers, 1865 emend. Brack-Hanes et Thomas, 1983

Этимология в честь профессора Флеминга (Fleming), учителя доктора У. Каррутерса (W. Carruthers).

Типовой вид — *F. gracilis* Carruthers, 1865; верхний карбон Великобритании (Ланкашир, Шотландия).

Характеристика (рис. 20, а—д; 23). *Биспорангиатные* (=обоеполые) стробилы небольших древовидных лепидодендроновых рода *Paralycopodites* (=Anabathra). Спорофиллы располагаются по спирали на оси стробила. В апикальной части стробила находятся микроспорангии, в базальной — мегаспорангии. На контакте стерильной и фертильной частей спорофилла к его верхней поверхности прикрепляется сильно вытянутый в радиальном направлении спорангий, располагающийся на ножке. Стерильная часть спорофил-

(Снигиревская, 1964), средний карбон Украины (Донбасс), × 12; ж — *Synchysidendron resinsum* DiMichele et Bateman: строение коры (а—г, ж — DiMichele, Bateman, 1992), × 2.

Условные обозначения: сп — мегаспорангий, м — мегаспора, н — ножка

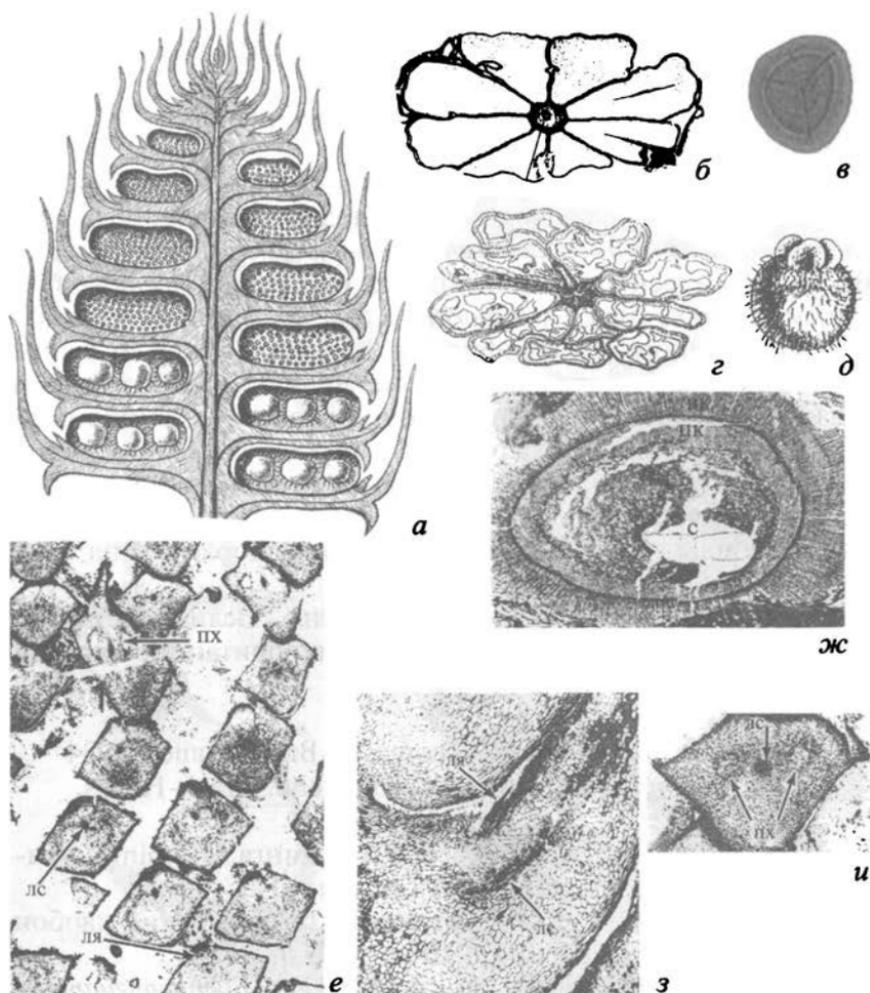


Рис. 20. Класс Isoëtopsida (D₃-Q).

Строение родов *Flemingites* и *Paralycosporodites*: а — *Flemingites* sp.: схема строения гетероспорового стробила — в его верхней части находятся микроспорангии, в нижней — мегаспорангии (Zimmermann W., 1930); б, г, д — *F. scottii* (Jongmans) Враск-Hanes et Thomas: поперечный срез через микроспорангий (б) и мегаспорангий (г), $\times 3,7$, д — мегаспора из мегаспорангия, $\times 16$ (б, г, д — Scott D., 1900); в — *Lycospora pusilla* (Ibr.) Som.: микроспора из микроспорангиев родов *Flemingites* и *Lepidostrobus*, нижний карбон Новгородской области, $\times 920$; е—з — *Paralycosporodites brevifolius* (Williamson) DiMichele: е — косотангентальный срез, на котором видны основания листьев, $\times 2,8$, ж — поперечное сечение стелы, $\times 1,6$, з — продольный срез через основание листа, $\times 15$; и — тангентальный срез через основание листа (е—и — DiMichele, 1980), $\times 7,5$, е—и — средний карбон (вестфал) США.

Условные обозначения: лс — листовый след, ля — лигулярная ямка, пх — парихны, с — сердцевина, пк — первичная ксилема, вк — вторичная ксилема

ла (=боковая ламина) расширяется под спорангием. Между дистальным концом спорангия и загнутой вверх стерильной частью спорофилла находится лигула. Ножка спорофилла представляет собой особый радиально вытянутый в длину спорангия тяж, на конце переходящий в направленную вверх стерильную часть спорофилла и загнутую вниз пятку. В каждой мегаспорангии 10 мегаспор и более типа *Lagenicula* и *Lagenioisporites*. Внутри микроспорангиев находятся микроспоры рода *Lycospora*. Ось стробила с экзархным сосудистым пучком, окруженным коровыми зонами.

Распространение. Карбон Англии, Германии, Франции, Чешской Республики, Украины (Донбасс), России (Московская синеклиза) и США.

Род *Paralycopodites* Morey et Morey emend.

DiMichele, 1980

Этимология от *лат.* para — около, близкий и *Lycopodites* — родовое название растения.

Типовой вид — *Paralycopodites minutissimus* Morey et Morey, 1977; средний карбон США (Иллинойс).

Характеристика (рис. 20, e—u; 23). Древовидные плауновидные со столбообразным редко дихотомирующим стволом, на котором располагались опадающие боковые ветки. Короткие листья прикреплялись к ромбическим листовым подушкам. Лигульная ямка относительно неглубокая, расположена адаксиально. Проводящий цилиндр — сифоностела, за исключением протостелы основания стебля и терминальных осей. Сердцевина гомогенная, паренхиматозная. Вторичная ксилема присутствует в некоторых частях оси. Кора трехзона: наружная кора гомогенная, состоящая из толстостенных клеток, слегка вертикально удлинённых.

Распространение. Карбон Европы и Северной Америки.

Семейство *Lepidocarpaceae* Hirmer, 1927

Род *Lepidofloyos* Sternberg, 1825

Этимология от *латинизир. греч.* lepidos — чешуя и floios — кора.

Типовой вид — *Lepidodendron laricinum* Sternberg, 1825; верхний карбон Чешской Республики (Bohemia, Svinna).

Характеристика (рис. 21, a—z; 23). Стволы редко ветвящихся древовидных плауновидных, высотой достигавших 35 м. Листовые подушки вытянуты горизонтально, листовой рубец располагается в нижней части листовой подушки. Сте-

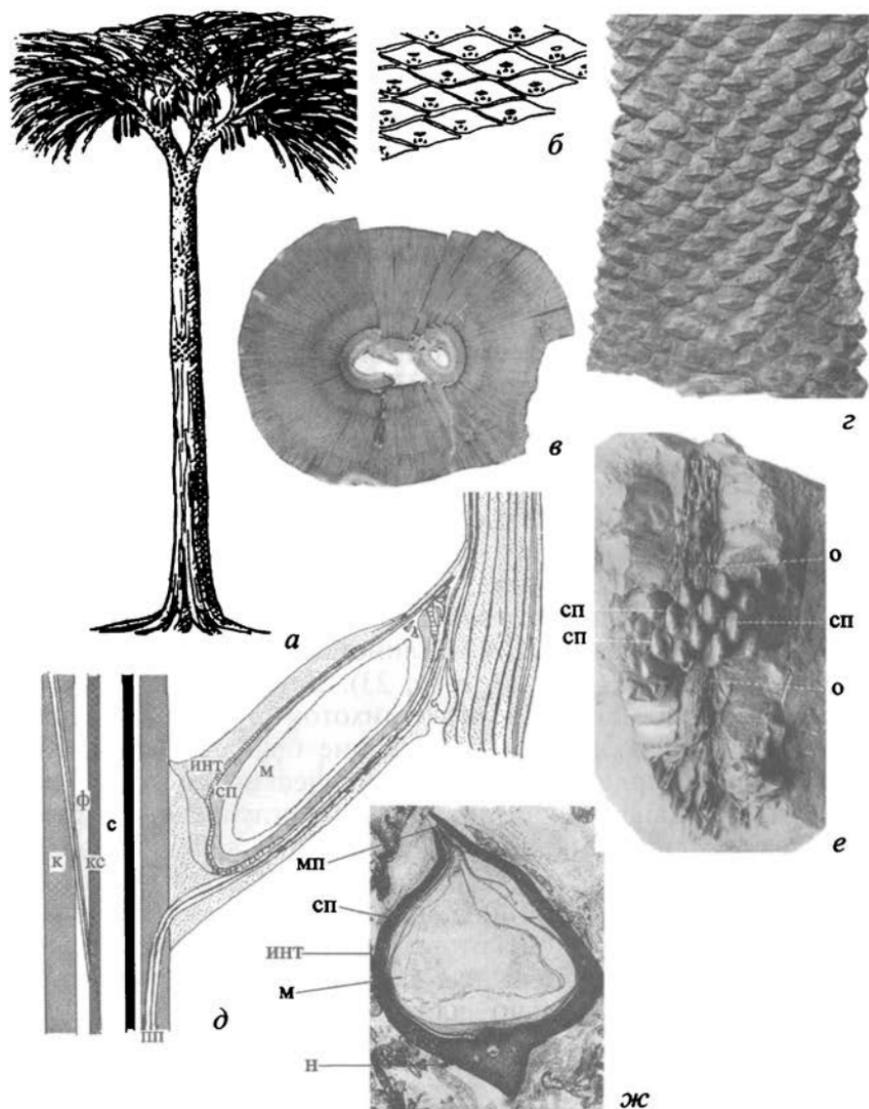


Рис. 21. Класс Isoëtopsida (D_3-Q).

Строение родов *Lepidoflooyos* и *Lepidocarpon*: *a*, *б* — *Lepidoflooyos* sp.: *a* — реконструкция формы роста (Němejc, 1963), уменьш. в 140 раз, *б* — схема взаиморасположения листовых подушек (Scott D., 1920), средний карбон Англии; *в* — *L. kansanus* (Felix) Eggert: поперечное сечение стелы (Eggert, 1961), средний карбон США, $\times 0,5$; *г* — *L. scotticus* Kidston: строение коры (Boureau, 1967), нижний карбон Шотландии, $\times 0,5$; *д* — *Lepidocarpon palmerensis* Leisman et Spohn: продольный срез через мегаспорангий (Leisman, Spohn, 1962), средний—верхний карбон США (Канзас), $\times 2,3$; *е* — *L. westphalicum* Kidston: общий вид стробила; *ж* — *Lepidocarpon* sp.: поперечный срез мегаспорангия (*е*, *ж* — Zimmermann W., 1930), $\times 4,6$, *е*, *ж* — средний—верхний карбон Англии.

ла сифоностелическая с очень крупными трахеидами. Протоксилема в виде сетки из тонких анастомозирующих тяжей. Вторичная ксилема представлена клетками неправильной формы. Внутренняя кора окружена узкой перидермой, за которой находится наружная кора. Узкие протостелические ветви отходят от главной стелы, представлены снаружи двумя вертикальными рядами рубцов.

Замечания. Подземные части растения характеризуются крупными стигмариями. Мегастробилы относятся к роду *Lepidocarpon*.

Распространение. Ранний карбон Великобритании, Украины (Львовская впадина); средний—поздний карбон Бельгии, Чешской Республики, Польши, Голландии, Великобритании, Франции, Украины (Донбасс) и США.

Род *Lepidocarpon* Scott, 1900

Этимология от латинизир. греч. *lepidos* — чешуя и *karpos* — плод.

Типовой вид — *L. wildianum* Scott, 1901; нижний карбон (Calcareous Sandstone) Шотландии (Burntisland).

Характеристика (рис. 21, д—ж; 23). Однополые стробилы лепидодендроновых рода *Lepidofloyos*, характеризующиеся наличием интегумента, возникающего в результате разрастания боковых лопастей фертильной части спорофилла и служащие для защиты развивающегося внутри спорангия женского гаметофита. Центральная ось несет сложно устроенные спорофиллы, выходящие из оси стробила. Мегаспорангии прикреплены к их адаксиальной поверхности. В мегаспорангии развивается мегаспоровая тетрада, в которой три мегаспоры abortивные и лишь одна фертильная мегаспора типа *Cystosporites*. Она прорастала прямо в спорангии, который заключен в интегумент. Все это образование отпадало от стробила как единое целое и в биологическом отношении было аналогично семязачатку.

Замечание. Из-за широкого распространения остатков этого рода в позднекаменноугольных болотах предполагается, что он мог прорасти в воде и концентрироваться вдоль границ водоемов.

Распространение. Ранний карбон Великобритании; средний—поздний карбон Франции, Чешской Республики, Великобритании и США.

Условные обозначения: сп — мегаспорангий, м — мегаспора, инт — интегумент, о — ось, мп — микропиле, с — сердцевина, к — кора, кс — ксилема, ф — флоэма, пп — проводящий пучок

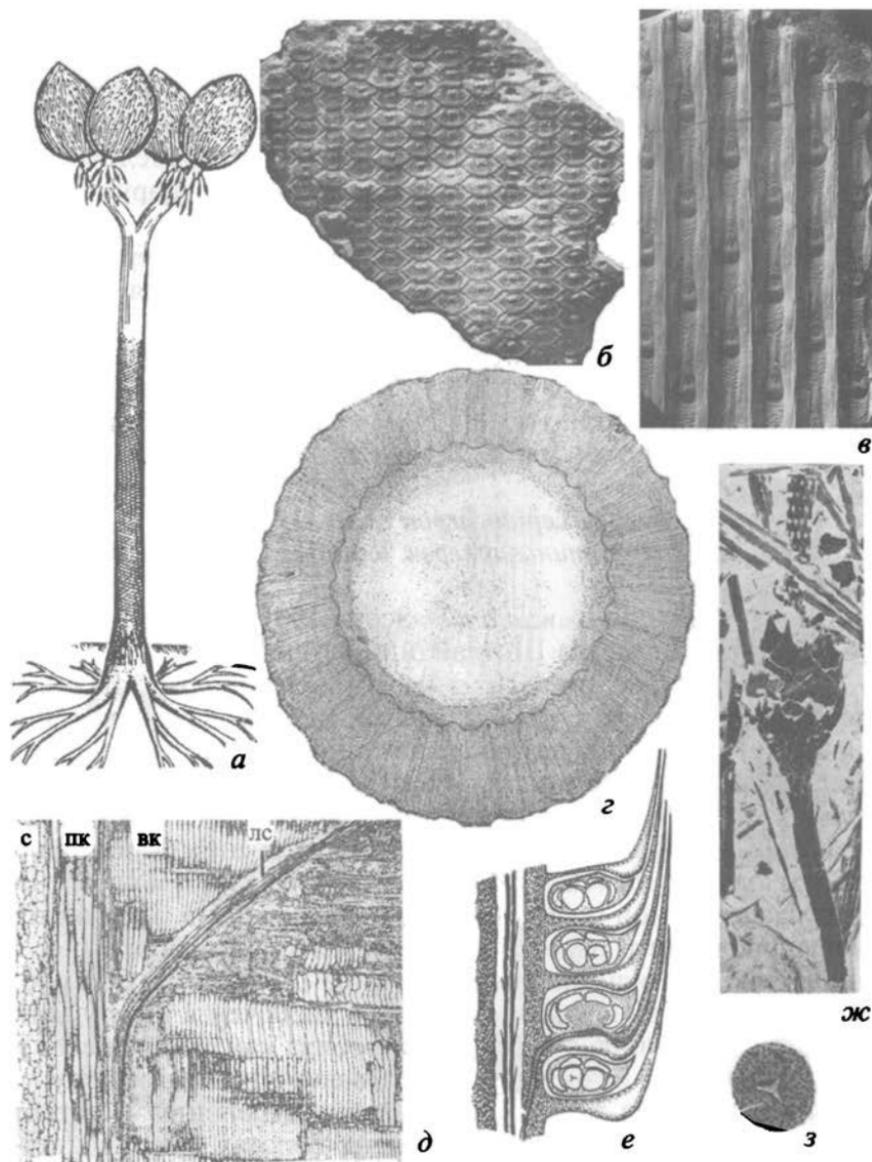


Рис. 22. Класс Isoëtopsida (D_3-Q).

Особенности строения некоторых представителей сем. Sigillariostrobaseae на примере родов *Sigillaria*, *Sigillariostrobus* и *Mazocarpon*: *a* — *Sigillaria elegans* Brongniart: реконструкция растения с ветвящейся кроной (Hirmer, 1927), карбон Европы, уменьш. примерно в 100 раз; *б* — *S. ichthyolepis* (Presl) Corda: строение коры подрода *Subsigillaria*, морфологического типа *Clathraria* (Boureau, 1967), средний карбон (вестфал "С") Англии, $\times 0,5$; *в* — *Sigillaria rugosa* Brongniart: строение коры "ребристых" (подрод *Eusigillaria*) сигиллярий (Boureau, 1967), средний карбон (вестфал "В") Англии, $\times 0,4$; *г*, *д* — *Sigillaria approximata* Fontaine et White: *г* —

Семейство Sigillariostrobaeae Thomas et Brack-Hanes, 1984

Род *Sigillaria* Brongniart, 1822

Этимология от лат. sigillatus — печаточный.

Типовой вид — *S. scutellata* Brongniart, 1822; карбон Франции.

Характеристика (рис. 22 а-д; 23). Древовидные плауновидные с неветвящимся или редко ветвящимся стволом и с продольно-ребристой или гладкой корой, покрытой листовыми рубцами шестиугольной или округло-овальной формы. Кора между рубцами гладкая или поперечно-ребристая. Рубцы располагаются вертикальными рядами на продольных ребрах ствола. Внутри каждого листового рубца находятся три рубчика: центральный — выход проводящего пучка, и два боковых — парихны. Листья тонкие, заостренные. По морфологии листовых рубцов и типу расположения их на коре обычно выделяются два подрода: *Eusigillaria* (стебли ребристые; листовые рубцы округлые) и *Subsigillaria* (стебли гладкие, без ребер; листовые рубцы шестиугольные). Корневые образования (*Stigmariopsis*, *Stigmaria*) близки по внешней морфологии с таковыми рода *Lepidodendron*, но в отличие от последних, более мелкие и компактные. Кроме этого, они отличаются от лепидодендроновых стигмарий по внутреннему строению (Eggert, 1972). Проводящий цилиндр сигиллярии представлен сифоностелой. Ксилема экзархная. Метаксилема в виде непрерывного цилиндра из лестничных трахеид. По направлению к верхушке растения объем первичной ксилемы увеличивается при постепенном уменьшении вторичной ксилемы.

Замечание. Сигиллярии продуцировали однополые стробилы (отдельно микроспорангиатные и мегаспорангиатные), относящиеся к роду *Mazocarpon* (= *Sigillariostrobus*), которые прикреплялись к стволам и ветвям несколько ниже листьев (см. рис. 22, е-з).

Распространение. Ранний карбон (серпуховской век) Англии, Украины (Львовская впадина), Германии, Польши; средний—поздний карбон—пермь повсеместно в Евразийской и Катазиатской фитогеографических областях.

поперечный срез стелы, $\times 1,9$, δ — продольный срез, на котором виден выход листового следа (z, δ — Delevogyas, 1957), $\times 6,7$, z, δ — средний—верхний карбон США (Иллинойс); e — *Mazocarpon shoreense* Benson: схема строения нижней части стробила, $\times 2,4$; $ж, z$ — *Sigillariostrobus rhombibracteatus* Kidston: $ж$ — общий вид стробила, $\times 0,7$, z — мегаспора *Tuberculatisporites mammillarius* из мегаспорангия стробила *Sigillariostrobus* ($e, ж, z$ — Voureau, 1967), $\times 6$, средний (вестфал "В") карбон Англии

Семейство	Стебель	Реконструкция	Органы размножения
Lep	Lepidodendron		 Lepidostrobus
Dia	Diaphorodendron Synchysidendron		 Achlamidocarpon
Flet	Paralycopodites		 Flemingites
Lep	Lepidofloyos		 Lepidocarpon
Sigi	Sigillaria		 Sigillariostrobus

Рис. 23. Класс Isoëtopsida (D₃–Q). Соотношение морфологических родов (стебель—орган размножения) у позднепалеозойских древовидных плауновидных порядка Lepidodendrales

Incertae sedis

Род *Stigmaria* Brongniart, 1822

Этимология от латинизир. греч. stigma — клеймо.

Типовой вид — *Variolaria ficoides* Sternberg, 1820; средний карбон (Bolsovian) Чешской Республики (Radnice, Bohemia).

Характеристика (рис. 24). Особые корнеподобные образования древовидных лепидодендроновых с многократно

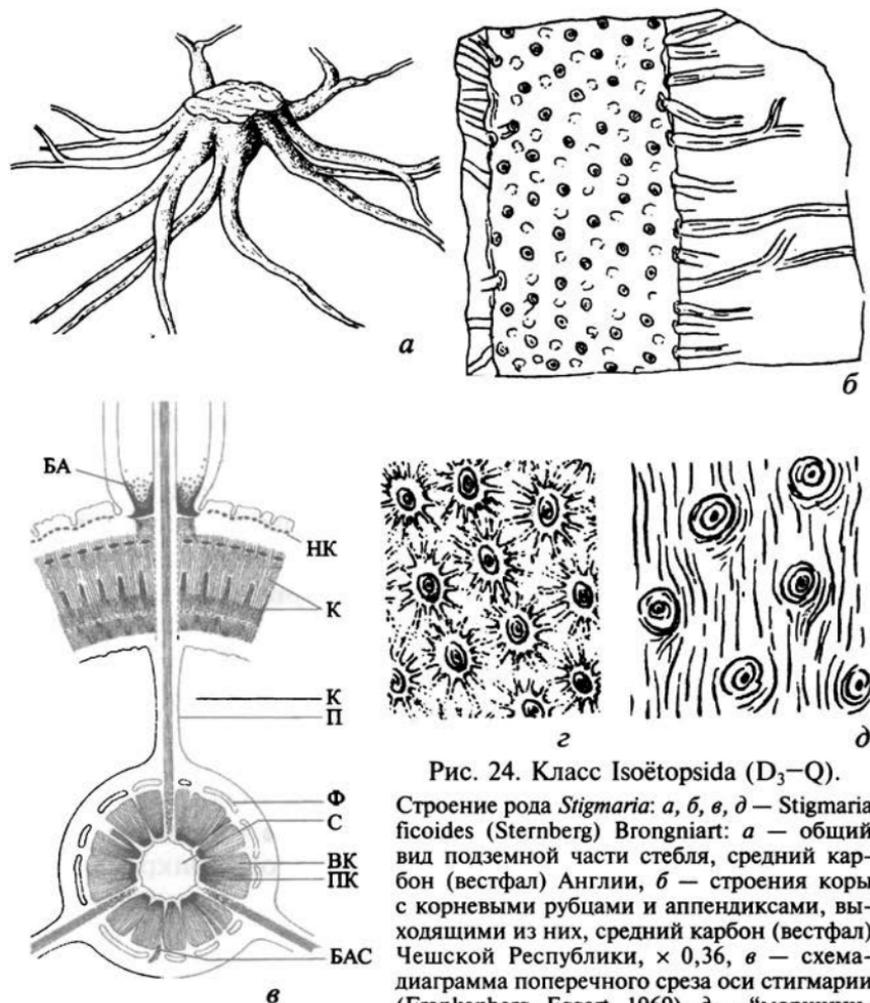


Рис. 24. Класс Isoëtopsida (D₃-Q).

Строение рода *Stigmaria*: а, б, в, д — *Stigmaria ficoides* (Sternberg) Brongniart: а — общий вид подземной части стебля, средний карбон (вестфал) Англии, б — строения коры с корневыми рубцами и аппендиксами, выходящими из них, средний карбон (вестфал) Чешской Республики, $\times 0,36$, в — схема-диаграмма поперечного среза оси стигмари (Frankenberg, Eggert, 1969), д — “морщинистый” рисунок коры; средний карбон (вестфал) Чешской Республики, $\times 0,5$; з — *S. stellata* Eichwald: “звездчатый” рисунок коры (а, б, з, д — Němejc, 1963), карбон Западной Германии, $\times 1$.

Условные обозначения: БА — зона выхода бокового аппендикса, НК — наружная кора, К — кора, П — оболочка паренхимы, Ф — флоэма, С — сердцевина, ПК — первичная ксилема, ВК — вторичная ксилема, БАС — след бокового аппендикса

дихотомическим ветвлением осей. Наружная поверхность покрыта округлыми рубцами, соответствующими местам прикрепления боковых аппендиксов. Обычно они располагаются по правильной спирали. В центре каждого рубца есть рубчик, отвечающий положению аппендиксного следа. Поверхность оси между рубцами осложнена различными морщинами, реже звездчатая и гладкая. Тонкая паренхиматозная (в центре полая) сердцевина окружена небольшим количеством первичной ксилемы, за которой (иногда без метаксилемы) лежит вторичная древесина, разделенная на радиальные клинья сердцевинными лучами. Флоэма имеет форму прерывистого кольца. Кора обычно трехзонная.

Распространение. Верхнедевонские (Россия), каменноугольные и пермские отложения повсеместно.

Род *Moscvoostrobus* Naugolnykh et O. Orlova, 2006

Этимология от г. Москва и *латинизир. греч.* strobilus — шишка.

Типовой вид — *M. mirabile* Naugolnykh et O. Orlova, 2006; нижний карбон (серпуховской ярус) России (Московская область).

Характеристика (рис. 25). Крупный сферический стробил плауновидного, занимающий боковое положение на ветвящемся побеге. Базальная часть стробила клиновидно-суженная, апикальная — округлая. Стерильные дистальные части спорофиллов крупные, ланцетовидные, с заостренной верхушкой. Края апикальной части спорофиллов с мелкими зубцами. Поверхность стерильных частей спорофиллов продольно-ребристая. Стробил гетероспоровый. Спорангии овоидной формы, располагаются в проксимальной части спорофиллов, прикрепляются адаксиально. Мегаспорангии содержат более одной тетрады мегаспор



Рис. 25. Класс Isoëtopsida (D₃–Q).
Реконструкция гетероспорового стробила *Moscvoostrobus mirabile* Naugolnykh et O. Orlova и микроспора *Lycospora* sp. из его спорангиев (Naugolnykh, Orlova, 2006), нижний карбон Московской области, × 0,3

Рис. 25. Класс Isoëtopsida (D₃–Q).

Реконструкция гетероспорового стробила *Moscvoostrobus mirabile* Naugolnykh et O. Orlova и микроспора *Lycospora* sp. из его спорангиев (Naugolnykh, Orlova, 2006), нижний карбон Московской области, × 0,3

Sublagenicula sp. Микроспорангии содержат микроспоры *Lycospora* sp. Мега- и микроспорангии располагаются на оси стробила незакономерно относительно друг друга.

Распространение. Ранний карбон (серпуховской век) России.

Порядок *Pleuromeiales*

Семейство *Pleuromeiaceae* Potonie, 1901

Род *Pleuromeia* Corda, 1852

Этимология от лат. *pleura* — легкое.

Типовой вид — *Sigillaria sternbergii* Münster, 1839; триас Германии (Магдебург, Саксония).

Характеристика (рис. 26, а—ж). Древовидное растение высотой до 2 м с неветвящимся стеблем. Ризофор небольшой, расчлененный на лопасти якорного типа с рубцами аппендиксов. Ширина стебля до 20 см. Листовые подушки отсутствуют, листовые рубцы в сечении обратно-треугольные или сердцевидные с поперечной “перетяжкой”. Форма стерильных листьев от треугольной до игловидной. Стробилы цилиндрические или овальные, терминальные. Спорофиллы копьевидные, округлые или яйцевидные, располагаются на оси по спирали. Спорангии овальной или яйцевидной формы располагаются в особых углублениях или свободно лежат на верхней стороне спорофилла. Микроспоры (15–35 мкм), бобовидные или сфероидальные, каватные однолучевые или трехлучевые с зернистой или шиповатой экзиной. Мегаспоры (300–1120 мкм), от округлых до треугольных с трехлучевой щелью разверзания, гладкие.

Распространение. Ранний—средний триас Евразии, Японии и Австралии.

Род *Viatcheslavia* Zalessky, 1936

Этимология от имени Вячеслав и в честь сына М.Д. Залесского.

Типовой вид — *V. vorcutensis* Zalessky; верхняя пермь Приуралья.

Характеристика (рис. 26, з—к). Древовидные неветвящиеся гетероспоровые плауновидные высотой до 3–4 м. На оси располагались округлые в очертании листовые подушки, которые формировали циклически повторяющиеся зоны. Первый тип зон состоял из широко расставленных друг от друга относительно маленьких листовых подушек, на кото-

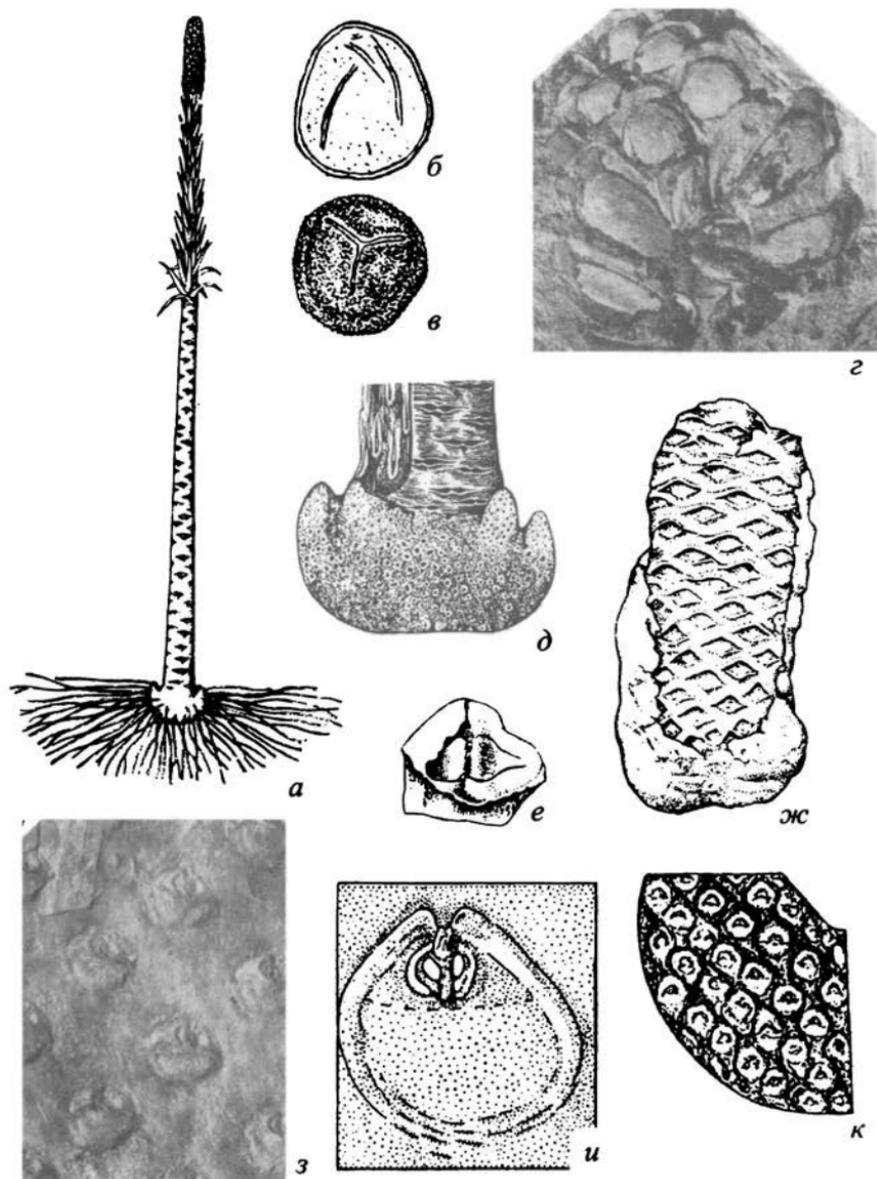


Рис. 26. Класс Isoëtopsida (D₃-Q).

Строение родов *Pleuromeia* и *Viacheslavia*: а — *Pleuromeia sternbergii* (Münster) Corda: реконструкция растения (Mägdefrau, 1956), × 0,04; б, в, з — *P. rossica* Neuburg: б — однолучевая микроспора, × 470, в — трехлучевая микроспора, × 470; з — стробил (б, в, з — Нейбург, 1960а), × 2, б, в, з — нижний триас Среднего Поволжья; д-ж — *P. sternbergii* (Münster) Corda: д — нижняя часть стебля и ризофоров, × 0,5; е — фрагмент листового рубца (д, е — Основы палеонтологии..., 1963а), × 1,7,

рых видна лигульная ямка. Подушка разделялась поперечным килем на две части — меньшую по размерам верхнюю и более крупную — нижнюю. Верхняя часть листовой подушки почти полностью занята листовым рубцом с точечным рубчиком выхода проводящих тканей по середине и расположенными по обеим сторонам от него двумя рубцами парихн. К этим подушкам прикреплялись длинные линейные листья, достигавшие длины 100 мм. Такие зоны соответствовали периодам нормального или быстрого роста материнского растения. Другой тип зон имел близко расположенные широкие листовые подушки (без лигульных ямок) и формировался во время репродуктивных циклов. К подушкам этих зон прикреплялись спорофиллы, собрание которых образовывало фертильные зоны. Спорангий вытянуто-овальной формы располагался адаксиально и был разделен слабовыраженным продольным килем на две симметричные части.

Распространение. Поздняя пермь Приуралья.

Порядок Takhtajanodoxales

Семейство Chaloneriaceae Pigg et Rothwell, 1983

Род *Chaloneria* Pigg et Rothwell, 1983

Этимология в честь английского палеоботаника В. Чалонера (W. Chaloner).

Типовой вид — *C. cormosa* Pigg et Rothwell, 1983; верхний карбон Северной Америки (Аппалачский бассейн, шт. Огайо).

Характеристика (рис. 27). Неветвящиеся древовидные растения высотой до 2 м. Стебель прямой с расширенным округлым неразветвленным основанием (ризофором). Листовые подушки отсутствуют, листовые основания мощные. Вегетативные листья с лигулой и парихнами. На верхушке листья постепенно переходят в спорофиллы, образуя фертильную зону, в пределах которой различают участки с мегаспорофиллами (которые продуцируют мегаспоры типа *Valvisporites*). Они чередуются с участками с микроспорофиллами (продуцирующими микроспоры типа *Endosporites*). Проводящая система — экзархная протостела с сердцевинной.

д, е — триас Германии; ж — фрагмент ствола с листовыми рубцами (Криштофович, 1957), триас Германии, × 0,5; з, и, к — *Viacheslavia vorcutensis* Zalesky; з-к — фрагмент ствола с листовыми подушками, × 2, и — листовая подушка, × 4,7, (з-к — Нейбург, 1960б), × 2, з-к — верхняя пермь Приуралья

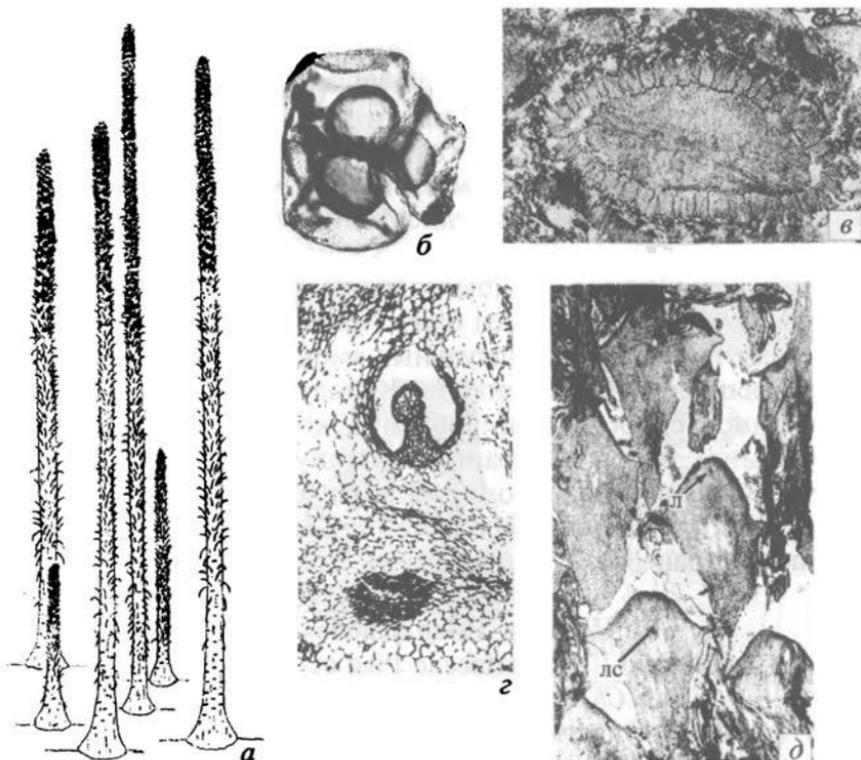


Рис. 27. Класс Isoëtopsida (D₃-Q).

Строение рода *Chaloneria*: *a* — *Chaloneria cormosa* Pigg et Rothwell; *a* — реконструкция растения; *b* — тетрада микроспор типа *Endosporites*, × 285; *в* — медуллированная стела, × 4,1; *г* — косопроходный срез лигулы, × 85; *д* — основания листьев (все — Pigg, Rothwell, 1983), × 2,7; все — верхний карбон США.

Условные обозначения: лс — листовый след, л — лигула

Вторичная ксилема хорошо развита в основании, постепенно сокращается вверх и совсем отсутствует в верхней части стебля. Во флоэме наблюдаются ситовидные участки.

Распространение. Поздний карбон Северной Америки.

Рекомендуемая литература

Жизнь растений, 1978; Криштофович, 1957; Мейен, 1987; Наугольных, 2001; Нейбург, 1960а, б; Орлова, 2000; Основы палеонтологии..., 1963а; Снигиревская, 1964; Тахтаджян, 1956; Юрина, 1969; Юрина, Орлова, 2005; Век, Opluštil, 1998, 2004; Bek et al., 2001; Boureau, 1967; Brack-Hanes, Thomas, 1983; Brongniart, 1837; Carruthers, 1865; Cichan, 1985; Crookall, 1964; 1966; Delevoryas, 1957; DiMichele, 1980; 1985; DiMichele, Bateman, 1992; DiMichele, Phillips, 1994; Eggert, 1961, 1972;

Frankenberg, Eggert, 1969; Gensel, Andrews, 1984; Grierson, Banks, 1963; Hirmer, 1927; Jennings, 1973; Jurina, 2009; Kidston, Lang, 1920, 1921; Kräusel, Weyland, 1932, 1935; Kvaček, Straková, 1997; Leisman, Phillips, 1979; Leisman, Spohn, 1962; Long, 1967; Mägdefrau, 1956; Morey, Morey, 1977; Naugolnykh, Orlova, 2006; Němejc, 1963; Pigg, Rothwell, 1983; Phillips, DiMichele, 1992; Purkynova, 1970; Sagan, 1980; Schopf, 1941; Schumacher-Lambry, 1966; Schweitzer, 1980; Scott A., Hemsley, 1993; Scott D., 1900; Sternberg, 1820, 1833; Stur, 1877; Thomas, 1997, 2005; Williamson, 1887, 1889; Zimmermann F., 1930, Zimmermann W., 1930.

ОТДЕЛ ЭКВИЗЕТОФИТЫ (ХВОЩЕВИДНЫЕ). DIVISIO EQUISETOPHYTA

Этимология от родового названия *Equisetum* — хвощ и латинизир. греч. phyton — растение.

Общая характеристика. Подавляющее большинство растений этого отдела и в том числе современные — травянистые формы. Ископаемые растения были представлены деревьями, высотой достигавшими 15–20 м, со стволами толщиной 20–50 см. Также известны лианоподобные растения с листьями в виде крючков-зацепок. Характерные особенности этого отдела приводятся ниже.

1. Разделение побегов на *узлы* (места отхождения листьев) и длинные *междоузлия* (участки стебля между двумя узлами). По членистому строению стебля и других органов в литературе часто употребляется термин *членистостебельные* как название для всего отдела.

2. Листья простые, однонервные, ланцетные, клиновидные расположены на стебле на одной высоте, или *мутовками*. Листья иногда сростаются своими основаниями. Листья древних форм дихотомически ветвятся.

3. Членистое подземное корневище.

4. Спорофиллы располагаются мутовками, в основном собраны в компактные стробилы. Стробилы занимают на побегах боковое или конечное положение. Реже рыхлое собрание спорофиллов представляет собой фертильную зону. Спорофиллы хвощевидных, как правило, состоят из двух частей (рис. 28): стерильной части, называемой *брактеей* и фертильной — *спорангиофорой*.

5. Растения гомо- и гетероспоровые.

6. Проводящий цилиндр — протостела (актиностела) и артростела.

Геологическое распространение. Поздний девон, каменноугольный, пермский и триасовый периоды — время расцвета, известны в мезозое и кайнозое, а также в настоящее время (1 род и 15 видов).

Сохранение в ископаемом состоянии. Чаще всего в ископаемом состоянии сохраняются слепки внутренней полости

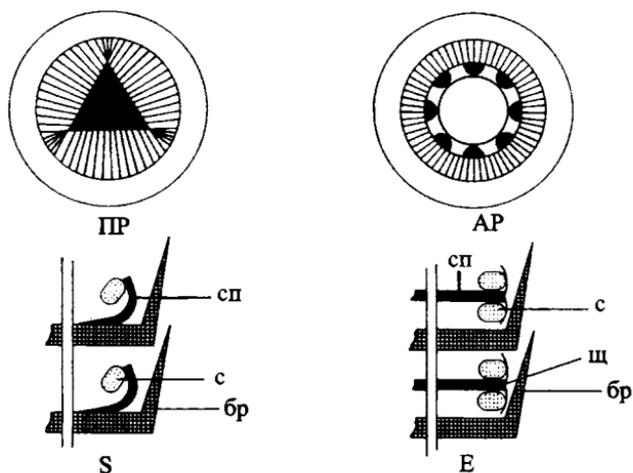


Рис. 28. Основные признаки отличия классов в отделе Equisetophyta, а также особенности строения спорофилла.

Условные обозначения: S — класс Sphenophyllopsida, E — класс Equisetopsida; ПР — протостела, АР — артростела, бр — брактя, сп — спорангиофор, с — спорангий, щ — щиток; первичная ксилема зачернена, вторичная — радиально заштрихована (Мейен, 1987, с изменениями)

стволов, а также отпечатки стволов, реже листьев и органов размножения.

Происхождение хвощевидных не совсем ясно. По всей видимости, они имели общие корни с полиподиофитами, особенно с кладоксилеевыми папоротниками. В старых системах выделялась группа протоартикулят, в которую включались роды *Protohyenia*, *Huenia*, *Calamophyton*, *Cladoxylon*, *Iridopteris* и др., считавшаяся переходной от риниофитов к хвощевидным. Одни исследователи (Тахтаджян, 1986) продолжают придерживаться данной точки зрения и относят эту группу к отделу хвощевидных, объединив их в самостоятельный класс *Hueniopsida*. Другие (Мейен, 1987; Gensel, Andrews, 1984) считают, что указанные роды принадлежат кладоксилеевым папоротникам. Мы присоединяемся к точке зрения последних и предполагаем, что хвощевидные произошли от общего предка с кладоксилеевыми.

Классификация. По характеру спорангиофоров и типу проводящей системы стебля в этом отделе выделяются два класса: Сфенофиллопсиды (*Sphenophyllopsida*) и Эквизетопсиды (*Equisetopsida*).

Класс Сфенофиллопсиды. Classis Sphenophyllopsida

Этимология от *лат.* *sphen* — клин и *phyllum* — лист.

Общая характеристика. Растения этого класса — небольшие деревца и лианы, характеризующиеся следующими признаками.

1. Проводящая система стебля представлена разновидностями протостелы (см. рис. 28).

2. Стробилы, как правило, гомоспоровые. Спорангиофоры в основном без щитка.

3. Листья разнообразной формы, число листьев в мутовке в основном кратно трем.

Мы принимаем класс *Sphenophyllopsida* в объеме двух порядков (*Pseudoborniales* и *Sphenophyllales*, согласно А.Л. Тахтаджяну, 1986). П. Генсель и Г. Эндрюс (*Gensel, Andrews, 1984*) не выделяли самостоятельный порядок *Pseudoborniales*. Род *Pseudobornia* они помещали в девонские растения, связанные со *Sphenophyllales*.

Геологическое распространение. Поздний девон, каменноугольный и пермский периоды.

Порядок *Pseudoborniales*

Семейство *Pseudoborniaceae* Nathorst, 1902

Род *Pseudobornia* Nathorst, 1894

Этимология от *латинизир. греч.* *pseudos* — ложь и *Bornia* — название рода хвощевидных.

Типовой вид — *P. ursina* Nathorst, 1894; верхний девон (фаменский ярус) Норвегии (Медвежий остров).

Характеристика (рис. 29). Древовидное растение высотой около 20 м и диаметром в нижней части до 0,5 м. Главный стебель гладкий, боковые стебли (длиной до 3 м) ребристые, членистые. Листья собраны в мутовки, каждая из которых содержит 4–6 веерообразных листьев длиной 4–8 см, с отчетливым черешком. Листья дважды дихотомически разделяются и оканчиваются многочисленными линейными, почти волосовидными, довольно длинными сегментами. Фертильные зоны, состоящие из чередующихся мутовок брактеев и спорангиофоров, находились на верхних ветвях, которые имели относительно короткие междоузлия. Спорангиофоры ветвились вильчато и несли до 30 спорангиев. Строение спорангиев, спор и анатомическое неизвестны.

Распространение. Поздний девон Норвегии и США (Аляска).



Рис. 29. Класс Sphenophyllopsida (D_3-P).

Строение рода *Pseudobornia*: *a*, *б*, *в* — *Pseudobornia ursina* Nathorst: *a* — реконструкция общего вида растения (Schweitzer, 1967), уменьш. в 50 раз, *б* — реконструкция облиственного побега с двумя мутовками листьев; $\times 0,4$, *в* — фрагмент спороносной ветви (*б*, *в* — Nathorst, 1902), $\times 0,6$; все — верхний девон Норвегии (Медвежий остров)

Порядок Sphenophyllales

Семейство Sphenophyllaceae Potonie, 1897

Род *Sphenophyllum* Koenig, 1825

ЭТИМОЛОГИЯ от латинизир. греч. sphen — клин и лат. phyl-
lum — лист.

Типовой вид — *Sphenophyllites emarginatus* Brongniart, 1822; карбон Западной Европы.

Характеристика (рис. 30, *a—в*, *д*, *ж*). Травянистые растения (иногда лианы) с очень длинными, моноподиально ветвящимися побегами. В мутовке обычно 6–9 (редко 12) сим-

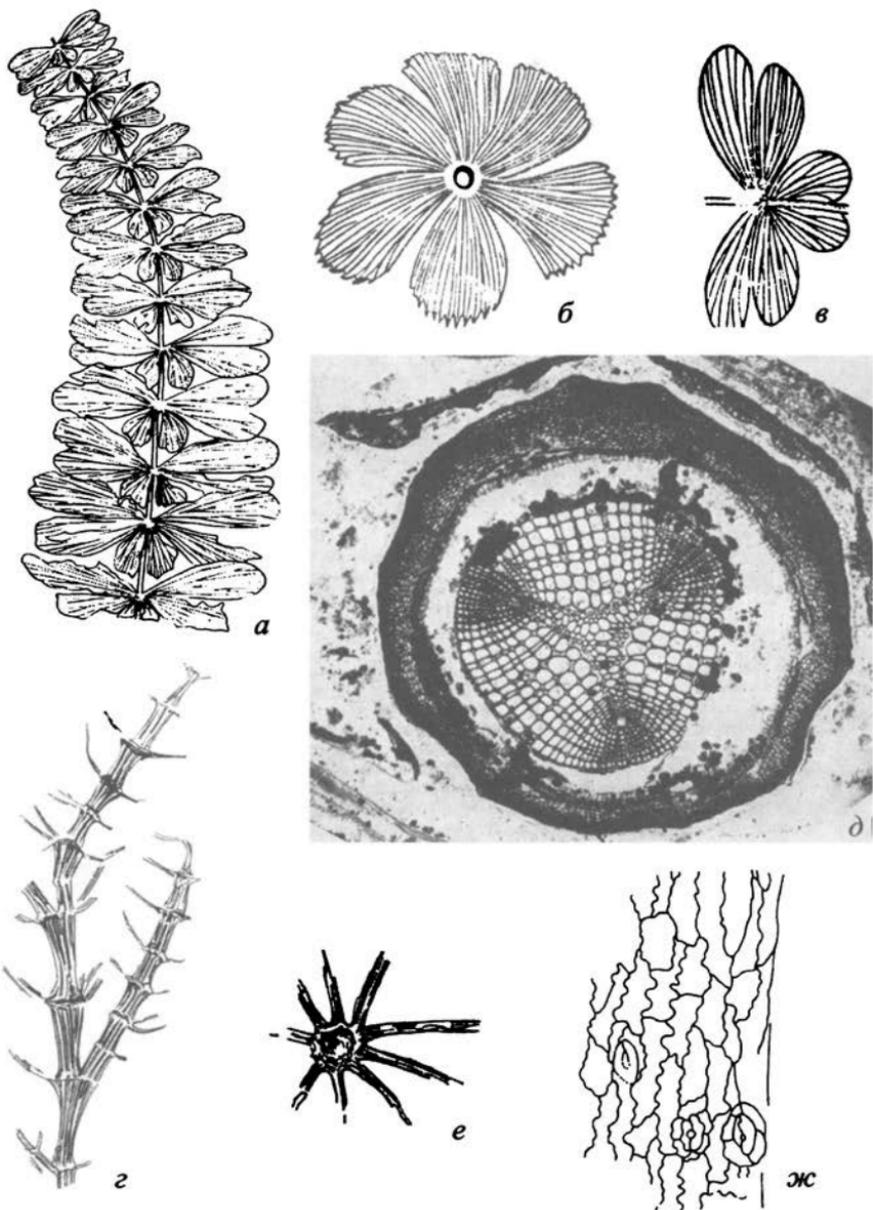


Рис. 30. Класс Sphenophyllopsida (D₃—P).

Строение родов *Sphenophyllum* и *Suvundukia*: а, в — *Sphenophyllum speciosum* (Royle) Mc Clelland: а — общий вид побега (Boureau, 1964), $\times 0,7$, в — мутовка листьев — вид сбоку (Криштофович, 1957), а, в — нижняя пермь Индии; б — *S. thonii* Maug: мутовка листьев — вид сверху (Криштофович, 1957), верхний карбон Франции, $\times 0,7$; з, е — *Suvundukia aciculata* Zalessky: з — фрагмент побега, $\times 1,3$, е — мутовка листьев (з, е — Zalessky, 1948), $\times 7$, все — нижний карбон

метрично расположенных небольших клиновидных листьев. Лист может быть рассечен на лопасти. В нижней части побега листья, как правило, более рассеченные, чем в верхней части. Проводящая система побегов — актиностела с экзархной ксилемой (рис. 30, *д*). Внутреннее строение корней сходно с таковым у стеблей, только проводящий пучок диархный (=проводящий пучок, имеющий два протоксилемных тяжа в первичной ксилеме) или триархный (=проводящий пучок, имеющий три протоксилемных тяжа в первичной ксилеме). Большинство видов этого рода имеет слабо кутинизированный эпидермис, крупные клетки с сильно волнистыми антиклинальными стенками и простыми *абаксиальными* (=на нижней стороне листа), беспорядочно расположенными устьицами без специализированных побочных клеток. Другая группа видов имеет сильно кутинизированный эпидермис и мелкие клетки с прямыми антиклинальными стенками.

Замечания. Исходя из ревизии, проведенной Д. Шторхом (Storch, 1982), в составе рода *Sphenophyllum* выделяется 79 видов и 4 разновидности. Побеги и стерильные листья рода *Sphenophyllum* встречаются совместно со стробилами рода *Bowmanites* (= *Sphenophyllostachys*).

Распространение. Поздний девон—ранний карбон Европы (Франция, Великобритания); ранний карбон Бельгии, Польши, Чешской Республики и Азии (Турция); средний — поздний карбон Европы (Рур, Саар, Судеты, Донецкий и Богемский бассейны), Кореи, Китая, Северной Америки (США, Канада), пермь Русской платформы, Урала, Тунгусского и Кузнецкого бассейнов; пермь Китая, Таиланда, Кореи, Индии, Австралии, Аргентины, Великобритании, Франции, Испании, Австрии и США.

Род *Bowmanites* Binney, 1871

Этимология в честь J.E. Bowman, который нашел и изобразил (без опубликования) первый стробил сфенофиллума.

Типовой вид — *B. cambrensis* Binney, 1871; верхний (Lower Coal Measures) карбон Великобритании (Южный Уэльс).

Южного Урала; *д* — *Sphenophyllum* sp.: поперечный срез стебля (Bougeau, 1964), × 12, пермь Франции; *ж* — *S. maius* (Bronn) Bronn: эпидермальное строение листьев — в нижней части рисунка хорошо видны устьица (Bougeau, 1964), средний карбон (вестфал "С") США, × 265

Характеристика (рис. 31). Гомоспоровые стробилы расположены на концах ветвей или редко на боковых ответвлениях, диаметром обычно не более 2,5 см и длиной 10 см. Ось стробила тонкая с небольшим количеством гексархной или триархной ксилемы, окруженной слабо развитой паренхимой и хорошо развитой наружной корой. В узлах расположены мутовки брактеев. Основания брактеев часто объединены в ожерельеподобный диск. Верхушки брактеев свободные. Споро-

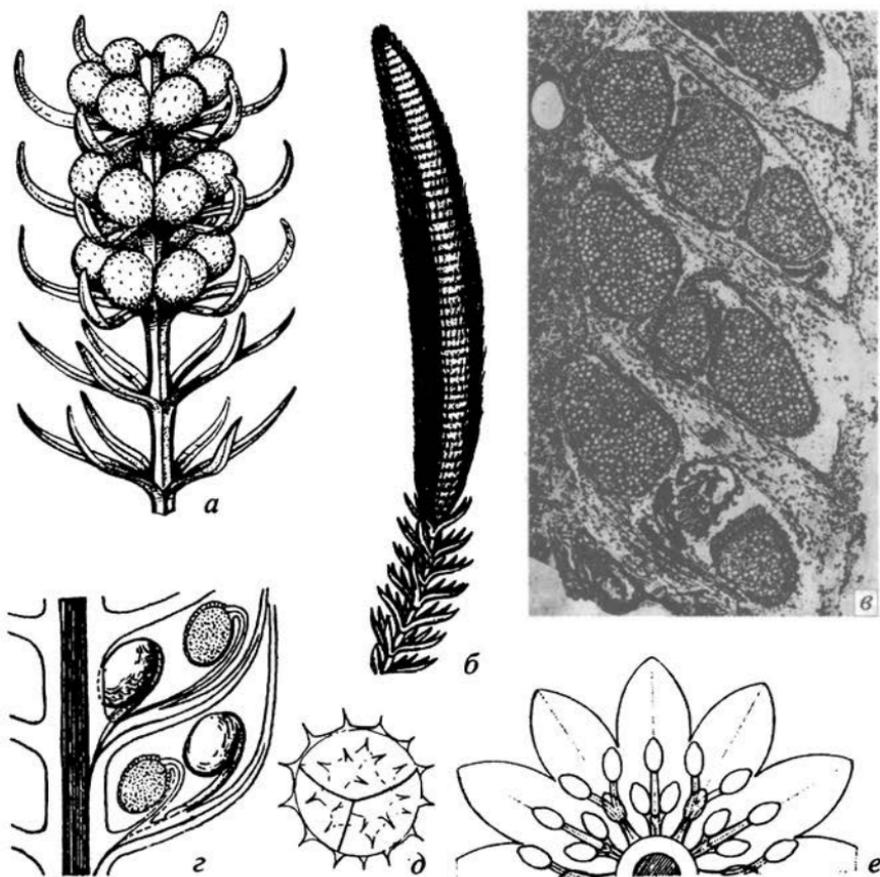


Рис. 31. Класс Sphenophyllopsida (D₃—P).

Строение стробиллов рода *Bowmanites*: *a* — *Bowmanites aquensis* (Remy et Remy) Meyen: реконструкция стробила (Boureau, 1964), верхний карбон Европы; *б* — *B. cambrensis* Binney: общий вид стробила, $\times 0,7$; *в* — *B. trisporangiatum* Hoskins et Cross: продольный срез стробила (*б*, *в* — Hoskins, Cross, 1943), $\times 3$, *б*, *в* — средний—верхний карбон США; *г*, *д*, *е* — *B. dawsonii* (Williamson) Weiss: схема строения продольного (*г*) и поперечного (*е*) сечения стробила (Hirmer, 1927), средний карбон (вестфал "А") Европы, *д* — отдельная спора из стробила (Основы палеонтологии..., 1963а); $\times 233$, карбон Англии

рангиофоры сопровождают каждую брактею. Спорангиофоры неразветвленные или несколько раз ветвящиеся, несут на конце маленькие (0,5—3 мм), удлинено-яйцевидные спорангии, в паре либо в группах, иногда защищенные воронкообразным или щитковидным расширением. Стенки спорангиев обычно двуслойные. Спорангии содержат большое количество одинаковых спор с трехлучевым тетрадным рубцом (31, д).

Распространение. Ранний карбон Великобритании, Бельгии; средний—поздний карбон Европы (Бельгия, Великобритания, Франция, Голландия, Германия, Чешская Республика, Польша, Украина), США; пермские отложения Китая.

Incertae sedis

Род *Suvundukia* Zalesky, 1948

Этимология от названия р. Суундук (Южный Урал).

Типовой вид — *S. aciculata* Zalesky, 1948; нижний карбон восточного склона Южного Урала (р. Суундук).

Характеристика (см. рис. 30, з, е). Вегетативные побеги “кустарниковых” хвощевидных. Стебли моноподиально разветвленные, членистые, разделенные на короткие междоузлия и поперечно расширенные узлы. Наружная поверхность стеблей продольно-ребристая. Ребра в соседних междоузлиях не чередуются. Листья простые, линейные, редко узкоклиновидные, направленные вверх. Листья с единственной жилкой, часто при основании разделены на два сегмента.

Распространение. Ранний карбон восточного склона Южного Урала (р. Суундук, р. Байтук, руч. Солончатка).

Класс Эквизетопсиды.

Classis Equisetopsida

Этимология от родового названия *Equisetum*.

Общая характеристика. Растения крупные древовидные, а также травянистые.

1. Проводящий цилиндр — артростела (см. рис. 28).

2. Стробилы гомо- и гетероспоровые. Спорангиофоры в основном *пельтатные* (=дисковидные).

3. Листья линейные, ланцетовидные, у древних форм многократно дихотомически ветвящиеся.

Геологическое распространение. Поздний девон—современность. Расцвет класса — карбон, пермь.

Порядок Equisetales
Семейство Equisetaceae DeCandolle, 1804
Род *Equisetum* Linnaeus, 1753

Этимология от *лат.* *Equus* — лошадь и *seta, saeta* — грива.

Типовой вид — *E. arvense* Linnaeus, 1753; современный.

Характеристика (рис. 32). Небольшие преимущественно травянистые многолетние растения единственного совре-

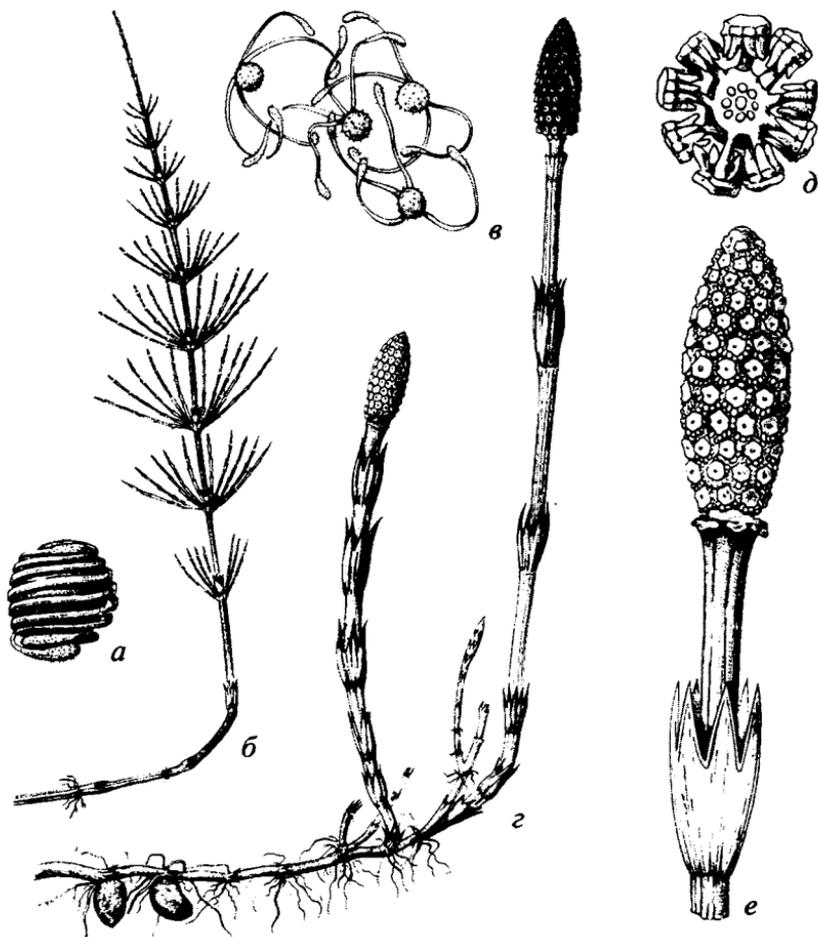


Рис. 32. Класс Equisetopsida (D₃-Q).

Строение единственного современного представителя хвощевидных рода *Equisetum*: *a, б, в, г* — *Equisetum arvense* L.: *a, в* — зрелые споры (*в* — с раскрученными элатерами), стерильная (*б*) и фертильная (*г*) ветвь, $\times 1,1$; *д, е* — *Equisetum* sp.: терминальный стробил — общий вид (*е*) и его поперечное сечение (*д*), $\times 2$, современный, все — Vougeau, 1964

менного рода членистостебельных. Стебли покрыты снаружи продольными ребрами, чередующимися в последовательных междоузлиях и отражающих положение проводящих пучков в побеге. Мутовки листьев располагаются на узлах основного стебля, а также на боковых побегах. На каждом узле находится кольцо слаборазвитых заостренных, чешуйчатых листьев, образующих облекающие побег листовые влагалища. Проводящая система стебля — артростела. Компактные стробилы располагаются на верхушке основного побега или боковых ветвей. Стробил состоит из толстой оси и тесно расположенных мутовок пельтатных спорангиофор. Каждый спорангиофор имеет короткую тонкую ножку и 5—10 удлинненных спорангиев, прикрепленных вблизи края щитка. Споры несут длинные выросты — *элатеры* (рис. 32, в), сокращающиеся при колебаниях влажности, что позволяет спорам передвигаться. Подземное корневище горизонтальное, сильно разветвленное, у некоторых видов его боковые короткие ветви образуют клубневидные образования, выполняющие запасающую функцию.

Распространение. Юра—настоящее время (повсеместно).

Семейство Tchernoviaceae Meyen, 1983

Род *Equisetino-stachys* Rasskazova, 1961

Этимология от *лат.* stachys — колос, стробил, шишка и *Equisetina* — родовое название растения.

Типовой вид — *Equisetino-stachys grandis* Rasskazova, 1961; верхняя пермь России (Тунгусский бассейн).

Характеристика (рис. 33, б—г). Репродуктивные органы травянистых растений со спороношениями в виде многорусных фертильных зон, расположенных на боковых ветках или на неветвящемся побеге и состоящих из многочисленных (не менее 10—12) пельтатных спорангиофоров без брактеев. По краям пятигранного щитка (=пельтоида) спорангиофора с внутренней его стороны, обращенной к оси, прикреплены продолговатые спорангии по два на каждой стороне. Фертильные зоны разделены мутовками стерильных листьев. Листья узкие, линейные, длинные, основаниями сросшиеся во влагалище, с единственной средней жилкой.

Замечания. В изолированном состоянии пельтатные спорангиофоры рода *Equisetino-stachys* относятся к роду *Tchernovia*.

Распространение. Карбон—пермь Северной Евразии.

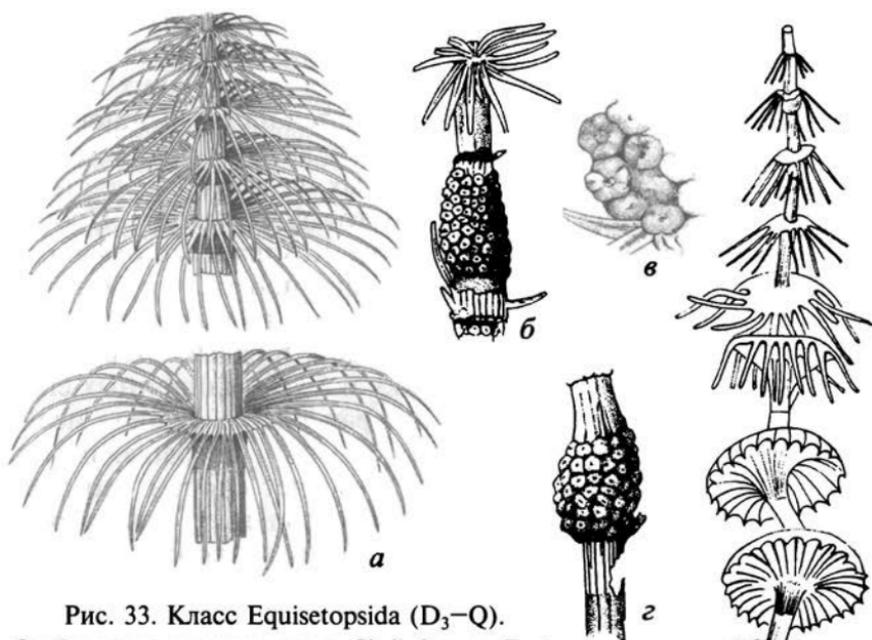


Рис. 33. Класс Equisetopsida (D₃-Q).

Особенности строения родов *Phyllothea* и *Equisetinostachys*: а — *Phyllothea equisetitoides* Schmallhausen: реконструкция облиственного побега, верхняя пермь Сибири, $\times 0,27$; б, в, г — *Equisetinostachys grandis* Rasskazova: б — фертильная зона, образованная пельтатными спороангиофорами — в верхней части видна мутовка стерильных листьев, $\times 0,7$, в — пельтатные спороангиофоры, $\times 2,3$, г — часть фертильного побега (а—г — Рассказова, 1961), $\times 0,7$; верхняя пермь Сибири; д — *Phyllothea etheridgei* Arber: реконструкция облиственного побега, хорошо виден полиморфизм мутовок листьев (Bougeau, 1964), верхняя пермь Австралии

Семейство Schizoneuraceae Haas, 1887

Род *Schizoneura* Schimper et Mougeot, 1844

ЭТИМОЛОГИЯ от *лат.* schizum — разорванный и neura — жилка.

Типовой вид — *S. paradoxa* Schimper et Mougeot, 1844; нижний триас Франции.

Характеристика (рис. 34). Кустарничкоподобные членисто-стебельные с ветвящимися гладкими или слабо ребристыми побегами. Листья ланцетовидные, супротивные, расположены по два. Жилкование параллельное (до 12 жилок на краю листа).

Замечания. Побеги рода *Schizoneura* связаны с компактными стробилами рода *Echinostachys*.

Распространение. Пермь Индии, Австралии, Южной Африки, триас Западной Европы, Китая и Кореи.

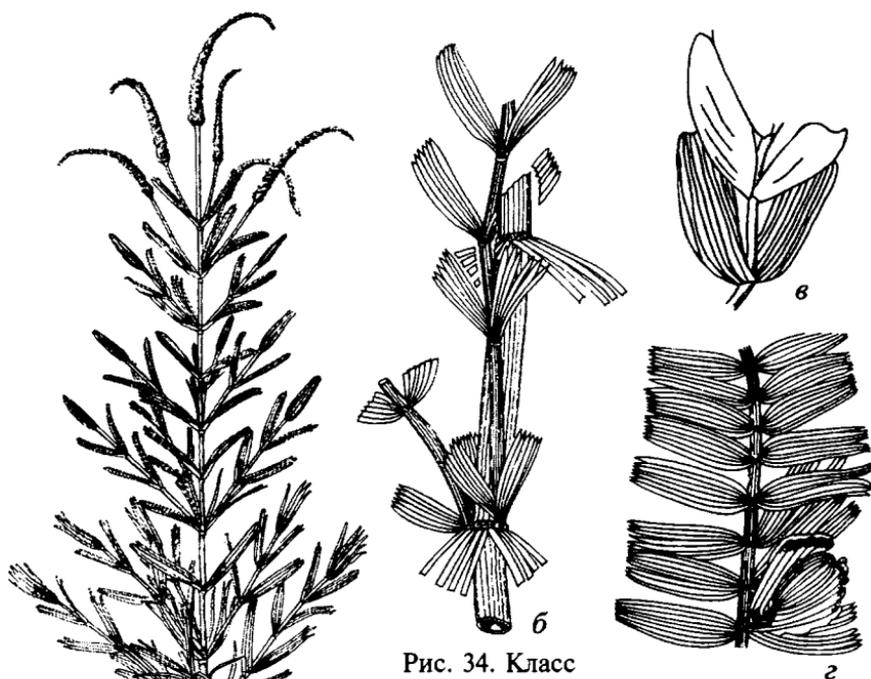


Рис. 34. Класс Equisetopsida (D₃-Q).

Строение рода *Schizoneura*: *a* — *Schizoneura paradoxa* Schimper et Mougeot: реконструкция побега (Mägdefrau, 1956), триас Франции; *б, в* — *S. manchuiensis* Кон'но, *б* — строение облиственного побега, видно что мутовки листьев располагаются в разных плоскостях (Boureau, 1964), × 0,4, *в* — средняя часть облиственного побега, × 0,3, *б, в* — верхняя пермь Китая; *г* — *S. gondwanensis* Feistmantel: две мутовки листьев (Boureau, 1964), верхняя пермь Индии, × 0,5

Incertae sedis

Род *Phyllothea* Brongniart, 1828

Этимология от *lat.* phyllum — лист и thesa — футляр, чехол.

Типовой вид — *P. australis* Brongniart, 1828; карбон Австралии.

Характеристика (см. рис. 33, *a, д*). Облиственные простые или ветвящиеся побеги преимущественно травянистых членистостебельных, листья которых сростаются на значительную длину в листовые влагалища цилиндрической, воронковидной, конической и чашевидной формы. Листья с единственной жилкой, линейные или ланцетовидные. На наружной поверхности побегов расположены продольные ребра, не чередующиеся в узлах. Проводящий цилиндр — артростела.

Замечания. Род обычно используется как формальный, поскольку побеги такого морфологического типа установлены у хвощовых с разными репродуктивными органами и принадлежавшими различным семействам.

Распространение. Карбон—юра Азии (Россия, Китай, Индия), Европы (Франция, Италия, Швеция), Австралии, Южной Африки и Южной Америки (Бразилия, Аргентина).

Порядок *Huttoniales*

Семейство *Huttoniaceae* Libertin et Bek, 2004

Род *Huttonia* Sternberg, 1837 emend. Libertin et Bek, 2004

Этимология в честь английского палеоботаника У. Хаттона (*Hutton*).

Типовой вид — *H. spicata* Sternberg, 1837; средний карбон (вестфал) Чешской Республики.

Характеристика (рис. 35). Гетероспоровый стробил цилиндрической формы, длиной до 25 и шириной до 3 см. Брактеи щитковидные или копьевидные с центральной продольной жилкой. Основания брактеей объединены в зонтичный диск. Верхушки брактеей свободные, сужающиеся по направлению от основания вверх. Каждый спорангиофор отходит от осевой части брактеей и несет единственный округлый спорангий. Микроспоры и мегаспоры типа *Calamospora*, округлые, гладкие, с трехлучевой щелью разверзания. Анатомическое строение осей неизвестно.

Замечания. Стерильные листья типа *Calamariophyllum*, возможно, связаны со стробилами *Huttonia* (Libertin, Bek, 2004). Судя по вышеперечисленным признакам, порядок *Huttoniales*, представленный единственным родом *Huttonia*, занимает промежуточное положение между двумя классами отдела Хвощевидные. С одной стороны, единственный спорангиофор в стробиле *Huttonia* отходит от оси брактеей и несет единственный простой (без щитка) спорангий, что характерно для класса *Sphenophyllopsiada*, с другой стороны — стробил *Huttonia* гетероспоровый, причем мега- и микроспоры типа *Calamospora*. Споры подобного типа ранее были обнаружены в спорангиях стробилов *Calamostachys* и *Palaeostachya*, относящихся к классу *Equisetopsida*. Учитывая последнее, мы условно относим этот порядок к классу *Equisetopsida*.

Распространение. Средний карбон (вестфал) Чешской Республики.

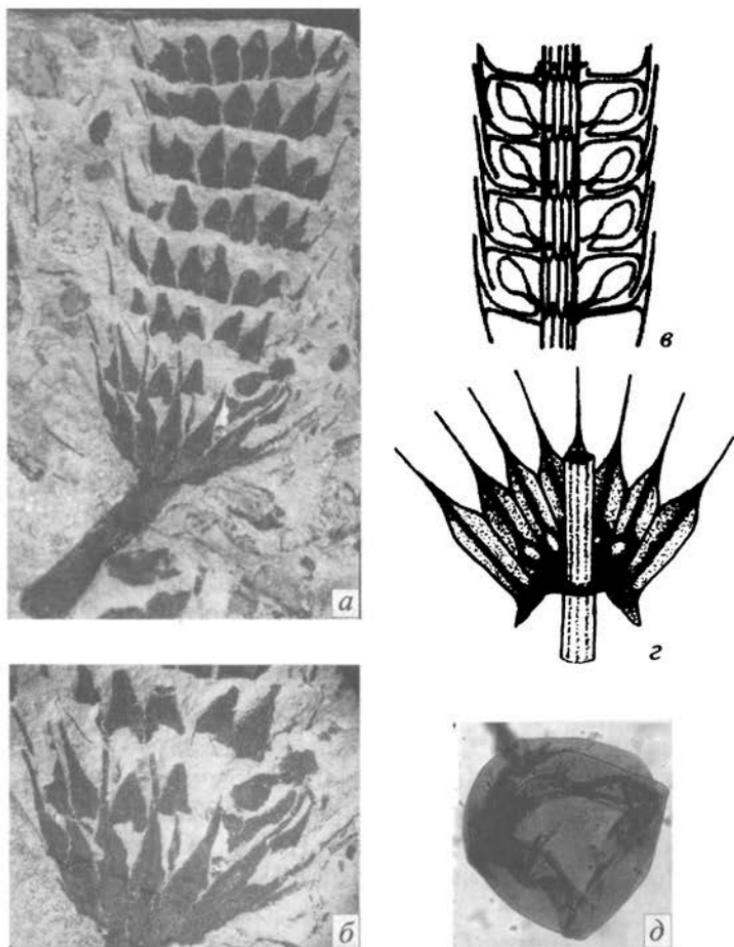


Рис. 35. Класс Equisetopsida (D₃-Q).

Особенности строения гетероспорового стробила *Huttonia*: *a-d* — *Huttonia spicata* (Sternberg) Libertin et Bek: *a* — общий вид стробила, $\times 0,9$, *b* — основание стробила, $\times 1,6$, *в* — схема строения стробила (продольный срез), *г* — реконструкция одного узла стробила, где показано, что каждый спорангиофор несет только один спорангий, $\times 2,5$; *д* — мегаспора *Calamospora laevigata*, выделенная из спорангия стробила хаттонии (все — Libertin, Bek, 2004), $\times 45$, средний карбон Чешской Республики (Радницкий бассейн)

Порядок Calamitales

Семейство Archaeocalamitaceae Stur, 1875

Род *Archaeocalamites* Stur, 1875

Этимология от латинизир. греч. archaios — древний и calamus — камыш, тростник.

Типовой вид — *Calamites radiatus* Brongniart, 1828; нижний карбон Польши.

Характеристика (рис. 36, а, б, г—з). Древовидные растения с мощным, многократно ветвящимся стволом. Ветви располагаются на узлах в различных местах стебля. Наружная поверхность стволов несет продольные, прямые, сильно выдающиеся, не чередующиеся в смежных междоузлиях ребра. Листья тонкие, длинные, многократно дихотомирующие собраны в мутовки в количестве, соответствующем числу ребер. Спорофиллы собраны в рыхлые стробилы (роды *Pothocites* и *Protocalamostachys*) и находятся на спороносных побегах в их верхних частях. Крестообразно разветвленные верхушки спорангиофоров расширены и уплощены, образуют щиткоподобное образование, несущее на задней стороне четыре спорангия. Споры (рис. 36, д) в спорангиях диаметром 20–40 мкм, радиальные, трехлучевые, округлого очертания с толстой, гладкой экзиной. Проводящий цилиндр — артростела. Характерно наличие каринальных каналов, возникающих вследствие разрушения элементов протоксилемы. Корни имеют паренхиматозную сердцевину и большой цилиндр плотной древесины. Вторичная ксилема состоит из равномерно распределенных трахеид и узких лучей (рис. 36, ж). Отношение древесины к сердцевине в стволах — около 2:1, в то время как в корнях это отношение обычно 4 (или 5):1.

Распространение. Верхнедевонские и нижнекаменноугольные отложения Европы, Азии, Австралии, Северной Америки, Шпицбергена и нижняя пермь США (шт. Техас).

Семейство *Calamitaceae* Unger, 1842

Род *Calamites* Sternberg, 1820

Этимология от латинизир. греч. *calamus* — камыш, тростник.

Типовой вид — *C. pseudobambusia* Sternberg, 1820; карбон Чешской Республики.

Характеристика (рис. 37). Вегетативные побеги древовидных хвощевидных, известные в виде отпечатков поверхности стеблей или ядер сердцевины, а также молодые побеги с сохранившейся внутренней структурой, но лишенные вторичной ксилемы. Наружная поверхность покрыта продольными ребрами, чередующимися в узлах так, что соединение борозд в узле напоминает зигзагообразную линию. По различию в морфологических особенностях коры некоторыми авторами (Vougeau, 1964) выделяются пять подродов: *Mesocalamites*, *Stylocalamites*, *Crucicalamites*, *Diplocalamites*, *Calamophyllites*.

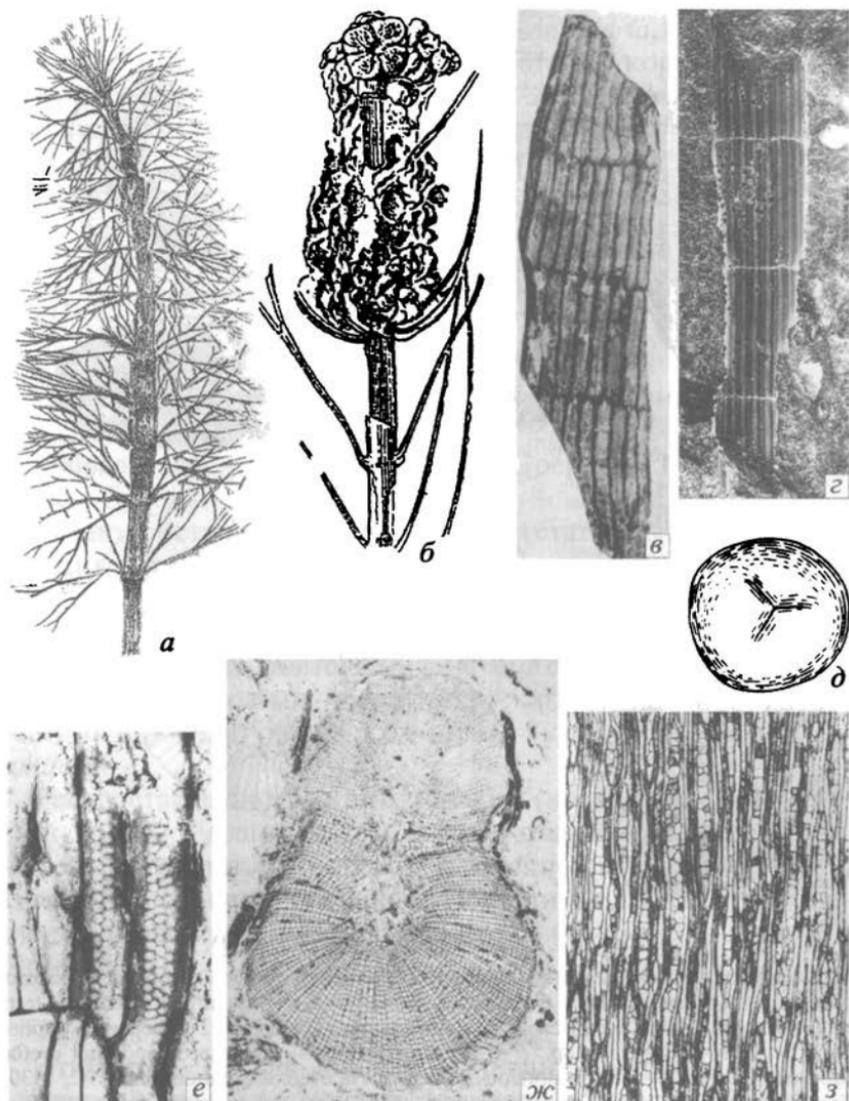


Рис. 36. Класс Equisetopsida (D₃-Q).

Строение родов *Archaeocalamites* и *Mesocalamites*: а, б, г, д — *Archaeocalamites radiatus* (Brongniart) Stur: а — апикальная часть побега с дихотомирующими листьями (Stur, 1875), × 0,4, б — фертильный побег (Stur, 1877), × 1,2, а, б — нижний карбон Польши (Силезия); г — фрагмент стебля, нижний карбон Архангельской области, × 0,7; д — отдельная спора (Основы палеонтологии..., 1963а), нижний карбон восточного склона Урала, × 345; е — *Mesocalamites hesperius* (Arnold) Mamay et Read: общий вид стебля (Bouveau, 1964), средний карбон США, × 0,7; е, ж, з — *Archaeocalamites esnostensis* (Ren.) Leist.: е — продольный срез древесины, в котором наблюдается многогранная поровость трахеид, × 124, ж — поперечный срез стелы, × 8,25; з — тангентальный срез стелы, где отчетливо видны узкие лучи разной высоты (е, ж, з — Galtier, 1970), × 19, нижний карбон Франции

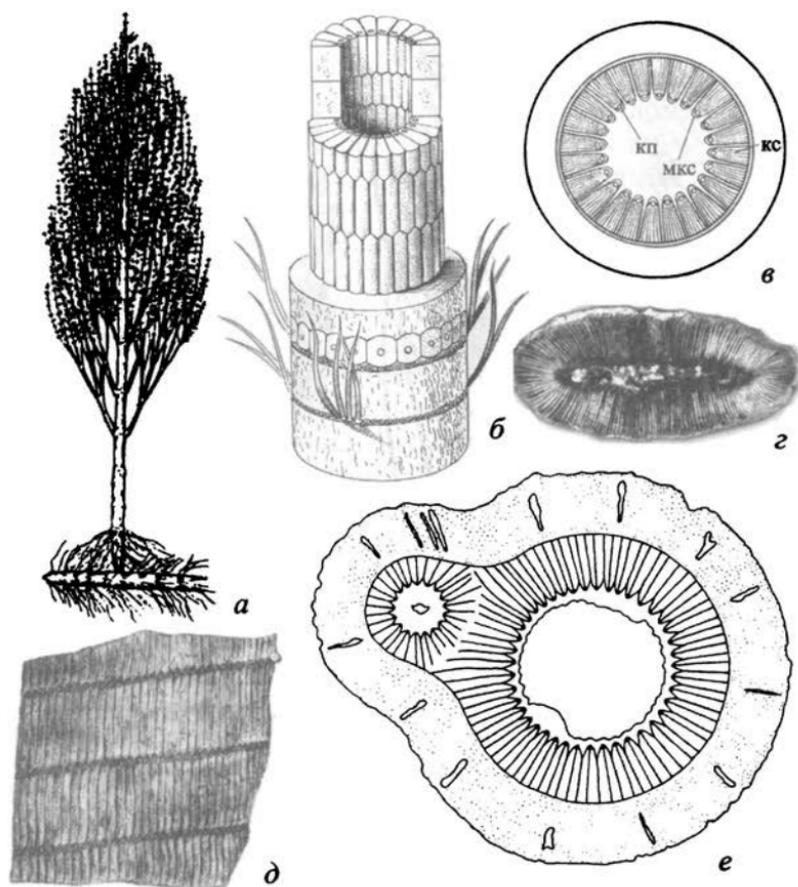


Рис. 37. Класс Equisetopsida (D₃–Q).

Строение рода *Calamites*, анатомические особенности стеблей и корней каламитов показаны на примере родов *Calamitea* и *Astromyelon*: *a* — *Calamites carinatus* Sternberg: реконструкция внешнего облика растения (Hirmer, 1927), верхний карбон Европы; *б, в* — *Calamites* sp.: *б* — реконструкция внутреннего строения стебля (Boureau, 1964), *в* — схема поперечного разреза стебля (Zimmermann W., 1930); *г* — *Calamitea striata* Cotta: поперечный срез стелы небольшого стебля (Rößler, Noll, 2007), пермь Германии, $\times 0,7$; *д* — *Calamites undulatus* Sternberg: средняя часть ствола (Криштофович, 1957), карбон Донбасса, $\times 0,7$; *е* — *Astromyelon* sp.: диаграмма поперечного среза корневой системы каламита (Eggert, 1962), $\times 6,25$, средний—верхний карбон США (Иллинойс).

Условные обозначения: кп — каринальная полость, мкс — метаксилема, кс — вторичная ксилема

Замечания. Существуют три рода каламитов, которые характеризуют анатомическое строение группы *Arthropitys*, *Calamitea* (рис. 37, *г*) и *Arthroxydon*. Изолированные облиствен-

ные ветви каламитов известны как *Annularia*, *Asterophyllites* (рис. 38, в) и др. Изолированные остатки корней каламитов описаны под родовым названием *Astromyelon* (рис. 37, е). Стробилы каламитов относятся к родам *Palaeostachya* и *Calamostachys*.

Распространение. Ранний карбон (серпуховской ярус) Рурского бассейна; средний—поздний карбон Европы: Голландия, Бельгия, Франция, Чешская республика, Украина (Донбасс), Великобритания, США; пермь Европы, Китая, США.

Род *Mesocalamites* Hirmer, 1927

Этимология от латинизир. греч. *mesos* — средний и родового названия *Calamites*.

Типовой вид — *Calamites roemeri* Goepfert, 1850; нижний карбон Европы.

Характеристика (см. рис. 36, в). Вегетативные побеги древовидных растений, сохраняющиеся в виде ядер и отпечатков стенки внутренней полости стеблей. Ветвление побегов неправильное в отношении числа ветвей на одном узле и вертикального их размещения на стебле. Ребра в соседних междоузлиях местами чередуются, как у рода *Calamites*, а местами проходят через узел прямо (как у рода *Archaeocalamites*).

Распространение. Ранний карбон (визейский—серпуховской ярусы) России (Урал) и Казахстана (Карагандинский бассейн), Украины (Донбасс, Львовско-Брестская впадина), Англии, Голландии, Германии, Польши, Чешской Республики и Турции; средний карбон России (Кузбасс) и Украины (Донбасс).

Род *Annularia* Sternberg, 1821

Этимология от лат. *annulus* — кольцо, перстень.

Типовой вид — *A. spinulosa* Sternberg, 1822; средний карбон (вестфал) Германии (Дёгленский бассейн, Саксония).

Характеристика (рис. 38, а, б, г—е). Облиственные ветви каламитов. Листья располагаются в мутовках вокруг стебля или ветви. Стебли и ветви тонкие, продольно-ребристые, реже гладкие, членистые. Листья ланцетовидные, игловидные, узколопатовидные и линейные, с единственной жилкой, распростерты в одной плоскости с осью ветви. В основании они срастаются в узкую, плоскую мутовку. Количество листьев в мутовке различно — часто около 20.

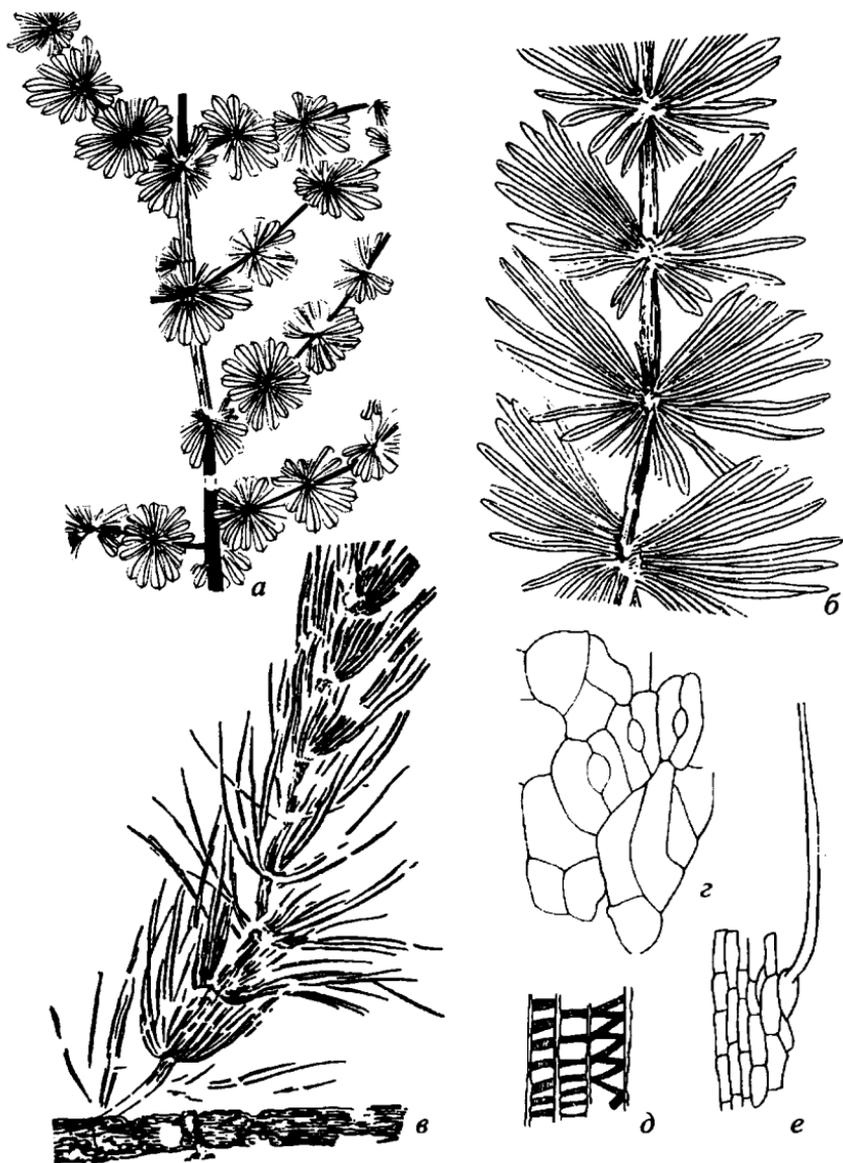


Рис. 38. Класс Equisetopsida (D₃-Q).

Строение листьев сем. Calamitaceae на примере родов *Annularia* и *Asterophyllites*:
 а — *Annularia sphenophylloides* (Zenker) Guthier: часть облиственного побега (Vougeau, 1964), средний карбон—пермь США, $\times 0,8$; б — *A. spinulosa* Sternberg: четыре мутовки листьев на побеге (Криштофович, 1957), карбон Донбасса, $\times 1,1$; в — *Asterophyllites longifolius* Sternberg; облиственный побег (Криштофович, 1957), карбон Донбасса, $\times 1,2$; г — *Annularia micronata* Schenk: г — расположение устьиц, $\times 270$, д — проводящие элементы жилки, $\times 400$, е — эпидермальные клетки с папиллами (г—е — Vougeau, 1964), $\times 54$, г, д, е — средний—верхний карбон США

Распространение. Ранний карбон Европы (визе—серпухов Германии, серпухов Бельгии); средний и поздний карбон Донбасса, Северного Кавказа, Карагандинского бассейна, Кузбасса, Северной Америки (США, Канада), Европы (Бельгия, Франция, Польша, Великобритания, Германия, Испания, Чешская Республика), Турции, Китая; пермь России (Урал, Китая и Северной Америки (США, Канада); поздняя пермь Кузбасса, Таймыра и Тунгусского бассейна.

Род *Calamostachys* Schimper, 1869

Этимология от *лат.* *stachys* — колос, стробил, шишка и *Calamites* — родовое название растения.

Типовой вид — *Calamostachys typica* Schimper, 1869; карбон Германии.

Характеристика (рис. 39, а—з). Гомо- и гетероспоровые стробилы, состоящие из чередующихся вдоль оси мутовок брактеей с мутовками спорангиофоров. Брактеи ланцетные, линейные, иногда треугольные, коленообразно изогнуты вверх. Спорангиофоры прикреплены непосредственно к стеблю между двумя мутовками брактеей, т.е. проводящие пучки спорангиофоров и брактеей выходят из оси независимо. Спорангиофоры пельтатные, как правило, расположены под прямым углом к оси стробила и несут на верхушке по четыре яйцевидных спорангия. Спорангии прикреплялись к краям щитка с нижней его стороны и располагались параллельно ножке спорангиофора. Проводящий пучок, проходивший через ножку спорангиофора, делился в щитке на четыре части, каждое его ответвление входило в основание спорангия. Споры округлые, трехлучевые, с элатерами, типа *Calamospora*.

Распространение. Средний карбон—ранняя пермь Европы и Северной Америки.

Род *Palaeostachya* Weiss, 1876

Этимология от *латинизир. греч.* *paleo* — древний и *лат.* *stachys* — колос, стробил, шишка.

Типовой вид — *Volkmannia elongata* Presl, 1838; карбон Германии.

Характеристика (рис. 39, е—з). Гомо- и гетероспоровые стробилы состоят из чередующихся мутовок брактеей и спорангиофоров. Брактеи линейные, ланцетовидные, с единственной центральной жилкой. Спорангиофоры располагаются в пазухах брактеей, причем “ложнопазушное” положение

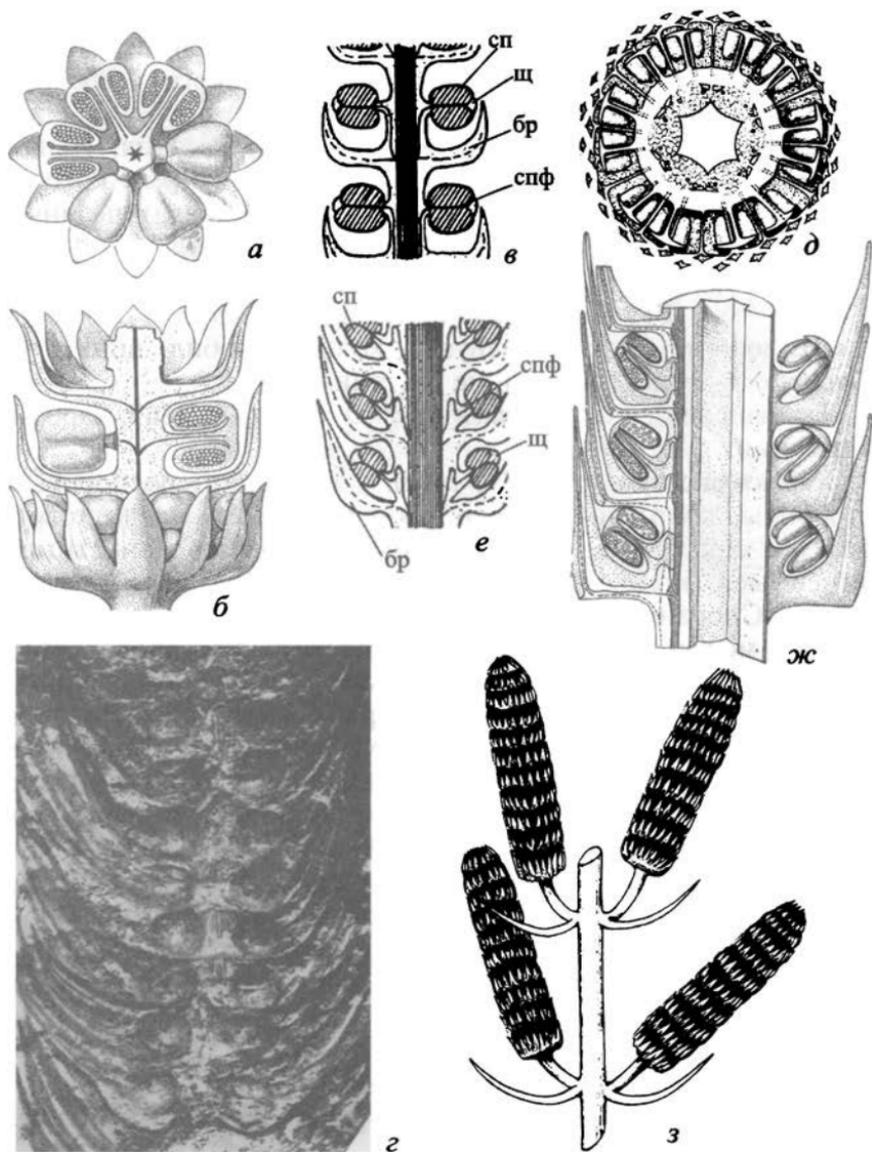


Рис. 39. Класс Equisetopsida (D₃–Q).

Строение стробилосем. Calamitaceae на примере родов *Calamostachys* и *Palaeostachya*: а, б — *Calamostachys binneyana* (Carruthers) Schimper: реконструкция наружного и внутреннего строения стробила — поперечное (а) и продольное (б) сечение, верхний карбон Англии; в — *C. magnaе-сrucis* Browne: схема строения стробила (а, б, в — Vougeau, 1964), верхний карбон Франции; з — *C. germanica* Weiss: часть стробила (Основы палеонтологии..., 1963а), средний карбон Донбасса, × 2,7; д, ж — *Palaeostachya andrewsii* Вахтер: схема продольного (ж) и поперечно-го (д) сечения стробила, средний карбон США; е — *P. vera* Seward: схема строения

спорангиофоров вторично, потому что проводящий пучок идет вверх по оси до половины длины междоузлия, затем, изгибаясь под острым углом вниз, входит в спорангиофор (рис. 39, ж). Четыре спорангии прикреплялись к краям щитка с его нижней стороны. В спорангиях находились округлые споры с трехлучевым тетрадным рубцом типа *Calamospora*.

Распространение. Карбон Европы (Россия, Украина, Франция, Бельгия, Германия, Англия) и Северной Америки (Канада).

Рекомендуемая литература

Жизнь растений, 1978; Криштофович, 1957; Мейен, 1987; Наугольных, 2003, 2004; Основы палеонтологии..., 1963а; Рассказова, 1961; Снигиревская, 1967; Тахтаджян, 1956; Abbott, 1958; Barthel, 1997, 2000; Bek, Opluštil, 1998; Binney, 1871; Boureau, 1964; Cichan, 1986; Eggert, 1962; Galtier, 1970; Gensel, Andrews, 1984; Hirmer, 1927; Hoskins, Cross, 1943; Leistikow, 1959, 1962; Lemoigne, 1988a; Libertin, Bek, 2004; Mägdefrau, 1956; Mamay, Bateman, 1991; Nathorst, 1902; Potonie, 1921; Rößler, Noll, 2007; Schweitzer, 1967; Scott, 1920; Smoot et al., 1982; Stur, 1875, 1877; Storch, 1982; 1983; 1984; Wang et al., 2006; Williamson, Scott, 1895; Zalesky, 1948; Zimmermann W., 1930.

стробила, верхний карбон Великобритании; з — *P. decasema Delevoryas*: реконструкция расположения стробилов на побеге (з — Boureau, 1964).

Условные обозначения: бр — брактя, спф — спорангиофор, сп — спорангий, щ — щиток

ОТДЕЛ ПОЛИПОДИОФИТЫ. DIVISIO POLYPODIOPHYTA

Этимология от родового названия *Polypodium* и латинизир. греч. *phyton* — растение.

Общая характеристика. Представители этого отдела обладают весьма разнообразными жизненными формами: от древовидных (высотой более 25 м) до травянистых, лианоподобных и *эпифитных* (поселяющихся на ветвях и стволах), редко встречаются водные растения. Также разнообразны места произрастания полиподиофитов: от тропических и субтропических до умеренных областей. Очень часто в ботанической и палеоботанической литературе этот отдел называют папоротниковидными. Для этого отдела характерно следующее.

1. Тело растений разделено на стебель, листья, корень и органы размножения. Листья полиподиофитов отличаются сложностью строения, исключительным разнообразием

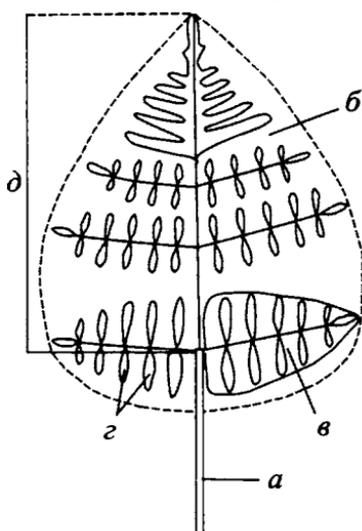


Рис. 40. Схема строения вайи отдела Polypodiophyta (D_2-Q).

Условные обозначения: *a* — черешок; *b* — пластина вайи; *c* — перо; *d* — рахис

формы, размеров, характером жилкования. Сложноперистые листья называются вайями. Вайя состоит из основного стержня — *рахиса*, от которого отходят *перья*, состоящие в свою очередь из *перышек*. Вайи могут быть *одноперистыми* и *многоперистыми*, состоящими из перьев нескольких порядков (рис. 40). Различают следующие основные формы перышек и типы их прикрепления к рахису (рис. 41). *Пеконтероидное* (от латиниз. греч. *pecten* — гребень) перышко имеет прямые и параллельно-крайние боковые стороны и прикрепляется к стержню всем своим основанием. *Сфенонтероидное* (от латинизир. греч. *sphen* — клин) перышко имеет очертание от круглого до

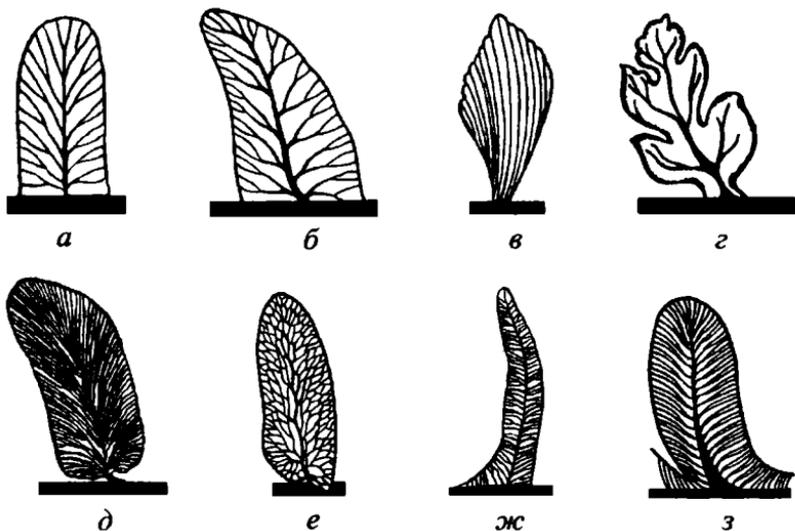


Рис. 41. Типы прикрепления (т.п) и жилкования (т.ж) у ископаемых растений с папоротниковидной листвой: отделы *Polypodiophyta* (D_2-Q), *Archaeopteridophyta* (D_3-C_1), *Lyginopteridophyta* (D_3-K).

a, б — пекоптероидный т.п, перистый т.ж; (*a* — род *Pecopteris*, *б* — род *Cladophlebis*); *в, з* — сфеноптероидный т.п (*в* — род *Archaeopteris*: параллельно-дихотомический т.ж, *з* — род *Mariopteris*: перистый т.ж); *д, е* — невроптероидный т.п (*д* — род *Neuropteris*: веерный т.ж, *е* — род *Linopteris*: сетчатый т.ж); *ж, з* — алетоптероидный т.п (*ж* — род *Alethopteris*: перистый т.ж, избегание одной стороны перышка, *з* — род *Callipteris*: перистый т.ж, избегание с обеих сторон перышка)

клиновидного и прикрепляется к стержню суженным основанием. *Невроптероидное* (от латинизир. греч. *neugos* — жилка) перышко языковидное, сердцевидное и прикреплено к рахису небольшим участком основания, легко отделяясь от него, благодаря чему часто встречается в изолированном состоянии. *Алетоптероидное* (от латинизир. греч. *aletos* — мельница) перышко имеет вытянутую и сравнительно узкую форму, прикрепляется всем основанием, но края основания перышка избегают по рахису. Различают также основные типы жилкования перышек: без выделения средней жилки — веерное и параллельно-дихотомическое; с выделением главной и боковых жилок — перистое и сетчатое. Относительно общих размеров растения вайя занимает большой объем. Такие растения называются *макрофилльными* (от латинизир. греч. *tasgos* — большой). Сложные листья папоротников спирально закручены на начальных стадиях роста.

2. Первоначально спорангии располагались на перышках одиночно, но в процессе эволюции сгруппировались в

отдельные группы, или *сорусы* (от латинизир. греч. *sogos* — кучка) преимущественно на абаксиальной стороне перышек или по их краю. Иногда спорангии срastaются в *синангии* (от латинизир. греч. *syn* — вместе и *angeion* — вместилище). Спорангии древних представителей не имели специального механизма для раскрывания стенок спорангия, они открываются у них посредством верхушечной поры. В процессе эволюции возникает механизм для раскрывания стенок в виде кольца, или *аннулюса* (от лат. *annulus* — кольцо). Кольцо представляет собой полоску из нескольких рядов клеток на внешней стороне спорангия с утолщенными стенками, служившими для раскрывания спорангия. Кольцо на теле спорангия расположено различно: поперечно, косо, верхушечно, вертикально (рис. 42). Часть клеток кольца имеют тонкие стенки, образующие *стомий* (от греч. *stoma* — рот). По мере созревания спорангия клетки кольца теряют воду. Возникает

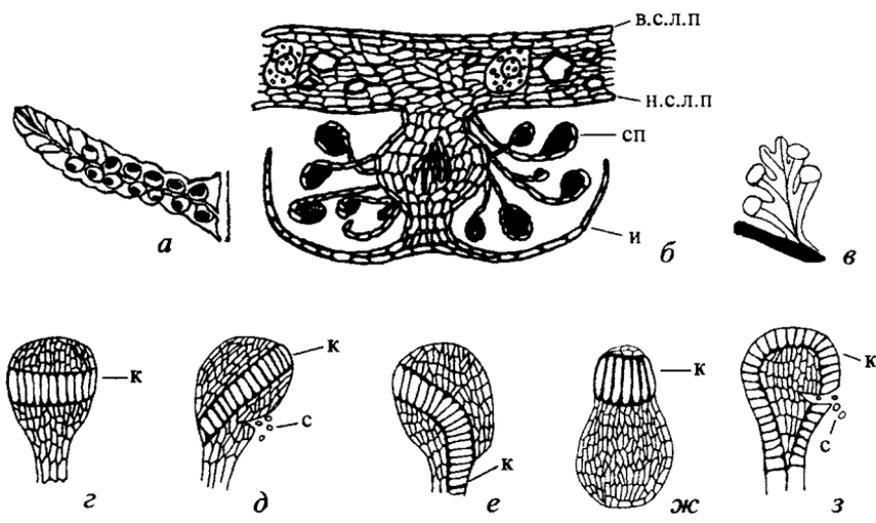


Рис. 42. Поперечное сечение соруса и типы колец спорангиев отдела Polyodiophyta (D₂-Q):

а — *Syathea* sp.: сорусы на нижней стороне перышка (Криштофович, 1957); *б* — *Aspidium* sp.: поперечное сечение соруса (Лотова, 2001); *в* — *Hymenophyllum* sp.: сорусы на концах лопастей перышка; *г* — *Hymenophyllum* sp.: поперечное кольцо; *д* — *Syathea* sp.: продольное кольцо; *е* — *Hymenophyllum* sp.: извилистое продольное кольцо; *ж* — *Schizaea* sp.: верхушечное кольцо; *з* — *Polystichum* sp.: вертикальное кольцо (*в-з* — Криштофович, 1957); все — современные.

Условные обозначения: в.с.л.п — верхняя сторона листовой пластинки, н.с.л.п — нижняя сторона листовой пластинки, сп — спорангий, с — споры, и — индузий, к — кольцо

механическое напряжение, стенка кольца разрывается в районе стомия и созревшие споры высыпаются (рис. 42). Папоротники со спорангиями, имеющими многослойную стенку, относятся к *эвспорангиатным*, а с однослойной стенкой — к *лептоспорангиатным* полиподиофитам.

3. Растения равноспоровые и гетероспоровые. Споры с однолучевой и трехлучевой щелью разверзания.

4. Проводящий цилиндр — диктиостела, реже наблюдается протостела и сифоностела.

Сохранение в ископаемом состоянии. Относительно часто встречаются вайи или их части, гораздо реже органы размножения и петрифицированные стволы, что крайне затрудняет естественную классификацию папоротников. Некоторые представители голосеменных из отдела *Lyginopteridophyta* имеют морфологически сходную листву. Поэтому бывает затруднительно определить принадлежность стерильной вайи к папоротникам или лигиноптеридофитам. Если органы размножения не сохранились, а сохранилась лишь стерильная листва, то тогда употребляется искусственная классификация, в основу которой положены типы прикрепления перышек к рахису, их форма и характер жилкования.

Геологическое распространение. Известны со среднего девона, многочисленны в позднем палеозое, мезозое и кайнозое. В современной флоре занимают третье место после покрытосеменных и моховидных по числу родов (300) и видов (12000), доминируя среди споровых растений.

Происхождение. Полиподиофиты происходят от раннедевонских тримерофитовых (отдел *Rhyniophyta*). Связующим звеном между последними и папоротниками является класс *Protopteridopsida*.

Классификация. Обширнейший отдел полиподиофитов труден для классификации. Это связано с большим разнообразием в строении вегетативных и репродуктивных органов, перечень признаков которых часто в пределах одного высокого таксона бывает изменчивым. Исследование современных папоротников достигло больших успехов, особенно в изучении спор, гаметофитов, цитологии. Поэтому систематика современных полиподиофитов по сравнению с ископаемыми более совершенна. Палеоботанический материал пока не дает определенных критериев для выделения четких и стабильных систематических единиц. Разные исследователи выделяют от шести до семи классов среди полиподио-

фитов. Мы остановимся только на трех классах: неггератиопсидах (Noeggerathiopsida), мараттиопсидах (Marattiopsida) и полиподиопсидах (Polypodiopsida), которые различаются по строению стенки спорангия, типу спороношения и типу стелы. Класс Noeggerathiopsida почти всеми исследователями считается одним из наиболее проблематичных в отделе Polypodiophyta. Неггеративые сближались с эквизетофитами, прогимноспермами и полиподиофитами. В настоящее время доказана их принадлежность к споровым растениям. Большие дискуссии вызывало положение спорангиев на “верхней” стороне перышек, что не позволяло относить их к папоротникам. В. Гирмер (Hirmer, 1941) показал, что “верхняя” сторона спороносных перышек генетически является нижней, что является характерной чертой полиподиофитов.

Класс Неггератиопсиды. Classis Noeggerathiopsida

Общая характеристика

1. Стенка спорангия толстая, многослойная. Папоротники эвспорангиатные.

2. Спорангии свободные, без кольца, расположены на “верхней” стороне перышка (объяснение см. выше) концентрическими кругами.

3. Строение проводящего цилиндра неизвестно.

Геологическое распространение. Средний карбон Западной Европы, пермь Америки и Китая.

Классификация. В составе класса, согласно принятой нами системе высших растений А.Л. Тахтаджяна (1986), выделяются три порядка, но мы остановимся только на одном.

Порядок Noeggerathiales Němejc, 1931

Семейство Noeggerathiaceae Němejc, 1963

Род *Noeggerathia* Sternberg, 1821 emend. Šimůnek et Bek, 2003

Этимология в честь доктора наук Неггерата (Noeggerath), изучавшего ископаемые растения.

Типовой вид — *N. foliosa* Sternberg, 1821; средний карбон; Радницкий угольный бассейн, окрестности г. Бороун, Богемия, Чешская Республика.

Характеристика (рис. 43). Растения высотой 0,5–1 м с главным неветвящимся стеблем, на котором спирально расположены листовые рубцы от следов прикрепления вайи. На верхушке розетка стерильных и фертильных вайи. Стерильные перышки



Рис. 43. Класс
 Noeggerathiopsida (C₂-P):
 а-б — *Noeggerathia foliosa* (Sternberg) Šimůnek et Bek: а — стерильное перо, линейка 4 см, б — реконструкция общего вида растения, линейка 10 см; в — *Noeggerathiaestrobus bohemicus* (O. Feismantel) Šimůnek et Bek: реконструкция стробила, линейка 1 см; все (Šimůnek, Bek, 2003), средний карбон Чехии

округло-ланцетные, клиновидные, косоприкрепленные к плоскому стержню относительно широким основанием (сфеноптероидный т.п.), жилкование параллельно-дихотомическое. Края дистальных перышек пера лопастные или зубчатые.

Замечания. Спороносные органы, которые находят в Чехии в одних и тех же местонахождениях со стерильными экземплярами, принято относить к роду *Noeggerathiaestrobus*. Это довольно длинные (17–18 см) стробилы, сложенные чашевидными спорофиллами (перышками), не полностью охватывающими ось, с резким зубчатым краем. Базальная часть стробила стерильная, образованная глубоко рассеченными стерильными перышками. На “верхней” стороне спорофилла редко расположены овальные микро- и мегаспорангии, содержащие округлые трехлучевые споры.

Распространение. Средний карбон Западной Европы.

Класс Мараттиопсиды. Classis Marattiopsida

Общая характеристика

1. Стенка спорангия толстая, многослойная. Папоротники эвспорангиатные.

2. Спорангии располагаются свободно, иногда парами, но чаще всего срастаются в синангии.

3. Проводящий цилиндр — протостела и диктиостела.

Геологическое распространение. С верхнего палеозоя (расцвет) до современности (семь родов).

Классификация. В составе класса, согласно принятой нами системе высших растений А.Л. Тахтаджяна (1986), выделяется только один порядок.

Порядок Marattiales

Семейство *Asterothecaceae* Stur, 1883

Род *Asterotheca* Presl, in Corda, 1845

Этимология от *лат.* aster — звезда и theca — футляр, чехол.

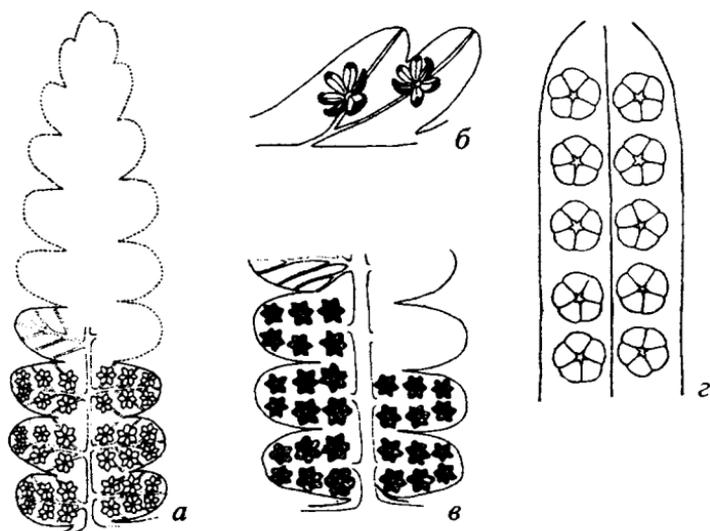


Рис. 44. Класс Marattiopsida (PZ₃-Q):

a—*в* — *Asterotheca damesii* (Stur) Brousmiche: *a* — реконструкция пера, *б* — синангии, расположенные на жилках, *в* — стерильные и фертильные перышки с пятилучевыми синангиями (Brousmiche, 1979), средний карбон Франции, $\times 3,3$; *г* — *Asterotheca* sp., спороносное перышко с розетковидными синангиями (Arnold, 1947)

Типовой вид — *Asterocarpus sternbergii* Goeppert, 1836; верхний карбон Германии (г. Саарбрюкен).

Характеристика (рис. 44). Вайя сложноперистая, крупная, рахис гладкий. Перья чередующиеся, ланцетовидные; перышки пекоптероидного типа прикрепления, сидячие, с параллельными краями и закругленными или тупыми верхушками, свободные или почти слившиеся друг с другом. Средняя жилка прямая, доходит до верхушки перышка, боковые жилки дихотомируют до трех раз. Фертильные перышки напоминают стерильные, иногда слегка редуцированы. Розетковидные синангии четырех-пятилучевые, состоят из нескольких спорангиев, соединенных между собой основаниями и со свободными концами.

Замечания. Род *Asterotheca* обычно используется, как формальный для растительных остатков, сохранившихся в виде фитолейм и отпечатков. Для минерализованных остатков такого же типа используется род *Acitheca*.

Распространение. Поздний карбон—ранняя пермь Европы и Приуралья; поздняя пермь Печорского угольного бассейна.

Род *Psaronius* Cotta, 1832

Этимология не установлена.

Типовой вид — *Psarolithis helmintholithus* Sprengel, 1828; карбон Германии (г. Хемниц).

Характеристика (рис. 45). Древовидные папоротники с прямостоячим неветвящимся высоким стволом (8–10 м), диаметром у основания 80–150 см, на верхушке трех- и четырехперистые вайи длиной до 3 м. Перышки пекоптероидного типа прикрепления, обычно их относят к роду *Pecopteris*, синангии, расположенные на нижней стороне перышек, — к роду *Scolecopteris*. Ствол одет плащом, или мантией из многочисленных плотно упакованных воздушных корней наподобие некоторых современных диксониевых папоротников. На поверхности ствола сохраняются округлые продолговатые рубцы от опавших вай. Наиболее часто в ископаемом состоянии сохраняются окаменелые стволы, для которых известно анатомическое строение. Проводящий цилиндр — диктиостела.

Распространение. Карбон—пермь Северной и Южной Америки, Европы, Китая, редко триас. В России неизвестен.

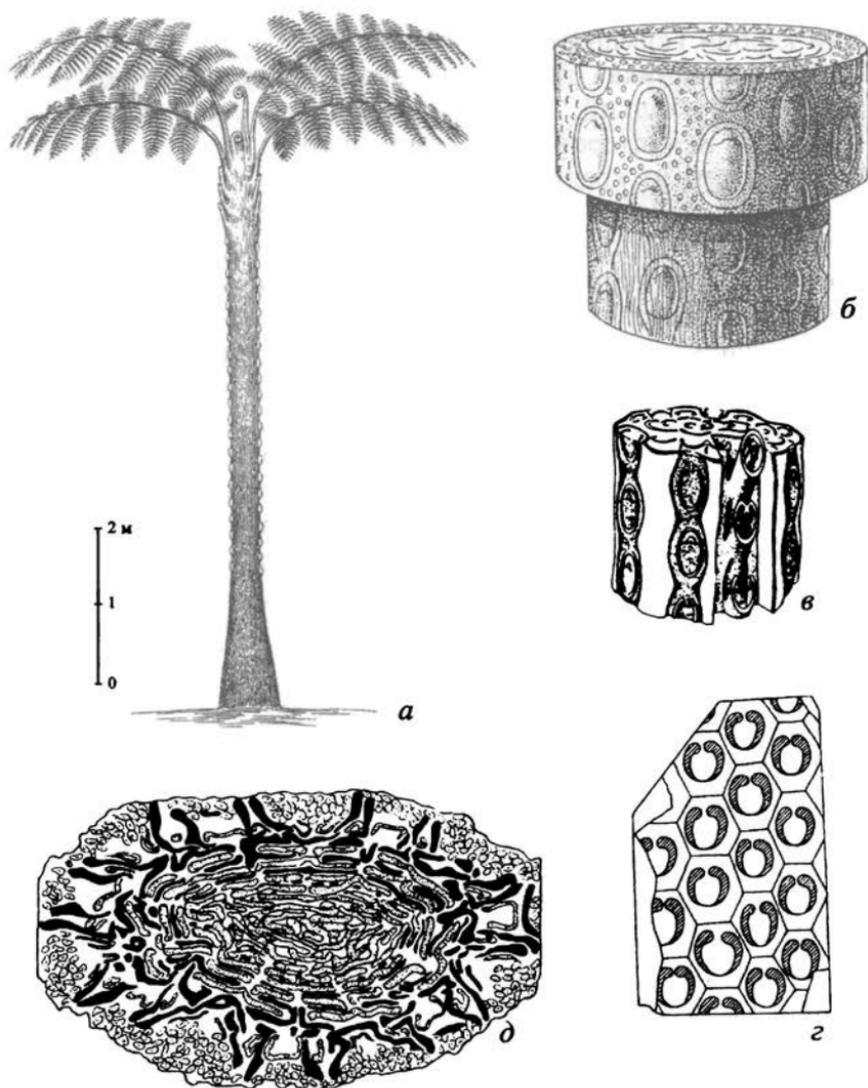


Рис. 45. Класс Marattiopsida (PZ₃-Q):

a-z — *Psaronius* sp.: *a* — реконструкция общего облика древовидного растения (Zimmermann W., 1930), нижняя пермь Германии, *б* — схема строения ствола: верхняя часть рисунка — поперечный разрез с воздушными корнями, нижняя — удалена мантия из воздушных корней, рубцы менее отчетливые, заметна продольная штриховатость от воздушных корней (Gothan, 1954), нижняя пермь Германии, $\times 0,2$, *в* — листовые следы (Lemoigne, 1988a), пермь Германии, *г* — рубцы от опавших вай (Криштофович, 1957); *д* — *P. infarctus* Unger: поперечный разрез ствола и части мантии из воздушных корней (Gothan, Weyland, 1954), нижняя пермь (красный лежень) Германии, $\times 0,5$

Класс Полиподиопсиды.
Classis Polypodiopsida

Общая характеристика

1. Стенка спорангия тонкая, однослойная. Папоротники leptоспорангиатные.

2. Спорангии обычно свободные или собраны в сорусы.

3. Проводящий цилиндр — протостела, сифоностела и диктиостела.

Геологическое распространение. Пермь, мезозой (расцвет) и до современности (самый обширный класс современных представителей).

Классификация. В составе класса, по принятой нами системе высших растений А.Л. Тахтаджяна (1986), выделяются семь подклассов, в каждом из которых от 1 до 5 порядков. Мы остановимся только на некоторых из них.

Порядок Polypodiales

Семейство Polypodiaceae Berchtold et J.S. Presl, 1820

Род *Polypodium* Linnaeus, 1753

Этимология от *лат.* poly — много и *рода* — ноги.

Типовой вид — *P. vulgare* Linnaeus, 1753; современный.

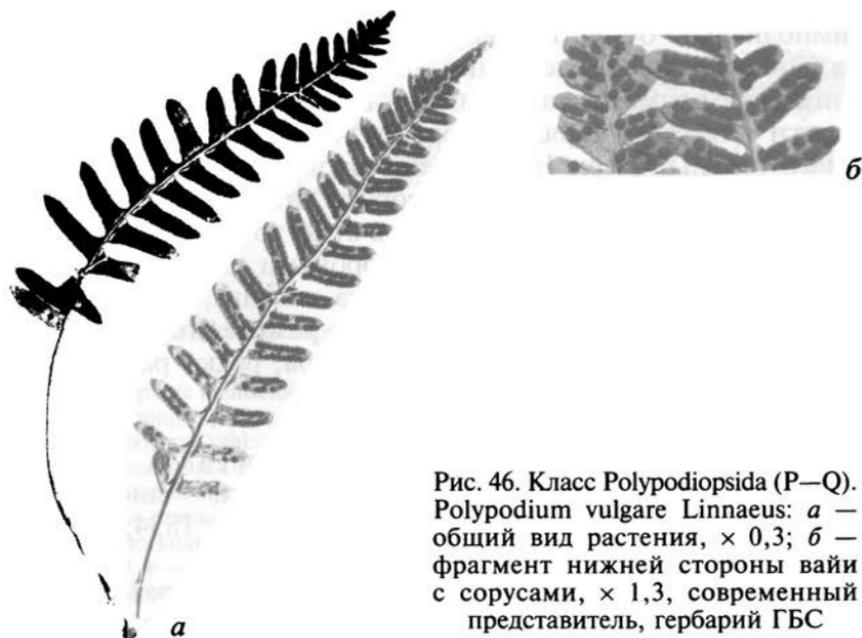


Рис. 46. Класс Polypodiopsida (P—Q).
Polypodium vulgare Linnaeus: *a* —
общий вид растения, $\times 0,3$; *b* —
фрагмент нижней стороны вайи
с сорусами, $\times 1,3$, современный
представитель, гербарий ГБС

Характеристика (рис. 46). Современные наземные или эпифитные папоротники с хорошо развитым толстым корневищем, от которого отходят перистые вайи. Перышки удлиненные, субтреугольных очертаний, края перышек ровные. Корневище обычно покрыто характерными бурыми чешуями. Спорангии собраны в сорусы, лишенные покрывальца (=индузия) и располагающиеся на абаксиальной поверхности перышек. Ценное декоративное растение.

Распространение. Современный, произрастает в тропической, субтропической и умеренной областях.

Семейство *Dipteridaceae* Seward et Dale, 1907

Род *Clathropteris* Brongniart, 1828

Этимология от *lat.* *clathratus* — решетчатый и *pterus* — крыло.

Типовой вид — *Filicites meniscioides* Brongniart, 1825; рэтский ярус верхнего триаса Швеции.

Характеристика (рис. 47, *a—e*). Вайя пальчато рассеченная с лучисто расходящимися перьями или лопастями, сливающимися в месте выхода из верхушки рахиса. Наиболее глубокий вырез между перьями в центральной части вайи. Перья сравнительно крупные, линейно-ланцетные, у верхушки — суженные и приостренные, по боковым краям крупнозубчатые, со сложным сетчатым жилкованием. Средняя жилка перьев симподиально отходит от коротких развилок главного стержня, боковые жилки очередные, отходят от средней под углом, близким к прямому, заканчиваясь в зубах края. Жилки третьего и четвертого порядков образуют сеть из прямоугольных и многоугольных ячеек. На нижней стороне перьев внутри ячеек помещены лишенные индузия сорусы, в которых спорангии расположены беспорядочно. Споры от 33 до 65 мкм, треугольные, с несколько вдавленными сторонами и закругленными углами, с трехлучевой щелью. Экзина плотная, гладкая, иногда с шипиками, ориентированными в разные стороны.

Распространение. Поздний триас, юра, редко ранний мел юга Евразии.

Род *Dictyophyllum* Lindley et Hutton, 1834

Этимология от *lat.* *dictyo* — сеть и *phyllum* — лист.

Типовой вид — *D. rugosum* Lindley et Hutton, 1834; средняя юра Англии.

Характеристика (рис. 47, *г—ж*). Рахис вайи разделен на прямую нижнюю и верхнюю части, последняя разделе-

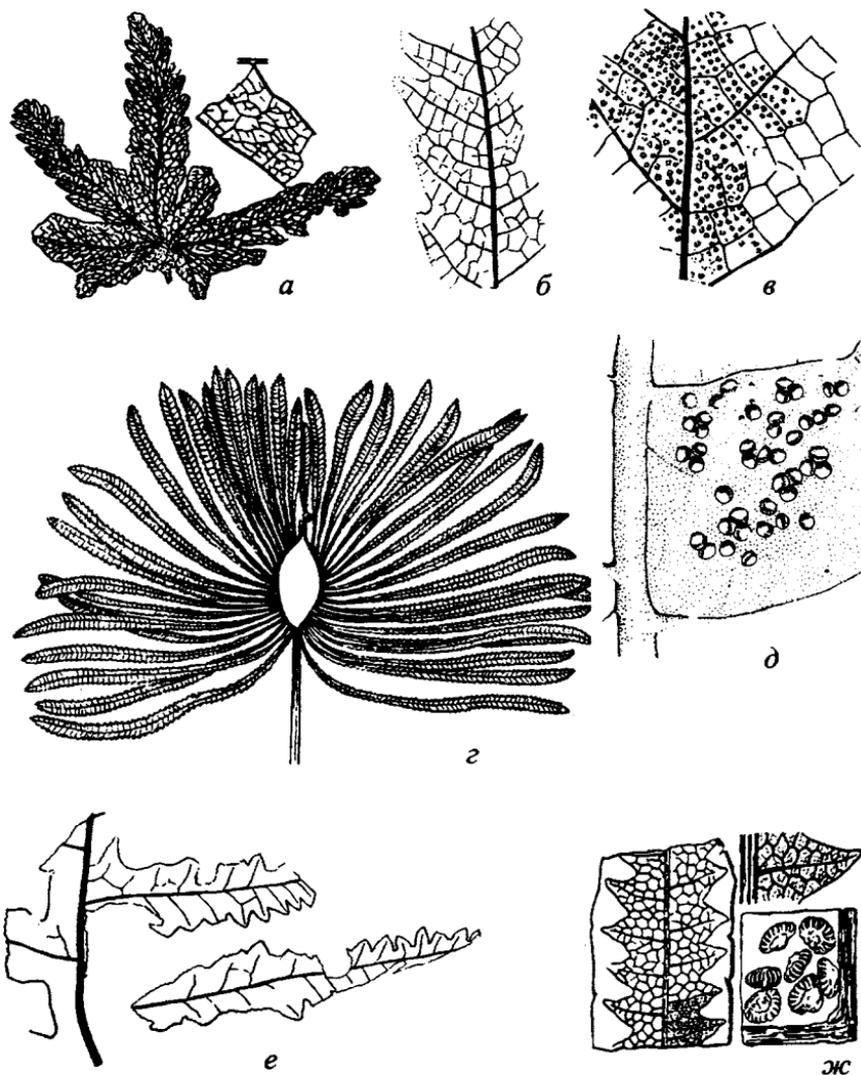


Рис. 47. Класс Polypodiopsida (P—Q). Вайи родов *Clathropteris* (a—v) и *Dictyophyllum* (z—ж):

a — *Clathropteris meniscioides* (Brongniart) Brongniart: перо иверху деталь жилкования (Криштофович, 1957), триас Австрии, соответственно $\times 0,15$ и $\times 1,1$;
 б, в — *C. obovata* Oishi: б — фрагмент пера, $\times 0,7$, в — сорусы на нижней стороне листовой пластинки пера (б, в — Harris, 1961), $\times 17$, б, в — средняя юра Англии;
 z, ж — *Dictyophyllum exile* (Brauns) Nathorst: z — реконструкция вайи, уменьш. в 8 раз; ж — слева фрагмент пера, $\times 0,5$, справа — отдельные спорангии, у которых видно кольцо (z, ж — Криштофович, 1957), $\times 15$, z, ж — верхний триас Швеции;
 д, е — *D. rugosum* Lindley et Hutton: д — разрозненные спорангии на нижней стороне пера, $\times 7$, е — стерильные перья (д, е — Harris, 1961), $\times 0,5$, д, е — средняя юра Англии

на на две половины наподобие ухвата, к которым с каждой внешней стороны спирально прикреплены перья, отходящие наружу веерообразно. Перья сравнительно узкие, линейно-ланцетные, суженные у основания, надрезанные на зубообразные лопасти. Средняя жилка пера сравнительно толстая, прямая, доходящая до зубчатой верхушки. Боковые жилки очередные или почти супротивные. Жилки третьего и четвертого порядков образуют сеть неправильных многоугольных ячеек. На нижней стороне пера внутри ячеек, образованных жилками, расположены сорусы из свободно лежащих продолговатых спорангиев, снабженных косым или почти вертикальным кольцом, из которых извлечены споры. Споры диаметром 20–65 мкм треугольные, с трехлучевой щелью. Экзина толстая, гладкая, иногда с острошиповатой скульптурой.

Распространение. Поздний триас, юра, ранний мел юга Евразии.

Порядок *Osmundales*

Семейство *Osmundaceae* R. Brown, 1810

Род *Cladophlebis* Brongniart, 1849

Этимология от *lat.* *cladus* — ветвь и *flebilis* — жалкий.

Типовой вид — *Pecopteris whitbiensis* Brongniart, 1828; средняя юра Англии.

Характеристика (рис. 48). Сложноперистые, только стерильные вайи. Перышки прикрепляются к рахису пера всей шириной основания, иногда в основании слегка сужены или расширены, свободные на всем протяжении или сливаются нижними частями (пекоптероидный тип). Перышки обычно серповидно изогнуты в отношении тупой или острой верхушки, цельнокрайние, зубчатые, лопастные. Жилкование

перистое: средняя жилка отчетливая, в верхушке перышка разветвляется: боковые жилки бо-

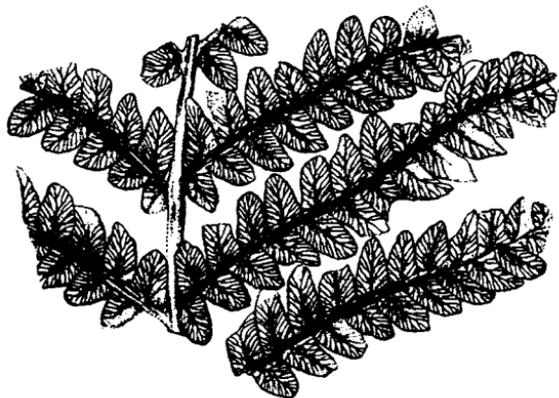


Рис. 48. Класс *Polypodiopsida* (P—Q). *Cladophlebis williamsonii* Brongniart: строение средней части вайи (Вахрамеев, Долуденко, 1961), юра—нижний мел Сибири, × 1

лее тонкие и отходят от средней под более или менее острым углом, дихотомируя от одного до нескольких раз.

Замечания. По последним исследованиям (Schweitzer et al., 1997) установлено, что часть видов этого рода со спороношениями *Todites*, принадлежит осмундовым папоротникам. Поэтому мы помещаем род *Cladophlebis* в соответствующее семейство.

Распространение. Поздняя пермь России (Печорский бассейн), триас—мел повсеместно.

Порядок Schizaeales

Семейство Lygodiaceae Presl, 1845

Род *Lygodium* Swartz, 1800

Этимология не установлена.

Типовой вид — *Ophioglossum scandens* Linnaeus, 1753; современный.

Характеристика (рис. 49). Лептоспорангиатные папоротники с лиановидными длинными, вьющимися побегами.

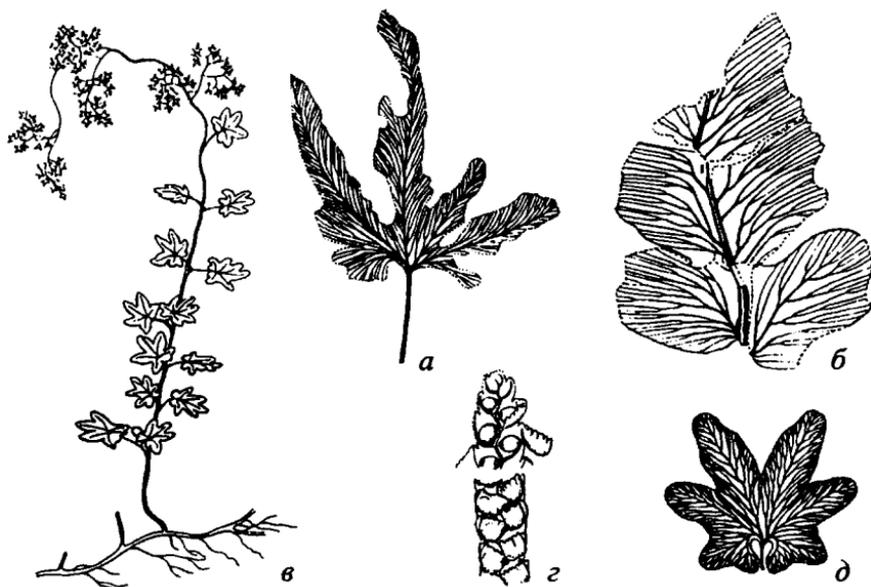


Рис. 49. Класс Polypodiopsida (P—Q). Современные и ископаемые представители рода *Lygodium*:

a — *L. coloradense* Knowlton: стерильное перо, верхи верхнего мела, Северная Америка, $\times 0,5$; *b* — *L. asiaticum* Borsuk: фрагмент пера (*a*, *b* — Основы палеонтологии..., 1963а), палеоген, Сахалин, $\times 6$; *c—d* — *L. palmatum* (Bernhardi) Swartz: *c* — общий вид растения, $\times 0,14$; *e* — одиночные спорангии, прикрытые частью листовой пластинки типа индузия, *d* — стерильное перо (Тахтаджян, 1956), $\times 2$, *e—d* — современные

Стерильные перья пальчатые с нечетным или четным числом ланцетных перышек, иногда разделенных до самого основания. От средней жилки отходят дихотомирующие боковые жилки, у некоторых видов они анастомозируют. Фертильные перышки несут узкие спорангионосные зоны. Каждый спорангий прикрыт выростом поверхностных тканей листовой пластинки, выполняющим функцию индусия. Созревшие спорангии раскрываются посредством продольной щели.

Распространение. Триас—мел (редко) Западной Европы и Северной Америки; палеоген—неоген Западной Европы, Северной Америки и Китая; современные представители распространены в тропических и субтропических областях.

Порядок Dicksoniales

Семейство Dicksoniaceae Presl, 1836

Род *Coniopteris* Brongniart, in Orbigny, 1849

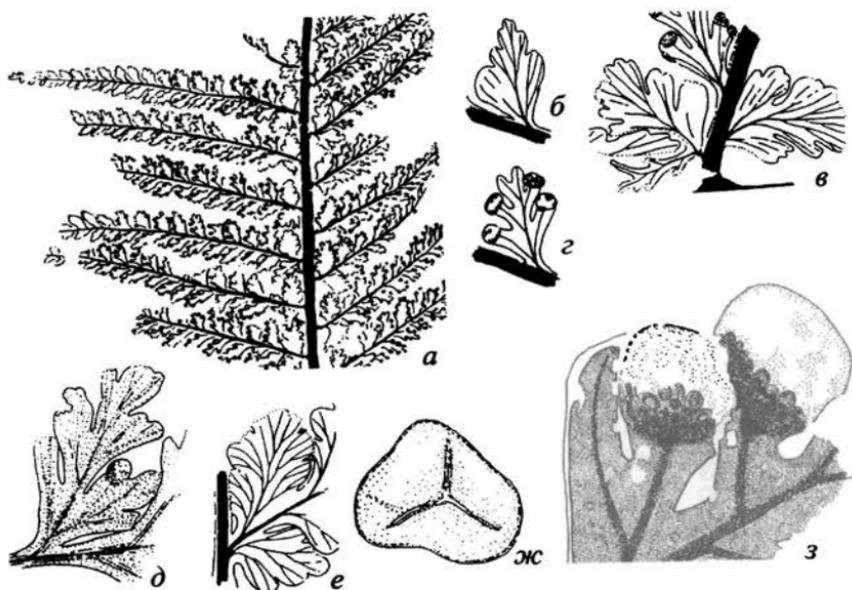


Рис. 50. Класс Polypodiopsida (P—Q).

Строение рода *Coniopteris*: а—г, з — *C. bella* Harris: а — средняя часть вайи, $\times 0,65$, б — стерильное перышко из средней части пера, $\times 2,4$, в — стерильные и фертильные перышки, $\times 2,4$, г — отдельное фертильное перышко, $\times 2,4$, з — два соруса, к основанию которых подходит жилка — проводящий пучок, видны отдельные спорангии с кольцами, $\times 12,7$; д, е — *C. murrayna* (Brongniart) Brongniart: д — фертильное перышко с одним сорусом, $\times 6$, е — стерильное перышко, $\times 2,8$; ж — *C. humenophylloides* (Brongniart) Seward: спора с трехлучевой щелью (все — Harris, 1961), $\times 533$, средняя юра Англии

Этимология от *лат.* conicus — конусовидный и *латинизир. греч.* pterus — крыло.

Типовой вид — *Pecopteris murrayna* Brongniart, 1828; средняя юра Великобритании (г. Скарборо, Йоркшир, Англия).

Характеристика (рис. 50). Сложноперистые вайи небольших размеров. Рахис тонкий, гладкий, редко с остатками волосков. Перья линейные или овальные, верхушки заостренные. Перышки лопастные, сфеноптероидные, треугольного, овального и ромбического очертания, косо расположенные по отношению к стержню пера, с клиновидно суженными или перетянутыми основаниями; пластинки перышек от цельных до глубоко надрезанных. Жилкование перистое: средняя жилка входит в пластинку перышка под острым углом и, не доходя до верхушки, разветвляется. Спороносные перья обычно расположены в нижней части вайи. Сорусы находятся в апикальной части или на концах жилок лопастей перышек, листовая пластинка которых обычно редуцирована. Спорангии с косым кольцом.

Распространение. Юра—ранний мел Северного полушария.

Incertae sedis

Род *Pecopteris* (Brongniart) Sternberg, 1825

Этимология от *латинизир. греч.* pecten — гребень и *латинизир. греч.* pterus — крыло.

Типовой вид — *Filicites pennaeformis* Brongniart, 1822; средний—верхний карбон Западной Европы.

Характеристика (рис. 51). Вайя дважды-четырежды перистая, перышки прикреплены к рахису всем основанием (пекптероидный тип прикрепления), как правило, под прямым углом, свободные или слегка сросшиеся между собой. Края перышек ровные или слабоволнистые, верхушка закругленная. Жилкование перистое. Перышки несут хорошо развитую среднюю жилку, от которой в перистом порядке отходят боковые жилки.

Замечания. Род формальный (морфологический), объединяет папоротниковидные листья, принадлежавшие растениям разного систематического положения, большинство из которых, по всей видимости, относилось к эвспорангиатным папоротникам.

Распространение. Карбон—пермь Северного полушария.

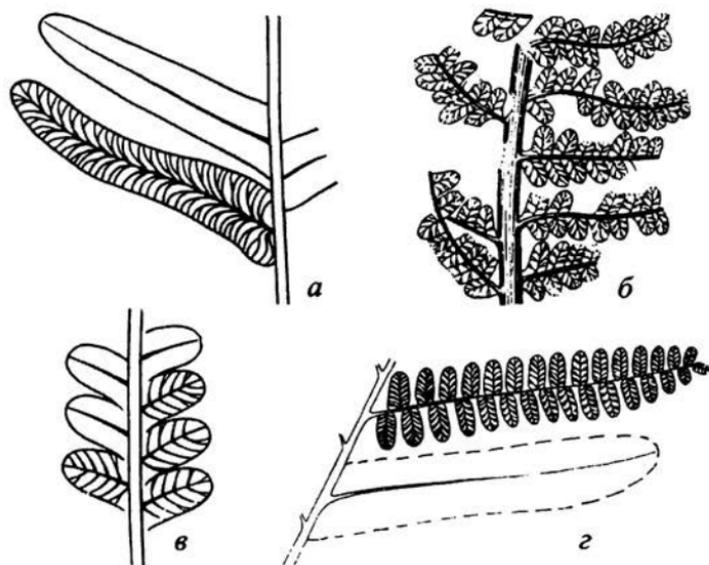


Рис. 51. Отдел Polypodiophyta, insertae sedis (D₂–Q).

Строение перьев и перышек рода *Pecopteris*: а — *P. robustissima* Wagner: фрагмент средней части пера (Новик, 1978), верхний карбон Северного Кавказа, $\times 2,9$; б — *P. integra* (Andrae) Schimper: фрагмент вайи (Залесский, Чиркова, 1938), средний карбон, Донбасс (Украина), $\times 0,5$; в — *P. cf. monyi* Zeiler: фрагмент пера (Новик, 1978), верхний карбон Северного Кавказа, $\times 3,3$; г — *P. pennaeformis* (Brongniart) Sternberg — типовой вид: схема строения пера (Lemoigne, 1988a)

Рекомендуемая литература

Вахрамеев, Долуденко, 1961; Залесский, Чиркова, 1938; Криштофович, 1957; Мейен, 1987; Новик, 1978; Основы палеонтологии..., 1963а; Тахтаджян, 1986; Arnold, 1947; Brousmiche, 1979; DiMichele, Phillips, 2002; Gothan, 1954; Gothan, Weyland, 1954; Harris, 1961; Hirmer, 1941; Lemoigne, 1988a; Rößler, 2000; Schweitzer et al., 1997; Šimůnek, Bek, 2003.

ОТДЕЛ АРХЕОПТЕРИДОФИТЫ. DIVISIO ARCHAEOPTERIDOPHYTA

Этимология от родового названия *Archaeopteris* и латинизир. греч. *phyton* — растение.

Общая характеристика. Крупные древовидные растения высотой до 10 м с листьями в верхней части, с моноподиальным ветвлением главного стебля. Боковые ветви располагаются спирально. Диаметр ствола в нижней части достигает 1 м и более. Растения этого отдела сочетают своеобразные признаки: вегетативные части и органы размножения, как у полиподиофитов; вторичная древесина — как у пинофитов.

1. Вайи неоппадающие, плоские, без признаков закручивания, характерного для папоротников, расположены очередно или спирально, простоперистые или дважды перистые, несущие сегменты сфеноптероидного типа от цельных до глубоко рассеченных с веерным жилкованием.

2. Различаются ветви фертильные целиком или только в средней части. Фертильные ветви завершаются лентовидными сильно измененными листьями — спорофиллами, часто изгибающимися от основания к верхушке. На них адаксиально расположены удлинённые одиночные или собранные в небольшие группы спорангии на ножках. Спорангии раскрываются с помощью продольной щели.

3. Растения гетероспоровые. Мегаспорангии находятся в нижней части спорофилла, микроспорангии — в верхней. Микро- и мегаспоры внешне сходны, но различаются размерами.

4. Проводящая система эвстелического типа, в конечных ветвях сердцевина отсутствует. Для надземных и подземных частей растения характерно присутствие вторичных тканей ксилемы, флоэмы и коры.

Геологическое распространение. Поздний девон и ранний карбон (турне) Северной Америки, Евразии и Африки.

В ископаемом состоянии чаще всего встречаются отпечатки стерильных и фертильных участков вай, а также окаменелые стволы.

Происхождение археоптеридофитов. Предковая группа этих растений пока неизвестна. С.В. Мейен (1987) связывал происхождение археоптерисовых с протоптеридиевыми — первыми прогимноспермовыми. Н.С. Снегиревская (2000), выделившая впервые этот своеобразный отдел высших растений, считала, что филогенетические связи археоптеридофитов уходят корнями к еще не установленной палеоботаниками группе, предположительно в ранге отдела или класса.

Классификация. Отдел принимается в составе одного класса *Archaeopteridopsida*, одного порядка *Archaeopteridales* и одного семейства *Archaeopteridaceae*.

Класс Археоптеридопсиды.
Classis Archaeopteridopsida

Порядок Archaeopteridales

Семейство Archaeopteridaceae Schmalhausen, 1894

Род *Archaeopteris* Dawson, 1871

Этимология от латинизир. греч. *archaios* — древний, первый и *pterus* — крыло.

Типовой вид — *Cyclopteris hibernica* Forbes, 1872; верхний девон (фаменский ярус) Ирландии.

Характеристика (рис. 52, 53, а—д). Большие деревья (высотой до 7–10 м) с листьями в верхней части и безлистным основным стеблем. Листья крупные (длиной до 1 м), дважды перистые, состоящие из прямого рахиса и супротивных или попарно сближенных, распростертых в одной плоскости длинных перьев, несущих сфеноптероидные, обратно-яйцевидные или клиновидные, цельнокрайние или значительно рассеченные перышки длиной до 5 см с веерным жилкованием. Одиночные, линейно удлинённые спорангии без кольца расположены на *акропетальной* (=верхней) стороне пера поодиночке или собраны в небольшие группы. Ножка спорангия снабжена проводящим пучком, а стенка имеет устьица. Мега- и микроспорангии близки по размерам. Микроспоры округлые, трехлучевые с мелкобугорчатой поверхностью, экзина двуслойная. Мегаспоры похожи на микроспоры, но крупнее.

Распространение. Поздний девон Европы, Азии, Канады и США.

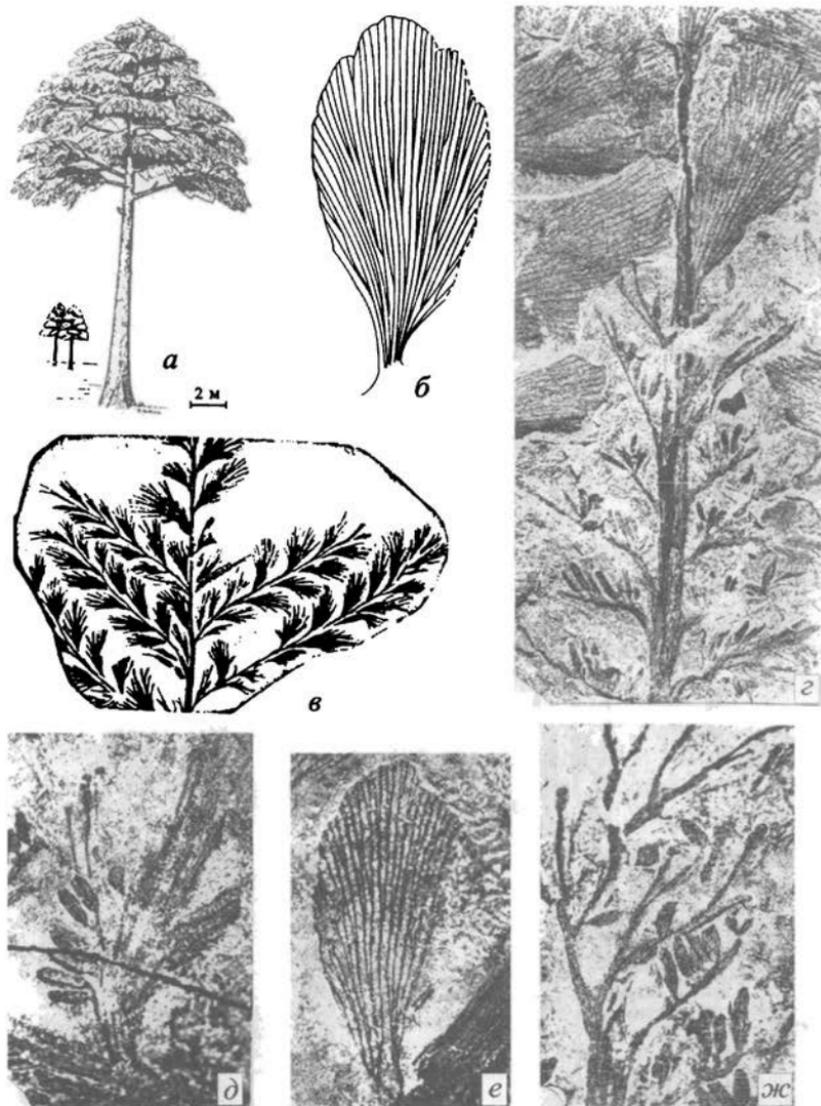


Рис. 52. Отдел Archaeopteridophyta (D_3-C_1).

Строение стерильных и фертильных ветвей рода *Archaeopteris*: *a* — *Archaeopteris* sp.: реконструкция внешнего облика (Beck, 1962), верхний девон Северной Америки, линейка 2 м; *б* — *A. halliana* (Goepfert) Dawson: схема жилкования стерильного перышка (Phillips et al., 1972), фаменский ярус Северной Америки, $\times 3,1$; *в* — *A. fimbriata* Nathorst: верхняя часть стерильной вайи (Nathorst, 1902), верхний девон Норвегии (Медвежий остров), $\times 0,6$; *з-ж* — *A. roemeriana* (Goepfert) Stockmans: *з* — стерильные и фертильные оси, прикрепленные к главной оси, $\times 3,2$, *д* — перышко наполовину стерильное, наполовину фертильное, $\times 3,2$, *е* — стерильное перышко с дихотомическим жилкованием, $\times 3,2$, *ж* — фертильные оси, $\times 3,2$; все (Kenrick, Fairon-Demaret, 1991) фаменский ярус Бельгии

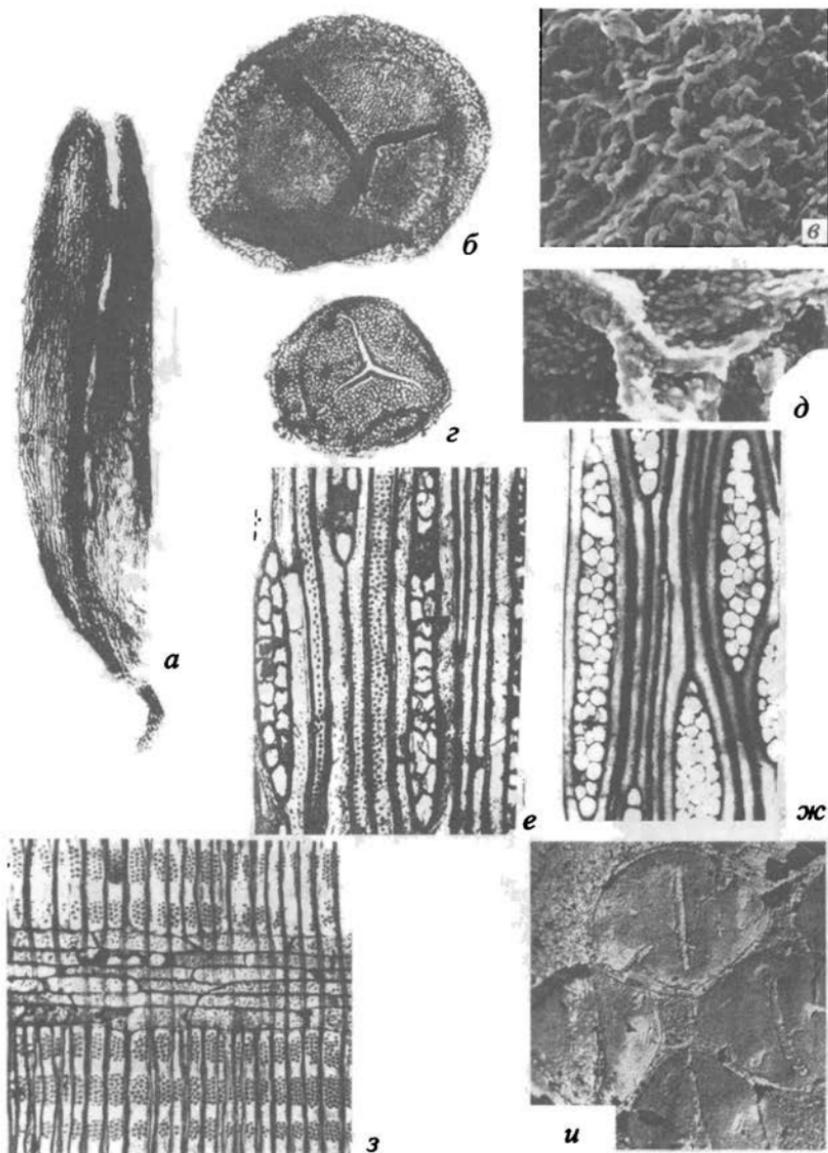


Рис. 53. Отдел Archaeopteridophyta (D_3-C_1); роды *Archaeopteris* (a—д) и *Callixylon* (e—u):

a, б, д — *Archaeopteris* sp.: a — целый спорангий с ножкой, видны продольная щель растрескивания и клеточная структура стенки, $\times 24$, б — мегаспора, $\times 133$, д — орнаментация микроспоры с проксимальной стороны, $\times 1600$, a, б, д — верхний девон Северной Америки (шт. Западная Виргиния); e — *A. halliana* (Goepfert) Dawson: орнаментация мегаспоры с проксимальной стороны (a, б, в, д — Phillips et al., 1972), верхний девон Северной Америки (шт. Западная Виргиния), $\times 1000$; з — *A. cf. jacksonii* (Dawson) Arnold: микроспора (Pettit, 1965), верхний девон

Род *Callixylon* Zalessky, 1911

Этимология от *лат.* callus — мозоль и *латинизир. греч.* xylon — древесина.

Типовой вид — *Dadoxylon trifilievii* Zalessky 1909; верхний девон (фаменский ярус) Украины (Южный Донбасс).

Характеристика (рис. 53, *e—u*). Изолированные стволы, иногда диаметром до 1,5 м. Проводящая система центральных осей эвстелическая, корней — протостелическая. Сердцевина широкая, иногда поперечно септированная, по ее периферии располагаются *симподии* (=первичные проводящие пучки), от которых отходят листовые следы. В конечных ветвях сердцевина отсутствует. Характерно образование вторичных тканей ксилемы, флоэмы и коры в надземных и подземных органах. Радиальные стенки трахеид вторичной ксилемы покрыты округлыми окаймленными, сомкнутыми порами без *торуса* (=утолщения на мембране в центральной части поры), собранными в группы, которые на смежных трахеидах образуют непрерывную радиальную полосу. Полосы с порами чередуются с полосами без пор. Сердцевинные лучи одно- и многорядные различной высоты. Поры *полей перекреста* (=участков, образуемых стенками лучевых клеток и осевых трахеид) многочисленные, окаймленные.

Замечания. Ч. Бэк (Beck, 1960) показал прижизненную связь стеблей *Callixylon* и листьев типа *Archaeopteris*. Тем не менее фрагментарные окаменелые стебли и корни продолжают относить к роду *Callixylon*, а изолированные отпечатки ваий — к роду *Archaeopteris*.

Распространение. Поздний девон—ранний карбон Северной Америки, Европы, Азии, Китая и Африки.

Рекомендуемая литература

Залесский, 1911; Мейен, 1987; Снигиревская, 1982, 1984, 2000; Arnold, 1930; Beck, 1960, 1962, 1970; Cai, 1989; Chitale, 1988; Gensel, Andrews, 1984; Kenrick, Fairon-Demaret, 1991; Lemoigne, 1988a; Lemoigne et al., 1983; Meyer-Berthaud et al., 1997; Nathorst, 1902; Pettitt, 1965; Phillips et al., 1972.

Канады, × 330; *e—u* — *Callixylon newberryi* (Dawson) Elkins et Wieland: *e* — двурядный сердцевинный луч на тангентальном срезе (Lemoigne, 1988a), верхний девон Северной Америки, × 94, *ж* — многорядный сердцевинный луч на тангентальном срезе, × 94, *з* — расположение округлых окаймленных пор вторичной древесины непрерывными полосками, чередующимися с беспоровыми полосками, × 80, *и* — окаймленные поры со щелеподобной апертурой (*ж—и* — Beck, 1970), × 1333, *жс—и* — верхний девон Северной Америки

Надотдел Сперматофиты (Семенные растения). Superdivisio Spermatophyta

Этимология от латинизир. греч. sperma — семя и phytон — растение.

Общая характеристика. Семенные растения характеризуются следующими признаками.

1. Размножение осуществляется с помощью семян. Переход к размножению семенами — это важнейший этап в эволюции высших растений, приведший к усовершенствованию строения и функционирования органов размножения. Семя развивается из семязачатка. *Семязачаток* — это многоклеточное образование, представляющее собой видоизмененный мегаспорангий, окруженный особыми покровами — *интегументами*. Сам видоизмененный мегаспорангий называют ядром семязачатка, или *нуцеллусом*, из мегаспор которого развивается только одна спора, дающая начало женскому гаметофиту. Покровы образуют при смыкании узкий канал — *пыльцевход*, или *микропиле*, через который пыльцевая трубка проникает к гаметофиту (рис. 54). Нередко семязачаток погружен в бокаловидное образование (называемое *купулой*), которое иногда срастается с интегументом и образует так называемый *внешний интегумент* (рис. 55). Сложная структура семязачатка при созревании после оплодотворения превращается в *семя*, которое состоит из зародыша, запасочной ткани — *эндосперма* (источник питания зародыша) и покровов, защищающих зародыш от внешних воздействий (света, высыхания и др.). Сформировавшийся зародыш имеет зародышевый корешок, *гипокотиль* — стеблевую ось и одну и более семядоли. Масса современных семян изменяются от тысячных долей миллиграмм до 20 кг (у сейшельской пальмы).

2. Оплодотворение и опыление осуществляются с помощью *пыльцы* (=совокупность пыльцевых зерен). *Пыльцевое зерно* — одноклеточное образование, образующееся в микроспорангии и служащее для полового воспроизведения. Пыльцевые зерна имеют шарообразную или яйцевидную форму размером от 2 до 250 мкм, один, чаще два, реже

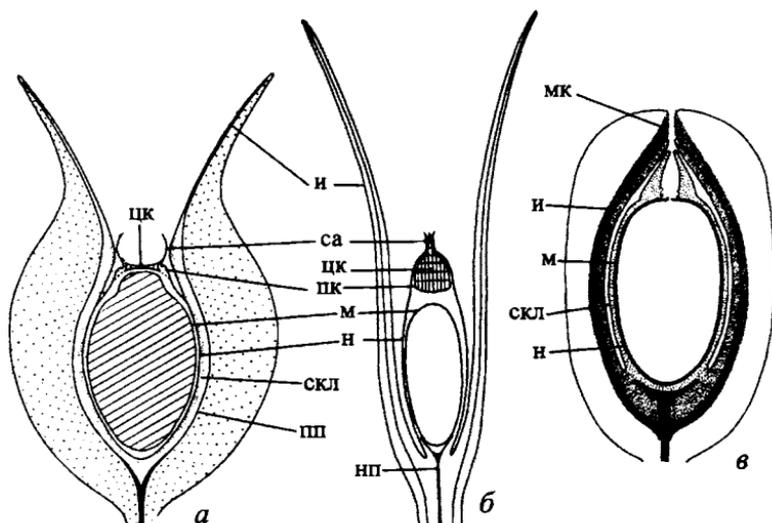


Рис. 54. Надотдел Spermaphyta (D₃-Q).

Строение семязчатка на примере трех родов: *Lyrasperma*, *Genomosperma* и *Callospermation*: а — *Lyrasperma scotica* (Calder) Long: схема строения (продольный разрез) семязчатка (Long, 1960), нижний карбон Великобритании, × 4;

б — *Genomosperma kidstoni* (Calder) Long: продольный разрез семязчатка (Long, 1959), нижний карбон Великобритании, × 5; в — *Callospermation pusillum* Eggert et Delevoryas: реконструкция продольного разреза семязчатка (Eggert, Delevoryas, 1960), верхний карбон США, × 24.

Условные обозначения: и — интегумент, мк — микропиле, цк — центральная колонка, са — сальпинкс, пк — пыльцевая камера, скл — склеротеста, м — мегаспоровая мембрана, н — нуцеллус, пп — проводящий пучок, нп — нуцеллярный пучок

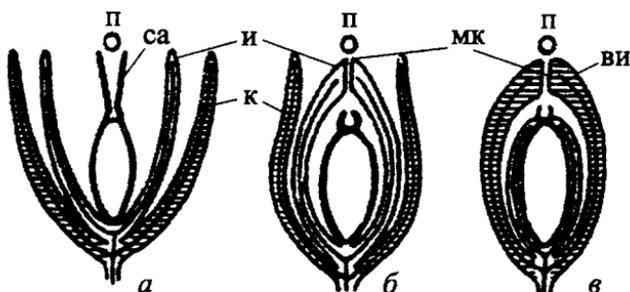


Рис. 55. Надотдел Spermaphyta (D₃-Q).

Строение каменноугольных семязчатков: а — примитивные лигиноптеридиевые, захватывающие пыльцу сальпинксом; б — продвинутые лигиноптеридиевые, захватывающие пыльцу интегументом; в — медуллозные, захватывающие пыльцу купулой или внешним интегументом (Мейен, 1982).

Условные обозначения: и — интегумент, мк — микропиле, са — сальпинкс, п — пыльца, к — купула, ви — внешний интегумент

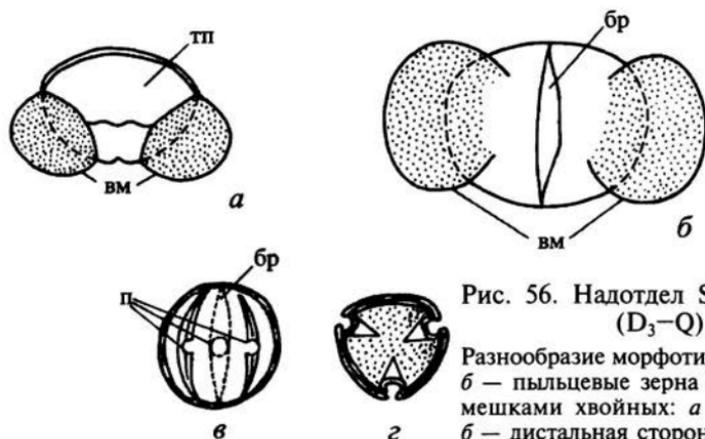


Рис. 56. Надотдел Spermatophyta (D_3-Q).

Разнообразие морфотипов пыльцы: а, б — пыльцевые зерна с воздушными мешками хвойных: а — вид сбоку; б — дистальная сторона; в, г — поры

и борозды у пыльцы покрытосеменных: в — вид сверху, г — вид сбоку.

Условные обозначения: тп — тело пыльцы, бр — борозда, вм — воздушные мешки, п — пора

до шести воздушных мешков и дистально расположенные апертуры — борозды, поры (рис. 56). *Воздушные мешки* представляют собой выросты наружного слоя, характерные для ветроопыляемых растений (главным образом, хвойных). *Борозда* — утонченная часть наружного слоя (экзины), которая является местом прорастания пыльцевой трубки и органом регулирования объема пыльцевого зерна в зависимости от изменения влажности. *Поры* — отверстия в экзине — места выходов пыльцевой трубки. Пыльца начинает свое развитие из микроспоры в микроспорангии и завершает его после опыления. Опыление включает начало деления пыльцевого зерна и перенос его к женскому гаметофиту, находящемуся внутри семязачатка. Ко времени опыления пыльцевое зерно состоит из генеративной и нескольких вегетативных клеток. Вегетативная клетка дает начало пыльцевой трубке, а генеративная делится на две со спермиями, которые по пыльцевой трубке доставляются к архегониям женского гаметофита и оплодотворяют женскую яйцеклетку, образуя многоклеточный зародыш. Таким путем возникает семя. Ранние семенные растения характеризовались *предпыльцой*, которая наряду с дистальной бороздой имела проксимальную щель разверзания.

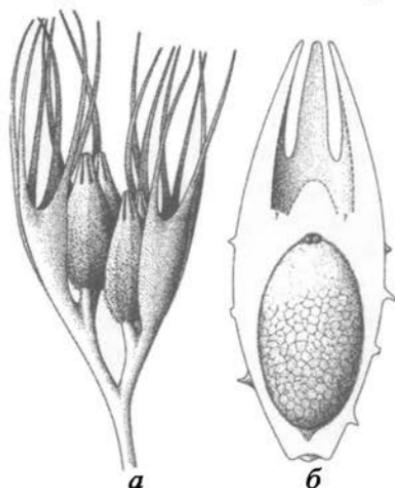
3. У древних семенных растений в пыльцевой камере находят пыльцу, но оплодотворение и развитие зародыша происходило, скорее всего, после отделения семязачатка

от материнского растения. До сих пор неизвестны семена с развитым зародышем у большинства лигиноптеридофитов. Обычно в семязачаток пыльца проникает благодаря секреторной капле, выделяемой из микропиле и улавливающей пыльцу из воздуха. Потом секреторная капля вместе с налипшей на нее пыльцой втягивается в семязачаток. У первых семенных растений захват предпыльцы происходил с помощью *сальпинкса* (=верхушки нуцеллуса, видоизмененной в полую ситовидную трубку) (см. рис. 55). По мере замыкания интегумента над нуцеллусом и образования микропиле захват пыльцы вначале осуществлялся с помощью верхушки интегумента (см. рис. 55), а после образования купулы — ее верхушкой. Появление семян не было синхронизировано с переходом от типичных микроспор к типичной пыльце. У примитивных семенных растений, как сказано выше, есть образование, выделяемое в понятие “предпыльца”. Однако нет надежных морфологических признаков строения оболочки, позволяющих различать споры и спороподобную предпыльцу. При определении названия термина “предпыльца” обычно исходят из принадлежности данных образований к конкретным группам семенных растений.

Геологическое распространение. Считается, что первые достоверные семенные растения появились в позднем девоне. Одним из древнейших представителей является род *Archaeosperma*, найденный в верхнедевонских отложениях Северной Америки (Pettit, Beck, 1968). Продолговатые семязачатки покрыты интегументом и каждая их пара — бокаловидной купулой, концы которой рассечены на тонкие острые лопасти. Внутри нуцеллуса располагает-

Рис. 57. Надотдел Spermatophyta (D₃-Q).

Строение древнейшего семязачатка *Archaeosperma arnoldii* Pettitt et Beck: *а* — реконструкция фертильной ветви: бокаловидные купулы расположены парами, и каждая купула содержит два семязачатка; *б* — схема строения семязачатка: одна крупная мегаспора и три абортивных на ее верхнем конце, лопастный интегумент образует микропиллярный вход (Pettitt, Beck, 1968), верхний девон (фамен) США (шт. Пенсильвания)



ся одна функционирующая мегаспора и три абортивных на ее верхушке (рис. 57). В раннем карбоне число находок семязачатков увеличивается. Семенные растения господствуют в современной флоре.

Классификация. По способу развития и расположению семени у растения в надотделе Семенные растения выделяются две группы отделов: Голосеменные (*Gymnospermae*) и Покрытосеменные (*Angiospermae*).

**ГРУППА ОТДЕЛОВ ГИМНОСПЕРМЫ
(ГОЛОСЕМЕННЫЕ).
GREX DIVISIONUM GYMNOSPERMAE**

Этимология от *латинизир. греч.* gymnos — голый и sperma — семя.

Общая характеристика. Голосеменные растения имеют следующие особенности.

1. Размножение осуществляется с помощью семян.

2. Семена развиваются на поверхности мегаспорофиллов или аналогичных им структур, как правило, открыто, ничем не прикрытые (“голые”). Отсюда и происходит название — голосеменные.

Геологическое распространение. Голосеменные растения появились в позднем девоне (см. выше). Они известны в палеозое, мезозое и кайнозое. В современной флоре по числу родов (65) и видов (720) они занимают пятое место, уступая покрытосеменным и некоторым споровым.

Классификация. К группе отделов голосеменных растений относят пять отделов: Лигиноптеридофиты (Lyginopteridophyta), Гинкгофиты (Ginkgophyta), Цикадофиты (Cycadophyta), Пинофиты (Pinophyta), а Гнетофиты (Gnetophyta) в данной работе не рассматриваются.

ОТДЕЛ ЛИГИНОПТЕРИДОФИТЫ. DIVISIO LYGINOPTERIDOPHYTA

Этимология от родового названия *Lyginopteris* и латинизир. греч. *phyton* — растение.

Общая характеристика. Высокие деревья, мелкие кустарники и лианы папоротниковидного облика (рис. 58). Долгое время их считали папоротниками, пока не было установлено их истинное систематическое положение по органам размножения — семязачаткам. Поэтому эти растения, наряду с названием “лигиноптеридофиты”, получили название “семенные папоротниковидные” или птеридоспермы (*Pteridospermophyta*), широко употребляемое в научной литературе. Ниже приведены признаки растений этого отдела.

1. Листья в виде вайи с перьями и перышками. Подробное описание вайи и искусственной классификации перышек (см. отдел Полиподиофиты, рис. 40, 41).

2. Органы размножения — семена, но фаза настоящего семени с развитым зародышем была достигнута не у всех представителей. Семена имеют разнообразную форму. Они бывают одиночными (=моносперм, в терминологии С.В. Мейена) или собраны в группы (=полисперм) кистевидной, перистой, головчатой и другой формы (рис. 59, а—г, и, к). Семена рас-



Рис. 58. Отдел *Lyginopteridophyta* (D_3-K_1). Реконструкция растения из пор. *Medullosales* (Криштофович, 1957)

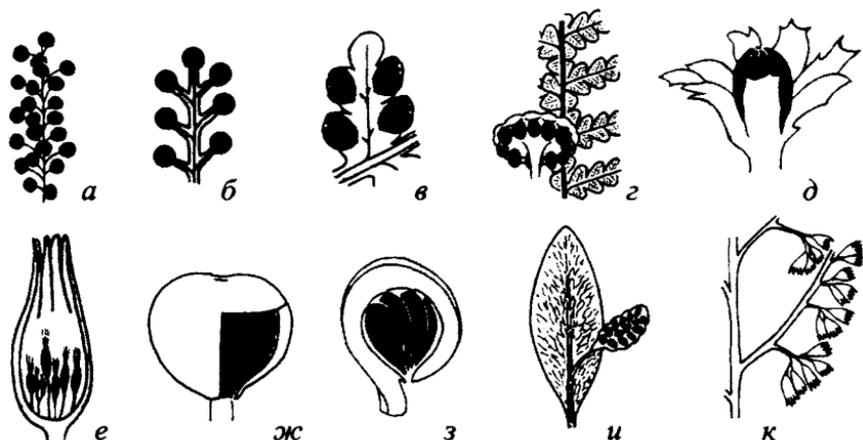


Рис. 59. Отдел Lyginopteridophyta (D₃-K₁).

Основные типы семязачатков и семян: *a* — кистевидный, *б* — перистый, *в* — *филлосперм* (=собрание семязачатков на семяносном морфологически неизменном перышке), *г* — пельтатный *кладосперм* (=собрание семязачатков на семяносном сильно модифицированном перышке; *д* — купула с одним семязачатком (=односеменная купула); *е* — купула с несколькими семязачатками (=многосеменная купула); *ж*, *з* — пельтатная капсула; *и* — инвертированная капсула; фертилизгер; *к* — сложное собрание семязачатков (Мейен, 1982, с изменениями)

полагаются как на перисто ветвящихся (часто неравно дихотомически и трехмерно) безлистных осях: род *Lagenospermum* (рис. 59, *к*), так и абаксиально на неизменном перышке (=филлосперм), например род *Callospermation* (рис. 59, *в*) и на модифицированном перышке (=кладосперм): род *Peltasperrum* (рис. 59, *г*). Иногда полиспермы могут прирастать к несущему листу (=фертилизгер); род *Ottokaria* (рис. 59, *и*). Семена могут быть погружены в незамкнутые вместилища — купулы и капсулы. Купулы — это ортотропные (прямые) вместилища, в которых ось семени (или семязачатка) ориентирована так же как и ось вместилища, а микропиле обращено к устью вместилища. Прочие вместилища называются *капсулами* (Мейен, 1982). Они могут быть односеменными род *Lagenostoma* (рис. 59, *д*) и многосеменными род *Calathospermum* (рис. 59, *е*). Среди капсул выделяются пельтатные род *Cardiolepis* (рис. 59, *ж*) и инвертированные род *Caytonia* (рис. 59, *з*). Микроспорангиатные органы представлены также весьма разнообразно (рис. 60). У некоторых родов они представлены в виде листоподобных органов, несущих микроспорангии (=микроспорофиллы, в терминологии С.В. Мейена): например, позднекаменноугольный род *Idanothekion* (рис. 60, *д*). Чаше мужские фруктификации лигиноптеридофитов представлены



Рис. 60. Отдел Lyginopteridophyta (D₃–K₁).

Морфология и разнообразие мужских фруктификаций: *a* — *Potonia illinoense* Stidd: синангий, разрезанный на четверть, в разрезе видны звездчатые сечения групп микроспорангиев (Millay, Taylor, 1979), средний карбон США, $\times 3,3$; *б* — *Potonia* sp.: пять сложных синангиев (Szafer, Kostyniuk, 1962), средний карбон Западной Европы, $\times 0,8$; *в* — *Parasporotheca leismanii* Dennis et Eggert: собрание синангиев, расположенных на перистой ветвящейся системе (Millay, Taylor, 1979), средний карбон США, $\times 1$; *г* — *Zimmermannitheca cupulaeformis* W. et R. Remy: собрание спорангиев (Millay, Taylor, 1979) — вид сбоку, нижний карбон

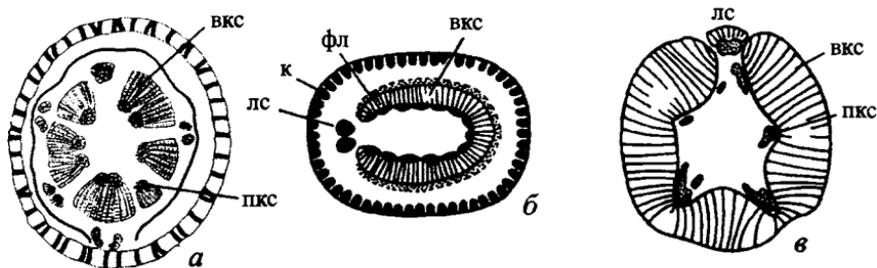


Рис. 61. Отдел Lyginopteridophyta (D_3 - K_1).

Схема строения проводящей системы некоторых лигиноптеридофитов (*a* — пор. Lyginopteridales, *b* — пор. Callistophytales, *v* — пор. Calamopteryales): *a* — *Lyginopteris oldhamia* Bin., средний карбон Франции (Lemoigne, 1988a); *b* — *Callistophyton* sp.; *v* — *Calamopterys foersteri* Read, нижний карбон Северной Америки (*b*, *v* — Meyen, 1987).

Условные обозначения: пкс — первичная ксилема, вкс — вторичная ксилема, фл — флоэма, к — кора, лс — листовый след

трехмерными системами осей с микроспорангиями (=микроспорокладами): *Zimmermannithesca* (рис. 60, *z*), *Simpliothesca* (рис. 60, *e*) и др. Микроспороклады бывают простыми: роды *Paracalathiops* (рис. 60, *к*), *Telangiopsis* (рис. 60, *u*), *Obandothesca* (рис. 60, *p*), *Feraxothesca* (рис. 60, *o*) и сложными: роды *Potonia* (рис. 60, *a*, *б*), *Parasporothesca* (рис. 60, *в*) и др.

3. Проводящий центральный цилиндр — эвстела (рис. 61), редко — протостела (некоторые лигиноптеридиевые). Присутствует широкая зона вторичной древесины. Кора *спарганового* типа (= по периферии коры расположены короткие

(намюр "А") Германии, $\times 3,9$; *д* — *Idanothekion callistophytoides* Stidd et Hall: микроспорофилл, верхний карбон США, $\times 3,3$; *е* — *Simpliothesca silesiaca* W. et R. Remy: собрания спорангиев (Millay, Taylor, 1979), нижний карбон (намюр "А") Германии, $\times 4$; *ж* — *Caytonanthus* sp.: терминальная ветвь кейтониювых, несущая собрания синангиев (Lemoigne, 1988b), юра Западной Европы, $\times 0,7$; *з* — *Callipterianthus* sp.: микроспорангиатные органы пермских пельтаспермовых (Мейен, 1982), нижняя пермь Евразии, $\times 0,7$; *u* — *Telangiopsis* sp.: пара синангиев, нижний карбон США, $\times 3,3$; *к* — *Paracalathiops stachei* W. Remy: группы свободных спорангиев, отходящих с одной стороны вильчато делящихся осей, нижний карбон Европы, $\times 1,3$; *л* — *Schuetzia anomala* Gein.: отдельный синангий, нижний карбон Германии, $\times 2$; *м* — *Aulacotheca* sp.: пара синангиев (*u-m* — Millay, Taylor, 1979), средний карбон США, $\times 1,6$; *н* — *Melissothesca longiana* Meyer-Berthaud: изолированный синангий (Meyer-Berthaud, 1986), нижний карбон Шотландии, $\times 4,3$; *o* — *Feraxothesca culcitaus* Millay et Taylor: строение отдельного синангия (Millay, Taylor, 1979), средний карбон США, $\times 2,3$; *п* — *Schopfiangium varjugatus* Stidd, Rischbieter et Phillips: реконструкция группы синангиев (Stidd et al., 1985), средний карбон США, $\times 2,7$; *p* — *Obandothesca laminensis* Erwin, Pfefferkorn et Alteman: реконструкция ветвящейся системы микроспорангиатных органов (Erwin et al., 1994), карбон Перу, $\times 2$

радиальные склеренхимные пластины, идущие вдоль стебля и иногда анастомозирующие).

Сохранение в ископаемом состоянии. Чаще всего встречаются отпечатки вайй, значительно реже органы размножения и стволы растений.

Геологическое распространение. Поздний девон, каменноугольный—юрский период; в начале мелового периода вымерли. Самый древний представитель лигиноптеридофитов, у которого известен семязачаток, род *Archaeosperma*.

Происхождение. Скорее всего, Лигиноптеридофиты произошли от тримерофитов, но переходные формы неизвестны.

Классификация. Отдел принимается в составе одного класса Лигиноптеридопсиды (*Lyginopteridopsida*) с четырьмя подклассами. Обратим внимание на очень важный подкласс *Glossopteridae* с одним порядком *Glossopteridales* — глоссоптериевые, которые составляют основной фон позднепалеозойской флоры материка Гондвана.

Класс Лигиноптеридопсиды. *Classis Lyginopteridopsida*

Порядок *Calamopityales*

Семейство *Calamopityaceae* Gothan, 1926

Род *Adiantites* Goepfert, 1836

Этимология от названия современного папоротника *Adiantum*.

Типовой вид — *A. oblongifolium* Goepfert, 1836; карбон Европы.

Характеристика. Трижды или четырежды перистая вайя (рис. 62, в, г). Рахисы различных порядков тонкие, гладкие, иногда слегка изогнутые. Перья чередующиеся, широко ланцетовидные или продолговатые. Перышки более или менее широко клиновидные, лопастные или цельнокрайние, округлые или усеченные в верхушке, суживаются в основании в длинный черешок и располагаются на рахисе поочередно. Жилкование веерное. Проводящий пучок в основании перышка расщепляется равнодихотомически и распадается в пластинке перышка на два основных пучка жилок, симметрично расположенных по отношению к верхушке. Жилки равной длины, дихотомируют 3–8 раз до края пластинки.

Распространение. Каменноугольные отложения Великобритании, Германии, Польши, Чешской Республики, США и России.

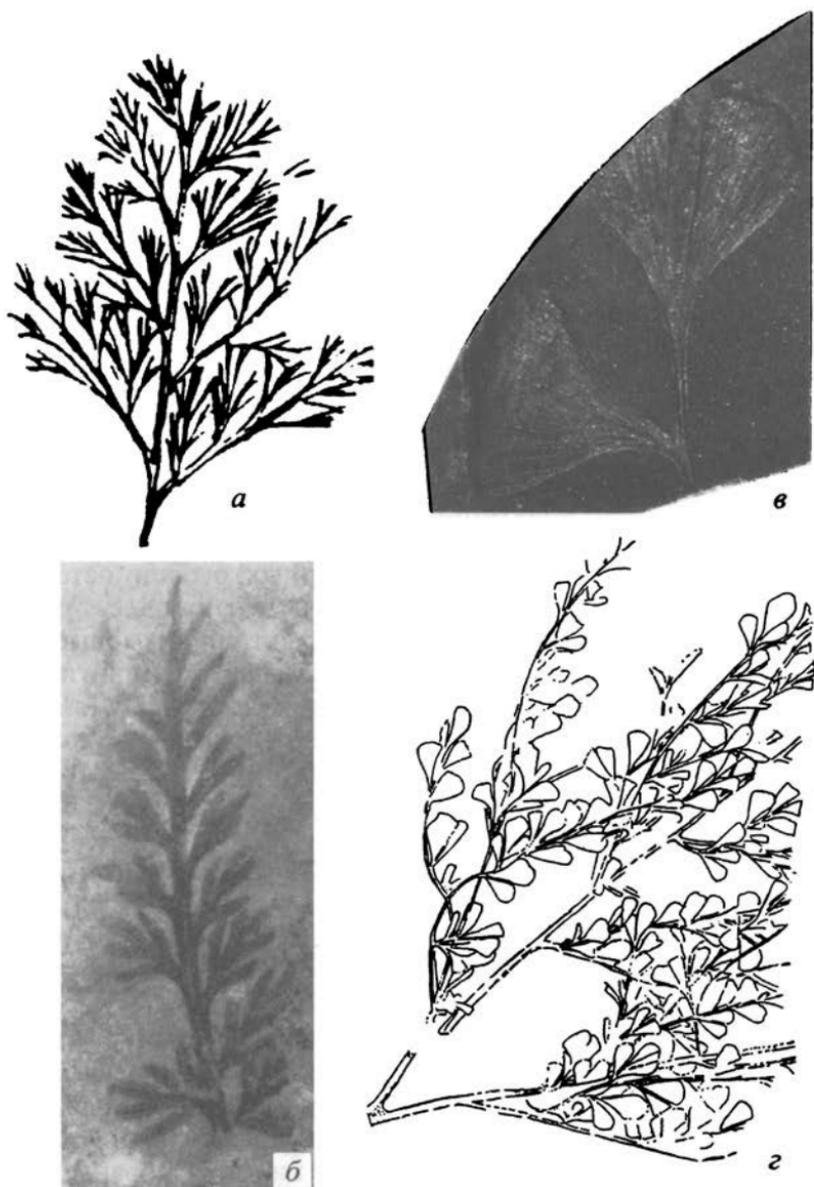


Рис. 62. Отдел Lyginopteridophyta (D_3-K_1).

Строение вай родов *Adiantites* и *Rhodeopteridium*: *a* — *Rhodeopteridium* sp.: верхняя часть вайи (Scheckler, 1986), нижний карбон США, $\times 0,7$; *б* — *R. moravicum* (Ett.) Purkynova: фрагмент вайи (Purkynova, Lang, 1985), нижний карбон Чешской Республики, $\times 1,7$; *в*, *г* — *Adiantites antiquus* (Ett.) Stur: *в* — фрагмент пера последнего порядка, нижний карбон Чешской Республики, $\times 1,4$, *г* — часть вайи (Walton, 1931), нижний карбон Великобритании, $0,35$

Порядок Lyginopteridales
Семейство Lyginopteridaceae Potonie, 1902
Род *Rhodeopteridium* Zimmermann, 1959

Этимология от латинизир. греч. *rodeos* — розовый и *pterus* — крыло.

Типовой вид — *Rhodea stachei* Stur, 1875; нижний карбон (намюр “А”) Чешской Республики (окрестности Остравы).

Характеристика. Сложноперистая вайя (рис. 62, а, б). Рахисы тонкие, прямые. Перышки по форме линейные, линейно-ланцетовидные, располагаются на рахисе поочередно, сегментированы дихотомическим делением на узкие, иногда почти волосовидные сегменты, количество которых может широко варьировать в пределах одной вайи. Угол прикрепления перышек к рахису острый. Единственная жилка входит в каждый сегмент перышка и окаймлена очень узкой полосой листовой пластинки.

Замечания. Некоторые исследователи (Jennings, 1976) по сходству анатомических и кутикулярных особенностей черешков, прикрепленных к стеблю, и черешков с прикрепленными перышками связывают родеооптеридиумовые вайи со стеблями и черешками типа *Heterangium*, и синангиатными фруктификациями типа *Telangium* и *Telangiopsis*.

Распространение. Нижне-среднекаменноугольные отложения Великобритании, Франции, Германии, Польши, Чешской Республики, США и России.

Род *Telangiopsis* Eggert et Taylor, 1971

Этимология не установлена.

Типовой вид — *T. arkansanum* Eggert et Taylor, 1971; нижний карбон (верхний миссисипиан, честенская серия) США (шт. Арканзас).

Характеристика. Репродуктивные остатки (микроспорангиатные органы) лигиноптеридиевых, сохранившиеся в виде отпечатков (рис. 63, а, в, г). Они представлены синангиями с разнообразным количеством спорангиев, собранных в черешковые радиально-симметричные кисти. Спорангии находятся на концах дихотомически или моноподиально ветвящихся осей. Спорангии срастаются своими основаниями, на концах свободные. Предпыльцевые зерна округлые до округло-треугольных и овальных, трехлучевые, длина лучей до $3/4$ – $4/5$ радиуса предпыльцевого зерна. Поверхность экзины бугорчато-складчатая, в экваториальной области часто имеются шипики. Экзина двуслойная. Строение вай неизвестно.

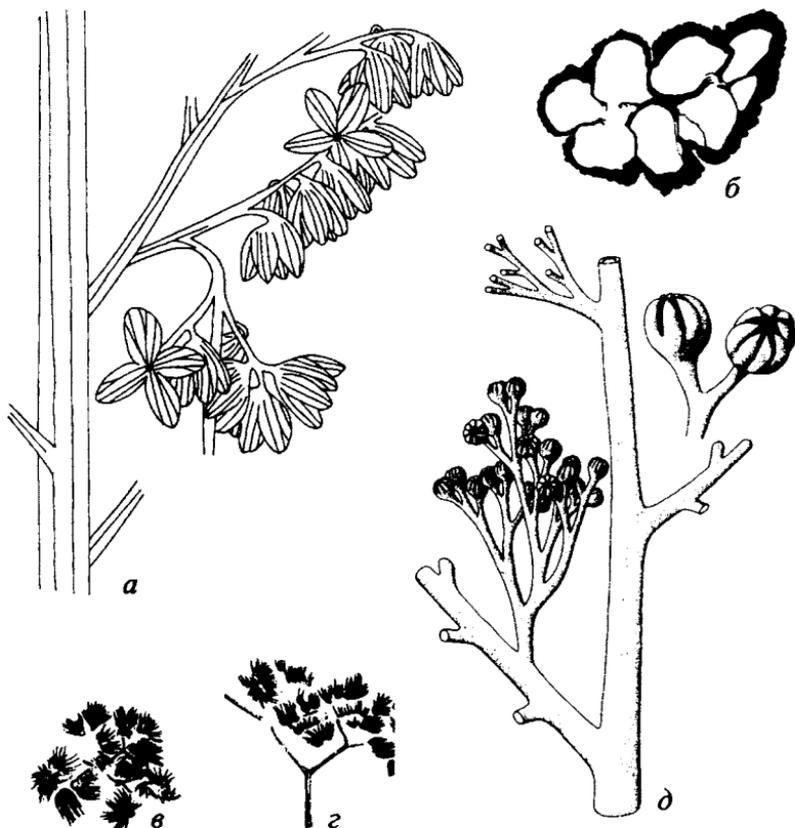


Рис. 63. Отдел Lyginopteridophyta (D₃-K₁).

Строение рода *Telangiopsis*: а — *Telangiopsis nonnae* O. Orlova et Zavialova: реконструкция микроспорангиатных органов, нижний карбон Новгородской области; б — *Telangium scottii* Benson: поперечное сечение синангия (Benson, 1904), верхний карбон Англии; в, г — *Telangiopsis bifidum* (Kidst.) Eggert et Taylor: в — изолированные синангии, г — синангии, местами прикрепленные к безлистным осям (Kidston, 1924), нижний карбон Шотландии; д — *Telangium* sp.: реконструкция растения (Millay, Taylor, 1979), карбон США

Замечания. В 1971 г. Эггерт и Тейлор (Eggert, Taylor, 1971) на основании формы сохранности в виде отпечатков выделили новый род *Telangiopsis* из рода *Telangium* Benson (рис. 63, б, д), куда относят подобные микроспорангиатные органы, сохранившиеся в форме пертификаций. Некоторые исследователи (Jennings, 1976) предполагают связь синангиев типа *Telangiopsis* с вайями рода *Rhodeopteridium*.

Распространение. Нижнекаменноугольные отложения Великобритании, США и России; средне-верхнекаменноугольные отложения США, Франции, Бельгии и Великобритании.

Род *Sphenopteris* (Brongniart) Sternberg, 1825

Этимология от латинизир. греч. *sphen* — клин и *pterus* — крыло.

Типовой вид — *Filicites elegans* Brongniart, 1822; нижний карбон Польши (Силезия).

Характеристика (рис. 64, а—в). Вайи различного строения: дважды-четырежды перистые. Рахисы различных порядков широкие, гладкие или продольно-струйчатые. Перышки сфеноптероидные, овального или продолговатого контура, иногда почти круглые, прикрепляются к рахису коротким черешком. Перышки лопастные или сегментированные, цельнокрайние или зубчатые. Они имеют широкое основание и располагаются на рахисе поочередно, как правило, под прямым углом. Жилкование перистое, реже веерное.

Замечания. Вайи рода *Sphenopteris* иногда связывают с микроспорангиатными органами рода *Crossotheca* Zeiller, которые представлены слившимися в единую структуру синангиями с большим количеством спорангиев (рис. 64, з). Род *Sphenopteris* многими исследователями принимается в разном объеме. Мы считаем, что формальный род *Sphenopteris* должен употребляться только для изолированных перьев и сфеноптероидных перышек, в случаях, когда трудно установить полное строение вайи.

Распространение. Каменноугольные и пермские отложения Европы, Северной Америки, Азии и Австралии.

Порядок *Medullosales* (= *Trigonocarpales*)

Семейство *Medullosaceae* Sterzel, 1896

Род *Cardiopteridium* Nathorst, 1914

Этимология от латинизир. греч. *cardia* — сердце и *pterus* — крыло.

Типовой вид — *C. spetsbergense* Nathorst, 1914; нижний карбон (кульмские кровельные сланцы) Норвегии (архипелаг Шпицберген).

Характеристика (рис. 65, а). Дважды перистая вайя. Перышки чередующиеся, симметричные, часто очень изменчивые, от округлых до узкоэллиптических, цельнокрайние, прикреплены к рахису коротким черешком. Основание перышка имеет сердцевидный вырез и “ушки”. Рахис продольно-струйчатый, дихотомирует несколько раз, иногда вильчатый. Жилкование веерное. Проводящий пучок дважды неравно дихотомически расщепляется в основании перышка, далее он распадается в

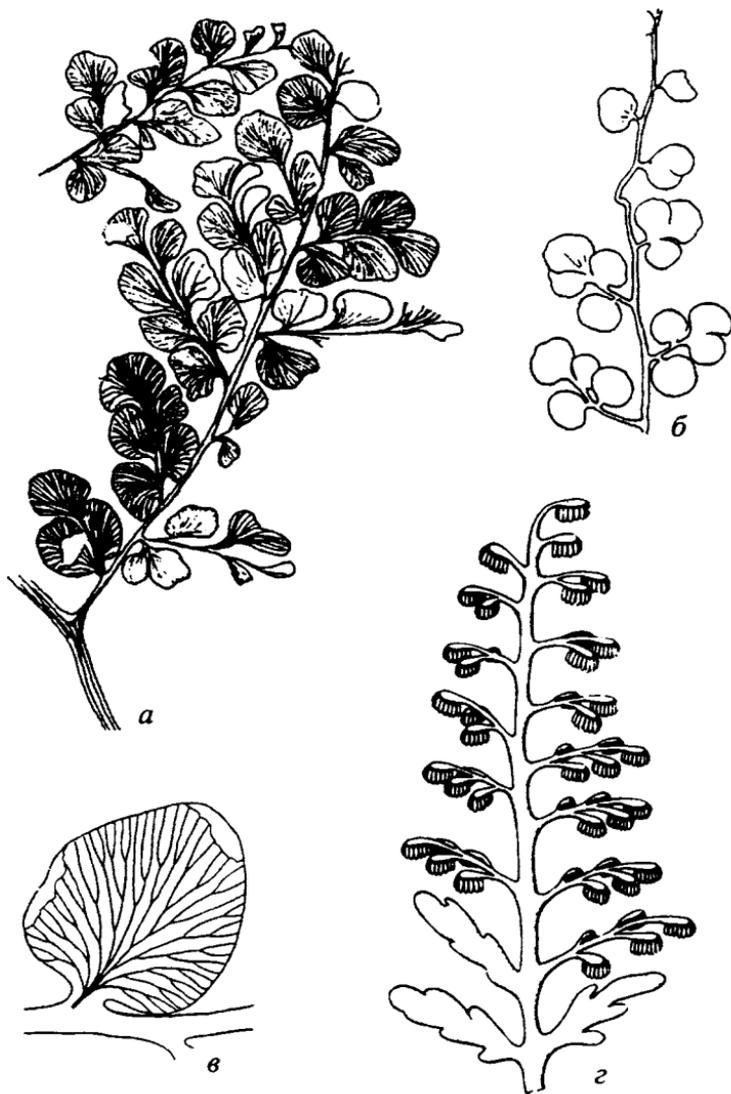


Рис. 64. Отдел Lyginopteridophyta (D_3-K_1).

Строение родов *Sphenopteris* и *Crossotheca*: а — *Sphenopteris adiantoides* Potonie: фрагмент вайи, средний карбон Европы, $\times 0,7$; б, в — *S. foliolata* Stur: б — фрагмент пера, $\times 1$, в — перышко с сохранившимся жилкованием, $\times 8,3$ (а—в — Amerom van, 1975), нижний карбон Европы; з — *Crossotheca* sp.: реконструкция микро-спorangиатной ветви (Lemoigne, 1988a), карбон Великобритании

пластинке перышка на три основных пучка жилок, расположенных асимметрично относительно верхушки.

Распространение. Нижнекаменноугольные отложения Норвегии, Великобритании, Германии, Польши, Чешской Республики, Китая, США, Украины и России.

Род *Pachytesta* Brongniart, 1874

Этимология от латинизир. греч. *rachetos* — толстый и лат. *testa* — скорлупа, щиток.

Типовой вид — *P. incrassata* Brongniart, 1874; верхний карбон Франции.

Характеристика (рис. 65, б, в). Петрифицированные *радиооспермические* (=радиально-симметричные) семязачатки длиной до 10 см и диаметром до 6 см. Основания круглые, ребра расположены симметрично на поверхности интегумента. *Внутренний интегумент* (=васкуляризованный нуцеллус) тонкий, его проводящая система состоит из расположенных по кругу многочисленных проводящих пучков. Верхушка васкуляризованного нуцеллуса осложнена небольшим лагено-

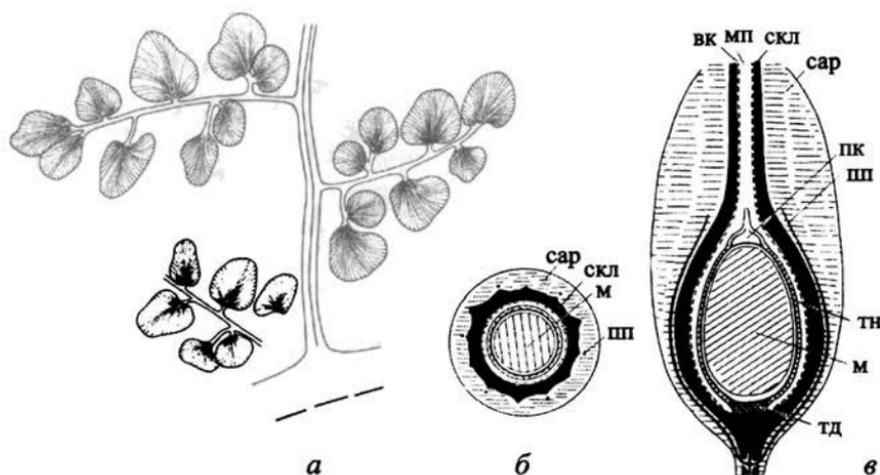


Рис. 65. Отдел Lyginopteridophyta (D_3-K_1)

Строение родов *Cardiopteridium* и *Pachytesta*. А: а — *Cardiopteridium spetsbergense* Nathorst: часть вайи (Lemoigne, 1988a), нижний карбон Германии, $\times 0,7$; б, в — *Pachytesta* sp.: схема строения семязачатка: б — поперечный срез семязачатка, в — продольный разрез семязачатка (б, в — Тахтаджян, 1956, с изменениями), карбон Европы.

Условные обозначения: м — мегаспоровая мембрана, сар — саркотеста, скл — склеротеста (зачернена), мп — микропиле, вк — внутренний мясистый слой, тд — трахеидальный диск, пк — пыльцевая камера, тн — трахеиды в васкуляризованном нуцеллусе, пп — проводящий пучок

стомом со слабовыраженной центральной колонкой. Трехслойный внешний интегумент толстый с одревесневшим средним слоем (=склеротестой) и внешним мясистым слоем (=саркотестой). Внешний интегумент пронизан несколькими (до нескольких десятков) проводящими пучками.

Замечания. Подобные семязачатки, сохранившиеся в виде ядер и отпечатков (с неизвестной анатомической структурой), относятся к роду *Trigonocarpus*.

Распространение. Средний карбон—ранняя пермь Европы и Северной Америки.

Род *Neuropteris* (Brongniart) Sternberg, 1825

Этимология от латинизир. греч. neuron — жила и pterus — крыло.

Типовой вид — *Filicites heterophyllus* Brongniart, 1822; средний карбон (вестфал) Франции.

Характеристика (рис. 66, а—в). Дважды перистые вайи, достигавшие значительных размеров (длиной 2—3 м). Главный рахис вильчатый, продольно-ребристый. Перышки невротероидного типа прикрепления, чередующиеся или супротивные, прямые или слегка изогнутые, иногда с “ушками”. Перышки сливаются в верхушке пера, образуя терминальную лопасть ромбических или субтреугольных очертаний. Жилкование веерное: средняя жилка наблюдается только до 2/3 длины перышка, боковые жилки многочисленные, тонкие, иногда немного изогнутые, несколько раз дихотомически ветвятся, достигая края перышка.

Распространение. Ранний карбон Украины (Львовская впадина, Донбасс), Казахстана (Карагандинский бассейн) и Чешской Республики; средний карбон Северного Кавказа, средний карбон—пермь Европы, Азии и Северной Америки.

Род *Linopteris* Presl in Sternberg, 1838

Этимология от лат. linum — нитка и латинизир. греч. pterus — крыло.

Типовой вид — *Dictyopteris brongniartii* Gutbier, 1835; верхний карбон Германии.

Характеристика (рис. 67). Сложноперистые вайи с перышками невротероидной формы. Перышки имеют сердцевидно вырезанное основание и округлую верхушку. Они прикрепляются к рахису небольшим участком основания. Жилкование сетчатое: средняя жилка не достигает верхушки

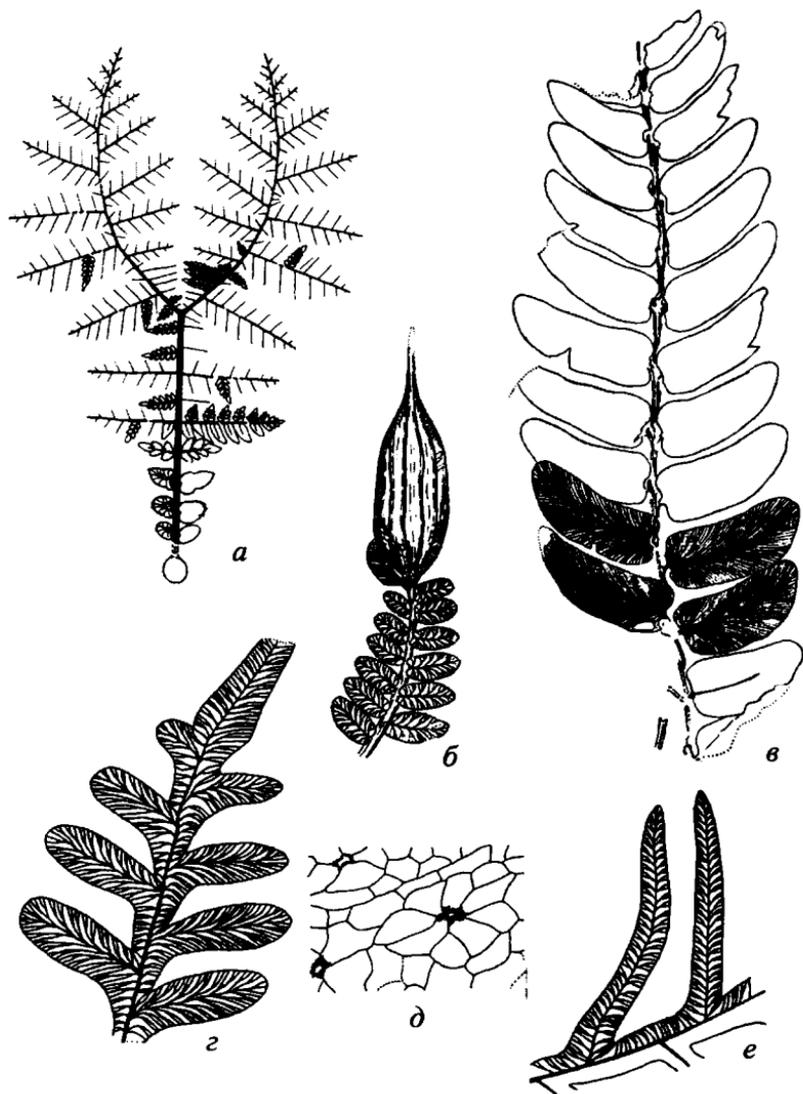


Рис. 66. Отдел Lyginopteridophyta (D_3-K_1).

Строение родов *Neuropteris* и *Alethopteris*: а — упрощенная модель строения вайи рода *Neuropteris* (Laveine, 1997); б — *N. heterophylla* Brongniart: реконструкция фертильного перышка с семязачатком типа *Trigonocarpus-Pachytista* (Основы палеонтологии..., 1963б), карбон Англии, $\times 0,7$; в — *N. gigantea* Sternberg: фрагмент пера (Криштофович, 1957), карбон Донбасса, $\times 1$; г — *Alethopteris refracta* Franke: фрагмент пера с сохранившимся жилкованием в перышках, $\times 2,7$; д — *A. aff. valida*: абаксиальная кутикула перышка, $\times 136$; е — *A. decurrens* (Artis) Frech: два перышка, $\times 3$ (г–е — Šimůnek, 1996), г–е — средний карбон Чешской Республики

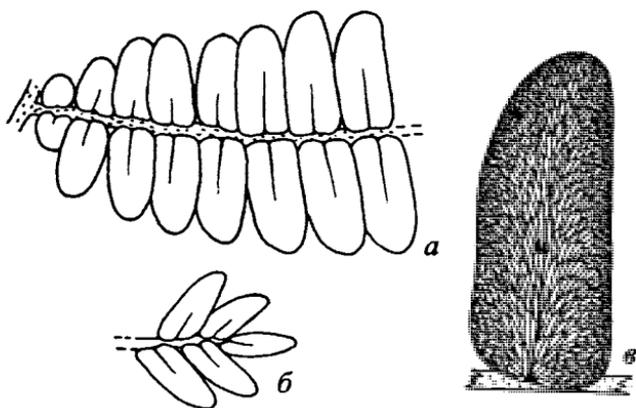


Рис. 67. Отдел Lyginopteridophyta (D_3-K_1).

Строение рода *Linopteris*: *a-b* — *Linopteris* cf. *oblique*: *a* — часть пера, $\times 0,7$, *b* — верхушка пера, $\times 0,7$, *в* — отдельное перышко с сохранившимся жилкованием (все — Lemoigne, 1988a), $\times 2,3$, средний карбон Европы

перышка; многочисленные боковые жилки анастомозируют между собой, образуя сетку полигонально-удлиненных ячеек, более крупных у средней жилки и мелких у края перышка.

Распространение. Средний карбон Украины (Донбасс), России (Северный Кавказ), Малой Азии, Северной Америки (Канада); поздний карбон — пермь Европы.

Род *Alethopteris* Sternberg, 1825

Этимология от латинизир. греч. *aletos* — мельница и *pterus* — крыло.

Типовой вид — *A. lonchiticus* Sternberg, 1825; верхний карбон Германии.

Характеристика (рис. 66, *г-е*). Трижды или четырежды перистые вайи. Рахисы прямые, продольно-струйчатые. Перья линейно-ланцетные, чередующиеся, соприкасающиеся с соседними. Перышки выпуклые, прямые или изогнутые, чередующиеся, линейно-ланцетные или удлиненно-треугольные, с остро или тупо закругленной верхушкой. Перышки алетоптероидного типа прикрепления: *анадромный* (=передний) край перышка перпендикулярен рахису, *катадромный* (=задний) край избегает до соединения с соседним перышком. Жилкование перистое: средняя жилка утолщена, боковые — тонкие, густо расположенные, дважды дихотомируют, достигая верхушки перышка.

Распространение. Средний—поздний карбон Украины (Донбасс), Малой Азии (бассейн Эрегли), России (Среднее Поволжье); поздний карбон—пермь Европы и Северной Америки (Канада); пермские отложения Китая.

Порядок *Peltaspermales*

Семейство *Peltaspermaceae* Thomas, 1933

Род *Peltaspermum* Harris, 1937

Этимология от латинизир. греч. *peltum* — щит и *sperma* — семя.

Типовой вид — *P. rotula* Harris, 1937; триас (рэт) Восточной Гренландии (Скоресби-Саунд).

Характеристика (рис. 68, а—в). Органы размножения в виде *дисков* (=пельтоидов), прикрепляющихся к фертильной оси с помощью ножки, которая отходит от центра пельтоида. Края диска опущены вниз, как правило, ровные, фестончатые или надрезаны, образуя лопасти. Семена прикреплялись к нижней поверхности диска, располагаясь вокруг его ножки. На верхней поверхности средней части диска напротив места прикрепления ножки пельтоида находится небольшое углубление.

Замечания. Органы размножения *Peltaspermum* были характерны для растений семейства *Peltaspermaceae* со сложноперистыми вайями, относимыми к родам *Callipteris*, *Rhachiphyllum*, *Lepidopteris*, *Scytophyllum* и *Vittaphyllum*.

Распространение. Поздний карбон Урала, пермь Евразии, триас повсеместно.

Род *Callipteris* Brongniart in Orbigny, 1849

Этимология от лат. *callus* — мозоль и латинизир. греч. *pterus* — крыло.

Типовой вид — *Neuropteris conferta* Sternberg, 1833; пермь Германии (г. Оттендорф).

Характеристика (рис. 68, г, д). Сложноперистые (дважды-трижды перистые) вайи, для которых характерно присутствие промежуточных (=интеркалирующих) перышек. Верхушка вайи псевдодихотомирует. Перья почти супротивные, избегающие на рахис, линейные. Перышки полиморфные, слегка лопастные, как правило, прикрепляются всем основанием с избеганием с обеих сторон на рахис. Жилкование перистое: средняя жилка иногда доходит до верхушки перышка, боковые жилки отходят от средней под острым углом.

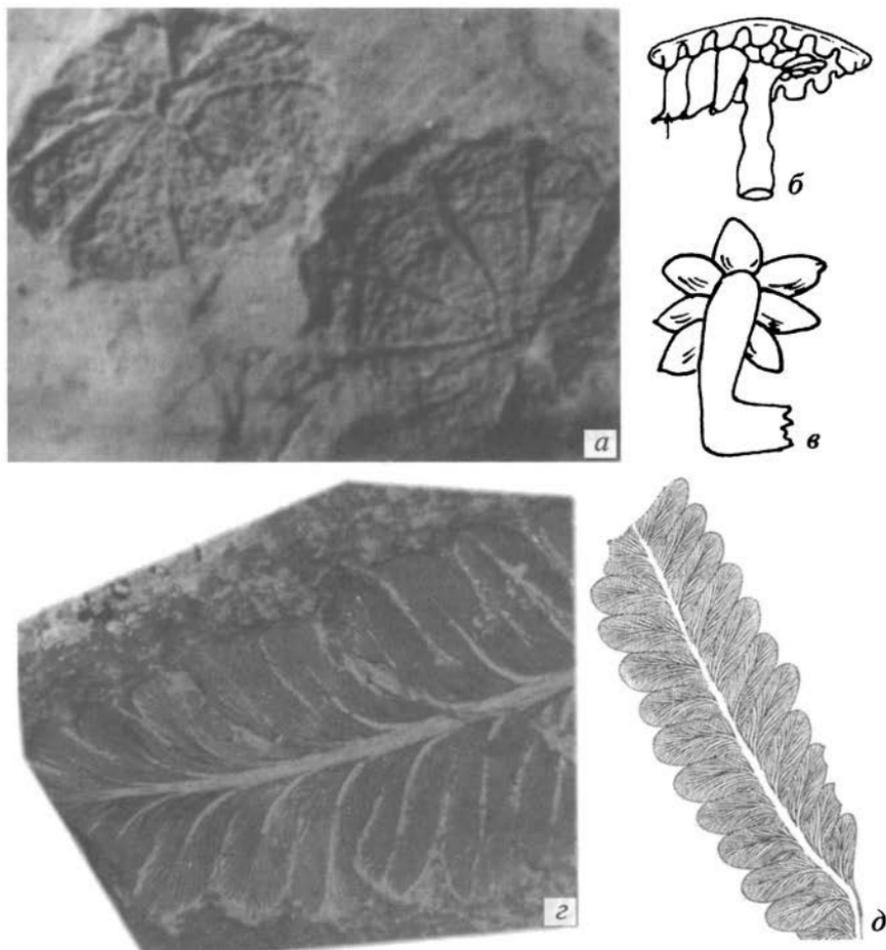


Рис. 68. Отдел Lyginopteridophyta (D₃-K₁).

Строение родов *Peltaspermum* и *Callipteris*: *a*, *б* — *Peltaspermum incisum* Pryn. et Stanislavsky: *a* — общий вид пельтоидов, *б* — пельтоид с прикрепленными семязачатками; *в* — мужские фруктификации рода *Antevsia*, ассоциирующиеся с пельтаспермумом (все — Lemoigne, 1988a); *г* — *Callipteris* sp.: фрагмент пера, $\times 1,6$, пермь Кузбасса; *д* — *C. zeilleri* Zal.: перо с сохранившимся жилкованием, $\times 0,6$ (Криштофович, 1957), пермь Кузбасса

Замечания. Родовое название *Callipteris* Brongn, 1849 было преокупированным (старший омоним — *Callipteris* Bory de St.-Vincent, 1804), поэтому предложено реклассифицировать виды, входившие в этот род, по новым формальным родам (Керр, 1988).

Распространение. Пермь Евразии и Северной Америки.

Порядок Caytoniales
Семейство Caytoniaceae Kräusel, 1926
Род *Caytonia* Thomas, 1925

Этимология от названия населенного пункта Cayton в Англии.

Типовой вид — *C. sewardi* Thomas, 1925; средняя юра Англии (Йоркшир).

Характеристика (рис. 69). Женские органы размножения, представляющие собой сферическую или эллиптическую капсулу, внутри которой находились от 6 до 30 семязачатков. Капсулы были собраны в перистые или кистевидные собрания. Семязачатки в капсуле располагались хаотично или двурядно. В каждой капсуле обычно зрелости достигало 6–12 семязачатков.

Замечания. Стерильные листья кейтониевых с сетчатым жилкованием относятся к роду *Sagenopteris* (рис. 69, з), микроспорокляды — к *Caytonanthus arberii* (Thomas) Harris (рис. 69, а, в); они продуцировали двумешковую пыльцу *Vitreisporites pallidus* (Reissinger) Nilson.

Распространение. Юрские и нижнемеловые отложения Северного полушария.



Рис. 69. Отдел Lyginopteridophyta (D₃–K₁).

Строение кейтониевых: а, в — *Caytonanthus arberii* (Thomas) Harris: а — реконструкция микроспорангиатного органа кейтониевых, $\times 1,5$, в — микроспорангий, разрезанный посередине, $\times 5$; б — *Caytonia sewardi* Thomas: отдельная купула в разрезе, $\times 2$; з — *Sagenopteris* sp.: листья кейтониевых (все — Barnanas, 1972), юра Англии, $\times 0,5$

Порядок Glossopteridales

Incertae sedis

Род *Glossopteris* Brongniart, 1828

Этимология от латинизир. греч. glossa — язык и pterus — крыло.

Типовой вид — *G. browniana* Brongniart, 1828; пермь Индии.

Характеристика (рис. 70). Невысокие деревья или кустарники с языковидными и ланцетовидными листьями. Верхушка листьев закругленная или приостренная. Жилкование сетчатое с ложной средней жилкой, образованной несколькими независимыми проводящими пучками, идущими параллельно. Характерно наличие фертилигеров (рис. 70, б), образованных как мужскими, так и женскими репродуктивными органами.

Распространение. Каменноугольные и пермские отложения Южной Америки, Австралии, Индии и Африки; верхняя пермь Передней Азии и Приморья.

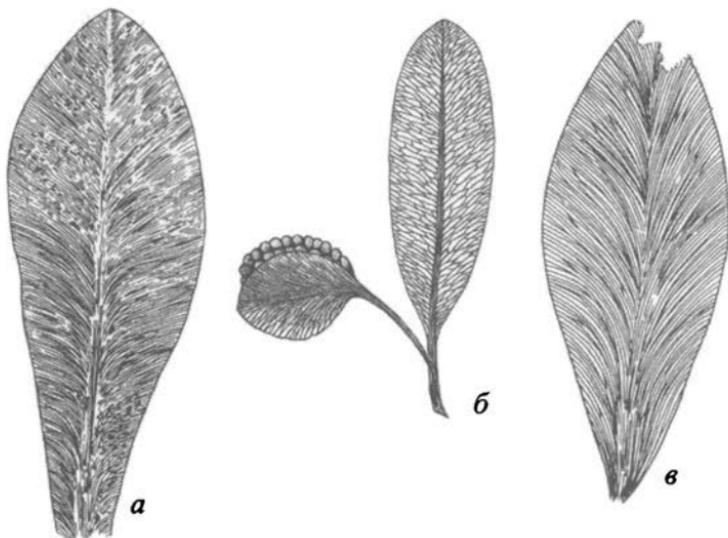


Рис. 70. Отдел Lyginopteridophyta (D₃-K₁).

Строение родов *Glossopteris* и *Gangamopteris*: а — *Glossopteris* sp.: общий вид листа с жилкованием (Vajrai, 1992), пермь Индии, × 0,5; б — *Scutum sahnii* Surange et Chandra: женский репродуктивный орган глоссоптериевых (Surange, Chandra, 1974), нижняя пермь Индии, × 1; в — *Gangamopteris* sp.: лист с сохранившимся жилкованием (Vajrai, 1992), пермь Индии, × 0,45

Род *Gangamopteris* McCoy, 1875

Этимология от названия реки Ганг и *латинизир. греч. pteris* — крыло.

Типовой вид — *Cyclopteris angustifolia* McCoy, 1847; карбон—пермь Австралии (штаты Новый Южный Уэльс и Виктория).

Характеристика (рис. 70). Кустарники с ланцетовидными листьями. Верхушка листьев приостренная или реже закругленная; их основание слегка оттянутое. Жилкование веерное с *анастомозами* (=соединениями жилок). В нижней части листа близко расположенные друг к другу жилки, идущие параллельно, как правило, формируют медиальный пучок.

Распространение. Каменноугольные отложения Южной Америки, Австралии, Индии и Африки; верхняя пермь Приморья.

Рекомендуемая литература

Васильева, 1988; Криштофович, 1957; Мейен, 1982, 1987, 1992; Мейен, Мигдисова, 1969; Нейбург, 1948; Орлова, Снигиревский, 2003; 2004; Основы палеонтологии..., 1963б; Тахтаджян, 1956; Amerom van, 1975; Archangelsky, Wagner, 1983; Bajpai, 1992; Barnanas, 1972; Benson, 1904; Cleal, Zodrow, 1989; Crookall, 1976; Eggert, Delevoryas, 1960; Eggert, Taylor, 1971; Erwin et al., 1994; Gensel, 1988; Jennings, 1976, 1985, Kerp, Haubold, 1988; Kidston, 1923, 1924; Laveine, 1997; Lemoigne, 1988a, b; Long, 1959, 1960; Meyen, 1987; Meyer-Berthaud, 1986, 1989; Millay, Taylor, 1979; Nathorst, 1914; Orlova et al., 2009; Pettitt, Beck, 1968; Plumstead, 1952, 1958; Retallack, 1980; Retallack, Dilcher, 1988; Schimper, 1869; Singh, 2002; Singh et al., 1982; Šimůnek, 1996; Stur, 1875; Surange, Chandra, 1974; Szafer, Kostyniuk, 1962; Taylor, Eggert, 1969; Walton, 1931; Zimmermann W., 1959.

ОТДЕЛ ГИНКГОФИТЫ. DIVISIO GINKGORHYTA

Этимология от родового названия *Ginkgo* и латинизир. греч. *phyton* — растение.

Общая характеристика. Высокие (до 30 м) деревья с раскидистой кроной. Жизненные формы большинства вымерших растений неизвестны. Признаки строения этого отдела приведены ниже.

1. Отчетливо различаются стебель, листья, корень и органы размножения. Листья имеют форму веерообразной или ланцетной пластинки, цельной или глубоко рассеченной на доли, у некоторых представителей отдела доли лентовидного характера; черешок присутствует или нет. Жилкование веерное или параллельно-дихотомическое. От осевых проводящих пучков в черешок листа входят две жилки, редко одна. Листья расположены пучками на укороченных побегах.

2. Женские органы размножения — бескупульные семязачатки от одного до нескольких на одной оси (рис. 71, з), из которых созревают (превращаются в семена) только некоторые. Мужские органы размножения (рис. 71, а, б) имеют вид рыхлых стробилов, состоящих из микроспорангиев на ножках.

3. Пыльца в форме лодочки, безмешковая или с сильно редуцированным мешком (рис. 71, ж).

4. Проводящий цилиндр — эвстела. Во вторичной древесине наблюдаются годовые кольца. Тип стебля — *пикноксилесный* (от греч. *ruknos* — плотный, густой и *xulon* — древесина) с преобладанием ксилемы.

Сохранение в ископаемом состоянии. Широко известны отпечатки листьев и органы размножения. Стебли сохраняются редко.

Геологическое распространение. Пермь—современность, расцвет в мезозойскую эру. В современной флоре гинкгофиты представлены одним родом и видом — *Ginkgo biloba* L. (рис. 71, а—з), который сохранился в естественном состоянии на небольшой территории в Китае; семязачатки используются в китайской медицине и употребляются в пищу.

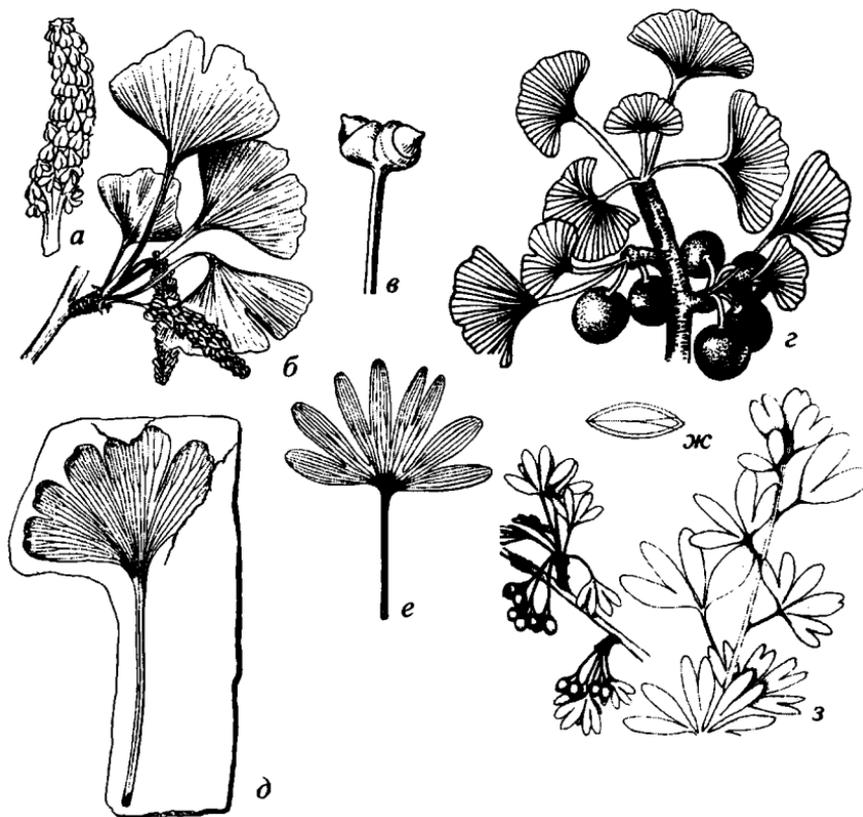


Рис. 71. Отдел Ginkgophyta (P—Q).

Строение рода *Ginkgo*: а—г — *G. biloba* L.: а — микростробил, б — укороченный побег с листьями и микростробилами, в — мегастробил с двумя семязачатками (а—в — Жизнь растений, 1978), г — укороченные побеги с листьями и мегастробилами (Barnanas, 1972), а—г — современный; д — *G. digitata* Brongniart: лист, рассеченный на небольшие лопасти (Arnold, 1947), юра Шпицбергена, $\times 0,5$; е — *G. sibirica* Heer: глубоколопастный лист (Arnold, 1947), юра Сибири, $\times 0,5$; ж — пыльца гинкговых (Основы палеонтологии..., 1963б), олигоцен Воронежской области, $\times 267$; з — *G. yimaensis* Zhou et Zhang: реконструкция растения (Lemoigne, 1988b), юра Китая

Происхождение. Гинкгофиты происходят непосредственно от класса Lyginopteridopsida отдела Лигиноптеридофит.

Классификация. Отдел принимается в составе одного класса Гинкгоопсиды (*Ginkgoopsida*) с двумя порядками *Ginkgoales* и *Szekanowskiales*. Одни исследователи сближают эти порядки и считают их родственными, как в принятой нами системе А.Л. Тахтаджяна, другие помещают их в разные классы и разные отделы.

Класс Гинкгоопсиды.
Classis Ginkgoopsida

Порядок Ginkgoales

Семейство Ginkgoaceae Engler, 1897

Род *Ginkgo* Linnaeus, 1771

Этимология от *яп.* гин-кио — серебряный абрикос.

Типовой вид — *G. biloba* Linnaeus, 1771; современный.

Характеристика (рис. 71). Деревья с пирамидальной формой кроны, высотой до 30 м при диаметре ствола у основания 3 м. Для растения характерны два типа побегов: длинные верхушечные побеги с рассеянными листьями (=ауксибласты) и многочисленные короткие боковые побеги (=брахибласты) с пучком листьев на верхушке. Листовая пластинка треугольных или субромбических очертаний с глубоким вырезом (синусом) в средней части, делящим лист на две (реже более) симметричные лопасти. Как правило, ширина листовой пластинки превышает ее длину. Черешок листа хорошо развит. Проводящий цилиндр — эндархная эвстела. Сердцевина слабо развита, кора тонкая. Трахеиды кольчатые и точечные. Вторичная ксилема образует массивный цилиндр, составляющий основную массу стебля. Растение *двудомное* (=мужские и женские репродуктивные органы находятся на разных особях). Семязачатки располагаются на концах длинных осей (рис. 71, з). К концу репродуктивного сезона созревает обычно только один. Мужские репродуктивные органы (рис. 71, а, б) представлены длинными фертильными осями, к которым по спирали прикреплены микроспорофиллы, несущие по два микроспорангия.

Замечания. Ископаемые древесины гинкго относят к формальным родам *Ginkgoxylon*, *Protoginkgoxylon*, *Baieroxylon*, *Physematopitys*.

Распространение. Юрские—четвертичные отложения Великобритании, России, Кореи, Монголии, Индии, Швеции, Китая, Казахстана, Узбекистана, Франции, Польши, Германии, Японии, США, Канады, Австралии и др. В современной флоре произрастает единственный вид — *G. biloba* в культурном состоянии в Китае, откуда вывозится в ботанические сады Европы и Северной Америки.

Семейство *Karkeniaceae* Krassilov, 1972

Род *Karkenia* Archangelsky, 1965

Этимология на языке патагонских индейцев (Южная Америка) *karken* — женщина.

Типовой вид — *K. incurva* Archangelsky, 1965; нижний мел Аргентины.

Характеристика (рис. 72, а, б). Кистевидные собрания семязачатков, расположенных на оси по плотной спирали. Семязачатки овальные или яйцевидные, с заостренной верхушкой и округлым основанием, *инвертированные* (=обращенные). Ножки загнуты по направлению к верхушке семязачатка. Микропиле слабо выступающее. Нуцеллус эллиптический, яйцевидный или обратнойцевидный по форме, свободен от интегумента до основания. Верхушка нуцеллуса образует пыльцевую камеру. Семена в пределах одного полисперма находились на разных стадиях развития.

Распространение. Пермь—ранний мел Южной Америки, Новой Зеландии, Ирана и Авганистана; юра Германии и Китая; ранний мел Буреинского бассейна.

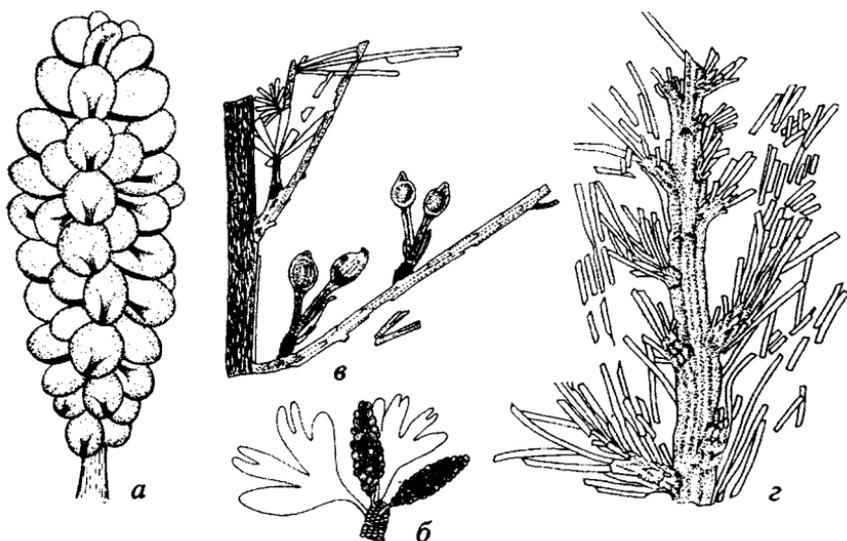


Рис. 72. Отдел Ginkgophyta (P—Q).

Строение родов *Karkenia* и *Toretzia*: а, б — *Karkenia incurva* Archangelsky: а — кистевидное собрание семязачатков, $\times 1,3$, б — реконструкция части фертильного побега, $\times 0,3$ (а, б — Lemoigne, 1988b), нижний мел Аргентины; в — *Toretzia angustifolia* Stanislavski: общий вид голотипа, внизу два укороченных побега с мегастробилами (Станиславский, 1973), $\times 0,5$; z — *Toretzia* sp., строение стерильной части побега (Lemoigne, 1988b), $\times 0,4$; верхний триас Донецкого бассейна

Семейство *Toretziaceae* Stanislavski, 1973

Род *Toretzia* Stanislavski, 1973

Этимология от р. Торец (Украина).

Типовой вид — *T. angustifolia* Stanislavski, 1973; верхний триас Украины (р. Торец, Донецкий бассейн).

Характеристика (рис. 72, в, г). Растение с длинными стерильными и укороченными фертильными побегами. На длинных конечных побегах спирально располагаются листья с треугольными чешуями на почках. Листья узколинейные с двумя жилками, образующими средний киль и желобок. Укороченные побеги несут несколько (до трех) терминальных семязачатков яйцевидной формы на ножке.

Распространение. Поздний триас Украины.

Incertae sedis

Род *Rhipidopsis* Schmalhausen, 1879

Этимология не установлена.

Типовой вид — *R. ginkgoides* Schmalhausen, 1879; верхняя пермь России (Печорское Приуралье).

Характеристика (рис. 73, б, г). Листья крупные, овальных и округлых очертаний, дланевидно рассеченные на клиновидные или веерообразные лопасти с тупой или закругленной верхушкой. Листья с хорошо развитым черешком и с узким оттянутым основанием. Жилкование веерное. В основание каждой лопасти входит одна жилка. Иногда могут присутствовать две базальных лопасти листа — меньшие по размеру, чем главные.

Распространение. Пермь России (Урал, Сибирь), Китая, Индии и Аргентины.

Род *Sphenobaiera* Florin, 1936

Этимология от латинизир. греч. *sphen* — клин и *Baiera* — родовое название ископаемых гинкговых.

Типовой вид — *B. spectabilis* Nathorst, 1906; триас (рэт) Швеции.

Характеристика (рис. 73, а, в). Листья глубоко рассечены на многочисленные многократно дихотомирующие сегменты. Иногда число сегментов может быть редуцировано до двух. Жилкование веерное: в основание листа входит одна жилка, которая вскоре дихотомирует. Устьичный аппарат гаплогельный (см. отдел Цикадофиты, рис. 76, а). Замыкающие клетки устьиц крупные, удлиненные, сильно погружены. Побочные клетки (7–8 кл.) отличаются от окружающих выростами, об-

ращенными в сторону устьичной щели. Все устьица ориентированы апертурами вдоль главной оси листа.

Распространение. Пермь Евразии и Северной Америки.

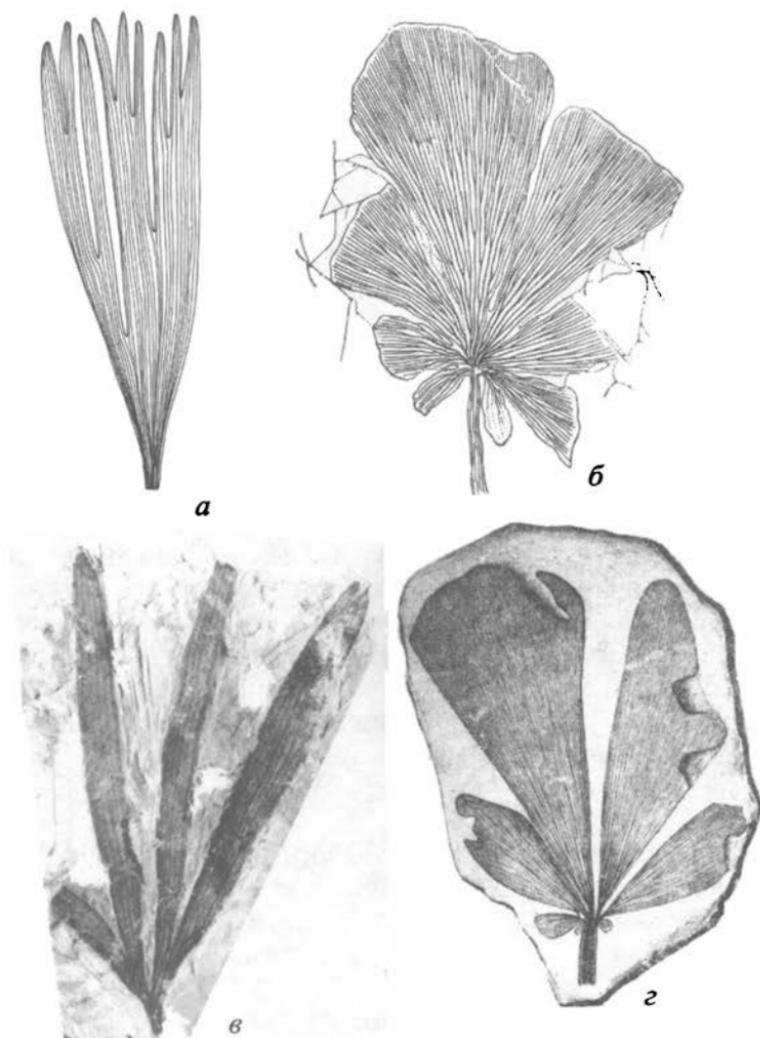


Рис. 73. Отдел Ginkgophyta (P—Q).

Строение родов *Sphenobaiera* и *Rhipidopsis*: *a*, *в* — *Sphenobaiera* sp.: *a* — строение листа неоднократно дихотомически разделенного на лопасти с хорошо сохранившимся жилкованием, $\times 1$, *в* — дважды дихотомирующий лист (*a*, *в* — Lemoigne, 1988b), $\times 0,9$, юра Европы; *б*, *г* — *Rhipidopsis ginkgoides* Schmalhausen: *б* — лист с шестью главными и двумя базальными лопастями (Основы палеонтологии., 1963б), $\times 0,7$; *г* — целиком сохранившийся лист с четырьмя главными и двумя базальными лопастями, правая из которых практически редуцирована (Криштофович, 1957), верхняя пермь Урала, $\times 0,7$

Порядок Czekanowskiales
Семейство Czekanowskiaceae Harris, 1951
Род *Czekanowskia* Heer, 1876

Этимология в честь польского исследователя А.Л. Чекановского.

Типовой вид — *C. rigida* Heer, 1876, emend. Doludenko et Rasskazova, 1972; средняя юра Восточной Сибири.

Характеристика (рис. 74). Листья длиной до 30 см, клиновидные, сидячие, тонкие, повторно дихотомически рассеченные на очень узкие линейные сегменты. Сегменты шириной до 5 мм, в поперечном сечении четырехгранные, трапециевидные. Листья собраны пучками на верхушках укороченных побегов, покрытых мелкими чешуевидными листьями, опавшими вместе с брахибластом. Единственная жилка дихотомирует вслед за делением листа. Устьица гаплогейльные (см. рис. 76, а), собраны в ряды и ориентированы по длине сегмента. Замыкающие клетки устьиц сильно погруженные. Побочные клетки в большей степени кутинизированы, чем основные. Клетки эпидермиса располагаются рядами, их стенки ровные или извилистые. *Трихомные* образования (*трихомы* — волоски, представляющие собой выросты эпидермальных клеток) в виде бородавочек, валиков, папилл.

Замечания. Листья *Czekanowskia* связаны со сложными стробилами *Leptostrobus* Heer, 1876. Стробилы имеют ось и спирально прикрепляющиеся к ней двустворчатые капсулы (рис. 74, в—д).

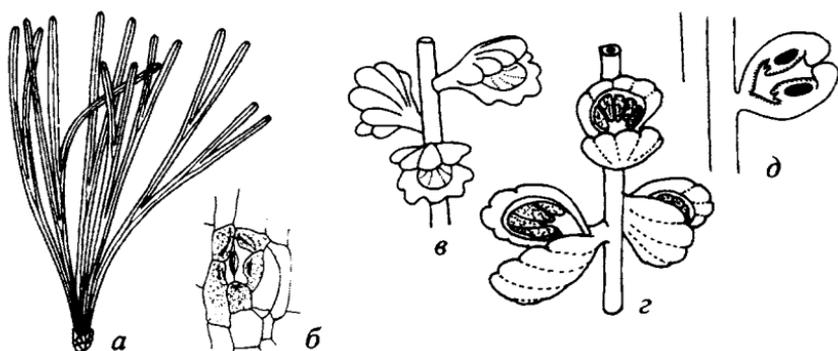


Рис. 74. Отдел Ginkgo phyta (P—Q).

Строение родов *Czekanowskia* и *Leptostrobus*: а — *Czekanowskia* sp.: реконструкция укороченного побега, $\times 0,5$; б — *C. microphylla* Harris et Miller: строение устьичного аппарата, $\times 133$; в—д — *Leptostrobus cancer* Harris: реконструкция различных частей рыльчатого стробила (все — Lemoigne, 1988b), юра Англии, $\times 1,3$

Распространение. Верхний триас—верхний мел Европы, Азии и Северной Америки.

Рекомендуемая литература

Вахрамеев, Долуденко, 1961; Долуденко, Рассказова, 1972; Жизнь растений, 1978; Красилов, 1968, 1972; Криштофович, 1957; Мейен, 1987; Нейбург, 1948; Основы палеонтологии..., 1963б; Самылина, 1956; Самылина, Киричкова, 1991; Станиславский, 1973; Тахтаджян, 1956; Archangelsky, 1965; Arnold, 1947; Barnanas, 1972; Daber, 1980; Harris, Miller, 1974; Lemoigne, 1988b; Maheshwari, Bajpai, 1992; Schweitzer, Kirchner, 1998; Snigirevskaya, 1994; Zhou, Zhang, 1989; Zhou et al., 2002.

ОТДЕЛ ЦИКАДОФИТЫ. DIVISIO CYCADOPHYTA

Этимология от родового названия *Cycas* и латинизир. греч. *phyton* — растение.

Общая характеристика. Растения с прямым, слабо разветвленным, столбообразным стеблем (рис. 75, б), чаще с коротким, клубневидным или шаровидным (рис. 75, а), наверху с кроной листьев, внешне напоминающих листья пальмы (отсюда происхождение родового названия *Cycas* от греч. *kykas* — пальма). Некоторые древовидные растения превышают 18 м. Реже встречаются эпифиты (рис. 75, г).

1. Листья крупные, перистые, реже цельные; у различных представителей цикадофитов они существенно различаются по строению эпидермиса и типу устьичных аппаратов, что будет рассмотрено при характеристике классов. Если эти признаки не сохраняются, то приходится объединять листья в искусственные группировки, в которые включаются все представители с вероятной принадлежностью к цикадофитам. Сюда же могут попасть и некоторые лигиноптеридофиты.

2. Стробилы раздельнополые и обоеполые. Растения размножаются семенами.

3. Пыльца однобороздная, безмешковая, часто свернута в лодочку (рис. 75, в).

4. Тип проводящего цилиндра — эвстела, количество вторичной древесины невелико. Тип стебля — маноксилический (см. отдел Плауновидные). Крахмал сердцевины и коры ствола современных цикадофитов идет на приготовление особого продукта — крупы *саго*, которую употребляют в пищу в странах Южной Азии и Африки. По этому признаку в современных ботанических работах этот отдел очень часто называют *Саговниковыми*.

Сохранение в ископаемом состоянии. Чаще всего в ископаемом состоянии сохраняются листья, реже органы размножения и окаменелые ядра стволов с анатомической структурой.

Геологическое распространение. Наиболее древние представители цикадофитов известны из среднего карбона, расцвет отдела наблюдается в мезозое (рис. 75, д), особенно в юрское и раннемеловое время, в кайнозое разнообразие

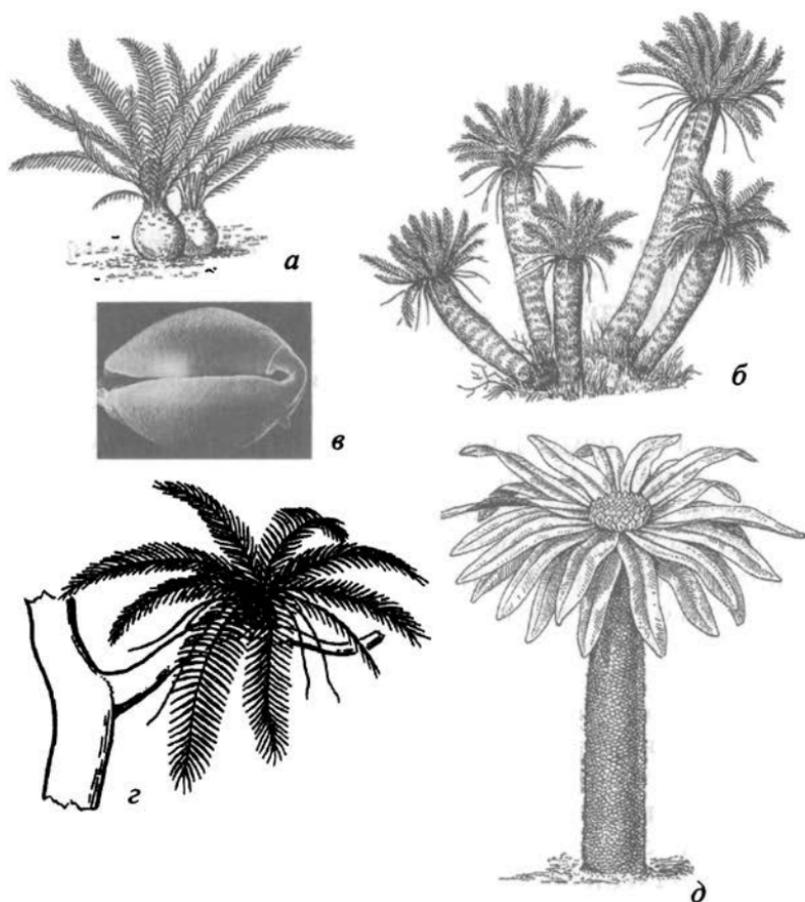


Рис. 75. Отдел Cycadophyta (C₂—Q).

Формы роста цикадофитов и их пыльца: *a* — *Macrozamia spiralis* (Salisb.) Miq: низкорослые с клубневидным стеблем; *б* — *Encephalartos princeps* Dyer: древовидные низкорослые; *в* — *Lepidozamia peroffskiana* Regel: пыльцевое зерно современного представителя цикадофитов под сканирующим электронным микроскопом, $\times 2600$; *г* — *Zamia roerpigiana* Mart. et Eichl.: эпифитные; *а-г* — современный; *д* — *Bjuvia simplex* Florin: реконструкция растения (Жизнь растений, 1978), верхний триас Швеции

и численность представителей группы резко сокращаются. В современной флоре известно 11 родов и около 130 видов растений (второе место среди голосеменных), произрастающих в тропических и экваториальных областях.

Происхождение связывают с одним из подклассов лигнотеридофитов — медуллозидами.

Классификация. По строению органов размножения, устьичных аппаратов и анатомии побегов различаются три

класса: Цикадопсиды (Cycadopsida), Беннеттитопсиды (Bennettitopsida) и Пентоксиллопсиды (Pentoxyllopsida). Последний класс здесь не рассматривается, так как он имеет очень ограниченное распространение.

Класс Цикадопсиды. Classis Cycadopsida

Общая характеристика

1. Устьица *гаплогейльного типа* — вокруг замыкающих клеток венцом располагаются окаймляющие побочные клетки (рис. 76, а). Бабочковидные утолщения замыкающих клеток образуются за счет одревеснения (=лигнификации) оболочек клеток.

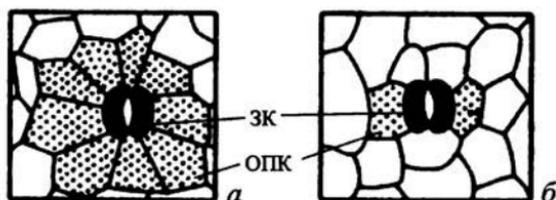
2. Радиальные стенки эпидермальных клеток прямые или изогнутые, изредка извилистые.

3. Мужские органы размножения стробилоидные; женские состоят из листовидных мегаспорофиллов, собранных в рыхлые стробилы, расположенные на верхушке ствола.

Геологическое распространение. Средний карбон—современность.

Рис. 76. Отдел Cycadophyta (C₂—Q).

Схема строения устьиц цикадофитов: а — гаплогейльный тип, характерный для листьев класса Cycadopsida; б — синдетогейльный тип, отмечающийся у листьев класса Bennettitopsida.



Условные обозначения: зк — замыкающие клетки; опк — окаймляющие побочные клетки

Порядок Cycadales

Семейство Cycadaceae Persoon, 1807

Род *Nilssonia* Brongniart, 1825

Этимология не установлена.

Типовой вид — *N. brevis* Brongniart, 1825; юра (лейас) Швеции.

Характеристика (рис. 77, а—г). Листья по форме от ланцетовидных до линейных, неравномерно сегментированные (рис. 77, а), реже цельные, цельнокрайные или зубчатые. Пластинка листа прикрепляется к верхней стороне стерж-

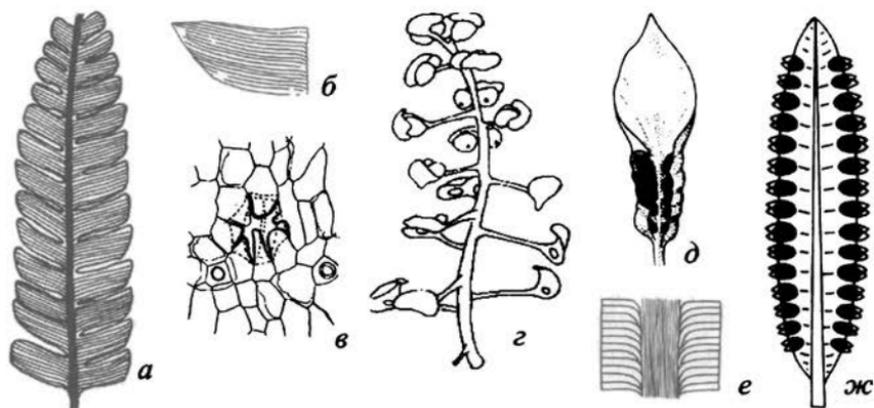


Рис. 77. Отдел Sycadophyta (C₂—Q).

Строение родов *Nilssonia*, *Spermopteris* и *Archaeocycas*: *a* — *Nilssonia compta* (Phillips) Harris: строение листа (Lemoigne, 1988b), $\times 0,7$; *b* — сегмент листа с прорисованным жилкованием, $\times 0,9$; *v* — устьица и трихомы снаружи, $\times 80$ (*b*, *v* — Harris, 1964); *z* — женский стробил рода *Beania*, ассоциирующийся с листьями *Nilssonia* (Тахтаджян, 1956), $\times 0,45$, все — юра Великобритании; *d* — *Archaeocycas whitei* Матау: реконструкция мегаспорофилла, нижняя пермь США, $\times 0,8$; *e*, *ж* — *Spermopteris coriacea* (Goepfert) Cridland et Morris: *e* — жилкование листа, $\times 1,6$, *ж* — реконструкция мегаспорофилла (*d*—*ж* — Мейен, 1987), $\times 0,7$, *e*, *ж* — средний карбон США

ня, полностью закрывая его. Жилкование параллельно-дихотомическое: жилки отходят от рахиса под прямым углом, единичные жилки дихотомируют у основания (рис. 77, б). Эпидермальные клетки полигональные, с прямыми боковыми стенками. Устьица гаплогейльные (рис. 77, в). Побочные клетки с папиллами, нависающими над устьичной ямкой.

Замечания. Листья ассоциируются с женскими стробилами рода *Beania* (рис. 77, з).

Распространение. Ранний триас—поздний мел Европы, Азии и Америки.

Incertae sedis

Род *Spermopteris* Cridland et Morris, 1960

Этимология от латинизир. греч. sperma — семя и pterus — крыло.

Типовой вид — *Taeniopteris coriacea* Goepfert, 1864, верхний карбон США (шт. Канзас).

Характеристика (рис. 77, е—ж). Женский репродуктивный орган в виде мегаспорофилла, представленного линейной листовой пластинкой с хорошо развитой средней жилкой, от которой поочередно отходят простые или дихотомирующие

боковые жилки. К средней жилке с обеих ее сторон прикрепляются *ортотропные семязачатки* (от греч. orthos — прямой и tropos — поворот; прямой семязачаток, у которого нуцеллус и микропиле находятся на одной прямой). Они образуют с нижней стороны мегаспорофилла два продольных ряда.

Распространение. Средний карбон США (шт. Канзас).

Род *Archaeocycas* Mamay, 1973

Этимология от латинизир. греч. archaios — древний и *Cycas* — род современных цикадовых.

Типовой вид — *A. whitei* Mamay, 1973; нижняя пермь США.

Характеристика (рис. 77, б). Мегаспорофиллы в виде оvoidной листовой пластинки с приостренной верхушкой. Дистальная часть мегаспорофилла — стерильная, проксимальная часть — фертильная. Жилкование мегаспорофилла перистое. К средней жилке с обеих ее сторон в проксимальной фертильной части мегаспорофилла прикреплялись семязачатки. Они образовывали два ряда (по пять семязачатков в каждом ряду). Края мегаспорофилла в его проксимальной фертильной части загибались к средней жилке, прикрывая семязачатки приблизительно на половину их длины.

Распространение. Ранняя пермь Северной Америки.

Класс Беннеттитопсиды. *Classis Bennettitopsida*

Общая характеристика

1. Устьице *синдетохейльного* типа (см. рис. 76, б) — замыкающие клетки имеют с каждой стороны по одной латеральной побочной клетке. Замыкающие клетки со своеобразными кутиновыми утолщениями в виде бабочки с распростертыми крыльями, хорошо сохраняющимися при мацерации.

2. Радиальные стенки эпидермальных клеток чаще извилистые на одной или обеих сторонах листа, нередко выглядят зубчатыми из-за системы боковых кутиновых утолщений.

3. Мужские репродуктивные органы представлены листопоподобными (реже перистыми или чашевидными) микроспорофиллами. На верхней стороне или по краю микроспорофилла располагаются микроспорангии или синангии. Женские органы размножения своеобразны: семязачатки сидят на расширенной верхушке бокового побега, чередуясь

с межсеменными чешуями, причем расширенные верхушки последних располагаются очень плотно, так что образуется сплошная ровная поверхность с отверстиями в углах сходящихся чешуй (Мейен, 1987).

Геологическое распространение. Только ископаемые формы: ранний триас—мел.

Порядок Bennettiales

Семейство Bennettitaceae Engler, 1892

Род *Pterophyllum* Brongniart, 1828

Этимология от латинизир. греч. pterus — крыло и лат. phyl- lum — лист.

Типовой вид — *P. longifolium* Brongniart, 1828; триас (кейпер) Германии.

Характеристика (рис. 78, а—в). Перистые равномерно сегментированные листья, прикрепленные к широкому рахису всем основанием (иногда слегка расширенным). Сегменты относительно узкие, свободные до самого основания с усеченными закругленными верхушками, всегда по длине больше, чем по ширине. Сегменты прикрепляются к рахису со сдвигом к его верхней поверхности. Жилкование параллельно-дихотомическое: жилки многочисленные, иногда дихотомирующие при основании. Устьица синдетохейльные, расположены на нижней стороне листовой пластинки и собраны в четкие полосы, ориентированные перпендикулярно жилкам, изредка беспорядочно ориентированные.

Распространение. Средний триас—поздний мел Европы, Азии и Северной Америки.

Род *Ptilophyllum* Morris in Grant, 1840

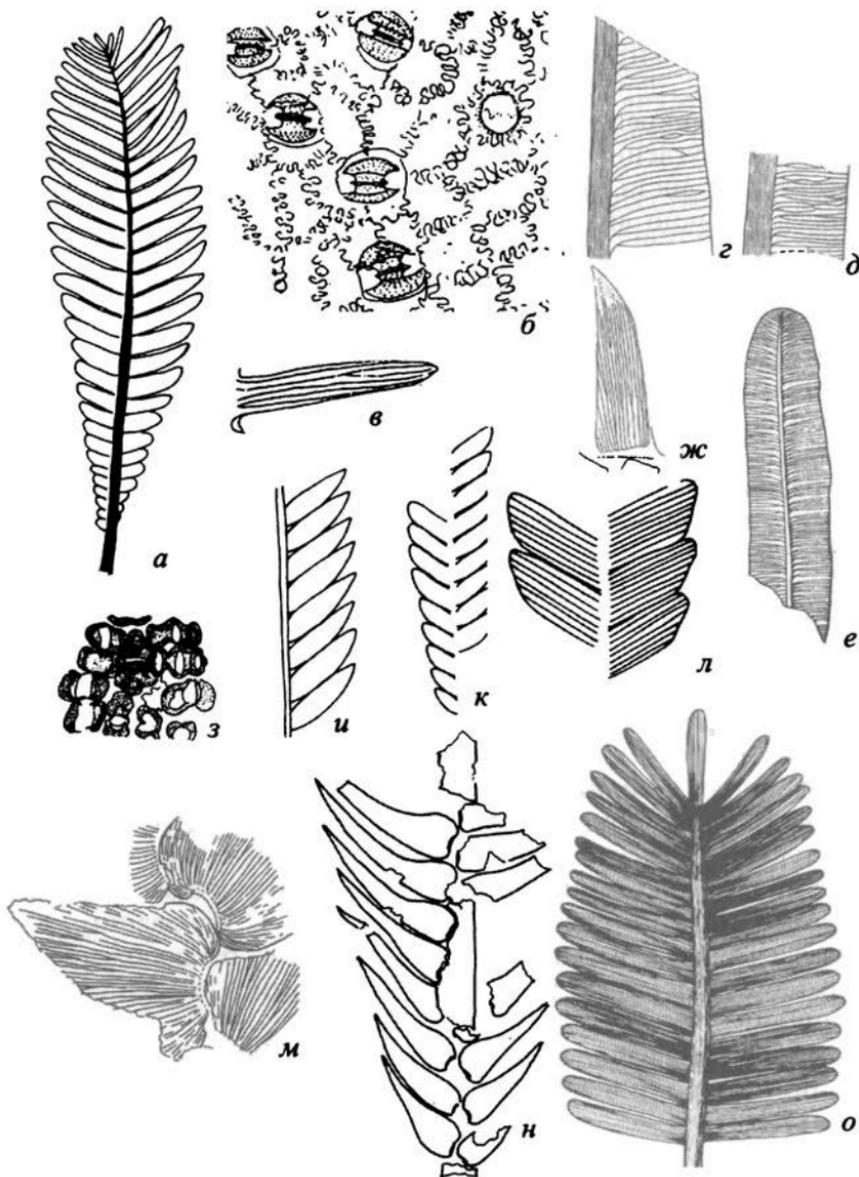
Этимология от латинизир. греч. ptilon — перепончатое крыло и лат. phyllum — лист.

Типовой вид — *P. acutifolium* Morris in Grant, 1840; юра Индии.

Характеристика (рис. 78, ж—л). Перистые равномерно сегментированные листья, постепенно суживающиеся к осно-

Рис. 78. Отдел Cycadophyta (C₂—Q).

Строение родов *Pterophyllum*, *Taeniopteris*, *Ptilophyllum* и *Zamites*: а — *Pterophyllum* sp.: общий вид листа (Lemoigne, 1988b), юра Европы, × 0,6; б, в — *P. thomasi* Harris: б — кутикула нижней стороны листа, × 108, в — сегмент небольшого листа; × 1,9 (б, в — Harris, 1969); г, д, е — *Taeniopteris* sp.: г (× 1,5) и д (× 0,9) — жилкование в средней части листьев (Бураго, 1978), верхняя перья Приморья, е — схема жилкования листа (Друшиц, Якубовская, 1961); ж, з — *Ptilophyllum*



hirsutum Thomas et Bancroft: **ж** — жилкование сегмента из средней части листа, $\times 1,2$, **з** — кутикула нижней стороны листа — видны устьица (**ж**, **з** — Harris, 1969), $\times 178$; **и**—**л** — *P. pecten* (Phillips) Nathorst: **и** — тесно расположенные на рахисе сегменты листа, $\times 0,6$, **к** — часть листа с короткими, направленными к верхушке сегментами, $\times 0,5$, **л** — параллельно-дихотомическое жилкование сегментов листа (**и**—**л** — Lemoigne, 1988b), $\times 1,2$; **м**, **н** — *Zamites quiniae* Harris: **м** — средняя часть листа, видно, что сегменты прикрепляются к верхней поверхности рахиса, $\times 1,2$; **н** — нижняя часть листа (**м**, **н** — Harris, 1969), $\times 0,57$; **ж**—**н** — юра Великобритании; **о** — *Zamites* sp.: реконструкция листа (Lemoigne, 1988b)

ванию к верхушке. Листья по форме от ланцетных до линейных. Сегменты чередующиеся, относительно короткие, яйцевидные, параллельно-крайние, тесно расположены на рахисе и прикреплены к его верхней поверхности. Их верхушки закругленные, асимметричные. Сегменты наклонены к верхушке листа. Жилки многочисленные, тонкие, расходящиеся, обычно дважды дихотомирующие, затем параллельны боковым краям пластинки. Клетки эпидермиса верхней поверхности листовой пластинки прямоугольные с сильно извилистыми стенками, устьица отсутствуют. На нижней поверхности клетки более крупные, но с менее извилистыми стенками, устьица синдетохейльные с замыкающими клетками, располагаются рядами между жилками и ориентированы беспорядочно.

Распространение. Поздний триас—поздний мел Европы, Азии и Северной Америки.

Род *Zamites* Brongniart, 1828

Этимология от названия современного рода *Zamia*.

Типовой вид — *Z. gigas* Lindley et Hutton, 1835; средняя юра Англии.

Характеристика (рис. 78, *м—о*). Листья простоперистые, широколанцетовидные, удлинено-овальные. Сегменты листьев кинжаловидные, овально-ланцетные, ланцетовидные, симметричные в основании, к верхушке приостренные, реже тупые. Сегменты прикрепляются к верхней поверхности стержня. Жилкование параллельно-дихотомическое, жилки прямые, дихотомически разветвленные в основании. Кутикула развита, устьица синдетохейльные, расположены на нижней стороне листа. Клетки эпидермиса с волнистыми стенками.

Распространение. Средняя юра—мел Европы, Азии, Северной Америки и Африки.

Отдел *Cycadophyta*

Incertae sedis

Род *Taeniopteris* Brongniart, 1828

Этимология от *lat.* taenia — лента и *латинизир. греч.* pteris — крыло.

Типовой вид — *T. vittata* Brongniart, 1832; средняя юра Англии (Оксфордшир).

Характеристика (рис. 78, *г—е*). Листья черешковые, овально-удлиненные или лентовидные, иногда языковидные. Листовая пластинка прикреплена к бокам толстого стержня. Боковые жилки простые или однократно дихотомирующие в основании, отходят от средней жилки почти под прямым углом. Иногда наблюдаются редкие анастомозы.

Замечания. Род *Taeniopteris* является искусственной группой и включает в себя формы различного систематического положения. Изучение эпидермиса показало принадлежность одних видов к цикадовым, других — к беннеттитовым.

Распространение. Ранняя пермь—поздний мел Европы, Азии, Южной Африки, Австралии и Америки.

Рекомендуемая литература

Бураго, 1978; Вахрамеев, Долуденко, 1961; Жизнь растений, 1978; Криштофович, 1957; Мейен, 1982, 1987; Основы палеонтологии..., 1963б; Тахтаджян, 1956; Arnold, 1947; Barnanas, 1972; Brongniart, 1832; Cridland, Morris, 1960; Harris, 1964, 1969; Lemoigne, 1988b; Mamay, 1973; Nathorst, 1909.

ОТДЕЛ ПИНОФИТЫ. DIVISIO PINOPHYTA

Этимология от родового названия *Pinus* — сосна и *латинизир. греч. phyton* — растение.

Общая характеристика. Стройные высокие деревья иногда достигающие гигантских размеров высотой 112 м (калифорнийская секвойя, или мамонтово дерево). Среди жизненных форм встречаются все переходы от гигантских деревьев к карликовым растениям со стелющимся стеблем высотой до 1 м. Все представители обладают следующими признаками.

1. Листья линейные, ланцетные, эллиптические, обратнойцевидные, игловидные. Жилкование листьев веерное и параллельно-дихотомическое, число жилок — от одной до множества.

2. Женские органы размножения — семена одиночные или собранные в стробилы. Мужские фруктификации — рыхлые собрания микроспорангиев или компактные микростробилы.

3. Пыльца с одним-тремя воздушными мешками.

4. Тип проводящего цилиндра — эвстела, тип стебля — пикноксилитический. Значительна вторичная древесина.

Сохранение в ископаемом состоянии. Чаще всего сохраняются отпечатки листьев, реже — органов размножения. Известны также окаменелые стволы, по которым изучают анатомическое строение. Довольно часто встречается пыльца пинофитов.

Геологическое распространение. Карбон—современность.

Происхождение этого отдела связывается с лигиноптеридофитами порядка *Salampytiales*.

Классификация. По форме листьев и их эпидермальным признакам, строению органов размножения, форме пыльцы и деталям анатомического строения в отделе выделяют два класса: Кордаитопсиды (*Cordaitopsida*) и Пинопсиды (*Pinopsida*).

Класс Кордаитопсиды. Classis Cordaitopsida

Общая характеристика. Только древесные растения, для которых характерны следующие признаки.

1. Листья простые, овальные, ланцетные с оттянутым или расширенным основанием; верхушка ровная или мелкозубчатая. Между жилками и вдоль них часто проходят тяжи механической ткани, оттиски которой образуют ложные жилки.

2. Эпидермальное строение листьев нескольких типов; устьица расположены на нижней стороне рассеянно, правильными узкими рядами или собраны в желобки.

3. Семязачатки собраны в простые, изолированные полиспермы (рис. 79, г, о, п) — семязачаток на семяножке или сложные полиспермы типа стробила.

4. Мужские органы размножения (рис. 79, е) — компактные собрания микроспорангиев, образующие микростробилы, собранные на конце оси или размещенные среди стерильных листьев.

5. Пыльца одномешковая (рис. 79, ж).

6. Широкая сердцевина разделена поперечными перегородками (септами). Сердцевинные ископаемые отливы, выделяемые в род *Artisia*, представляют “септированную” древесину, разделенную поперечными диафрагмами, соответствующими пластинам паренхимы. Объяснение этому явлению находят по аналогии с некоторыми современными растениями в быстром интенсивном вертикальном росте побегов, в результате чего в сердцевине возникают разрывы.

Геологическое распространение. Только ископаемые формы — карбон—пермь. Считаются предками пинопсид.

Порядок Cordaitales

Семейство Cordaitaceae Grand'Eury, 1877

Род *Cordaites* Unger, 1850

Этимология в честь чешского палеоботаника А. Корда (A. Corda).

Типовой вид — *Flabellaria borassifolia* Sternberg, 1823; верхний карбон Чешской Республики (Богемия).

Характеристика (рис. 79, а, б, д, з, и—м). Деревья с крупными ланцетовидными листьями. Верхушка листа тупая, закругленная или приостренная, основание — клиновидно оттянутое. Жилкование параллельное. Две и более жилок входят в основание листа, дихотомируют вслед за расшире-

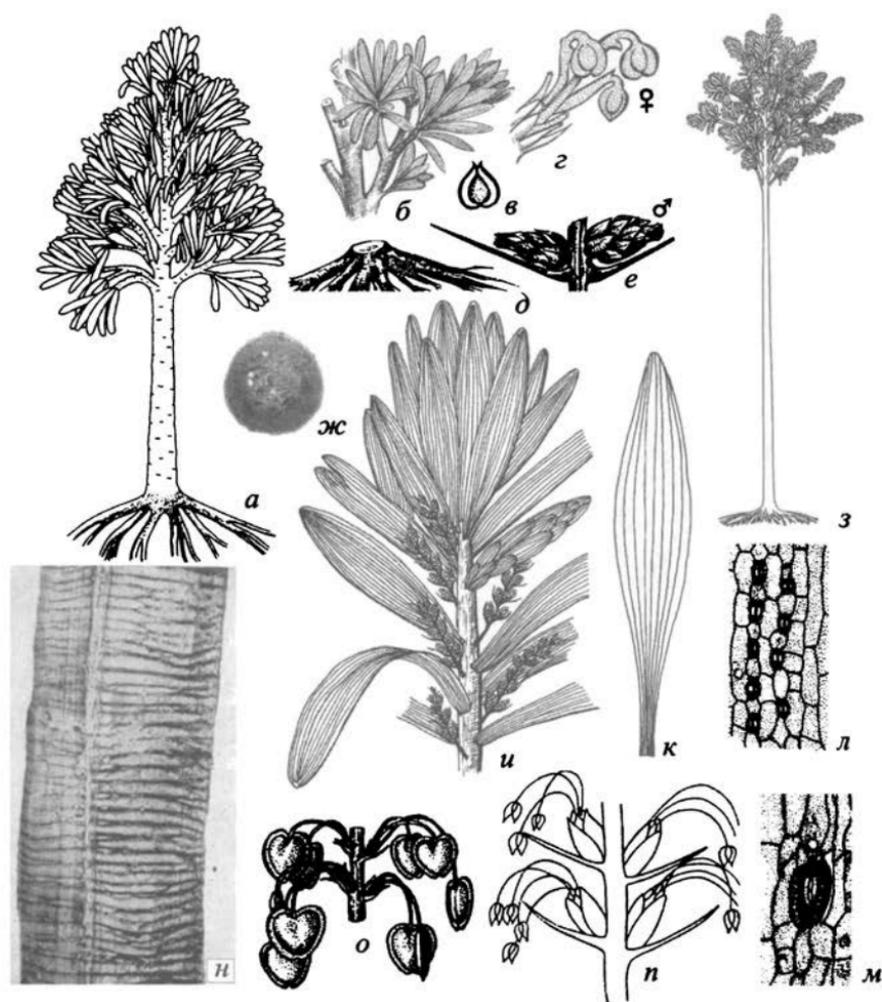


Рис. 79. Отдел Pinophyta (C—Q).

Строение родов *Cordaites*, *Cordaitantus* и *Artisia*: а, б, д, з—к — *Cordaites* sp.: а, з — реконструкция целого растения (а — Lemoigne, 1988b, з — Grand'Eury, 1877), б — реконструкция стерильной части растения, д — реконструкция корней (б, д — Barnanas, 1972), и — реконструкция фертильной ветки, × 0,3; к — отдельный лист с сохранившимся жилкованием (и, к — Lemoigne, 1988b), × 0,7; в — *Samaropsis* sp.: возможные семена кордаитовых, × 0,5; г, о, н — *Cordaitanthus* sp.: женские рыльчатые стробилы (о, н — Основы палеонтологии..., 1963б), × 0,7, а—д, з, и, о, н — верхний карбон Западной Европы; е — *C. concinnus* Delev.: пазушные микростробилы (в, г, е — Barnanas, 1972), верхний карбон США, × 1,7; ж — *Cordaitina rotata* (Luber) Medvedeva: пыльца кордаитовых (Zavialova et al., 2004), пермь России, × 155; л — *Cordaites serpens* Lesquereux: кутикула нижней поверхности листа; м — *C. mansfieldii* Lesquereux: отдельное устьице (л, м — Lemoigne, 1988b); н — *Artisia* sp.: слепок сердцевины с пережимами (Arnold, 1947), л—н — средний карбон США

нием листовой пластинки и идут почти параллельно. Эпидермальное строение листьев нескольких типов: с правильными рядами устьиц (рис. 79, л) в узких или широких полосах и с рассеянными устьицами по нижней поверхности листовой пластины.

Замечания. Листья кордаита с изученной эпидермой часто выделяют в отдельные роды: *Sparsistomites*, *Angophyllites*, *Europhyllites* и др.

Распространение. Карбон—пермь Северного полушария.

Род *Cordaitanthus* Feistmantel, 1876

Этимология от родового названия *Cordaites* и латинизир. греч. *anthus* — цветок.

Типовой вид — *Cordaitanthus communis* Feistmantel, 1876; верхний карбон Чешской Республики.

Характеристика (рис. 79, з, о, п). Фертильные оси, на которых в пазухах игловидных брактеей расположены укороченные побеги, покрытые мелкими чешуевидными листьями. От укороченных побегов отходят семяножки с апикально прикрепляющимися к ним ортотропными *платиспермическими* (=билатерально-симметричными) семязачатками.

Распространение. Карбон—пермь Европы и Северной Америки.

Род *Artisia* Sternberg, 1838

Этимология в честь ботаника Артиса (*Artis*).

Типовой вид — *Sternbergia transversa* Artis, 1825; средний карбон Англии.

Характеристика (рис. 79, н). Слепки сердцевинных полостей (=сердцевинные отливки) кордаитов, разделенные поперечными диафрагмами на многочисленные кольцевидные полосы, внешне напоминающие стопку монет. Внутренняя часть окружена сплошным цилиндром минерализованной древесины с тонкой продольной штриховкой на изломе.

Распространение. Карбон—пермь Европы и Северной Америки.

Семейство *Vojnovskyaceae* Neuburg, 1955

Род *Vojnovskya* Neuburg, 1955

Этимология в честь геолога К.Г. Войновского-Кригера.

Типовой вид — *V. paradoxa* Neuburg, 1955; верхняя пермь России (Печорский бассейн).

Характеристика (рис. 80, а, б). Древовидные растения со сложноорганизованными репродуктивными органами. Листья располагаются на ветвях по спирали и, опадая, оставляют на поверхности коры рубцы в виде подковы. Стерильные листья крупные, ланцетовидные, с черешковидным основанием. Жилкование параллельно-дихотомическое. На абаксиальной поверхности листьев устьичные аппараты могут быть погружены в устьичные желобки. Семязачатки расположены на фертильных осях по плотной спирали. Вместе с семязачатками на тех же осях иногда располагаются стерильные чешуи.

Распространение. Карбон—пермь России (Печорский, Тунгусский и Кузнецкий бассейны) и Монголии.

Род *Rufloia* Meyen, 1963

Этимология в честь шведского палеоботаника Рудольфа Флорина (Rudolf Florin).

Типовой вид — *R. typica* Meyen, 1963; верхняя пермь России (р. Нижняя Тунгуска, Сибирь).

Характеристика (рис. 80, в—ж). Простые листья разнообразной формы: от ланцетовидных, эллиптических, продолговато-линейных до лопатовидных, обратнойцевидных и др. Верхушка листа закругленная, реже приостренная с апикальными зубчиками. Основание листа простое — узкое черешковидное или сложное — с каймой и мозолевидным утолщением, образованным отделительными тканями, что говорит о листопадности материнского растения. Жилкование параллельно-дихотомическое или веерное (у видов с широкими листьями). В основание листа входят две жилки. Устьица на нижней поверхности листа собраны в дорзальные желобки (рис. 80, д). На верхней поверхности листа устьица, как правило, отсутствуют.

Распространение. Карбон—пермь России (Приуралье; Печорский, Тунгусский и Кузнецкий бассейны) и Монголии.

Класс Пинопсиды.

Classis Pinopsida

Общая характеристика. По форме роста растения от гигантских деревьев с моноподиальным стеблем до стелющихся форм. Им характерны следующие признаки.

1. Листья игольчатые с широким основанием, не прижатые или прижатые к стеблю, всегда цельные, редко с виль-

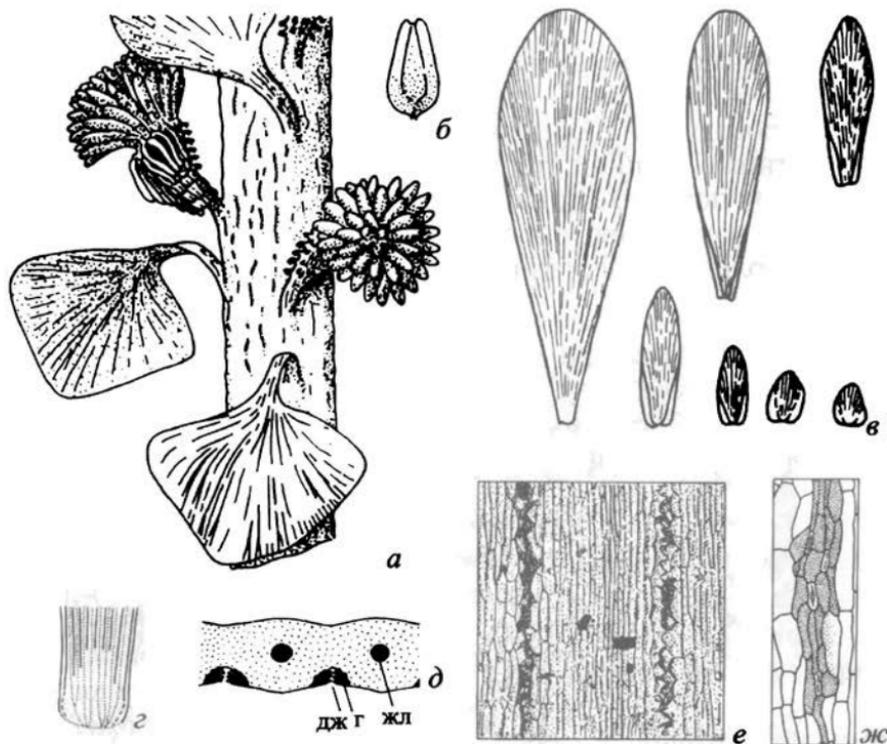


Рис. 80. Отдел Pinophyta (С—Q).

Строение родов *Vojnovskya* и *Rufflora*: *a*, *б* — *Vojnovskya paradoxa* Neuburg: *a* — строение фертильного побега, *б* — изолированное семя (Meyen, 1987), пермь Печорского бассейна, $\times 0,8$; *в* — *Rufflora brevifolia* (Gorel.) S. Meyen: переход от нормальных к чешуевидным листьям, $\times 1,8$; *з*—*ж* — *Rufflora* sp.: *з* — распределение дорзальных желобков (сплошные линии) и жилки (точки) в основании листа, $\times 1,1$, *д* — схема поперечного сечения листа; *е* — дорзальные желобки, $\times 49$, *ж* — устьичная полоса (*в*—*ж* — Мейен, 1987), $\times 81$, *в*—*ж* — пермь Сибири.

Условные обозначения: дж — дорзальный желобок, г — гиподерма, жл — жилка

чатой верхушкой. Листья обычно называют “хвоей”. Отсюда происходит другое название класса — Хвойные. Некоторые листья опадают вместе с укороченным побегом, на котором они расположены.

2. Устьица гаплогейльного типа разбросаны по всему листу или сосредоточены на одной из сторон, замыкающие клетки погруженные.

3. Размножаются семенами, расположенными по одному на концах терминальных побегов, или у большинства собранными в шишки, где семена прикрепляются к семенным чешуям, подстилаемым кроющей чешуей.

4. Мужские фруктификации представлены микростробилами.

5. Пыльца безмешковая и одно-трехмешковая, *квазисаккатная* (от лат. *quasi* — мнимый, =псевдомешковая).

6. Проводящий цилиндр — эвстела, стебли пикноксилевого типа с мощной вторичной древесиной (рис. 81, *а*). По характеру пор трахеид на радиальных стенках (рис. 81, *б, в*) и их расположению выделяется *араукариоидный* тип (поры многоугольного очертания и плотно упакованы, рис. 81, *б*)

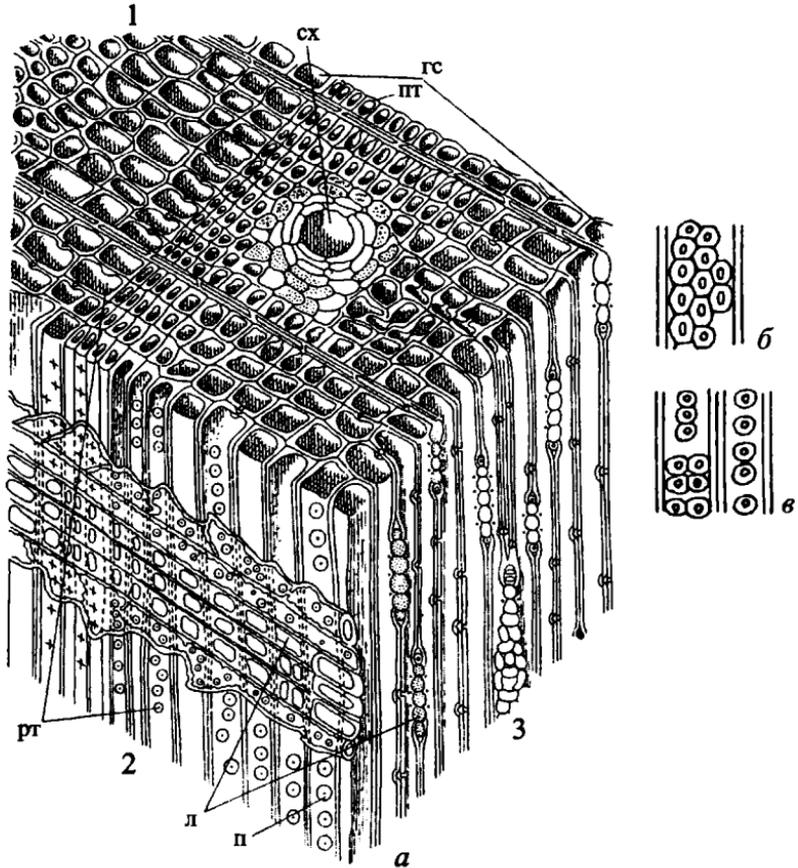


Рис. 81. Отдел Pinophyta (С—Q).

Анатомическое строение хвойных: *а* — строение древесины сосны; *б, в* — типы поровости радиальных стенок трахеид: *б* — араукариоидный, *в* — сосновый.

Условные обозначения: 1, 2, 3 — разрезы древесины: 1 — поперечный, 2 — радиальный, 3 — тангентальный; гс — годичный слой, сх — смоляные ходы, п — пора, рт — ранняя трахеида, пт — поздняя трахеида, л — сердцевинные лучи (Чавчавадзе, 1979)

и *сосновый* тип (округлые поры, расположенные менее плотно, часто рядами, рис. 81, в). Характер пор полей перекреста также является важным диагностическим признаком при определении систематической принадлежности древесины. *Смоляные ходы (каналы)* — межклеточные пространства, заполняемые эфирными маслами, смолой, располагаются в древесине и коре (рис. 81, а).

Геологическое распространение. Ранний карбон—настоящее время. В современной флоре пинопсиды являются самой многочисленной и наиболее широко распространенной группой голосеменных растений. Среди них много “рекордсменов” по высоте (см. выше), толщине ствола и продолжительности жизни (мамонтово дерево *Sequoiadendron giganteum* с толщиной ствола 11–16 м и возрастом около 4000 лет).

Порядок *Voltziales*

Семейство *Walchiaceae* Schimper, 1870

Род *Walchia* Sternberg, 1825

Этимология в честь немецкого геолога Вальха (Walch).

Типовой вид — *W. piniformis* Sternberg, 1825; нижняя пермь Западной Европы.

Характеристика (рис. 82). Растения с пикноксилическими стволами. Ветви первого порядка располагаются мутовчато. От них под углом 45–80° отходят ветви второго порядка (рис. 82, а). На верхней части осевого побега и на ветвях первого порядка расположены игловидные листья с вильчатыми верхушками (рис. 82, з). На ветвях второго порядка по плотной спирали сидят простые игловидные листья. На концах фертильных осей первого и второго порядка располагаются стробилы (рис. 82, б), причем на одной ветви первого порядка могут присутствовать как мужские, так и женские стробилы. Последние представляют собой фертильную ось, на которой спирально расположены игловидные брактей. В пазухе брактей находится укороченный побег, покрытый стерильными чешуями. К нему прикрепляется семенная чешуя с выемчатой верхушкой и единственным семенем. Мужские стробилы компактные, с дистальной пластинкой ромбовидной формы, которая крепится к ножке микроспорофилла, несущего спорангии, под прямым углом (рис. 82, е, ж). Пыльца одномешковая (рис. 82, з—к).

Распространение. Поздний карбон—пермь повсеместно.

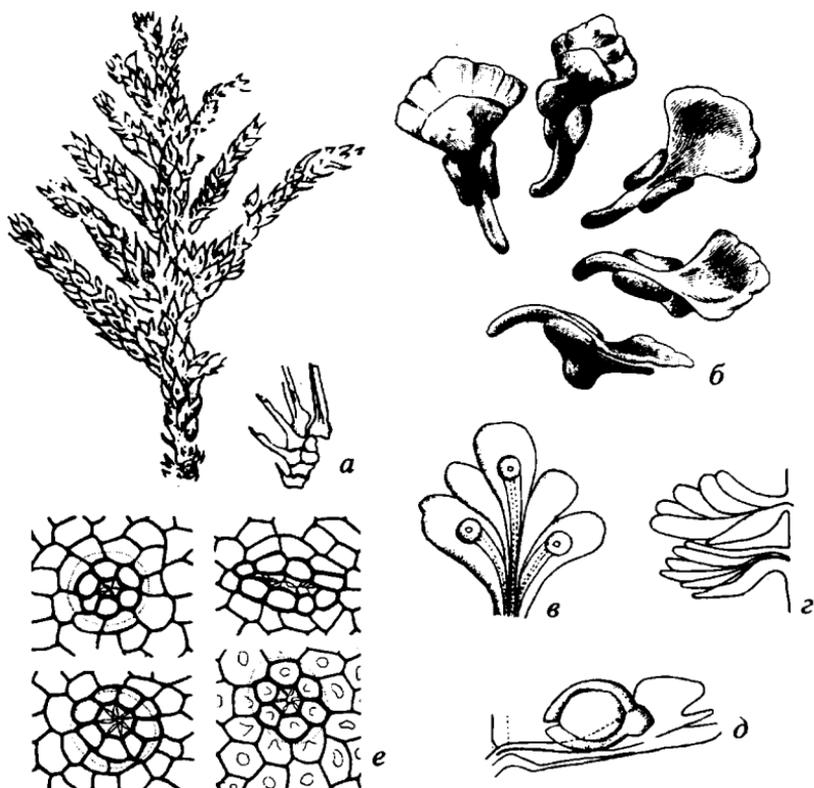


Рис. 83. Отдел Pinophyta (С—Q).

Строение рода *Voltzia*: *a, e* — *V. fraasii* Schultze: *a* — облиственные побеги и отдельная ветвь, $\times 0,45$, *e* — кутикула листьев с устьицами из различных участков побега, $\times 112$; *б* — *V. windscheimensis* Krausel: реконструкция шишечной чешуи в различных положениях, *a, б, e* — верхний триас Южной Германии; *в—д* — *Voltzia* sp.: *в* — мегастробил с рубцами от трех семязачатков на семенной чешуе, *г* — мегастробил в разрезе, *д* — положение чешуй на оси (Основы палеонтологии..., 19636), пермь Западной Европы

участках ветвей листья более короткие, серповидно изогнутые, с заостренными верхушками и расширенными основаниями. Женские стробилы характеризуются срастанием чешуй и семяножек брактейно-пазушного комплекса в единую семенную чешую, к которой прикрепляется два-три семени. Мужские стробилы компактные, продуцируют двухмешковую пыльцу.

Распространение. Поздняя пермь России (Урал и Татарстан), Средней Азии и Казахстана, триас Европы, Восточной Африки и Индии.

Род *Podozamites* A. Braun, 1843

Этимология от названия современного рода *Zamia*.

Типовой вид — *Zamites distans* Presl, 1838; нижняя юра Германии (Бавария).

Характеристика (рис. 84). Крупные и средних размеров облиственные побеги древовидных растений. Листья удлинненно-ланцетные, с заостренной или тупой верхушкой. Листья обычно сидячие, реже со слабовыраженным черешком, прикреплялись в спиральном порядке на одинаковом расстоянии друг от друга. В сильно оттянутое основание листа входит одна жилка, которая почти сразу дихотомирует несколько раз. Далее жилки идут параллельно и сближаются к верхушке. Эпидермальные клетки с прямыми стенками. Устьица только на нижней стороне листа. Поверхность кутикулы иногда осложнена *папиллами* (от лат. *papilla* — сосок).

Распространение. Поздний триас—мел повсеместно, кроме Южной Африки.

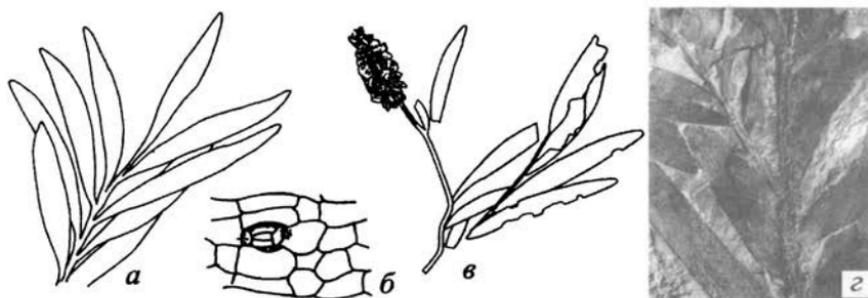


Рис. 84. Отдел Pinophyta (С—Q).

Строение рода *Podozamites*: *a, б* — *P. mucronatus* Harris: *a* — верхняя часть ветви, $\times 0,6$, *б* — кутикула с одним устьицем на нижней поверхности листа, юра Новой Зеландии, $\times 129$, *в* — *P. toretziensis* Stanislavsky: часть ветви с женским стробилом типа *Cycadocarpidium*, $\times 0,6$, *г* — *P. trichocladus* Stanislavsky: отпечаток побега (все — Lemoigne, 1988b), $\times 0,8$; *в, г* — верхний триас Украины

Порядок Cupressales

Семейство Taxodiaceae Warming, 1884

Род *Taxodium* Richard, 1810

Этимология от сходства с родом *Taxus* (тис).

Типовой вид — *Cupressus disticha* L., 1753 (болотный кипарис); современный.

Характеристика (рис. 85, *б, г*). Крупные листопадные или вечнозеленые деревья высотой до 50 м с прямостоячими или свисающими ветвями. Короткие побеги располагаются поочередно, образуя плоскую лапку или сохраняя спиральное

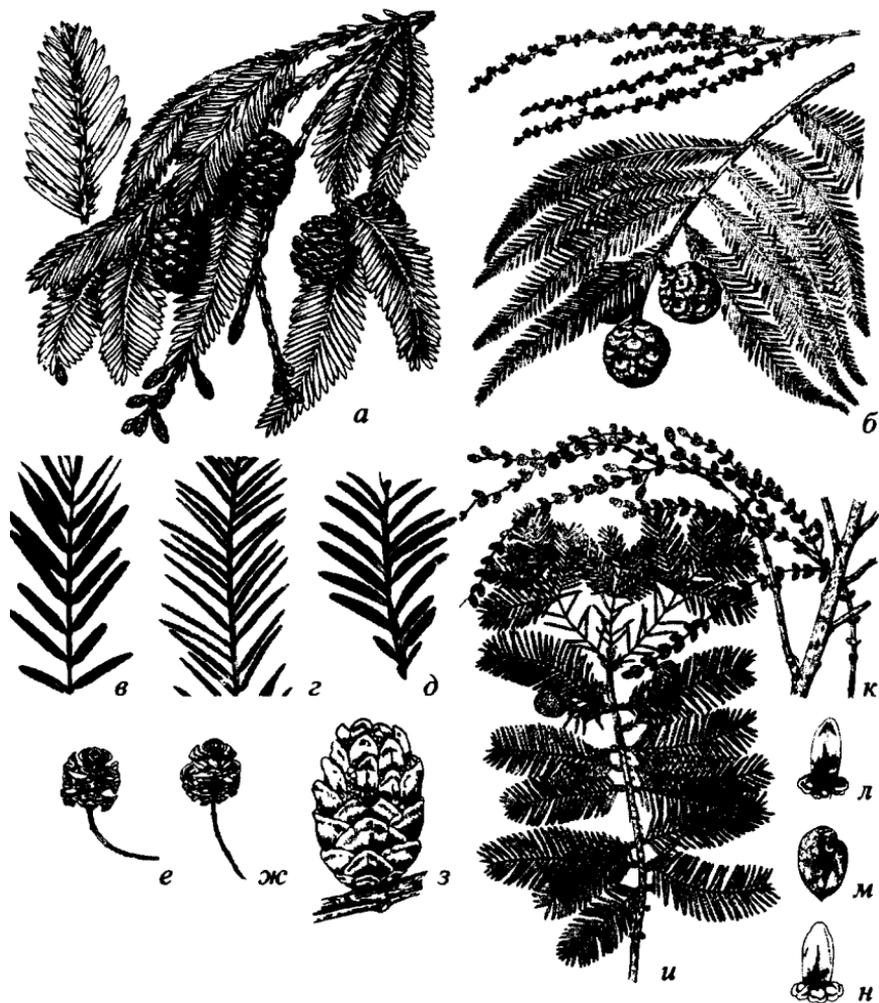


Рис. 85. Отдел Pinophyta (C—Q).

Строение родов *Taxodium*, *Sequoia* и *Metasequoia*: а, д — *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endlicher: ветвь с женскими шишками и микростробилами (Тахтаджян, 1956), б, г — *Taxodium distichum* (L.) Rich: ветвь с женскими шишками, в верхней части — отдельная ветвь с мужскими шишками (Тахтаджян, 1956), г — современный “болотный кипарис” — очередное расположение листьев (Криштофович, 1957); современный, США; в, е—н — *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng: в — супротивное расположение листьев на побеге, е, ж — две зрелые шишки, з — микростробил, и — ветвь с женскими шишками, к — ветвь с микростробилами, л, н — два микроспорофилла с вентральной и дорзальной стороны с микроспorangиями у основания; м — семя (е—н — Тахтаджян, 1956); современный, Китай

расположение на конечной оси. Листья двухрядные, кроме терминальных побегов, где преобладает спиральное расположение. Листья линейно-ланцетовидные, игольчатые, суженные у основания, черешковые. На конечных веточках листья чешуйчатые. Средняя жилка отчетливая. Клетки эпидермы листа многоугольные, продольные стенки клеток прямые или слабоволнистые. Устьица *амфициклические* (=образуются путем одно-двухкратного деления материнской клетки эпидермы и характеризуются наличием венечных клеток), венечные клетки окружают устьице неполностью. Устьица расположены в двух полосах по бокам средней жилки на обеих или только на нижней стороне листа. Женские шишки шаровидные или эллипсоидальные; чешуи расположены по спирали, деревянистые, уплощенно-щитковидные, ромбовидные с бугорком в центре, обычно опадающие. Семена клиновидные, неправильно трехгранные, крылатые. Микро-стробилы округлые, со спирально прикрепленными чешуями, располагаются в одной плоскости на концах однолетних побегов. Пыльцевые зерна однопоровые.

Распространение. Поздний мел — современность Евразии, Северной и Южной Америки.

Род *Metasequoia* Miki, 1941

Этимология от *латинизир. греч.* meta — между, после и рода *Sequoia*.

Типовой вид — *S. disticha* Heeg, 1876; палеоген Шпицбергена.

Характеристика (рис. 85, в, е—н). Крупные деревья высотой до 50 м с побегами двух типов — длинными (постоянными) и короткими (однолетними, опадающими осенью). Короткие побеги с тонкой осью, двухрядно-супротивные, расположены в одной плоскости. Листорасположение супротивное. Листья игольчатые, плоские, линейные. Основание листа избегает на побег и оставляет на нем косые линии. Средняя жилка хорошо заметна. Клетки эпидермы листа четырехугольные, с закругленными углами и сильно извилистыми продольными стенками. Устьица моноциклические. Устьичная щель ориентирована параллельно по отношению к длине листа. Устьица располагаются правильными рядами на нижней поверхности, в двух полосах, по бокам средней жилки. Женские шишки шаровидные до яйцевидных, опадающие, сидят на длинных тонких ножках с базальными чешуйками. Чешуи

деревянистые, противопоставленные, расположенные крестообразно, щитовидные, с горизонтальным углублением на дистальной поверхности. Семена продолговатые, сплюснутые, с кожистыми крыльями. Микростробилы расположены на специальных побегах, в супротивных парах. Пыльцевые зерна однопоровые.

Распространение. Поздний мел—современность Евразии и Северной Америки.

Род *Sequoia* Endlicher, 1847

Этимология в честь выдающегося вождя североамериканского индейского племени ирокезов Секвойи, создателя первого индейского алфавита.

Типовой вид — *Taxodium sempervirens* (Lamb.) Endl.; современный.

Характеристика (см. рис. 85, а, д). Вечнозеленые деревья высотой до 112 м. Листорасположение на побегах спиральное или двурядное. Листья полиморфные, со слабо заметной средней жилкой, от линейно-ланцетных до чешуевидных. Верхушка листьев заостренная или округло-треугольная, основание скрученное. Устьичные полосы у линейно-ланцетных листьев располагаются на нижней стороне листа по обе стороны по отношению к средней жилке и представлены неправильными устьичными рядами. На верхней стороне редкие устьица сгруппированы в зонах около верхушки и основания побега. У чешуевидных листьев наблюдается обратная ситуация: адаксиальная сторона несет две устьичные полосы с неправильными устьичными рядами, а на абаксиальной по обе стороны средней жилки располагаются рассеянные устьичные аппараты. Устьичные аппараты амфициклические, с четырьмя-пятью побочными клетками и несколькими венечными. Клетки эпидермы четырех- или многоугольные, вытянутые в длину. Стенки клеток прямые или слабоизвилистые. Пыльцевые шишки шаровидные, со спирально прикрепленными чешуями. Они располагаются одиночно в пазухах верхушечных побегов или на побегах, несущих чешуевидные листья. Пыльцевые зерна округлой формы с порой в виде согнутого конического выроста и тонкой экзиной. Семенные шишки округло-овальные, одиночные, расположенные на коротких побегах с чешуевидными листьями. Семена эллиптические, прямо- или обратнойцевидные, плоские, заостренные.

Распространение. Мел—современность России (Западная Сибирь, Сахалин), Монголии и Казахстана (только один современный вид *S. sempervirens* (D. Don) Endlicher; США).

Рекомендуемая литература

Жизнь растений, 1978; Красилов, 1976; Криштофович, 1957; Криштофович и др., 1956; Мейен, 1963, 1966, 1987; Основы палеонтологии..., 1963б; Нейбург, 1965; Тахтаджян, 1956; Arnold, 1947; Barnanas, 1972; Delevogyas, 1953; Florin, 1944, 1951; Guerra, 1989; Mamay, 1976; Lemoigne, 1988a, b; Rothwell, 1988; Winston, 1984.

Группа отделов Ангиоспермы (Покрытосеменные). Grex Divisionum Angiospermae

Этимология от латинизир. греч. *angeion* — сосуд и *sperma* — семя.

Общая характеристика. Покрытосеменные растения характеризуются следующими признаками.

1. Размножаются с помощью семян, развивающихся в плодах.

2. Семена расположены в замкнутых полостях (завязях), т.е. семя “покрыто” (=защищено), откуда и происходит название “покрытосеменные”. Объяснение термина “завязь” приводится ниже.

Геологическое распространение. Самая древняя находка (род *Archaeofructus*), представленная отпечатком цветка, известна из барремских отложений Китая. С раннего мела покрытосеменные (вегетативные и репродуктивные органы) находят в различных частях земного шара. В современной флоре покрытосеменные занимают господствующее положение. Известно 13 тыс. родов и более 250 тыс. видов, характеризующихся разнообразием жизненных форм и большой экологической приспособленностью.

Систематический состав. В эту группу отделов включают только один отдел Магнолиофиты (*Magnoliophyta*).

ОТДЕЛ МАГНОЛИОФИТЫ. DIVISIO MAGNOLIOPHYTA

Этимология от родового названия *Magnolia*. Род назван в честь Пьера Маньола (P. Magnol), профессора, директора Ботанического сада во Франции в начале XVIII в. и латинизир. греч. *phuton* — растение.

Общая характеристика. Обширный и исключительно разнообразный отдел, представленный деревьями (гигантские

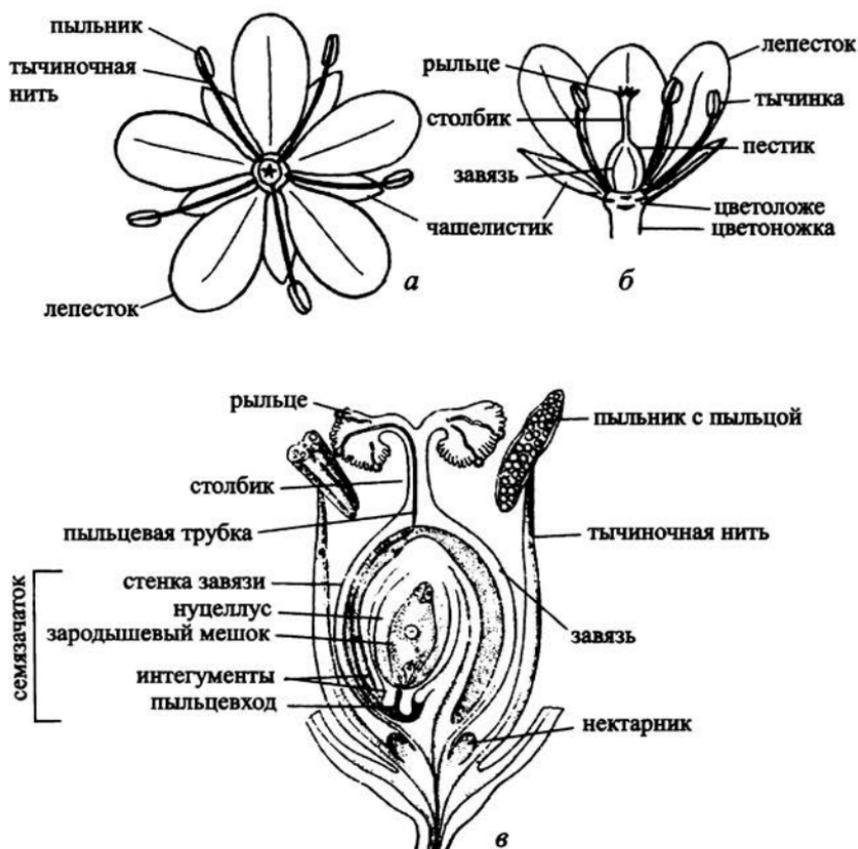


Рис. 86. Отдел Magnoliophyta (К—Q).

Схема строения цветка Magnoliophyta в плане *a* и в разрезе *б*, *в* (*a*, *б* — Лотова, 2001; *в* — Криштофович, 1957, с упрощением)

современные эвкалипты высотой более 100 м), кустарниками высотой от 0,8 до 6 м, кустарничками до 60 см (черника, брусника), лианами и травами. Магнолиофиты составляют основу современного растительного покрова Земли. Растения, относящиеся к этому отделу, приспособились к различным условиям произрастания от жарких пустынь до холодных арктических областей, известны в пресных и морских водоемах. Главные характерные особенности магнолиофитов, отличающие их от всех остальных отделов высших растений, приведены ниже.

1. Появляется новый орган размножения — *цветок* (рис. 86) с важным составляющим элементом *пестиком*, состоящим из *завязи* (=нижней расширенной части, в которой семязачаток заключен в более или менее замкнутую полость), *столбика* и *рыльца*, улавливающего пыльцевые зерна, начинающие на нем прорастать. Пестик окружают *тычинки* (тычиночная нить + пыльник, в котором находится пыльца); различают пыльцевые зерна с одной, тремя или многими бороздами, соответственно моно-, трех- и *поликольпатная* (=многобороздная) пыльца. По наличию цветка растения этого отдела также называют цветковыми.

2. Характерно “*двойное оплодотворение*”, заключающееся в следующем (рис. 87): прорастающее на рыльце пыльцевое зерно образует мужской гаметофит, состоящий из большей вегетативной клетки, в дальнейшем не участвующей в опло-

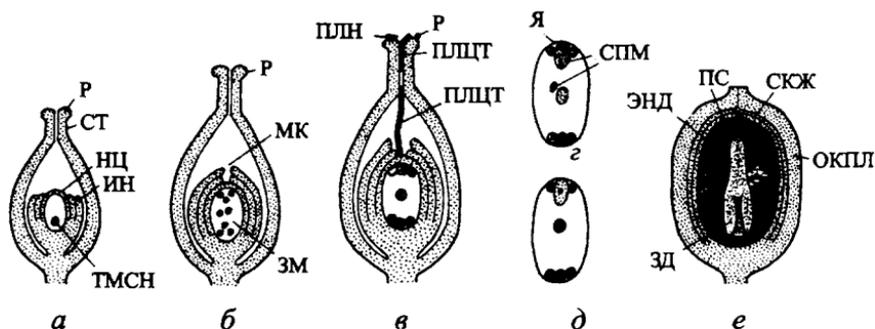


Рис. 87. Отдел Magnoliophyta (К—Q). Последовательное развитие зародышевого мешка (а—в), двойное оплодотворение (г, д), зародыш в эндосперме (е).

Условные обозначения: зд — зародыш, зм — зародышевый мешок, ин — интегументы, мк — микропиле, нц — нуцеллус, окпл — околоплодник (стенка плода), плн — пыльник, плцт — пыльцевая трубка, р — рыльце, скж — семенная кожура, спм — спермий, ст — столбик, тмсн — тетрада мегаспор, энд — эндосперм, пс — перисперм, я — яйцеклетка (Лотова, 2001, с изменениями)

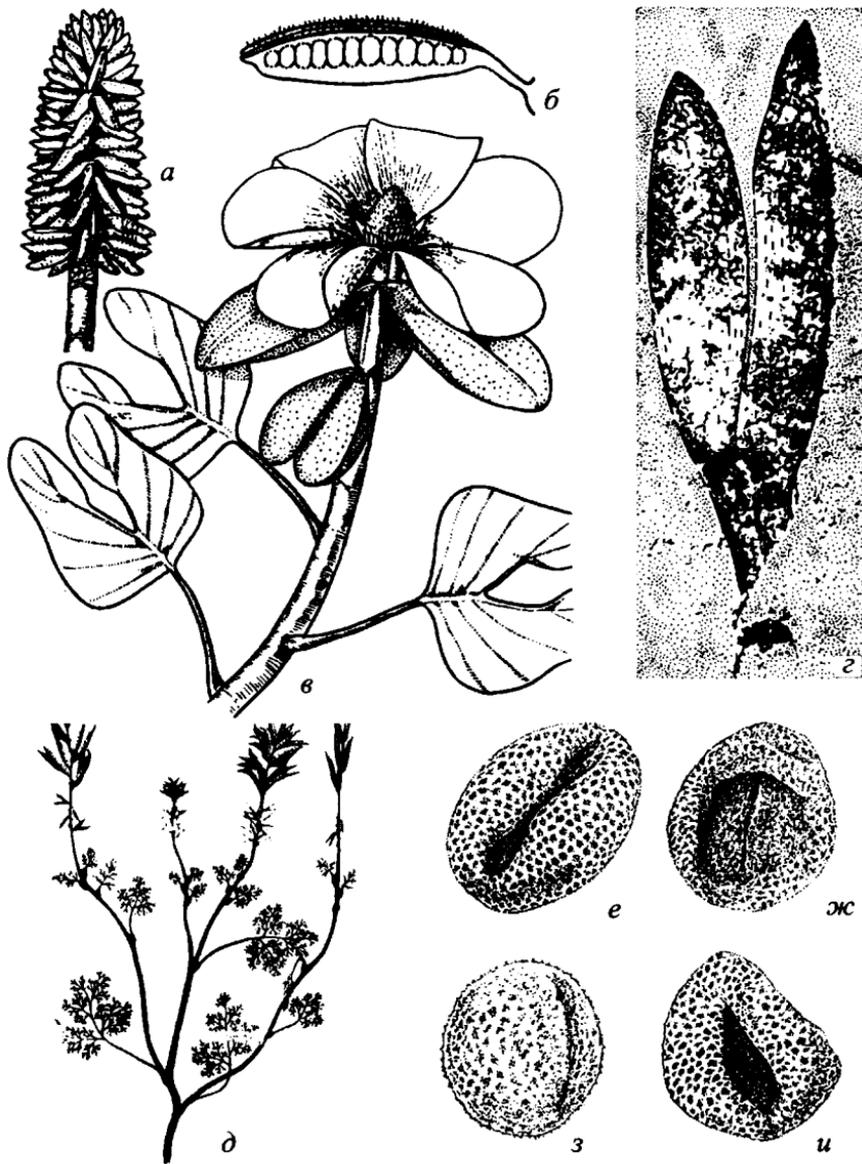


Рис. 88. Отдел Magnoliophyta (К—Q). Строение первых магнolioфитов: *a—в* — *Archaeanthus linnenbergeri* Dilcher et Crane: *a* — строение репродуктивной оси с многочисленными плодами-листочками, $\times 0,7$, *б* — строение листочки в продольном сечении (видны семена), $\times 2,3$, *в* — реконструкция побега с листьями и цветком (*a—в* — Dilcher, Crane, 1984), $\times 0,7$, *а—в* — верхний мел Северной Америки; *z* — *Ramonicarya nevoi* Krassilov et Dobruskina: орешек (=плод разнообразной формы, снабженный тонкими пленчатыми, иногда прозрачными придатками — крылышками) (Krassilov, Dobruskina, 1995), нижний мел (апт)

дотворении, и меньшей генеративной, делящейся на две клетки (из каждой образуется спермий), которые достигают основания завязи. Мегаспора, прорастая в завязи, образует многоклеточный женский гаметофит (зародышевый мешок). В этом мешке происходит двойное оплодотворение: один из спермиев сливается с ядром яйцеклетки, другой — с ядром зародышевого мешка, в результате чего образуются зародыш и *эндосперм* — специальная питательная ткань для развития зародыша; “двойное оплодотворение” характерно только для покрытосеменных растений.

3. После оплодотворения семязачаток превращается в семя, а разрастающаяся завязь — в *плод*. Наличие плода — главный признак этого отдела.

4. Проводящая система большинства магнолиофитов характеризуется развитием настоящих сосудов и *ситовидных трубок* (=однорядных продольных тяжей клеток флоэмы, конечные стенки которых превращены в ситовидные пластинки).

Геологическое распространение. В ископаемом состоянии встречаются в основном листья. Листья древнейших покрытосеменных очень трудно таксономически классифицировать и сравнивать их с листьями современных представителей. Они главным образом принадлежат двудольным и появились в геологической летописи в апт-альбских отложениях. Листья с морфологическими признаками однодольных также обнаружены в верхах нижнего мела. Цветки двудольных магнолиофитов известны из барремских отложений — род *Archaeofructus* (Sun et al., 1998, 2002); рис. 88, *д*, однодольных — указываются из нижнего мела без уточнения принадлежности к ярсусу. Плоды *Archaeanthus* (рис. 88, *а—в*) и семена *Ramonicarya* встречаются редко и не раньше, чем из верхних частей нижнемеловых отложений (рис. 88, *з*). Наиболее достоверная находка древесины двудольных относится к альбским отложениям, а однодольных — к кампанским. Находки пыльцевых зерен по сравнению с макроостатками несравненно более многочисленны (рис. 88, *е—и*). Многие

Израиля, $\times 4$; *д* — *Archaeofructus sinensis* Sun et al.: реконструкция растения, где видны терминальные побеги, причем главный побег наиболее зрелый: от опавших тычинок остались короткие стерженьки. Другой побег более молодой, плодолистики меньше, а тычинки располагаются в парах на коротких стержнях (Sun et al., 2002), нижний мел Северо-Восточного Китая; *е—и* — строение пыльцевых зерен примитивных покрытосеменных: *е* — *Clavatipollenites*, *ж* — *Pre-Afropollis*, *з* — *Spinatus*, *и* — *Lilialidites*

палинологи придают большое значение палинологическим данным в вопросе о геологическом становлении магнолиофитов. Однако это не совсем справедливо, так как существуют определенные трудности в установлении принадлежности древних пыльцевых зерен к покрытосеменным. Первые находки появляются, вероятно, в готерив-барремских отложениях, а неоспоримые — в апт-альбских. Подводя итог геологическим находкам разрозненных органов, относимых с разной степенью уверенности к магнолиофитам, отметим, что в палеонтологической летописи древних покрытосеменных выделяются несколько этапов: первый — готерив-аптский, характеризующийся появлением единичных магнолиофитов, в основном травянистых околоводных форм, в сообществах цикадофитов и пинофитов; второй — альбский, когда происходит увеличение численности покрытосеменных и появление их древесных форм, количество и разнообразие представителей вышеуказанных отделов первого этапа сокращается; третий — поздне меловой, в котором резко возрастает разнообразие и доминирование магнолиофитов, фиксируются многие современные таксоны, представленные пыльцой и макрофоссилиями.

Происхождение магнолиофитов до конца не ясно. А.Л. Тахтаджян (1987) исходит из концепции их монофилетического развития и считает, что к ним наиболее близки современные Gnetophyta, которые произошли от Bennettitales, а те в свою очередь от каких-то Lyginopteridophyta. В.А. Красилов (1989) намечает широкий филогенетический фундамент для развития магнолиофитов, в который включаются кейтониевые, чекановские, беннеттитовые и гнетовые.

Проблема места возникновения или центров развития магнолиофитов дискуссионна. А.Л. Тахтаджян (1987) считает, что первичный центр формирования и дифференциации Magnoliophyta находился, скорее всего, где-то в Юго-Восточной Азии. В.А. Красилов (1989) полагает, что процессы становления развивались повсеместно в пределах широкой экотонной теплоумеренной зоны Северного полушария, хотя могли обособиться отдельные центры более интенсивного формирования покрытосеменных (например, побережья Центральной Атлантики, Забайкалье, Монголия и Северный Китай).

Классификация. По количеству семядолей отдел подразделяется на два класса. Зародыш в основном с двумя, иногда с

одной, редко с тремя-пятью семядолями характерен для класса двудольных (Magnoliopsida, или Dicotyledones); зародыш с одной семядолей — для класса однодольных (Liliopsida, или Monocotyledones).

Класс Магнолиописиды (Двудольные). **Classis Magnoliopsida (Dicotyledones)**

Этимология от родового названия *Magnolia*.

Общая характеристика. Магнолиописиды — это разнообразные травы, кустарники, лианы и деревья. Они характеризуются наличием зародыша обычно с двумя семядолями, листьями простыми (одна пластинка) или сложными (несколько пластинок вдоль одной общей оси) с перистым, реже *пальчатым* (=с одной главной жилкой и одной или несколькими парами лучеобразно расходящихся базальных боковых жилок) жилкованием; *пятичленными* (=пять чашелистиков, пять лепестков, пять тычинок), реже четырехчленными цветками. Проводящая система — эвстела с камбием. Около 10 тыс. современных родов и не менее 190 тыс. видов.

Замечания. Другое название этого класса Двудольные — Dicotyledones (от *греч.* di, dis — два, дважды и kotyledon — впадина, полость).

Геологическое распространение. Мел—современность.

Порядок Laurales

Семейство Lauraceae A.L. de Jussieu, 1789

Род *Cinnatomum* Boehmer, 1760 (Коричный лавр)

Этимология не установлена.

Типовой вид — *C. zeylanicum* Blume, 1825; современный.

Характеристика (рис. 89, в, г, к). Вечнозеленые деревья и кустарники с эллиптическими, ланцетными или яйцевидными листьями. Основание листовой пластинки — клиновидное, иногда закругленное; верхушка — заостренная, реже вытянутая. Жилкование *перисто-дугонервное*: базальные жилки доходят до верхней части листовой пластинки, вторичные жилки тонкие, сильно дугообразно изогнутые, ответвляются от центральной жилки в основном в средней и верхней частях листа. Пыльцевые зерна округлые, безапертурные, редко однобороздные. Плод костянковидный.

Распространение. Поздний мел Европы и Северной Америки; кайнозой Европы, Америки, Азии (частично) и Австралии; современный — Азия и Австралия.



Рис. 89. Отдел Magnoliophyta (К—Q).

Строение некоторых представителей класса Magnoliopsida: *a* — *Acer monoides* Shaparenko f. *dentatum* Baikovskaya: крупный лопастный лист (Криштофович и др., 1956), олигоцен Казахстана; *b* — *A. subcampestre* Goeppert: фрагмент небольшого листа (Zastawniak, 1972), плиоцен Польши; *v, z* — *Cinnamomum lanceolatum* (Unger) Neer: удлинненно-ланцетовидные листья с перисто-дугонервным жилкованием, эоцен—олигоцен Европы; *d* — *Betula pana* L.: отдельная веточка, листья, семена и чешуя, четвертичные отложения Костромской области (г. Галич); *e, z* — *B. prisca* Ettinghausen: *e* — верхняя, *z* — нижняя сторона листа, неоген Украи-

Замечания. Некоторые современные виды этого рода дают корицу (отсюда и русское название — коричник), ценную древесину, лекарственные вещества, эфирные и жирные масла и др.

Порядок *Betulales*

Семейство *Betulaceae* S.F. Gray, 1821

Род *Betula* L., 1753 (Береза)

Этимология от *индоевроп.* *bherg* — светлый, ясный.

Типовой вид — *B. alba* L., 1753; современный.

Характеристика (рис. 89, *д, е, з*). Листопадные однодомные стелющиеся кустарники и крупные деревья максимальной высотой 25 м. Ствол прямой или искривленный. Кора гладкая, серебристо-матовая, белая, розово-белая, до черной, иногда с поперечными серо-белыми отметинами. Форма листьев довольно разнообразна. Среди характерных черт можно отметить их небольшие размеры и немногочисленное количество боковых жилок. Листья очередные, простые, черешковые; по форме округло-овальные, эллиптические, иногда ромбовидные, треугольные, по краю двоякопильчато-зубчатые, к верхушке заостренные, как правило, с округлым или сердцевидным основанием. Жилкование перистое: от жилок второго порядка часто отходят в зубцы листа дуговидные жилки, жилки третьего порядка многократно ветвясь, образуют мелкую полигональную сеть. Мужские цветки в длинных сережках с треугольными или округло-треугольными трехпоровыми пыльцевыми зернами диаметром до 30 мкм. Женские сережки шишковидные с опадающими трехлопастными плодовыми чешуями. Плод — односемянный орех, плоский, имеющий два широких перепончатых или узких кожистых крыла. В ископаемом состоянии чаще всего встречаются листья, реже — древесина и репродуктивные органы.

Распространение. Палеоген—современность Евразии и Северной Америки.

ны, *ж* — *Ulmus drepanodonta* Grub.: лист с прорисованным слева жилкованием (Криштофович и др., 1956), олигоцен Казахстана; *и* — *Platanus aceroides* Goepfert: трехлопастный лист с заостренной верхушкой пластинки листа, миоцен Европы; *к* — *Cinnamomum polutoyphum* Heer: общий вид листа (*в—е, з—к* — Криштофович, 1957), эоцен—олигоцен Европы; *л* — *Quercus pseudocastanea* Goepfert: фрагмент листа (Zastawniak, 1972), плиоцен Польши; *м* — *Q. furuhjelmii* Heer: крупный (длиной 15 см) лист с округлыми зубчиками (Криштофович и др., 1956), олигоцен Казахстана

Порядок Sapindales

Семейство Aceraceae A.L. de Jussieu, 1789

Род *Acer* L., 1753 (Клен)

Этимология от *лат.* асег — острый.

Типовой вид — *A. pseudoplatanus* L., 1753; современный.

Характеристика (рис. 89, а, б). Крупные, преимущественно листопадные деревья высотой до 40 м, реже кустарники с мощной раскидистой кроной, произрастающие главным образом в широколиственных горных лесах. Корневая система глубокая, стержневой корень мощный. Листья кожистые, по форме и характеру рассеченности края отличаются большим полиморфизмом. Наиболее характерные — лопастные, продолговатые, овальные, яйцевидные, обратнойцевидно-клиновидные и линейно-ланцетовидные листья; их край — тупо- или острозубчатый, округло- или остролопастный или рассеченный, редко цельный. Жилкование у лопастных листьев — перистое, у простых листьев с цельным краем — *камптодромное* (=дуговидное, жилки расположены дугообразно, причем нижние длиннее всех последующих), с зубчатым краем — смешанное: в нижней части камптодромное, в верхней — *краспедодромное* (=краевое, боковые жилки доходят до края пластинки, иногда выступают за край в виде зубцов). Мелкие мужские цветки собраны в длинные поникающие сережки. Пыльца трехбороздная, в экваториальном положении от эллиптической до округлой; в полярном — от трехлопастно-округлой до трехлопастной; скульптура мелкозернистая. Плод плоский, состоит из двух односемянных *мерикарпиев* (=часть дробного плода). В ископаемом состоянии чаще всего встречаются листья, реже — древесина и репродуктивные органы.

Распространение. Палеоген—современность Евразии; горные лесные пояса теплоумеренной, субтропической и тропической зон Северного полушария.

Порядок Fagales

Семейство Fagaceae Dumortier, 1829

Род *Quercus* L., 1753 (Дуб)

Этимология от *кельт.* queg — красный и suez — дерево.

Типовой вид — *Q. robur* L., 1753; современный.

Характеристика (рис. 89, л, м). Крупные листопадные или вечнозеленые деревья высотой до 40 м с мощной раскиди-

стой кроной, образующие местами обширные леса, редко кустарники. Корневая система глубокая, стержневой корень мощный. Листья кожистые, по форме и характеру рассеченности края отличаются большим полиморфизмом. Наиболее характерные — продолговатые, овальные, яйцевидные, обратнойяйцевидно-клиновидные и линейно-ланцетовидные листья; их край — тупо- или острозубчатый, округло, остролопастный или рассеченный, редко цельный. Жилкование у цельных листьев — камптодромное, у листьев с зубчатым краем смешанное: в нижней части камптодромное, а в верхней — краспедодромное. Мелкие мужские цветки собраны в длинные поникающие сережки. Пыльцевые зерна трехбороздные, в экваториальном положении от эллиптических до округлых; в полярном — от трехлопастно-округлых до трехлопастных; экзина сетчатая. Околоцветник чешуевидный, четырех-семираздельный. Плод — желудь с кожистым околоплодником, его нижняя часть погружена в чашевидное образование — *плюску*. Семена с крупными семядолями, остающимися при прорастании в почве. В ископаемом состоянии чаще всего встречаются листья, реже — древесина и репродуктивные органы.

Распространение. Палеоген—современность Евразии, Северной и Южной Америки.

Порядок *Hamamelidales*

Семейство *Platanaceae* Dumortier, 1829

Род *Platanus* L., 1753 (Платан)

Этимология от латинизир. греч. *platys* — широкий.

Типовой вид — *P. orientalis* L., 1753; современный.

Характеристика (см. рис. 89, *u*). Крупные листопадные деревья высотой до 50 м с густой, широкой, раскидистой кроной и широким (в окружности до 18 м) стволом. Листья длинночерешковые, с расширенным основанием черешка; ромбические, широкоокруглые, трех-семилопастные, реже цельные. Основание листа клиновидное, редко закругленное или слегка сердцевидное. Верхушка заостренная. Жилкование лопастных листьев перистое. Пыльцевые зерна трехбороздные, округлые или эллиптические, диаметром до 22,5 мкм. Плод — шаровидный многоорешек. В ископаемом состоянии чаще всего встречаются листья, реже — древесина и репродуктивные органы.

Распространение. Палеоген—современность Евразии, Северной и Южной Америки.

Порядок Urticales
Семейство Ulmaceae Mirbel, 1815
Род *Ulmus* L., 1753 (Вяз)

Этимология от *кельтского* слова elm — вяз.

Типовой вид — *Ulmus glabra* Hudson, 1762; современный.

Характеристика (рис. 89, ж). Листопадные деревья, редко кустарники. Листья овальные, неравнобокие, с коротким черешком и косым основанием. Край листовой пластинки дважды зубчатый, реже зубчики простые. Жилкование перистое, вторичные жилки в базальной части листа сближены и отходят от средней под прямым углом, третичные жилки тонкие, друг с другом анастомозирующие. Пыльцевые зерна округло-треугольные или округлые, 3–12-поровые. Плод крылатый с маленьким семенем.

Распространение. С палеоцена во всех листопадных флорах. Современный — умеренные области Северного полушария и Азия.

Класс Лилиопсиды (Однодольные).
Classis Liliopsida (Monocotyledones)

Этимология от родового названия *Lilium*; другое название — от *латинизир. греч.* monos — один и kotyledon — впадина, полость.

Общая характеристика. Преимущественно травянистые, редко кустарниковые и древовидные растения (пальмы). Зародыш с одной семядолей, листья простые, не расчлененные на черешок и пластину, часто с влагалищным основанием, вытянутые, реже веерообразные (пальмы) с параллельно-дихотомическим или дуговидным жилкованием, очень редко с перистым или пальчатым, цветок трехчленный, проводящая система без камбия. 3000 современных родов и около 63 тыс. видов.

Геологическое распространение. Мел—современность.

Происхождение одно- и двудольных растений — сложный вопрос для ботаников и палеоботаников. А.Л. Тахтаджян (1987) полагает, что подкласс Magnoliidae — магнолииды класса Magnoliopsida — архаичные растения, представители которых специализированы в разных направлениях и связаны общим происхождением от каких-то пока неизвестных нам промагнолиофитов. От них он выводит Magnoliopsida и Liliopsida.

Порядок Arecales (=Palmales)
Семейство Arecaceae Schultz-Schultzenstein, 1832
Род *Sabal* Adanson, 1763 (Пальма)

Этимология не установлена.

Типовой вид — *Corypha minor* Jacquin, 1776; современный.

Характеристика. Древовидные растения с вееровидными листьями (рис. 90). Основание листовой пластинки немного асимметричное. Листовая пластинка рассечена на 16–80 долей и более. Цельная часть листа отсутствует или очень короткая, до 1/4 длины пластинки. Вентральный гребень рахиса округлый, асимметричный, тупой и чаще всего короткий. Дорзальный гребень короткий или простирающийся почти до конца листовой пластинки. Черешки без шипов, по краям гладкие, реже мелкопильчатые, сверху более или менее вог-

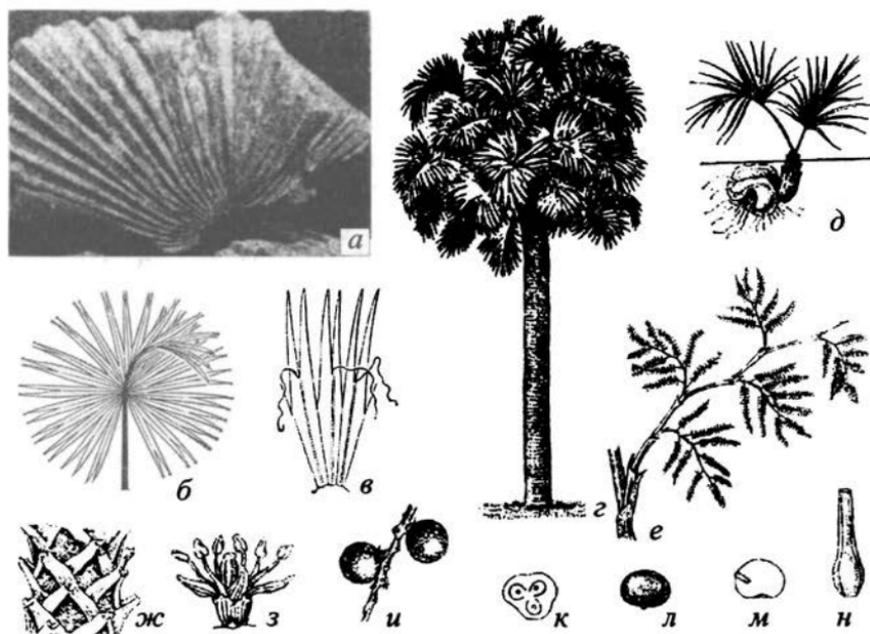


Рис. 90. Отдел Magnoliophyta (К—Q).

Строение некоторых представителей класса Liliopsida: *a* — *Sabal major* (Ung.) Heer: отпечаток листа (Rasky, 1964), неоген Венгрии, $\times 0,7$; *b*—*г*, *e*—*н* — *S. palmetto* (Walt.) Lodd. ex J.A. & J.H. Schultes: *b* — общий вид листа, *в* — фрагмент отдельных сегментов листа, *г* — общий вид растения, *e* — часть соцветия, *ж* — фрагмент стебля с влагалищами листьев, *з* — цветок, *и* — плоды, *к* — поперечный разрез завязи, *л* — семя; *м* — продольный разрез семени, *н* — гинецей (=совокупность плодолистиков), современный, США; *д* — *S. etonia* Swingle ex Nash: бесстебельная форма роста (*б*—*н* — Жизнь растений, 1982), современный, США

нутые. Пыльцевые зерна однобороздные, овальные в полярном положении, борозда длинная, узкая.

Распространение. Палеоген—современность. Современные виды произрастают на юге и юго-востоке США, в Мексике, Гватемале, Гондурасе, Панаме, Колумбии, Венесуэле, на Больших Антильских, Багамских и Бермудских островах. Ископаемые виды известны с палеогена в Северной Америке, с неогена в Европе, а с олигоцена в Нахичеване, Дагестане, Казахстане.

Рекомендуемая литература

Ахметьев, Запорожец, 1989; Брем, 2004; Красилов, 1989; Криштофович, 1957; Криштофович и др., 1956; Имханицкая, 1985; Лотова, 2001; Мейен, 1987; Основы палеонтологии..., 1963а; Тахтаджян, 1957, 1958; Dilcher, Crane, 1984; Krassilov, Dobruskina, 1995; Meyen, 1987; Sun et al., 1998, 2002; Zastawniak, 1972.

Ископаемые флоры и палеофлористическое районирование суши

Пространственное распределение совокупностей ископаемых растений в истории растительного мира Земли составляет предмет палеофлористического районирования. Каждой совокупности отвечает территориальная флористическая единица — фитохория разного ранга. В нисходящей последовательности это царства, области, провинции, районы, получающие собственные географические названия. Мы будем придерживаться в основном термина “область”. Границы между царствами, областями и другими соподчиненными единицами представляют собой не линии, вдоль которых происходила смена растений, а некоторые участки территорий — *эктоны*. Список таксонов растений территориальных единиц называется *флорой*. Термин “флора” нельзя рассматривать как абсолютный список таксонов прошлого. Необходимо делать поправку на неполноту геологической летописи. Понятие “флора” не следует смешивать с понятием “растительность”, которое включает растительные сообщества, подчиненные законам зональности, поясности и климатическим факторам (растительность пустынная, тундровая, мангровая и др.).

Рассматриваемая история развития флор прошлого составлена только высшими растениями. Флоры представлены сотнями родов и видов растений. Упомянуть их все при достаточно кратком анализе нет возможности. Предпочтение будет отдано тем таксонам, которые определяют облик флор или интересны в качестве связующих звеньев. Более полные списки растений можно найти в специальной литературе (Вахрамеев и др., 1970; Мейен, 1966, 1981, 1987; Юрина, Беляев, 2000; Banks, 1980; Wnuk, 1996). При выявлении пространственного распределения флор большую роль играет комплекс биотических и абиотических событий. Биотические события связаны как с массовым вымиранием растений, так и с появлением новых групп. Абиотические фиксируются тектоническими процессами (сближение или разобщение территорий, если учитывать мобилистские концепции), изменениями палеоклимата.

Палеозой. Флора силура и девона

Середина силура (венлок) — важный рубеж для истории развития флор. В это время впервые появились настоящие высшие растения (отдел Риниофиты, класс Риниопсиды). Они имели травянистый облик и были тесно связаны с влажными участками суши. Становление разнообразия наземной растительности произошло в девонском периоде, в котором наряду с риниофитами известны представители всех споровых растений, а также впервые появляются единичные семенные растения. Процесс эволюции флоры ранних высших растений, вероятнее всего, связан с тремя факторами: 1) проводящей системой и водным транспортом в растении; 2) фотосинтезирующей способностью; 3) репродуктивной сферой. Проследим каждый из этих факторов. Ландшафт начала раннего девона напоминал обширные дельтовые марши или заливные террасы с очень слаборасчлененным рельефом, где в основном произрастали риниопсиды и некоторые зостерофиллопсиды. Для передвижения воды в растении большое значение имеет ксилема. У раннедевонских риниопсид и зостерофиллопсид проводящая система структурно простая (протостела), механически непрочная и проводимость воды слабая; трахеиды ксилемы короткие, с кольчатыми утолщениями. Фотосинтезирующую роль у этих двух классов выполняли тонкие, дихотомирующие побеги, голые или с эмергенцами, без настоящих листьев. Органы размножения представлены одиночными терминальными или боковыми практически не защищенными спорангиями. Все это не способствовало распространению растений в другие экологические ниши.

Большая диверсификация происходит в конце раннего девона. Число родов и видов риниопсид и зостерофиллопсид сокращается. Появились тримерофитовые (род *Trimerophyton*), и ликоподиопсиды (роды *Asteroxylon*, *Drepanophycus*). Травянистые тримерофитовые характеризуются более сложным, чем риниофиты, комплексом ветвления безлистных осей, трифуркирующих несколько раз. Фотосинтезирующая поверхность значительно увеличилась. Растения из низкой поймы постепенно поднимались на небольшие возвышенные участки.

Средний девон представляет новый этап в эволюции высших растений. При сохранении многих родов отдела Rhynio-

phyta широко распространяются травянистые плауновидные порядка *Protolepidodendrales* и роды с трифуркирующими и пятифуркирующими листьями, а также появляются первые *Polypodiophyta*. Проводящий цилиндр среднедевонских ликоподиофитов протостелический, но в поперечном сечении имеет вид зубчатого колеса. Проводящая система появившихся Полиподиофитов — кладоксилеевых папоротников построена весьма своеобразно: в осях имеется множество ксилемных пучков, идущих вдоль стебля, анастомозирующих и снова разделяющихся. Описанные типы стел двух отделов увеличивали объем проводящей системы и обуславливали лучшее водопроведение. Увеличилась фотосинтезирующая поверхность плауновидных. Их оси были густо покрыты настоящими листьями с проводящим пучком, расчленены на верхушке на две и даже пять лопастей. Ликоподиофиты конца среднего девона были уже кустарникоподобными и небольшими деревцами. Органы размножения также изменились: от одиночных спорангиев, располагающихся в пазухе листа (род *Protolepidodendron*) до стробиллов (род *Atasudendron*) со смешанным расположением мега- и микроспорангиев. Новые черты строения среднедевонских растений способствовали их расселению на сухих участках суши, немногочисленные риниофиты продолжали заселять болотистые места (рис. 91).

Поздний девон характеризуется появлением растений трех отделов, прежде не известных в девонской растительности: археоптеридофитов, эквизетофитов и лигиноптеридофитов при продолжающих произрастать ликоподиофитах, риниофитах и полиподиофитах. Род *Archaeopteris* — типичный представитель археоптеридофитов сыграл большую роль в эволюции растительного покрова начала позднего девона. Это были настоящие деревья с мощными стволами диаметром до 1,5 м с развитыми вайями, с новым типом стелы — эвстелой. Проводящая функция стала более совершенной: увеличился объем ксилемы в стебле, появилась вторичная ксилема с округлыми окаймленными порами на боковых стенках трахейд (род *Callixylon*). Способность расти выше, пластинчатые фотосинтезирующие органы и новый тип стелы давали археоптеридофитам большое преимущество в приспособлении к новым экологическим условиям, формируя первые леса на Земле. Они были очень широко распространены по всему



Рис. 91. Реконструкция среднедевонского ландшафта Центрального Казахстана. R — Rhyniophyta, L — Lycopodiophyta, Pr — Protolepidodendron, P — Polypodiophyta — кладосилеевые папоротники (Юрина, Беляев, 2000)

Северному полушарию, а также в Африке и Австралии. Стела плауновидных фаменского века характеризуется медуллированной протостелой (появляются клетки сердцевины).

В позднем девоне впервые появляются эквизетофиты, представленные крупными деревьями рода *Pseudobornia* и редкими остатками листьев рода *Sphenophyllum*. Из позднего девона также известны первые находки изолированных семязачатков рода *Archaeosperma*, относящихся к первым лигноптеридофитам. Итог анализа девонской флоры — несомненное свидетельство больших преобразований в природе наземных сообществ от первых примитивных растений (роды *Cooksonia*, *Rhynia*) до растений первых лесообразователей (роды *Archaeopteris*, *Callixylon*) и первых представителей голосеменных. Однако девонский период не был временем отчетливого разграничения растительного покрова на географические и климатические области. Предпринимались попытки выделить области или провинции, но пока они не являются общепринятыми.

Позднепалеозойское фитогеографическое районирование

Четкая палеофлористическая дифференциация проявляется с раннего карбона. Впервые для позднего палеозоя немецким палеоботаником В. Готаном (Gothan, 1937) были выделены четыре фитогеографические области: Еврамерийская, Ангарская, Катазиатская и Гондванская. **Катазиатская область** обособилась как самостоятельная только в позднем карбоне. В дальнейшем большинство исследователей (Мейен, 1966, 1981, 1987; Bajpai, 1992; Oshurkova, 1996; Schekler, 1986; Wnuk, 1996; и др.) следовали в общих чертах схеме районирования позднего палеозоя, предложенной Готаном.

Еврамерийская область существовала с раннего карбона до конца поздней перми (около 100 млн лет) и охватывала большую территорию: почти всю Северную Америку, северную часть Южной Америки, всю Европу, включая Шпицберген, Среднюю и Малую Азию, за исключением большей части территории Индии, северную часть Африки (рис. 92). Она была приурочена к экваториальному поясу и характеризовалась влажным тропическим и субтропическим климатом. В этой области произрастали представители пяти отделов: Ликоподиофиты, Эквизетофиты, Полиподиофиты, Лигиноптеридофиты и Пинофиты (рис. 93). С визейского века для Еврамерийской области наступило время наибольшего разнообразия систематического состава и растительности: пышные леса в экваториальной области, болотная растительность, мангровые заросли. Основной древостой составляли разнообразные древовидные плауновидные: *Lepidodendron-Lepidostrobus-Stigmaria*; *Diaphorodendron-Achlamydocarpon*; *Lepidofloyos-Lepidocarpon*; *Paralycopodites-Flemingites*; *Sigillaria-Sigillariostrobus* и др., эквизетофиты, представленные лианами и древовидными растениями (*Sphenophyllum-Bowmanites*, *Archaeocalamites*, *Mesocalamites*, *Calamites-Calamostachys*, *Annularia*), а также древесные полиподиофиты (*Noeggerathia*, *Psaronius*, *Asterotheca*, *Pecopteris*), лигиноптеридофиты с крупными вайями (*Adiantites*, *Sphenopteris*, *Neuropteris*, *Linopteris*, *Alethopteris* и др.). Немного меньше было кордаитовых (отдел Пинофиты, класс Кордаитописиды), представленных высокоствольными растениями родов *Cordaites-Artisia*. В конце среднего карбона возникли первые хвойные, произраставшие, вероятно, в приподнятых местообитаниях. Остановимся на адаптивной

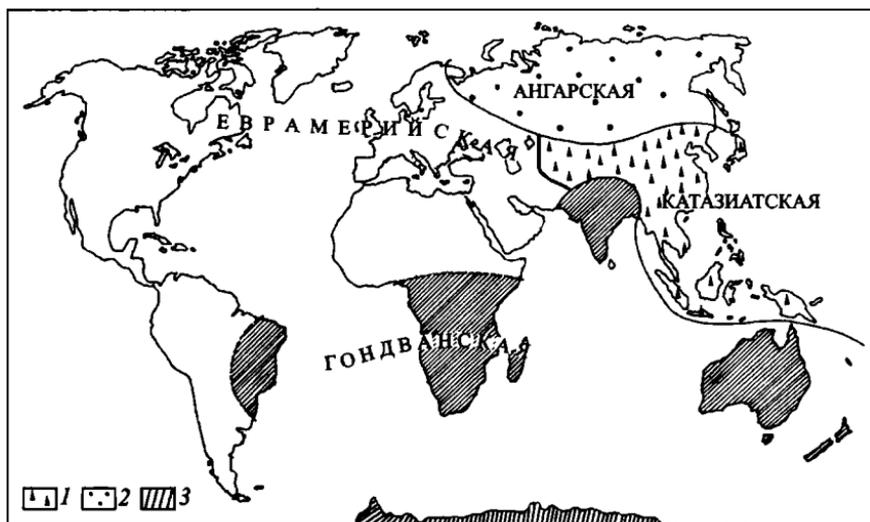


Рис. 92. Фитогеографическое районирование позднего палеозоя (Lemoigne, 1988a, с изменениями). Области: 1 — Катазиатская, 2 — Ангарская, 3 — Гондванская

сущности признаков, являющихся критериями для климатической приуроченности позднепалеозойских растений. Толстоствольность (до 1 м в поперечнике) плауновидных, эквизетофитов, некоторых полиподиофитов, лигиноптеридофитов и кордаитописид свидетельствует о том, что растения были, как правило, многолетними, которые отсутствуют во флоре умеренных широт. Толстоствольные плауновидные относятся к числу растений с маноксилическими стволами (мощная кора и слаборазвитая древесина), что характерно для растительности влажных тропиков и субтропиков. На севере Еврамерийской области (арх. Шпицберген) известны визейские древесины без отчетливых колец прироста, что является показателем климата без сезонных колебаний. Стигмарины плауновидных с многочисленными воздухоносными полостями указывают на экологическую приуроченность к зарослям мангрового типа, которые произрастали по побережьям экваториальных морей. Сильная рассеченность вай папоротников и лигиноптеридофитов также является характерным признаком еврамерийской флоры. Сердцевинные отливы кордаитовых со следами поперечных диафрагм (род *Artisia*) свидетельствуют о быстром росте растений. Важным обстоятельством является достижение максимума разнообразия систематического состава еврамерийской флоры в несколько



Рис. 93. Реконструкция каменноугольного ландшафта (по Орловой, 2003).

Условные обозначения: представители отдела Lycopodiophyta (1), Equisetophyta (2) и Lyginopteridophyta (3)

сотен видов в ее полном выражении (примерно в середине карбона). Растительность мангров и болот Еврамерийской области стала основой мощного углеобразования (Донбасс, Центральная Европа: Рур, Саар, Силезия, некоторые штаты США). На рубеже карбона и перми в еврамерийской флоре происходят изменения: увеличивается количество хвойных (*Walchia*), значительно сокращаются плауновидные (перестает произрастать род *Lepidodendron*), уменьшаются размеры вай Полиподиофитов и Лигиноптеридофитов. Климат становится более сухим, а в перми — полуаридным и аридным. Значительно сокращается углеобразование.

Катазиатская область охватывает не такую большую площадь, как Еврамерийская, и простирается на восток от нее (см. рис. 92). Она включает территории Китая, Кореи, Японии, Вьетнама, Индонезии и Малайзии. Климат этой области был так же как в Еврамерийской тропическим. Общий облик флоры во многом определяется эндемичными родами, хотя присутствуют и многие типично еврамерийские: плауновидные — *Lepidodendron*, хвощевидные — *Sphenophyllum*, *Annularia*, папоротниковидные — *Pecopteris*, лигиноптеридофиты — *Neuropteris*, кордаитовые — *Cordaites*. Здесь значительно дольше, чем в Еврамерийской области, сохраняется преобладание плауновидных: *Lepidodendron* известен до ранней перми. Однако большая часть видов, обнаруженных в этой области, являются эндемичными (=характерными только для определенной территории, в данном случае — для Китая). Своеобразие катазиатской флоры заключается в доминировании растений с крупными листьями с сетчатым жилкованием пермского рода *Gigantopteris* и др. (отдел Лигиноптеридофиты). Аридизация в перми, особенно сильно проявившаяся в Еврамерийской области, гораздо менее заметна в Катазиатской области. Тропическая влаголюбивая растительность и небольшая степень аридизации способствовали накоплению угленосных толщ в этой области на протяжении перми, т.е. много позднее, чем в Еврамерийской области.

Ангарская область располагалась к северу от Катазиатской области. Ее западная граница проходила по Печорскому Приуралью и по Западному Казахстану, южная — по Северной Монголии, восточная — по Восточной Камчатке, таким образом территории Сибири и Казахстана составляли основу Ангариды (см. рис. 92). Климат Ангарской области характеризовался умеренными безморозными условиями,

небольшими сезонными колебаниями и меньшей влажностью. С.В. Мейен (1981) назвал его “вымершим” климатом, так как в современной классификации климатов, с его точки зрения, ему нет аналогов. Ангарская область как самостоятельная просуществовала более 100 млн лет, по тем же адаптивным признакам строения растений, по которым рассматривалась флора Еврамерийской области. В ней произрастали представители тех же пяти отделов высших растений, что и в Еврамерике: Ликоподиофиты, Эквизетофиты, Полиподифиты, Лигиноптеридофиты и Пинофиты. Впервые появляются древние гинкговые (род *Phipidopsis*). Однако основной древостой составляли не плауновидные, а кордаитовые рода *Rufloia*. Они были основным компонентом бореальной руфлориевой тайги. Отметим, что находки артизий отсутствуют. Наряду с руфлориями произрастало большое количество Лигиноптеридофитов родов *Angaropteridium*, *Angaridium* и др. Вместе с ними существовали членистостебельные *Sphenophyllum*, *Calamostachys*, *Mesocalamites*, *Annularia*. Ликоподиофиты встречаются лишь местами и в незначительных количествах. Плауновидные порядка лепидодендроновые Ангарской области отличались по внешнему виду и родовому составу от еврамерийских. Они, как правило, имели прямой, неветвящийся стебель высотой около 2 м. На севере области известны маноксилические стволы плауновидных толщиной 10 см, на юге — до 20–30 см, т.е. довольно толстые многолетние деревья, свидетельствующие о безморозном климате. Показательно отсутствие стигмарий и стробилов типа *Lepidostrobus*. На рубеже раннего и среднего карбона в Ангарской области происходит похолодание, особенно сильно возросла роль руфлорий и ангароптеридиумов. Отметим общую тенденцию климатической обстановки Ангариды: то климат был безморозным в раннем карбоне (об этом речь шла выше), то он сменился на сезонный в среднем карбоне, о чем свидетельствуют четкие слои прироста (пикноксилический тип) в стволах некоторых голосеменных. В угольных бассейнах позднего палеозоя Ангарской области (Печорский, Кузнецкий, Минусинский, Тунгусский) углеобразователями были кордаитовые.

Некоторыми исследователями по окраинам Ангарской области выделяется Субангарская область, являющаяся примером территории экотонного типа. В западной ветви Субангарского экотонного пояса, охватывающей Среднее и

Южное Печорское Приуралье, иногда называемое Западной Ангаридой, в местонахождениях позднего палеозоя отмечается флора переходного типа. По данным С.В. Наугольных (2003), пермские мараттиевые папоротники, некоторые Лигиноптеридофиты и вальхиевые хвойные имеют еврамерийское происхождение, кордаитовые — ангарское. Подобная ситуация отмечена А.В. Гоманьковым (2002) на юго-востоке Восточно-Европейской платформы в пределах Субангарской палеофлористической области, где в поздней перми находят европейские *Cordaites* и ангарские *Rufloia*. С.В. Мейен (1987) подчеркивал, что состав флоры Субангарской области различен и зависит от того, с какой областью граничит данная территория. В Западной Ангариде встречаются растения западноевропейские и североамериканские (евразийские), в южной ветви экотонного пояса — китайские (катазийские).

Гондванская область располагалась в Южном полушарии на материке Гондвана, занимавшем огромные площади, включая Южную Америку, Южную Африку с Мадагаскаром, полуостров Индостан, Австралию и Антарктиду (см. рис. 92). Климат этой области был умеренным и умеренно холодным, в целом более холодным, чем в Ангариде. Флора раннего карбона не совсем понятна. Высказывались предположения о ее близости к еврамерийской, но комплексы спор Гондваны этого времени существенно иные. Надежное обособление гондванской флоры датируется с позднего карбона по ранний триас, когда массовое развитие получили глоссоптериевые Лигиноптеридофиты — роды *Glossopteris* и *Gangamopteris*. По первому роду гондванскую флору иногда также называют глоссоптериевой. Листья глоссоптерисов цельные, нерасчлененные в противоположность сильно расчлененной листовой пластинке перышек вайи папоротников и Лигиноптеридофитов еврамерийских и катазийских флор, произраставших в экваториальном поясе. Нерасчлененные листья больше характерны для умеренного и холодного климата. Общий систематический состав гондванской флоры подробно рассмотрел У. Байжпай (Bajpai, 1992). Он отметил доминантность глоссоптерид, показал их родовое разнообразие, единичные находки только раннепермских плауновидных при отсутствии стигмарий, а также редко встречающихся в разрезе представителей членистостебельных (*Sphenophyllum*, *Phyllotheca*, *Schizoneura*). Для большинства гондванских пикносилических древесин он указал присутствие вторичной

ксилемы с хорошо различимыми кольцами роста, указывающими на сезонность климата. Климат Гондваны характеризовался чередованием периодов потепления с высоким процентом влажности (формировались мощные пласты угля в Индии) и похолодания (отложения ледниковых толщ в Индии и *тиллитов* — ледниковых глинистых отложений с валунами в Австралии). Изучение гондванской флоры тесно связано с теорией дрейфа материков. Кратко остановимся на некоторых положениях, отсылая читателей за подробной информацией к специальным курсам геотектоники. Как было указано выше, материк Гондвана в Южном полушарии имел очень большое протяжение. По всей территории Гондваны, включая Антарктиду, развита только глоссоптериевая флора, что свидетельствует о едином континенте в позднем палеозое. Верхнепалеозойская флора, которую находят на полуострове Индостан, распределяется следующим образом: местонахождения на большей части полуострова, за исключением самых северных частей Индии, представлены гондванской флорой; в местонахождениях самых северных частей гондванская флора нигде не встречается. Это свидетельствует о разобщении указанных территорий в позднем палеозое и смещении Индии на юг на несколько тысяч километров. Палеоботанические факты подтверждают дрейф континентов.

Мезозойское фитогеографическое районирование

В конце перми началась перестройка растительного мира. Исчезли многие группы растений, появились новые, возросла дифференциация растительности. Смена палеозойской флоры на мезозойскую — очень сложный процесс, механизм которого пока палеоботаниками до конца не выяснен. Большинство исследователей причиной этого считают глобальную аридизацию в конце перми. С.В. Мейен, не отрицая этого, склонен думать, что смена палеозойской флоры на мезозойскую происходила на фоне расширяющейся миграции растений в середине перми, когда барьеры между палеофлористическими областями нарушились. В триасе этот процесс продолжался. Так, в раннем триасе почти по всему миру (от Западной Европы до Китая) распространилось плауновидное *Pleuromeia*. Близкие к плевромеевым роды известны в Южной Америке, Индии и Австралии. В середине среднего

триаса плевромеевые исчезли. К вероятным местам происхождения мезозойской флоры относят Субангарскую экотонную область и некоторые северные районы Катазиатской. Особенно благоприятными для быстрой эволюции растений считаются условия с теплым, не очень влажным климатом, предпочтительно в предгорных областях. Две указанные области отвечают этим требованиям. Распределение фитохорий в первой половине триаса принципиально не отличалось от существовавшего в позднем палеозое. Примерно с середины триаса до конца мезозоя формируются четыре фитогеографические области, соответствующие палеоширотным климатическим поясам, каждая с рядом провинций (рис. 94): Сибирско-Канадская, Европейско-Синийская, Экваториальная и Австралийская (Вахрамеев, 1957, 1988; Добрусина, 1982; Принада, 1944). В среднем и позднем триасе не все области были четко выражены. Начиная с юры мезозойские фитохории оформились окончательно и просуществовали до конца мелового периода. Юра и ранний мел стали временем господства голосеменных, с позднего мела доминирующей группой становятся покрытосеменные.



Рис. 94. Фитогеографическое районирование в юре (Вахрамеев, 1957; Киричкова и др., 2005, с упрощением)

Европейско-Синийская область протягивалась из Европы в Среднюю Азию и далее на восток (Синий — древнее название Китая). Климат этой области субтропический. Здесь произрастали леса из преобладающих цикадовых и беннеттитовых деревьев (отдел *Sucadophyta*, роды *Ptilophyllum*, *Pterophyllum*, *Nilssonia*, *Zamites* и др.), высота которых достигали 15 м и бо-

лее. В небольшом количестве встречаются древовидные папоротники (роды *Coniopteris*, *Clathropteris*, *Dictyophyllum*). Резко уменьшается число членистостебельных (род *Equisetum*). Отдел Пинофиты, класс Пинопсиды представлен немногочисленными сосновыми, араукариевыми и подокарповыми. Гинкговые крайне редки и встречаются только в северной части области. Примечательным для этой области является появление в барреме Китая первых представителей шестого отдела Magnoliophyta (род *Archaeoфрактус*). В апт-альбское время Покрытосеменные завоевывают многие пространства и особенно широко представлены на Атлантическом побережье США. Происходит интенсивное углеобразование в юре (Карагандинский бассейн, Тквибули и Ткварчели в Грузии).

Сибирско-Канадская область располагалась севернее Европейско-Синийской и занимала большую часть Канады, арх. Шпицберген, северо-восток Европы, Печорское Приуралье, Сибирь, Монголию и Приморье. Климат этой



Рис. 95. Маастрихтский ландшафт Северо-Востока России (Герман, 2006)

области был умеренно теплым, часто безморозным. Здесь (рис. 95) наряду со споровыми растениями (отделы Equisetophyta, Polypodiophyta) произрастали Голосеменные (отделы Ginkgophyta, Pinophyta) и Покрытосеменные (отдел Magnoliophyta). Доминировали гинкговые и чекановские (роды *Ginkgo*, *Sphenobaiera*, *Czekanowskia*), и в сочетании с некоторыми хвойными (род *Podozamites*) они составляли основной древостой лесов. Указанные растения обладали пикноксилитическим стеблем. Полиподиофиты (*Cladophlebis*, *Clathropteris*, *Coniopteris*) играли меньшую роль, редкие членистостебельные представлены родом *Equisetum*. В альбскую эпоху в этой области появляются многочисленные покрытосеменные. Угленакопление особенно интенсивным было в средней юре: Канский, Кузнецкий, Иркутский и некоторые бассейны Северного Китая.

В последние десятилетия в палеоботанику стали внедрять новые методики для уточнения климатических особенностей геологических эпох. А.Б. Герман (2004, 2006) применил усовершенствованную методику CLAMP-анализа (от *англ.* Climate-Leaf Analysis Multivariate Program), в которой учитываются морфологические признаки листьев двудольных покрытосеменных: пропорции, форма и размер листовой пластинки, характер края, форма основания и верхушки. На основании изученных по этой методике флор Якутии, северо-востока России и Аляски, принадлежащих к Сибирско-Канадской области, получены выводы о том, что климат Арктики конца альбского века был необычно теплым и влажным, а умеренно холодным, по-видимому, только вблизи полюса. Другим результатом является точный расчет температур: среднегодовые составляли 7–14 °С, наиболее теплого месяца — 17–22, самого холодного — от –2 до +9 °С.

Экваториальная область занимала почти всю Южную Америку, Африку (без южных окончаний указанных континентов). Климат этой области был тропическим. Флора здесь реконструируется только по палинологическим данным. Преобладает пыльца покрытосеменных однодольных типа пальмовой. Поэтому Экваториальная область часто называется Пальмовой. Макроостатки встречаются очень редко (папоротниковидные из семейства матонниевых — род *Weichselia* и древесина голосеменных).

Австралийская область (часто употребляется название Нотальная) занимает территорию южных частей Южной Аме-

рики и Африки, Австралии, Новой Зеландии и Антарктиды. В.А. Вахрамеев считал эту область Южного полушария очень близкой с Европейско-Синийской Северного полушария. У них имеется сходство по систематическому составу флор. Климат Австралийской области был субтропический, с сантонского века позднего мела — умеренно теплый. Для этой области характерно обилие цикадофитов порядка беннеттитовых: роды *Ptilophyllum*, *Pterophyllum*, *Zamites* и др. Встречаются разнообразные папоротниковидные (роды *Cladophlebis*, *Coniopteris*, *Dictyophyllum*), кейтониевые и хвойные. В теплом достаточно влажном климате Австралийской области происходили процессы бокситообразования, месторождения известны как в Австралии, так и в некоторых участках Европейско-Синийской области.

Кайнозойское фитогеографическое районирование

С позднего мела доминирующей группой растений Земли стали покрытосеменные. Исчезли многие растения, определявшие облик предшествующих флор: беннеттитовые, многие цикадовые, гинкговые. Позднемеловые плауновидные, папоротники, хвойные уже представлены современными семействами. Смена мезозойских флор на кайнозойские не отмечена резкими флористическими перестройками. Начиная с неогена формируются современные фитохории (Мейен, 1987): царства, области, провинции и более мелкие территориальные единицы. К концу кайнозоя дифференциация флор стала максимальной и привела к сложной картине современного растительного покрова Земли.

Рекомендуемая литература

Вахрамеев, 1957, 1988; Герман, 2004, 2006; Добрускина, 1982; Мейен, 1966, 1981, 1987; Вахрамеев и др., 1970; Юрина, Беляев, 2000; Bajpai, 1992; Banks, 1980; Gothan, 1937; Oshurkova, 1996; Scheckler, 1986; Wnuk, 1996.

Список литературы

- Ахметьев М.А., Запорожец Н.И.* Новые находки пальм из олигоценовых отложений Даррыдага (Нахичеванская АССР) // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1989. Т. 64, вып. 6. С. 57–67.
- Брем А.* Жизнь растений: Новейшая ботаническая энциклопедия. М.: ЭКСМО, 2004. 976 с.
- Бураго В.И.* Таeniopteris в пермских отложениях Южного Приморья // Палеонтол. журн. 1978. № 1. С. 127–137.
- Васильева Г.Н.* Морфология и систематика восточно-уральских нижнекарбонных кардиоптерид // Палеонтол. журн. 1988. № 2. С. 97–108.
- Вахрамеев В.А.* Развитие ботанико-географических областей в течение палеозоя и мезозоя на территории Евразии и их значение для стратиграфии // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1957. № 11. С. 82–102.
- Вахрамеев В.А.* Юрские и меловые флоры и климаты Земли // Тр. ГИН АН СССР. М.: Наука, 1988. Вып. 430. С. 210.
- Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заклинская Е.Л.* и др. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени // Тр. ГИН АН СССР. 1970. Вып. 208. С. 426.
- Вахрамеев В.А., Долуденко М.П.* Верхнеюрская и нижнемеловая флора Буреинского бассейна и ее значение для стратиграфии // Тр. ГИН АН СССР. 1961. Вып. 54. С. 136.
- Герман А.Б.* Количественные палеоботанические данные о позднемеловом климате Евразии и Аляски. Гл. 4 // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Гл. ред. М.А. Семихатов, Н.М. Чумаков. М.: Наука, 2004. С. 88–104.
- Герман А.Б.* Палеоботаника и древний климат Земли: воспоминания о будущем // Наука в России. РАН. 2006. № 1. С. 37–43.
- Гоманьков А.В.* Флора и стратиграфия татарского яруса Восточно-Европейской платформы: Автореф. дис. ... д-ра геол.-мин. наук. М., 2002.
- Добрускина И.А.* Триасовые флоры Евразии // Тр. ГИН АН СССР. М.: Наука, 1982. Вып. 365. С. 196.
- Долуденко М.П., Рассказова Е.С.* Гинкговые и чекановские Иркутского бассейна // Тр. ГИН АН СССР. М.: Наука, 1972. Вып. 230. С. 7–43.
- Друщиц В.В., Якубовская Т.А.* Палеоботанический атлас. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1961. 179 с.
- Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. IV. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения / Под ред. И.В. Грушвицкого, С.Г. Жилина. 448 с.
- Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. VI. Цветковые растения / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. 543 с.
- Залесский М.Д.* Изучение анатомии *Dadoxylon tchihatcheffi* Goepfert sp. // Тр. Геолкома. Нов. сер. 1911. Вып. 68. С. 1–17.

- Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф.* Ископаемая флора среднего отдела каменноугольных отложений Донецкого бассейна. Л.; М.: Глав. ред. горно-топливной и геолого-разведочной лит.-ры, 1938. 170 с.
- Ихманицкая Н.Н.* Пальмы. Л.: Наука, 1985. 242 с.
- Карпун Ю.Н.* Эволюция семенных растений. Сочи, 2001. 77 с.
- Киричкова А.И., Костина Е.И., Быстрицкая Л.И.* Фитостратиграфия и флора юрских отложений Западной Сибири. СПб.: Недра, 2005. 378 с.
- Красилов В.А.* К изучению ископаемых растений из группы *Czekanowskiales* // Тр. ГИН АН СССР. М.: Наука, 1968. Вып. 191. С. 31–40.
- Красилов В.А.* Мезозойская флора р. Буреи (*Ginkgoales* и *Czekanowskiales*). М.: Наука, 1972. 151 с.
- Красилов В.А.* Цагайская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 92 с.
- Красилов В.А.* Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989, 264 с.
- Криштофович А.Н.* Палеоботаника. Л., 1957. 649 с.
- Криштофович А.Н., Палибин И.В., Шапаренко К.К.* и др. Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане // Тр. Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. VIII. Палеоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Вып. 1. С. 179.
- Лотова Л.И.* Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2001. 528 с.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Пятнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Йокогама, август—сентябрь 1993 года / Пер. с англ. СПб.: БИН РАН, Мир и семья-95, 1996. 191 с.
- Мейен С.В.* Об анатомии и номенклатуре листьев ангарских кордаитов // Палеонтол. журн. 1963. № 3. С. 96–107.
- Мейен С.В.* Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение) // Тр. ГИН АН СССР. 1966. Вып. 150. С. 184.
- Мейен С.В.* Предки высших растений // Природа. 1979. № 11. С. 40–49.
- Мейен С.В.* Следы трав индейских. М.: Мысль, 1981. 159 с.
- Мейен С.В.* Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным) // Журн. общ. биол. 1982. Т. 43, № 3. С. 303–323.
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.
- Мейен С.В.* Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. М.: Наука, 1992. 173 с.
- Мейен С.В., Мигдисова А.В.* Эпидермальное изучение ангарских *Callipteris* и *Compsopteris* // Тр. ГИН АН СССР. 1969. Вып. 190. С. 59–83.
- Наугольных С.В.* *Viatcheslavia vorcutensis* Zalesky (плауновидные): морфология, систематика, палеоэкология // Палеонтол. журн. 2001. № 2. С. 97–102.
- Наугольных С.В.* Морфологические особенности и таксономический статус вида *Sphenophyllum biarmicum* Zalesky, 1937 (нижняя пермь Приуралья) // Палеонтол. журн. 2003а. № 2. С. 99–108.
- Наугольных С.В.* Раннепермский этап в эволюции флоры и растительности Западной Ангариды: Автореф. дис. д-ра геол.-мин. наук. М., 2003б.

- Наугольных С.В.* О некоторых аберрациях современных хвощей (*Equisetum* L.) и происхождении семейства Equisetaceae // Палеонтол. журн. 2004. № 3. С. 98–104.
- Нейбург М.Ф.* Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 342 с.
- Нейбург М.Ф.* Пермская флора Печорского бассейна. Ч. I. Плауновидные и гинкговые (*Lycopodiales* et *Ginkgoales*) // Тр. ГИН АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1960а. Вып. 43. С. 64.
- Нейбург М.Ф.* *Pleuromeia* Corda из нижнетриасовых отложений Русской платформы // Тр. ГИН АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1960б. Вып. 43. С. 65–90.
- Нейбург М.Ф.* Пермская флора Печорского бассейна. Ч. III. Кордаитовые (*Cordaitales*), войновские (Vojnovskyales), семена голозерных неопределенного систематического положения (*Semina gymnospermarum incertae sedis*) // Тр. ГИН АН СССР. М.: Наука, 1965. Вып. 116. С. 144.
- Новик Е.О.* Флора и фитогеография верхнего карбона Северного Кавказа. Киев: Наукова думка, 1978. 164 с.
- Орлова О.А.* Роль стигмарий в восстановлении среды раннекаменноугольного Подмосковного бассейна // Тез. Всерос. симп. “Среда и жизнь в геологическом прошлом”. Новосибирск, 2000. С. 20–21.
- Орлова О.А.* Визейские растения Калужской области // Бюл. МОИП. Отд. геол. 2003. Т. 78, вып. 2. С. 39–50.
- Орлова О.А., Снигиревский С.М.* Поздневизейские лигиноптеридофиты (*Lyginopteridophyta*) из окрестностей г. Боровичи (Новгородская обл.). 1. Каламопитиевые // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 105–111.
- Орлова О.А., Снигиревский С.М.* Поздневизейские лигиноптеридофиты (*Lyginopteridophyta*) из окрестностей г. Боровичи (Новгородская обл.). 2. Лигиноптеридиевые и медуллозовые // Палеонтол. журн. 2004. № 3. С. 105–111.
- Основы палеонтологии. Водоросли, мхи, псилофиты, плауновые, членистостебельные, папоротники. М.: Изд-во АН СССР, 1963а. 699 с.
- Основы палеонтологии. Голозерные и покрытосеменные. М.: Изд-во АН СССР, 1963б. 744 с.
- Принада В.Д.* О мезозойской флоре Сибири. Иркутск: ОГИС, 1944. 44 с.
- Рассказова Е.С.* Членистостебельные верхнего палеозоя Тунгусского бассейна // Тр. НИИ геологии Арктики. 1961. Вып. 23. С. 35–76.
- Самылина В.А.* Эпидермальное строение листьев рода *Sphenobaiera* // Докл. АН СССР. 1956. Т. 106, № 3. С. 537–539.
- Самылина В.А., Киричкова А.И.* Род *Czekanowskia*. Систематика, история, распространение, значение для стратиграфии. Л.: Наука, 1991. 139 с.
- Снигиревская Н.С.* Анатомическое изучение растительных остатков из угольных пачек Донбасса. Сем. *Lepidodendraceae* // Палеоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Вып. 5. С. 5–39.
- Снигиревская Н.С.* Остатки каламитов и псарониевых папоротников в угольных пачках Донбасса // Палеоботаника. Л.: Наука, 1967. Вып. 6. С. 5–26.
- Снигиревская Н.С.* Побег *Archaeopteris archetypus* с сохранившейся анатомической структурой // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 9. С. 1237–1243.

- Снигиревская Н.С.* Корневые системы археоптерисовых в верхнем девоне Донбасса // Ежегодник Всесоюз. палеонтол. об-ва. 1984. Т. 27. С. 28–38.
- Снигиревская Н.С.* Новые отделы Archaeopteridophyta и Archaeospermatophyta и их отношения с некоторыми другими группами девонских растений // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 7. С. 134–144.
- Станиславский Ф.А.* Новый род *Toretzia* из верхнего триаса Донбасса и его отношение к родам порядка Ginkgoales // Палеонтол. журн. 1973. № 1. С. 88–96.
- Тахтаджян А.Л.* Высшие растения. Т. 1: От псилофитовых до хвойных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с.
- Тахтаджян А.Л.* К систематике третичных веерных пальм СССР // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 12. С. 1661–1674.
- Тахтаджян А.Л.* Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986. С. 135–142.
- Тахтаджян А.Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
- Чавчавадзе Е.С.* Древесина хвойных. Морфологические особенности, диагностическое значение. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1979. 191 с.
- Юрина А.Л.* Девонская флора Центрального Казахстана // Мат-лы по геологии Центр. Казахстана. Т. 8. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1969. 207 с.
- Юрина А.Л., Беляев О.Е.* Эйфельская растительность Центрального Казахстана и реконструкция ландшафта // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2000. Т. 8, № 2. С. 57–65.
- Юрина А.Л., Орлова О.А.* Плауновидное *Protolapidodendron scharianum* Krejčí (1880) ex Kräusel et Weyland, 1929 из коллекции Национального музея г. Праги: голотип, проблема авторства // Современные проблемы палеофлористики и фитостратиграфии. М.: ГЕОС, 2005. С. 50–52.
- Abbott M.L.* The American species of *Asterophyllites*, *Annularia* and *Sphenophyllum* // Bull. Amer. Paleontol. 1958. Vol. 8. P. 289–390.
- Amerom H.W.J. van* Die eusphenopteridischen Pteridophyllen aus der Sammlung des geologischen Bureaus in Heerlen, unter besonderer Berücksichtigung ihrer Stratigraphie bezüglich des Südlimburger Kohlenreviers // Mededelingen rijks geologische dienst. Maastricht: Ernest Van Aelst, 1975. Ser. C. Vol. III-1, N 7.
- Archangelsky S.* Fossil Ginkgoales from the Tico flora, Santa-Cruz province, Argentina // Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.) 1965. 10(5). P. 119–137.
- Archangelsky S., Wagner R.H.* *Glossopteris anatolica* sp. nov. from uppermost Permian strata in south-east Turkey // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol. 1983. Vol. 37 (3). P. 81–91.
- Arnold C.A.* The genus *Callixylon* from the Upper Devonian of Central and Western New York // Pap. Michig. Akad. Sci. Arts and Let. 1930. Vol. XI. P. 1–50.
- Arnold C.A.* An introduction to paleobotany. N.Y.; L.: McGraw-Hill Book Company, 1947. 433 p.
- Bajpai U.* Morphological trends in Gondwana plants // Palaeobotanist. 1992. Vol. 40. P. 128–146.
- Banks H.P.* Floral assemblages in the Siluro-Devonian // Biostratigraphy of fossil plants / D.L. Dilcher, T.N. Taylor / Eds Stroudsburg, Dowden et al., 1980. P. 1–24.
- Barnanas G.* Ősnövénytán. Budapest: Tankönykiadó, 1972. 356 s.

- Barthel M.* Epidermal structures of sphenophylls // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1997. Vol. 95, N 1–4. P. 115–127.
- Barthel M.* *Annularia stellata* oder *Annularia spinulosa*? // *Veröffentlichungen Naturkundemuseum Erfurt.* 2000. Bd 19. S. 37–42.
- Beck C.B.* Connection between *Archaeopteris* and *Callixylon* // *Science.* 1960. Vol. 131. P. 1524–1525.
- Beck C.B.* Reconstructions of *Archaeopteris* and further consideration of its phylogenetic position // *Amer. J. Bot.* 1962. Vol. 49. P. 373–382.
- Beck C.B.* The appearance of gymnospermous structure // *Biol. Rev.* 1970. Vol. 45, N 3. P. 379–400.
- Bek J., Opluštil S.* Some lycopsid, sphenopsid and pteropsid fructifications and their miospores from the Upper Carboniferous basins of the Bohemian Massif // *Palaeontographica. Abt. B.* 1998. Bd 248, Lfg 4–6. S. 127–161.
- Bek J., Opluštil S.* Palaeoecological constraints of some *Lepidostrobus* cones and their parent plants from the Late Palaeozoic continental basins of the Czech Republic // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 2004. Vol. 131 (1–2). P. 49–89.
- Bek J., Opluštil S., Drábková J.* Two species of *Selaginella* cones and their spores from the Bohemian Carboniferous continental basins of the Czech Republic // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 2001. Vol. 114. P. 57–81.
- Benson M.J.* *Telangium scottii*, a new species of *Telangium* (*Calymmatotheca*) showing structure // *Ann. Bot.* 1904. Vol. 18. P. 161–177.
- Binney E.W.* Observations on the structure of fossils plants found in the Carboniferous strata // *Palaeontol. Soc.* 1871. Pt. 2. P. 33–62.
- Boureau E.* *Traite de Paleobotanique. T. II. Lycophyta.* P.: Masson et Editeurs, 1967. P. 123–678.
- Boureau E.* *Traite de Paleobotanique. T. III. Sphenophyta, Noeggerathiophyta.* P.: Masson et Cie, 1964. 544 p.
- Brack-Hanes S.D., Thomas B.A.* A re-examination of *Lepidostrobus* Brongniart // *Bot. J. Linn. Soc.* 1983. Vol. 86. P. 125–133.
- Brongniart A.* Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe. P.; Amsterdam: Dufour et d'Ocagne, 1828. Vol. 1. 488 p.; 1832. P. 265–288; 1837. Vol. 2. P. 1–24.
- Brousmiche C.* *Pecopteris (Asterotheca) saraei* P. Corsin, 1951, forme fertile de *Sphenopteris damesii* (Stur, 1885) // *Geobios.* 1979. Vol. 12. P. 75–97.
- Cai Chong-yang.* Two *Callixylon* species from Upper Devonian of Junggar Basin, Xinjiang // *Acta palaeontol. Sin.* 1989. Vol. 28, N 5. P. 571–578.
- Carruthers W.* On an undescribed cone from the Carboniferous beds of Airdrie, Lanarkshire // *Geol. Mag.* 1865. Vol. 2. P. 433–440.
- Chitaley S.* The wood *Callixylon* from the Late Devonian of Ohio, U.S. // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1988. Vol. 53, N 3–4. P. 349–357.
- Cichan M.A.* Vascular cambium and wood development in Carboniferous plants. I. *Lepidodendrales* // *Amer. J. Bot.* 1985. N 72 (8). P. 1163–1176.
- Cichan M.A.* Vascular cambium and wood development in Carboniferous plants. III. *Arthropitys* (Equisetales; Calamitaceae) // *Can. J. Bot.* 1986. Vol. 64. P. 688–695.
- Cleal C.J., Zodrow E.L.* Epidermal structure of some medullosan *Neuropteris* foliage from the Middle and Upper Carboniferous of Canada and Germany // *Palaeontology.* 1989. Vol. 32, pt. 4. P. 97–106.

- Cridland A.A., Morris J.E. Spermopteris*, a new genus of pteridosperms from the Upper Pennsylvanian Series of Kansas // *Amer. J. Bot.* 1960. Vol. 47. P. 855–859.
- Crookall R.C.* Fossil plants of the Carboniferous rocks of Great Britain [second edition] // *Mem. Geol. Surv. Great Britain. Palaeontol.* 1964. Vol. 3. P. 217–354; 1966. Vol. 4, pt 4. P. 355–571; 1976. Vol. 4, pt. 7. P. 841–1004.
- Daber R.* 280 Millionen Jahre *Ginkgo* — Belegstücke zur Geschichte des Taxons *Ginkgo L.* aus den Sammlungen und Anlagen der Humboldt-Universität // 100 Jahre Arboretum, Museum für Naturkunde. Berlin. 1980. S. 259–279.
- Delevoryas T.* A new male cordaitalean fructification from the Kansas Carboniferous // *Amer. J. Bot.* 1953. Vol. 40. P. 144–150.
- Delevoryas T.* Anatomy of *Sigillaria approximata* // *Amer. J. Bot.* 1957. Vol. 44. P. 654–660.
- Dilcher D.L., Crane P.R. Archaeanthus*: an early angiosperm from the Cenomanian of the Western interior of North America // *Ann. Missouri Bot. Garden.* 1984. Vol. 71. P. 351–383.
- DiMichele W. Paralycopodites* Morey et Morey, from the Carboniferous of Euramerica — a reassessment of generic affinities and evolution on "*Lepidodendron*" *brevifolium* Williamson // *Amer. J. Bot.* 1980. Vol. 67, N 10. P. 1466–1476.
- DiMichele W.A. Diaphorodendron*, gen. nov., a segregate from *Lepidodendron* (Pennsylvanian Age) // *Systematic Bot.* 1985. Vol. 10 (4). P. 453–458.
- DiMichele W.A., Bateman R.M.* Diaphorodendraceae, fam. nov. (Lycopside: Carboniferous): systematics and evolutionary relationships of *Diaphorodendron* and *Synchysidendron*, gen. nov. // *Amer. J. Bot.* 1992. Vol. 79. P. 605–617.
- DiMichele W., Phillips T.* Palaeobotanical and palaeoecological constraints on models of peat formation in the Late Carboniferous of Euramerica // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* 1994. Vol. 106. P. 39–90.
- DiMichele W., Phillips T.* The ecology of Palaeozoic ferns // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 2002. Vol. 119. P. 143–159.
- Edwards David.* Evidence for the sporophyte status of the Lower Devonian plant *Rhynia gwynne-vaughanii* Kidston and Lang // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1980. Vol. 29. P. 177–188.
- Edwards David, Davies K., Richardson J., Axe L.* The ultrastructure of spores of *Cooksonia pertoni* // *Palaeontology.* 1995. Vol. 38, pt 1. P. 153–168.
- Edwards Dianne.* *Zosterophyllum* from the Lower Old Red Sandstone of South Wales // *New Phytol.* 1969a. Vol. 68. P. 923–931.
- Edwards Dianne.* Further observations on *Zosterophyllum llanoveranum* from the Lower Devonian of South Wales // *Amer. J. Bot.* 1969b. Vol. 56. P. 201–210.
- Edwards Dianne.* Further observations on the Lower Devonian plant *Goslingia breconensis* Heard // *Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B.* 1970a. Vol. 258, N 821. P. 225–243.
- Edwards Dianne.* Fertile Rhyniophytina from the Lower Devonian of Britain // *Palaeontology.* 1970b. Vol. 13, pt. 3. P. 451–461.

- Edwards Dianne*. Some observations on the fertile parts of *Zosterophyllum myretonianum* Penhallow from the Lower Old Red Sandstone of Scotland // Roy. Soc. Edinburgh. 1975. Vol. 69, N 11. P. 251–265.
- Edwards Dianne*. A late Silurian flora from the lower Old Red Sandstone of South-West Dyfed // Palaeontology. 1979. Vol. 22, pt. 1. P. 23–52.
- Eggert D.A.* The ontogeny of Carboniferous arborescent Lycopsidea // Palaeontographica. Abt. B. 1961. Bd 108, Lf. 3–6. S. 45–92.
- Eggert D.A.* The ontogeny of Carboniferous arborescent Sphenopsida // Palaeontographica. Abt. B. 1962. Bd 110, Lfg 5–6. S. 90–127.
- Eggert D.A.* Petrified Stigmara of Sigillarian origin from North America // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1972. Vol. 14. P. 85–99.
- Eggert D.A., Delevoryas T. Callospermarion* — a new seed genus from the Upper Pennsylvanian of Illinois // Phytomorphology. 1960. Vol. 10, N 2. P. 131–138.
- Eggert D.A. Taylor T.N. Telangiopsis* gen. nov., in Upper Mississippian pollen organ from Arkansas // Bot. Gaz. 1971. Vol. 132, pt. 1. P. 30–37.
- Erwin D.M., Pfefferkorn H.W., Alleman V.* Early seed plants in the Southern Hemisphere: 1. Associated ovulate and microsporangiate organs from the Carboniferous of Peru // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1994. Vol. 80. P. 19–38.
- Fanning U., Richardson J.D., Edwards Dianne*. Cryptic evolution in an early land plants // Evolutionary trends in plants. 1988. Vol. 2, N 1. P. 13–24.
- Florin R.* Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms // Palaeontographica. Abt. B. 1944. Bd 85, Lfg 6. S. 365–456.
- Florin R.* Evolution in Cordaites and conifers // Acta Horti Berg. 1951. Vol. 15. P. 285–388.
- Frankenberg J.M., Eggert D.A.* Petrified *Stigmara* from North America. Pt I. *Stigmara ficoides*, the underground portions of Lepidodendraceae // Palaeontographica. Abt. B. 1969. Bd 128, N 1–2. S. 1–47.
- Galtier J.* Recherches sur les végétaux à structure conservée du Carbonifère inférieur Français // Paleobiologie Continentale. 1970. Vol. 1, N 4. 221 p.
- Gensel P.* A new species of *Zosterophyllum* from a early Devonian of New Brunswick // Amer. J. Bot. 1982a. Vol. 69. P. 651–669.
- Gensel P.* *Oricilla* a new genus, referable to the Zosterophyllophytes from the Late Devonian of northern New Brunswick // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982b. Vol. 37. P. 345–359.
- Gensel P., Andrews H.* Plant life in the Devonian. N. Y.: Praeger Publishers, 1984. 381 p.
- Gensel P.* On Neuropteris Brongniart and *Cardiopteridium* Nathorst from the Early Carboniferous Price Formation. Southwestern Virginia USA // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1988. Vol. 54. P. 105–119.
- Gothan W.* Geobotanische Provinzen im Karbon und Perm // 2nd Congr. Av. Etud. Stratigr. Carbonifere, Heerlen 1935. C.R. 1. 1937. S. 225–226.
- Gothan W.* Über ein Massenvorkommen von Sciadopityales-Nadeln in kohligen Ablagerungen des Oberen Jura oder Wealden der spanischen Ost-Pyrenäen // Svensk Bot. Tidskr. 1954. Bd 48. S. 337–343.
- Gothan W., Weyland H.* Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin, 1954. 535 S.

- Grand'Eury F.C.* Flore Carbonifere du Departement de la Loire et du centre de la France // Acad. Sci. Inst. France Mem. 1877. Vol. 24. P. 1–624.
- Grierson J., Banks H.* Lycopods of the Devonian of New York State // Palaeontogr. Amer. 1963. Vol. 4. P. 220–295.
- Guerra Sommer Margot.* *Rufloria* Meyen em sedimentos gondvanicos sulriograndensis (Formacao Rio Bonito, Super Grupo Tubarao) // Resquisas. Inst. geoscienc. UFRGS. 1989. N 22. P. 129–184.
- Kidston R., Lang W.* On Old Red Sandstone plants showing structure from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. III. *Asteroxylon mackiei* Kidston and Lang // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1920. Vol. 52, pt. 3, N 26. P. 643–680.
- Harris T.M.* The Yorkshire Jurassic Flora. I. Thallophyta-Pteridophyta. L.: Trustees of the British Museum (Natural History), 1961. 212 p.
- Harris T.M.* The Yorkshire Jurassic Flora. II. Caytoniales, Cycadales & Pteridosperms. L.: Trustees of the British Museum (Natural History), 1964. P. 32–49.
- Harris T.M.* The Yorkshire Jurassic Flora. III. Bennettitales. L.: Trustees of the British Museum (Natural History), 1969. P. 3–102.
- Harris T.M., Miller J.* The Yorkshire Jurassic Flora. IV. Czekanowskiales. L.: Trustees of the British Museum (Natural History), 1974. P. 79–138.
- Hirmer M.* Handbuch der Paläobotanik. Bd 1. Thallophyta, Bryophyta, Pteridophyta. Berlin: Oldenbourg, 1927. 708 S.
- Hirmer M.* *Noeggerathia*, *neuentdeckte* verwandte Formen und ihre Stellung im System der Farne // Biol. Gener. 1941. Bd 15. S. 134–171.
- Hopping C.A.* On a specimen of "*Psilophyton robustius*" Dawson from the Lower Devonian of Canada // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1956. Vol. 66. P. 1–28.
- Hoskins J.H., Cross A.T.* Monograph of the Paleozoic cone genus *Bowmanites* (Sphenophyllales) // Amer. Midland Naturalist. 1943. Vol. 30. P. 113–163.
- Jennings J.R.* The morphology of *Stigmaria stellata* // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60 (5). P. 414–425.
- Jennings J.R.* The morphology and relationship of *Rhodea*, *Telangium*, *Telangioopsis* and *Heterangium* // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63 (8). P. 1119–1133.
- Jennings J.R.* Fossil plants from the Mauch Chunk Formation of Pennsylvania: morphology of *Adiantites antiquus* // J. Palaeontology. 1985. Vol. 59, N 5. P. 1146–1157.
- Jurina A.L.* Middle Devonian Licophyte *Protolepidodendron scharianum*: history of study and description of the holotype // Paleontol. J. 2009. Vol. 43, N 10. P. 1253–1261.
- Kerrick P., Fairon-Demaret M.* *Archaeopteris roemeriana* (Goepfert) sensu Stockmans, 1948 from the Upper Famennian of Belgium: anatomy and leaf polymorphism // Bull. Inst. R. Sci. Belg. 1991. Vol. 61. P. 179–195.
- Kerp H.* Aspects of Permian Palaeobotany and Palynology. X. The West- and Central European species of the genus *Autunia* Krasser emend. Kerp (Peltaspermales) and form-genus *Rhachiphyllum* Kerp (callipterid foliage) // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1988. Vol. 54. P. 249–360.
- Kerp H., Haubold H.* Aspects of Permian Palaeobotany and Palynology. VIII. On the reclassification of the West- and Central European species of the

- form-genus *Callipteris* Brongniart 1849 // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1988. Vol. 54. P. 135–150.
- Kidston R. Fossil plants of the Carboniferous rocks of Great Britain // Mem. Geol. Surv. G.B. Palaeontol. 1923. Vol. 2. Pt 1–4. P. 1–375.
- Kidston R. Fossil plants of the Carboniferous rocks of Great Britain // Mem. Geol. Surv. G.B. Palaeontol. 1924. Vol. 2. Pt 5. P. 379–522.
- Kidston R., Lang W. On Old Red Sandstone plants showing structure from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. I. *Rhynia Gwynne-Vaughani* Kidston and Lang // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1917. Vol. 51. Pt III. N 42. P. 603–627.
- Kidston R., Lang W. On Old Red Sandstone plants showing structure from the Rhynie chert bed, Aberdeenshire. III. *Asteroxylon mackiei* Kidston and Lang // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1920. Vol. 52. Pt III. N 26. P. 643–680.
- Kidston R., Lang W. Restorations of the vascular Cryptogams and discussion of their bearing on the general morphology of the Pteridophyta and and the origin of the organization of land-plants // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1921. Vol. 52. Pt. IV. P. 831–854.
- Krassilov V.A., Dobruskina I.A. Angiosperm fruit from the Lower Cretaceous of Israel and origins in rift valleys // Palaeontol. J. 1995. Vol. 29, N 2A. P. 110–115.
- Kräusel R., Weyland H. Pflanzenreste aus dem Devon. IV, V // Senckenbergiana. 1932. Bd 14, N 6. S. 391–402.
- Kräusel R., Weyland H. Neue Pflanzenfunde im rheinischen Unterdevon // Palaeontographica. Abt. B. 1935. Bd 80, Lfg 5–6. S. 171–190.
- Kräusel R., Weyland H. Über *Psilophyton robustius* Dawson // Palaeontographica. Abt. B. 1961. Bd 108, Lfg 1–2. S. 11–21.
- Kvaček J., Straková M. Catalogue of fossil plants described in works of Kaspar M. Sternberg. Prague: National Museum, 1997. 202 p.
- Lang W. On the plant-remains from Downtonian of England and Wales // Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1937. Vol. 227. P. 245–291.
- Laveine J.-P. Synthetic analysis of the Neuropterids. Their interest for the decipherment of Carboniferous palaeogeography // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1997. Vol. 95. P. 155–189.
- Leisman G.A., Phillips T.L. Megasporangiate and microsporangiate cones of *Achlamydocarpon varius* from the Middle Pennsylvanian // Palaeontographica. Abt. B. 1979. Bd 168. S. 100–128.
- Leisman G.A., Spohn P.A. The structure of a *Lepidocarpon* strobilus from Southeastern Kansas // Palaeontographica. Abt. B. 1962. Bd 111, Lfg 4–6. S. 113–125.
- Leistikow K.U. *Archaeocalamites* und *Archaeocalamitaceae* // Taxon. 1959. N 8. S. 48–52.
- Leistikow K.U. Die Wurzeln der Calamitaceae. Eberhard Karls Univ. inargural Diss. 1962. S. 1–99.
- Lemoigne Y. La flore au cours des temps géologiques. T. 1 // Geobios. Mem. spec. 1988a. N 10. P. 1–384.
- Lemoigne Y. La flore au cours des temps géologiques. T. 2 // Geobios. Mem. spec. 1988b. N 10. P. 1–296.

- Lemoigne Y., Iurina A., Snigirevskaya N.* Revision du genre *Callixylon* Zalessky, 1911 (Archaeopteris) du Devonien // *Palaeontographica. Abt. B.* 1983. Bd 186, Lfg 406. S. 81–120.
- Libertin M., Bek J.* *Huttonia spicata* (Sternberg) emend. and its spores, the Radnice Basin (Bolsovian), Carboniferous continental basins of Czech Republic // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 2004. Vol. 128. P. 247–261.
- Long A.G.* On the structure of *Calymmatotheca kidstoni* Calder (emended) and *Genomosperma lateens* gen. et sp. nov. from the Calciferous Sandstone Series of Berwickshire // *Trans. Roy. Soc. Edinburg*, 1959. Vol. LXIV, N 2. P. 29–44.
- Long A.G.* On the structure of *Samaropsis scotica* Calder (emended) and *Eurystoma angulare* gen. et sp. nov., petrified seeds from the Calciferous Sandstone Series of Berwickshire // *Trans. Roy. Soc. Edinburg*, 1960. Vol. LXIV, N 12. P. 261–280.
- Long A.L.* Some specimens of *Mazocarpon*, *Achlamydocarpon* and *Cystosporites* from the Lower Carboniferous rocks of Berwickshire // *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*. 1967. Vol. 67. P. 359–372.
- Magdefrau K.* *Palaeobiologie der Pflanzen.* Jena: Gustav Fischer Verlag, 1956. 396 S.
- Maheshwari H.K., Bajpai U.* Ginkgophyte leaves from the Permian Gondwana of the Rajmahal Basin, India // *Palaeontographica. Abt. B.* 1992. Bd 224. S. 131–149.
- Mamay S.H.* *Archaeocycas* and *Phasmatozycas* — new genera of Permian cycads // *J. Research, U.S. Geol. Sur.* 1973. Vol. 1. P. 687–689.
- Mamay S.H.* Vojnovskyales in the Lower Permian of North America // *Palaeobotanist.* 1976. Vol. 26. P. 290–297.
- Mamay S.H., Bateman R.M.* *Arhaeocalamites lazarii* sp. nov.: the range of Arhaeocalamitaceae extended from the Lowermost Pennsylvanian to the Mid-lower Permian // *Amer. J. Bot.* 1991. Vol. 78 (4). P. 489–496.
- Meyen S.V.* *Fundamentals of Palaeobotany.* L.; N.Y.: Chapman and Hall, 1987. 432 p.
- Meyer-Berthaud B.* *Melissiotheca*: a new pteridosperm pollen organ from the Lower Carboniferous of Scotland // *Bot. J. Linn. Soc.* 1986. Vol. 93. P. 277–290.
- Meyer-Berthaud B.* First gymnosperm fructifications with trilete prepollen // *Palaeontographica. Abt. B.* 1989. Bd 211. S. 87–112.
- Meyer-Berthaud B., Wendt J., Galtier J.* First record of a large *Callixylon* trunk from the Late Devonian of Gondwana // *Geol. Mag.* 1997. Vol. 134, N 6. P. 847–853.
- Millay M.A., Taylor T.N.* Paleozoic seed fern pollen organs // *Bot. Rev.* 1979. Vol. 45, N 3. P. 301–375.
- Morey E., Morey P.* *Paralycopodites minutissimum* gen. et sp. n. from the Carbondale Formation of Illinois // *Palaeontographica. Abt. B.* 1977. Bd 162. Lfg 1–3. S. 64–69.
- Nathorst A.G.* Zur oberdevonischen Flora der Bären-Insel // *Kgl. Svenska vetenskapskad. handl.* 1902. Bd 36, N 3. S. 1–60.
- Nathorst A.G.* Über die Gattung *Nilssonia* Brongn. mit besonderer berücksichtigung schwedischer Arten // *Kgl. Svenska vetenskapskad. handl.* 1909. Bd 42, N 12. S. 1–40.

- Nathorst A.G.* Nachträge zur paläozoischen Flora Spitzbergens // Zur fossilen Flora der Polarländer. Stockholm, 1914. 110 S.
- Naugolnykh S.V., Orlova O.A.* *Moscvoistrobus* — a new genus of Carboniferous lycopods from the Moscow Region (Russia) // *Palaeobotanist*. 2006. Vol. 55. P. 1–14.
- Němejc F.* Paleobotanika. II. Systematická část. Rostliny mechvitě, Psilofytové, akapradorosty. Praha: Nakl. Česk. Akad. Věd, 1963. 523 S.
- Orlova O.A., Meyer-Melikyan N.R., Zavialova N.E.* A new microsporangiate organ from the Lower Carboniferous of the Novgorod region, Russia // *Paleontol. J.* 2009. Vol. 43, N 10. P. 1316–1329.
- Oshurkova M.V.* Palaeoecological parallelism between the Angaran and Euramerican phytogeographic provinces // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1996. Vol. 90. P. 99–111.
- Pettitt M.* Two heterosporous plants from the Upper Devonian of North America // *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol.* 1965. Vol. 10. P. 83–92.
- Pettitt J.M., Beck C.B.* *Archaeosperma arnoldii* — a cupulate seed from the Upper Devonian of North America // *Contr. Mus. Palaeontol. Univ. Mich.* 1968. Vol. 22, N 10. P. 139–154.
- Phillips T.L., Andrews H.N., Gensel P.G.* Two heterosporous species of *Archaeopteris* from the Upper Devonian of West Virginia // *Palaeontographica*. Abt. B. 1972. Bd 139, Lfg 1–4. S. 47–71.
- Phillips T.L., DiMichele W.A.* Comparative ecology and life-history biology of arborescent lycopsids in Late Carboniferous swamps of Euramerica // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 1992. Vol. 79. P. 560–588.
- Pigg K.B., Rothwell G.W.* *Chaloneria* gen. nov.; heterosporous lycophytes from the Pennsylvania of North America // *Bot. Gaz.* 1983. Vol. 144 (1). P. 132–147.
- Plumstead E.P.* Description of two new genera and six new species of fructifications borne on *Glossopteris leaves* // *Trans. Geol. Soc. of South Africa*. 1952. Vol. LV. P. 281–328.
- Plumstead E.P.* Further fructifications of the *Glossopteris* and a provisional classification based of them // *Trans. Geol. Soc. of South Africa*. 1958. Vol. LXI. P. 51–94.
- Potonie H.* Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger, 1921. 535 S.
- Purkyňová E.* Die Unternamurflora des Beckens von Horni Slezsko (CSSR) // *Paläontologische Abh. Abt. B. Paläobotanik*. 1970. Bd III, H. 2. S. 129–268.
- Purkyňová E., Lang V.* Fossilni flora z kulmu Drahanské vrchoviny // *Čas. Slez. Muz. Opava (A)*. 1985. T. 34. S. 43–64.
- Rasky K.* Studies of Tertiary Plant Remains from Hungary // *Ann. Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici. Pars Mineralogica et Palaeontologica*. 1964. Vol. 56. P. 63–96.
- Remy W., Remy R.* Pflanzenfossilien. Berlin: Akademie Verlag, 1959. 285 S.
- Retallack G.* Late Carboniferous to Middle Triassic megafossil floras from the Sydney basin. A guide to the Sydney Basin // *Bull. Geol. Surv. NSW*. 1980. Vol. 26. P. 385–430.
- Retallack G.J., Dilcher D.L.* Reconstructions of selected seed ferns // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 1988. Vol. 75. P. 1010–1057.

- Rößler R. The late Palaeozoic tree fern *Psaronius* — an ecosystem unto itself // Rev. Palaeobot. and Palynol. 2000. Vol. 108. P. 55–74.
- Rößler R., Noll R. *Calamitea* Cotta, correct name for calamitean sphenopsids currently classified as *Calamodendron* Brongniart // Rev. Palaeobot. and Palynol. 2007. Vol. 144. P. 157–180.
- Rothwell G.W. Cordaitales // Origin and Evolution of Gymnosperms / Ed. Ch.B. Beck. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1988. P. 273–297.
- Sagan E. Neuentdeckte morphologische Einzelheiten von *Eleutherophyllum mirabile* Stur, *E. waldenburgense* Zimmermann und *E. drepanophyciforme* R. et W. Remy // Acta Palaeobotanica. 1980. Vol. XXI, N 1. S. 9–26.
- Scheckler S.E. Floras of the Devonian-Mississippian Transition // Land plants. Notes for a short course. Texas: Univ. Tennessee, 1986. P. 81–96.
- Schimper W. Traité de paléontologie végétale ou la flore du monde primitif. T. 1. 1869. 740 p.
- Schopf J.M. Contributions to Pennsylvanian paleobotany — Notes on the Lepidocarpaceae // Amer. Midland Naturalist. 1941. Vol. 25. P. 548–563.
- Schumacher-Lambry J. Etude d'un cone de Lepidocarpaceae du houiller belge: *Achlamydocarpon belgicum* gen. et sp. nov. // Mem. Acad. Roy. Belg. Cl. Sci. 1966. Vol. 17. S. 8–27.
- Schweitzer H.-J. Die Oberdevon Flora der Bäreninsel. 1. *Pseudobornia ursina* Nathorst // Palaeontographica. Abt. B. 1967. Bd 120. Lf. 1–4. S. 116–137.
- Schweitzer H.-J. Über *Drepanophycus spinaeformis* Goeppert // Selbstverl. Palaeobot. Inst. Palaeontol. Univ. Bonn. 1980. S. 1–29.
- Schweitzer H.-J., Kirchner M. Die rhäto-jurassischen Floren des Iran und Afghanistans. 11. Pteidospermophyta und Cycadophyta. I. Cycadales // Palaeontographica. Abt. B. 1998. Bd 248, Lfg 1–3. S. 1–85.
- Schweitzer H.-J., Konijnenburg Cittert J.H.A. van, Burgh J. van der. The Rhaeto-Jurassic flora of Iran and Afganistan. 10. Bryophyta, Lycopphyta, Sphenophyta, Pterophyta — Eusporangiatae and Protoleptosporangiatae // Palaeontographica. Abt. B. 1995. Bd 243. S. 103–192.
- Scott A.C., Hemsley A.R. The spores of the dinantian lycopod cone *Flemingites scottii* from Pettycur, Fife, Scotland // Spec. Pap. in Palaeontology. 1993. N 49. P. 31–41.
- Scott D.H. Note of the occurrence of a seed-like fructification in certain Palaeozoic lycopods // Roy. Soc. London Proc. 1900. Vol. 67. P. 306–309.
- Scott D.H. Studies in fossil botany. 3d ed. L.: Adam and Charles Black, 1920. Vol. 1. 434 p.
- Šimůnek Z. Carboniferous alethopterids of the Karviná and Žacléř Formations // Sborník geologických věd. Paleontologie. 1996. T. 33. S. 5–37.
- Šimůnek Z., Bek J. Noeggerathiaceae from the Carboniferous basins of the Bohemian Massif // Rev. Palaeobot. and Palynol. 2003. Vol. 125. P. 249–284.
- Singh S.M. Observations on the genus *Gangamopteris* // Geophytology. 2002. Vol. I. 30 (1, 2). P. 43–45.
- Singh G., Maithy P.K., Bose M.N. Upper Palaeozoic flora of Kashmir // Palaeobotanist. 1982. Vol. 30, N 2. P. 185–232.
- Smoot E.L., Taylor T.N., Serlin B.S. *Archaeocalamites* from the Upper Mississippian of Arkansas // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982. Vol. 36. P. 325–334.

- Snigirevskaya N.S.* A unique mode of the natural propagation of *Ginkgo biloba* L. — the key to the problem of its “survival” // *Acta Palaeobot.* 1994. Vol. 34 (2). P. 215–223.
- Sternberg G.K.* Versuch einer geognostischen botanischen Darstellung der flora der Vorwelt. (1820–1838). Leipzig: F. Fleischer, 1820. Bd 1, Teil 1. S. 1–24; 1822. Bd 1, Teil 2. S. 1–33, Regensburg: Ernet Brenck's Wittwe, 1823. Bd 1, Teil 3. S. 1–39; 1825. Bd 1, Teil 4. S. 1–48, tentamen I–XLII; Prague: Johann Spurny, 1833. Bd 2, Teil 5, 6. S. 1–80; Prague: Cotlieb Hässe Söhne, 1838. Bd 2, Teil 7, 8. S. 81–220.
- Stidd B.M., Rischbieter M.O., Phillips T.L.* A new lyginopterid pollen organ with alveolate pollen exines // *Amer. J. Bot.* 1985. Vol. 72, N 4. P. 501–508.
- Storch D.* Die Arten der Gattung *Sphenophyllum* Brongniart im Zwickau-Lugau-Oelsnitz Steinkohlenrevier (Ein Beitrag zur Revision der Gattung) // *Paläontologische. Abh. B.* 1982. Bd 2. S. 195–326.
- Storch D.* Ergebnisse der Neubearbeitung der *Sphenophyllum*-Arten aus dem Angara-Florengebiet // *Z. Geol. Wiss.* 1983. Bd 7. S. 927–935.
- Storch D.* Die stratigraphische Verbreitung der europäischen *Sphenophyllum*-Arten // *Neuvieme Congress international de stratigraphie et geologie du Carbonifere. Champaign-Urbana, 1979. Carbondale: Edwards vi.* 1984. Vol. 2. S. 523–527.
- Stur D.* Die Culm-Flora des mährisch-schlesischen Dachschiefers // *Abh. kais.-kön. geol. Reichsanst.* 1875. Bd 8. H. 1. S. 2–75.
- Stur D.* Die Culm-Flora der Ostrauer und Waldenburger Schichten. Beiträge zur Kenntniss der Flora der Vortwelt. II // *Abh. kais.-kön. geol. Reichsanst.* 1877. Bd 8. H 2. 472 S.
- Sun G., Dilcher D.L., Zheng S., Zhou Z.* In search of the First Flower: A Jurassic Angiosperm, *Archaeofructus*, from Northeast China // *Science.* 1998. Vol. 282. P. 1692–1695.
- Sun G., Ji Q., Dilcher D.* et al. Archaeofructaceae, a new basal angiosperm family // *Science.* 2002. Vol. 296. P. 899–904.
- Surange K.R., Chandra S.* Morphology of the gymnospermous fructifications of the *Glossopteris* flora and their relationships // *Palaeontographica. Abt. B.* 1974. Bd 149. S. 153–180.
- Szafer W., Kostyniuk M.* *Zarys Paleobotaniki.* Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 1962. 302 p.
- Taylor T.N., Eggert D.A.* On the structure and relationships of a new Pennsylvanian species of the seed *Pachytesta* // *Palaeontology.* 1969. Vol. 12. P. 382–387.
- Thomas B.* Upper Carboniferous herbaceous lycopsids // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1997. Vol. 95. P. 129–153.
- Thomas B.* A reinvestigation of *Selaginella* species from the Astrian (Westphalian D) of the Zwickau coalfield, Germany and their assignment to the new sub-genus *Hexaphyllum* // *Z. dt. Ges. Geowiss.* 2005. Bd 156, N 3. S. 403–414.
- Walton J.* Contributions to the Knowledge of Lower Carboniferous Plants. III. On the Fossil-Flora of the Black Limestones in Teilia Quarry, Gwaenysgor, near Prestatyn, Flintshire, with special reference to *Diplopteridium teilianum* Kidston sp. (gen. nov.) and some other fern-like fronds // *Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B.* 1931. Vol. 219. P. 347–379.

- Wang S., Hilton J., Galtier J., Tian B. A large anatomically preserved calamitean stem from the Upper Permian of southwest China and its implications for calamitean development and functional anatomy // *Plant Systematics and Evolution*. 2006. Vol. 261. P. 229–244.
- Williamson W.C. A monograph on the morphology and histology of *Stigmaria ficoides* // *Palaeontol. Soc. London*. 1887. N 40. P. 1–62.
- Williamson W.C. On the organization of the fossil plants of the Coal-Measures // *Trans. Roy. Soc. London. B*. 1889. Vol. 180. P. 195–214.
- Williamson W.C., Scott D.H. Further observations on the organisation of the fossil plants of the Coal-measures. Pt I. *Calamites*, *Calamostachys*, and *Sphenophyllum* // *Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B*. 1895. Vol. 185. P. 863–959.
- Winston R.B. The Upper Pennsylvanian conifer *Walchia garnettensis*: structure and affinities // *Palaeontographica. Abt. B*. 1984. N 5–6. S. 97–108.
- Wnuk C. The development of floristic provinciality during the Middle and Late Paleozoic. // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1996. Vol. 90. P. 5–40.
- Zalesky M.D. Über einen neuen Vertreter der Sphenophylleae: *Suvundukia aciculata* gen. nov. et spec. nov. // *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie. Monatshefte. Abt. B. Geologie. Paläontologie*. 1948. H. 1–4. S. 42–46.
- Zastawniak E. Pliocene leaf flora from Domanski Wierch near Czarny Dunajec (Western Carpathians, Poland) // *Acta Palaeobotanica*. 1972. Vol. XIII, N 1. P. 71.
- Zavialova N.E., Gomankov A.V., Yaroshenko O.P., Rovnina L.V. Morphology and ultrastructure of monosaccate pollen grains of the genus *Cordaitina* from the Permian of Russia // *Acta Palaeobotanica. Pol.* 2004. Vol. 44, N 1. P. 3–35.
- Zhou Z., Zhang B. A Middle Jurassic *Ginkgo* with ovule-bearing organs from Henan, China // *Palaeontographica. Abt. B*. 1989. Bd 211, Lfg 4–6. S. 113–133.
- Zhou Z., Zhang B., Wang Y., Guignard G. A new *Karkenian* (Ginkgoales) from the Jurassic Yima formation, Henan, China and its megaspore membrane ultrastructure // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 2002. Vol. 120. P. 91–105.
- Zimmermann F. Zur Kenntniss von *Eleutherophyllum mirabile* (Sternb.) Stur // *Arb. Inst. Palaeobot. und Petrographie der Brennsteine. B*. 1930. Bd II. H. 1. S. 83–102.
- Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena, 1930. 452 S.
- Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. 2 Aufl. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1959. 777 S.

Указатель латинских названий

- Acer 176, 178
A. monoides 176 p. 89
A. pseudoplatanus 178
A. subcampestre 176 p. 89
Aceraceae 178
Achlamydocarpon 51; 52 p. 19; 53,
60 p. 23; 187
A. belgicum 53
A. takhtajanianum 52 p. 19
A. varius 51; 52 p. 19
Acithea 97
Adiantites 122; 123 p. 62; 187
A. antiquus 123 p. 62
Adiantum 122
A. oblongifolium 122
Alethopteris 130 p. 66; 131; 187
A. aff. valida 130 p. 66
A. decurrens 130 p. 66
A. lonchiticus 131
A. refracta 130 p. 66
Anabatra 53
Angaridium 191
Angaropteridium 191
Angiospermae 116, 169
Angophyllites 157
Annularia 85; 86 p. 38; 187; 190; 191
A. micronata 86 p. 38
A. sphenophylloides 86 p. 38
A. spinulosa 85; 86 p. 38
Antevsia 133 p. 68
Archaeanthus 172
A. linnenbergeri 172 p. 88
Archaeocalamitaceae 81
Archaeocalamites 81; 83 p. 36; 85;
187
A. esnostensis 83 p. 36
A. radiatus 83 p. 36
Archaeocycas 148, 149
A. whitei 148 p. 77; 149
Archaeofructus 169; 173 p. 88; 195
A. sinensis 173 p. 88
Archaeopteridaceae 108
Archaeopteridales 108
Archaeopteridophyta 23; 91; 107–
110
Archaeopteridopsida 108
Archaeopteris 91 p. 52; 107–111;
185; 186
A. cf. jacksonii 110 p. 53
A. fimbriata 109 p. 52
A. halliana 109 p. 52; 110 p. 53
A. mackiei 39 p. 13; 40
A. roemeriana 109 p. 52
Archaeosperma 115; 122; 186
A. arnoldii 115 p. 57
Arecaceae 181
Arecales 181
Arthropitys 84
Arthroxyton 84
Artisia 155; 156; 156 p. 79; 157; 187;
188
Aspidiaria 36 p. 12; 37
Aspidium 92 p. 42
Asterocarpus 97
A. sternbergii 97
Asterophyllites 85; 86 p. 38
A. longifolius 86 p. 38
Asterotheca 96; 97; 187
A. damesii 96 p. 44
Asterothecaceae 96
Asteroxylaceae 40
Asteroxylales 40
Asteroxylon 30; 39 p. 13; 40; 184
A. Amckiei 39 p. 13; 40
Astromyelon 84 p. 37; 85
Atasudendron 185
Aulacotheca 121 p. 60
Baiera 141
B. spectabilis 141 p. 73
Baieroxylon 139
Beania 148 p. 77

- Bennettitaceae 150
 Bennettitales 150; 174
 Bennettitopsida 147, 149
 Bergeria 36 p. 12; 37
 Betula 177
 B. alba 177
 B. nana 176 p. 89
 B. prisca 176 p. 89
 Betulaceae 177
 Betulales 177
 Bjuvia 146
 B. simplex 146 p. 75
 Bornia 70
 Bowmanites 73, 74, 187
 B. aquensis 74 p. 31
 B. cambrensis 73; 74 p. 31
 B. dawsonii 74 p. 31
 B. trisporangiatum 74 p. 31

 Calamariophyllum 80
 Calamitaceae 82, 86IO 88
 Calamitales 81; 84 p. 37
 Calamitea 84
 C. striata 84 p. 37
 Calamites 82, 84, 85, 187
 C. carinatus 84 p. 37
 C. pseudobambusia 82
 C. radiatus 82
 C. roemeri 85
 C. undulatus 84 p. 37
 Calamophyllites 82
 Calamophyton 69
 Calamopityaceae 122
 Calamopityales 121, 122
 Calamopitys 121
 C. foersteri 121 p. 61
 Calamospora 80, 87, 89
 C. laevigata 81 p. 35
 Calamostachys 80, 85, 87, 88, 187,
 191
 C. binneyana 88 p. 39
 C. germanica 88 p. 39
 C. magnae-crucis 88 p. 39
 C. typica 87
 Calathospermum 119
 Callipterianthus 120 p. 60; 121
 Callipteris 132; 133 p. 68
 C. zeilleri 133 p. 68
 Callistophytales 121
 Callistophyton 121
 Callixylon 110, 111, 185, 186
 C. newberryi 111 p. 53
 Callospermarion 113 p. 54; 119
 C. pusillum 113 p. 54
 Cappasporites 53
 Cardiolepis 119
 Cardiopteridium 126
 C. spetsbergense 126; 128 p. 65
 Caytonanthus 121 p. 60; 134 p. 69
 C. arberii 134 p. 69
 Caytonia 119, 134
 C. seawardii 134 p. 69
 Caytoniaceae 134
 Caytoniales 134
 Chaloneria 65
 C. cormosa 65; 66 p. 27
 Chaloneriaceae 65
 Cinnamomum 175
 C. lanceolatum 176 p. 89
 C. polymorphum 176 p. 89
 C. zeylanicum 175
 Cladophlebis 91; 102 p. 48; 103,
 196, 197
 C. williamsonii 102 p. 48
 Cladoxylon 69
 Clathraria 58; 59
 Clathropteris 100, 101, 195, 196
 C. meniscioides 101 p. 47
 C. obovata 101 p. 47
 Clavatipollenites 173 p. 83
 Coniopteris 104; 196; 197
 C. bella 104 p. 50
 C. hymenophylloides 104 p. 50
 C. murrayna 104 p. 50
 Cooksonia 26, 28, 186
 C. caledonica 28 p. 6
 C. crassiparietilis 28 p. 6
 C. hemisphaerica 28 p. 6
 C. pertoni 26; 28 p. 6
 Cooksoniaceae 26
 Cordaitaceae 155
 Cordaitales 155
 Cordaitanthus 156 p. 79; 157
 C. communis 157
 C. concinnus 156 p. 79
 Cordaites 155; 156 p. 79; 190, 192
 C. mansfieldii 156 p. 79
 C. serpens 156 p. 79

- Cordaitina 156
 C. rotata 156 p. 79
 Cordaitopsida 154, 155
 Corypha 181
 C. minor 181
 Crossotheca 126; 127 p. 64
 Crucicalamites 82
 Cupressales 164
 Cupressus 164
 C. disticha 164
 Cyathea 92 p. 42
 Cycadaceae 148
 Cycadales 148
 Cycadocarpidium 164
 Cycadophyta 117, 141, 145–148, 150,
 152, 194
 Cycadopsida 147
 Cycas 145
 Cyclopteris 108
 C. angustifolia 136
 C. hibernica 108
 Cystosporites 53; 57
 Czekanowskia 143 p. 74; 196
 C. microphylla 143 p. 74
 C. rigida 143
 Czekanowskiaceae 143
 Czekanowskiales 143
- Dadoxylon** 111
 D. trifilievii 111
 Diaphorodendraceae 50
 Diaphorodendron 50; 51; 52 p. 19;
 53; 60 p. 23; 187
 D. scleroticum 52 p. 19
 D. vasculare 52 p. 19
 Dicksoniaceae 104
 Dicksoniales 104
 Dicotyledones 175
 Dictyophyllum 100, 101, 194, 197
 D. exile 101 p. 47
 D. rugosum 100; 101 p. 47
 Dictyopteris 129
 D. brongniartii 129
 Diplocalamites 82
 Dipteridaceae 100
 Drepanophycaceae 40
 Drepanophycales 40
 Drepanophycus 40, 184
 D. gaspianus 41 p. 14
- D. spinaeformis 41 p. 14
- Echinostachys 78
 Eleutherophyllopsida 38, 44
 Eleutherophyllaceae 44
 Eleutherophyllales 44
 Eleutherophyllum 44
 E. mirabilis 44
 Encephalartos 146
 E. princeps 146 p. 75
 Endosporites 66 p. 27
 Equisetaceae 76
 Equisetales 76
 Equisetinostachys 77; 78 p. 33
 E. grandis 77; 78 p. 33
 Equisetophyta 23, 68, 69, 186, 196
 Equisetopsida 69; 75; 76; 78–81; 83;
 84; 86; 88; 196
 Equisetina 77
 Equisetites 44
 E. mirabilis 44
 Equisetum 68; 75; 76 p. 32; 195,
 196
 E. arvense 76 p. 32
 Equus 76
 Europhyllites 157
 Eusigillaria 58, 59
 Eu-Zosterophyllum 30
- Fagaceae 178
 Fagales 178
 Feraxotheca 121
 F. culcitus 120 p. 60
 Filicites 126
 F. elegans 126
 F. heterophyllus 129
 F. meniscioides 100
 F. pennaeformis 105
 Flabellaria 155
 F. borassifolia 155
 Flemingitaceae 53
 Flemingites 53; 54 p. 20; 60 p. 23;
 187
 F. gracilis 53
 F. scottii 54 p. 20
- Gangamopteris 135 p. 70; 136, 192
 Genomosperma 113
 G. kidstoni 113 p. 54

- Gigantopteris 190
 Ginkgo 137–139, 196
 G. biloba 137; 138 p. 71; 139
 G. digitata 138 p. 71
 G. sibirica 138 p. 71
 G. yimaensis 138 p. 71
 Ginkgoaceae 139
 Ginkgoales 138; 139
 Ginkgophyta 117, 137, 138, 140, 142;
 143, 196
 Ginkgopsida 139
 Ginkgoxylon 139
 Glossopteridae 122
 Glossopteridales 122, 135
 Glossopteris 135 p. 70; 192
 G. browniana 135
 Gnetophyta 117, 174
 Gosslingia 25, 30, 32
 G. breconensis 32 p. 9
 G. cordiformis 32 p. 9
 Granisporites 53
 Gymnospermae 116, 117
- Hamamelidales** 179
 Heterangium 124
 Hexaphyllum 48
 Huttonia 80
 H. spicata 80; 81 p. 35
 Huttoniales 80
 Huttoniaceae 80
 Hyenia 69
 Hyeniopsida 69
 Hymenophyllum 92 p. 42
- Idanothekion** 119
 I. callistophytoides 120 p. 60
 Iridopteris 69
 Isoëtaceae 45
 Isoëtales 45
 Isoëtes 45, 46
 I. lacustris 46 p. 17
 Isoëtopsida 38, 45, 52; 54 p. 20; 56 p. 21;
 58, 60–62, 64, 66
- Karkenienia** 140
 K. incurva 140 p. 72
 Karkeniaceae 140
 Knorria 36 p. 12; 37
- Lagenicula** 55
 Lagenioisporites 55
 Lagenospermum 119
 Lagenostoma 119
 Lauraceae 175
 Laurales 175
 Lepidocarpaceae 55, 60
 Lepidocarpon 56 p. 21; 57; 60 p.
 23; 187
 L. palmerensis 56 p. 21
 L. westphalicum 56 p. 21
 L. wildianum 57
 Lepidodendraceae 48, 55, 60
 Lepidodendrales 36, 48, 60, 61
 Lepidodendron 36; 48; 49 p. 18; 51;
 59; 60 p. 23; 187; 190
 L. aculeatum 49 p. 18
 L. dichotomum 48
 L. hickii 49 p. 18
 L. laricinum 55
 L. vasculare 50
 Lepidoflojos 55; 56 p. 21; 57; 60
 p. 23; 187
 L. kansanus 56 p. 21
 L. scotticus 56 p. 21
 Lepidophylloides 48
 Lepidopteris 132
 Lepidostrobophyllum 49
 Lepidostrobus 49, 50; 60 p. 23; 187,
 191
 L. lycopodites 49 p. 18
 L. obovatus 49 p. 18
 L. ornatus 50
 Lepidozamia 146
 L. peroffskiana 146 p. 75
 Leptostrobus 143 p. 74
 L. cancer 143 p. 74
 Liliidites 173 p. 88
 Liliopsida 175, 180
 Lilium 180
 Linopteris 91; 129; 131 p. 67; 197
 L. cf. oblique 131 p. 67
 Lycopodiaceae 38
 Lycopodiales 38
 Lycopodiophyta 23, 25, 34–37, 44,
 186, 189
 Lycopodiopsida 34; 38; 41–43
 Lycopodites 55
 Lycopodium 34, 38

- L. annotinum* 39 p. 13
L. clavatum 38
L. selago 47
Lycospora 50; 55; 62 p. 25; 63
L. pusilla 54 p. 20
 Lyginopteridaceae 124
 Lyginopteridales 121, 124
 Lyginopteridophyta 91, 93, 117–121,
 123, 125, 127, 128, 130, 131,
 133–135, 174, 189
 Lyginopteridopsida 38, 122, 138
Lyginopteris 118
L. oldhamia 121 p. 61
 Lygodiaceae 103
Lygodium 103
L. asiaticum 103 p. 49
L. coloradense 103 p. 49
L. palmatum 103 p. 49
Lyrasperma 113 p. 54
L. scotica 113 p. 54

Macrozamia 146
M. spiralis 146 p. 75
Magnolia 170, 175
 Magnoliidae 180
 Magnoliophyta 169–172, 174, 176,
 181, 195, 196
 Magnoliopsida 175; 176; 180
 Marattiales 96
 Marattiopsida 94, 96, 98
Mariopteris 91
Mazocarpon 58; 59
M. shorenses 59 p. 22
 Medullosaceae 126
 Medullosales 118, 126
Melissiotheca 120 p. 60
M. longiana 120 p. 60
Mesocalamites 82, 85, 187, 191
M. hesperius 83 p. 36
Metasequoia 166
M. disticha 166
M. glyptostroboides 165 p. 85
 Monocotyledones 175, 180
Moskvostrobus 62
M. mirabile 62 p. 25

Neuropteris 91; 129; 130 p. 66; 187,
 190
N. conferta 132

N. gigantea 130 p. 66
N. heterophylla 130 p. 66
Nilssonia 147; 148 p. 77; 194
N. brevis 147
N. compta 148 p. 77
Noeggerathia 94, 187
N. foliosa 94; 95 p. 43
 Noeggerathiaceae 94
Noeggerathiaestrobis 95
N. bohemica 95 p. 43
 Noeggerathiales 94
 Noeggerathiopsida 94, 95

Obandotheca 121
O. laminensis 120 p. 60
Ophioglossum 103
O. scandens 103
Oricilla 33
O. bilinearis 33 p. 10
 Osmundaceae 102
 Osmundales 102
Ottokaria 119

Pachytesta 128 p. 65; 130 p. 66
P. incrassata 128
Palaeostachya 80, 85, 87, 88
P. andrewsii 88 p. 39
P. decacnema 88 p. 39
P. vera 88 p. 39
 Palmales 181
Paracalathiops 120 p. 60; 121
P. stachei 120 p. 60
Parasporothesa 121
P. leismanii 120 p. 60
Paralycopodites 53; 54 p. 20; 55; 60
 p. 23; 187
P. brevifolius 54 p. 20
P. minutissimus 55
Parasporothesa 120 p. 60
Pecopteris 91, 97, 105; 106 p. 51;
 187, 190
P. cf. monyi 106 p. 51
P. integra 106 p. 51
P. murrayna 105
P. robustissima 106 p. 51
P. pennaeformis 106 p. 51
P. whitbiensis 102
 Peltaspermales 132
 Peltaspermales 132

- Peltaspermum* 119, 132, 133
P. incisum 133 p. 68
P. rotula 132
 Pentoxylopsida 147
Phyllothea 78, 79, 121
P. australis 79
P. equisetitoides 78 p. 33
P. etheridgei 78 p. 33
Physematopitys 139
Phyta 15
Pinophyta 117, 154, 156, 159, 160,
 162–164; 166, 196
Pinopsida 154; 158
Pinus 154
 Platanaceae 179
Platanus 179
P. aceroides 177 p. 89
P. orientalis 179
Platy-Zosterophyllum 30
Pleuromeia 63, 64, 193
P. rossica 64 p. 26
P. sternbergii 64 p. 26
 Pleuromeiaceae 63
 Pleuromeiales 63
 Podozamites 164; 196
P. mucronatus 164 p. 84
P. toretziensis 164 p. 84
P. trichocladus 164 p. 84
 Polypodiaceae 99
 Polypodiales 99
 Polypodiophyta 23, 90–92, 94, 102,
 103, 106, 185, 186, 196
 Polypodiopsida 94, 99, 101–104,
 106
Polypodium 90, 99
P. vulgare 99 p. 46
Polystichum 92 p. 42
 Pothocites 82
Potonia 120, 121
P. illinoense 120 p. 60
Pre-Afropollis 173 p. 88
Protocalamostachys 82
Protoginkgoxylon 139
Protohyenia 69
 Protolepidodendraceae 42
 Protolepidodendrales 42, 185
Protolepidodendron 42, 43, 185, 186
P. scharianum 42; 43 p. 15
 Protopteridopsida 93
Psarolithis 97
P. helmintholithus 97
Psaronius 97; 98 p. 45; 187
P. infarctus 98 p. 45
Pseudobornia 70, 71, 186
P. ursina 70; 71 p. 29
 Pseudoborniaceae 70
 Pseudoborniales 70
 Psilophytaceae 29
 Psilophytales 29
 Psilophyton 29, 32
P. breconensis 32
P. robustius 29
 Pteridospermophyta 118
Pterophyllum 150 p. 78; 194, 197
P. longifolium 150
P. thomasi 150 p. 78
Ptilophyllum 150 p. 78; 150, 194,
 197
P. acutifolium 150
P. hirsutum 150 p. 78
P. pecten 150 p. 78

Quercus 178
Q. furuhjelmii 177 p. 89
Q. pseudocastanea 177 p. 89
Q. robur 178

Ramonicarya 172
R. nevoi 172 p. 88
 Rhachiphyllum 132
 Rhipidopsis 141, 142, 191
R. ginkgoides 141; 142 p. 73
Rhodea 124
R. stachei 124
Rhodeopteridium 123 p. 62; 124,
 125
R. moravicum 123 p. 62
Rhynia 24–27, 186
R. gwynne-vaughanii 26; 27 p. 5
R. major 27 p. 5
 Rhyniaceae 26
 Rhyniales 25, 26, 37
 Rhyniophyta 23–25, 37, 93, 184,
 186
 Rhyniopsida 25; 27–29
Rufioria 158; 159 p. 80; 191; 192
R. brevifolia 159 p. 80
R. typica 158

- Sabal 181
S. etonia 181 p. 90
S. major 181 p. 90
S. palmetto 181 p. 90
Sagenopteris 134 p. 69
Samaropsis 156 p. 79
 Sapindales 178
Schizaea 92 p. 42
 Schizaeales 103
Schizoneura 78; 79; 192
S. gondwanensis 79 p. 34
S. manchuriensis 79 p. 34
S. paradoxa 78; 79 p. 34
 Schizoneuraceae 6; 78
Schopfiangium 120 p. 60
S. varijugatus 120 p. 60
Schuetzia 120 p. 60
S. anomala 120 p. 60
 Scoleopteris 97
 Scutum 135 p. 70
S. sahnii 135 p. 70
 Scytophyllum 132
Selaginella 46 p. 17; 47
S. cf. gutbieri 46 p. 17
S. gutbieri 46 p. 17
S. kraussiana 46 p. 17
 Selaginellaceae 47
 Selaginellales 47
 Selago 47
Sequoia 165–167
S. disticha 165
S. sempervirens 166 p. 85; 168
Sequoiadendron 161
S. giganteum 161
Sigillaria 58 p. 22; 59; 60 p. 23; 187
S. approximata 58 p. 22
S. elegans 58 p. 22
S. ichthyolepis 58 p. 22
S. rugosa 58 p. 22
S. scutellata 59
S. sternbergii 63
 Sigillariostroboaceae 58, 59
Sigillariostrobus 58 p. 22; 59; 60 p. 23; 187
S. rhombibracteatus 58 p. 22
 Simplotheca 121
S. silesiaca 120 p. 60
 Sparsistomites 157
 Spermatophyta 112–115
Spermopteris 148
S. coriacea 148 p. 77
Sphenobaiera 141; 142 p. 73; 196
 Sphenophyllaceae 71
 Sphenophyllales 70, 71
 Sphenophyllites 71
S. emarginatus 71
 Sphenophylloids 69–72, 74, 80
 Sphenophyllostachys 73
Sphenophyllum 71–73, 186, 187, 190–192
S. maius 72 p. 30
S. speciosum 72 p. 30
S. thonii 72 p. 30
Spermopteris 126, 127, 187
S. adiantoides 127 p. 64
S. folialata 127 p. 64
Spinatus 173 p. 88
 Sporophyta 22
Sternbergia 157
S. transversa 157
Stigmara 19, 49, 51, 61, 187
S. ficoides 61 p. 24
S. stellata 61 p. 24
 Stigmariopsis 59
 Stylocalamites 82
 Sublagenicula 62
 Subsiggillaria 58; 59
Suvundukia 72, 75
S. aciculata 72 p. 30; 75
Synchysidendron 51–53; 60 p. 23
S. dicentricum 52 p. 19
S. resinosum 51; 52 p. 19
Taeniopteris 148, 150, 152, 153
T. coriacea 148
T. vittata 152
 Takhtajanodoxales 65
 Taxodiaceae 164
Taxodium 164; 166
T. distichum 165 p. 85
T. sempervirens 167
Taxus 164
Tchernovia 77
 Tchernoviaceae 6, 77
 Telangiopsis 121, 124, 125
T. arkansanum 124
T. bifidum 125 p. 63
T. nonnae 125 p. 63

- Telangium 124; 125
T. scotti 125 p. 63
Telomophyta 16
Thallophyta 16
Todites 103
Toretzia 141
T. angustifolia 140 p. 72; 141
Toretziaceae 6, 141
Trigonocarpaceae 126
Trigonocarpus 129; 130
Trimerophyton 25, 29, 184
T. robustus 29 p. 7
Tuberculisporites 59
T. mammilarius 59 p. 21
- Ulmaceae 180
Ulmus 176, 180
U. drepanodonta 176 p. 89
U. glabra 180
Urticales 180
- Valvisporites 65
Variolaria 61
V. ficoides 61
Viatcheslavia 63, 64
V. vorcutensis 63; 65 p. 26
Vitreisporites 134
V. pallidus 134
Vittaephyllum 132
Vojnovskya 157, 159
V. paradoxa 157; 159 p. 80
Vojnovskyaceae 157
Volkmannia 87
V. elongata 87
- Voltzia 162, 163
V. brevifolia 162
V. fraasii 163 p. 83
V. windscheimensis 163 p. 83
Voltziaceae 162
Voltziales 161
- Walchia 161, 162, 190
W. hypnoides 162 p. 82
W. laxifolia 162 p. 82
W. piniformis 161; 162 p. 82
Walchiaceae 161
Weichselia 196
- Zamia 146, 152, 164
Z. gigas 152
Z. poeppigiana 146 p. 75
Zamites 150–152, 164, 194; 197
Z. distans 164
Z. quiniæ 151 p. 78
Zimmermannitheca 120; 121
Z. cupulaeformis 120 p. 60
Zosterophyllales 30
Zosterophyllaceae 30
Zosterophyllophyta 25
Zosterophyllopsida 25, 30–33
Zosterophyllum 30, 31
Z. australianum 31 p. 8
Z. divaricatum 31 p. 8
Z. myretonianum 30
Z. llanoveranum 31 p. 8
Z. rhenanum 31 p. 8

Указатель терминов

- Актиностела 19 р. 3
Анастомоза 136
Аннулюс 92
Аппендикс 35
Артростела 19 р. 3; 20
Атактостела 19 р. 3; 20
Ауксибласт 139
Аэренхима 34
- Брактея 68 р. 28; 69
Брахибласт 139
Борозда 114
- Вайя 90
— многоперистая 90
Ветвление дихотомическое 24
— моноподиальное 24
— трихотомическое 24
- Гапlostела 19
Гинецей 181
Гипокотиль 112
- Диктиостела 19 р. 3
Диск 132
Древесина вторичная 36
- Жилкование камптодромное 178
— краспедодромное 178
— пальчатое 175
— перисто-дугонервное 135
- Завязь 170 р. 86; 171
Зерно пыльцевое 112; 113 р. 55
- Индузий 100
Интегумент 53; 112; 113 р. 54; 55
— внешний 112; 113; р. 54
— внутренний 128
- Капсула 119
- Киль 34; 35 р. 11
— верхний 34
— нижний 34
Кладосперм 119; 118 р. 59
Клетка замыкающая 17
Кора спаргановая 121
Корень 16
Край перышка анадромный 131
— катадромный 131
Ксилема 18
— мезархная 18
— экзархная 18; 25
— эндархная 18
Купула 112; 119 р. 54
— многосеменная 119
— односеменная 119
Курватура 30
Кутикула 8, 17
- Лamina боковая 53
Лигнификация 147
Лигула 35 р. 11
Лист 16
Лист настоящий 34
- Мегаспора 23, 53
— абортивная 53
— фертильная 53
Междоузлие 68
Мерикарпий 178
Меристема 20
Мешок воздушный 114 р. 56
Микропиле 112; 113 р. 54; р. 55
Микроспора 23
Микроспороклад 121
Микроспорофилл 119
Миоспора 22
Моносперм 118
Мутовка 66
- Нуцеллус 112; 113 р. 54; 55

- Оплодотворение двойное 171
 р. 87
 Орешек 172 р. 88
 Ось 24
 — трифуркирующая 29
- Папилла 164
 Парихна 34; 35 р. 11
 Пельтоид 77; 132 р. 68
 Перо 90
 Перишко 90
 — алетоптероидное 91 р. 41
 — интеркалирующее 132
 — невроптероидное 91 р. 41
 — лекоптероидное 90; 91 р. 41
 — сфеноптероидное 90; 91 р. 41
 Пестик 170 р. 86; 171
 Петрификация 9, 20
 Плектостела 19 р. 3
 Плод 172
 Плюска 179
 Подушка листовая 34
 Поле перекреста 111
 Полисперм 118; 155
 Полюс проксимальный 22
 Пора в экзине 114 р. 56
 Пора трахеид араукариоидная 160
 р. 80
 — сосновая 160 р. 80
 Предпыльца 114
 Прорыв листовой 19
 Протостела 18; 19 р. 3
 Пучок проводящий диархный 73
 — триархный 73
 Пыльца квазисаккатная 112; 113
 р. 55; 160
 — поликольчатая 171
 Пыльцевход 112
- Размножение вегетативное 22
 — генеративное 22
 Растение гетероспоровое 23
 — гетерофильное 162
 — гомоспоровое 23
 — двудомное 139
 — изоспоровое 23
 — макрофильное 91
 — микрофильное 34
 Рахис 90
- Ризом 26
 Ризофор 35
 Рубец тетрадный 22
 — однолучевой 22
 — трехлучевой 22
 Рубец листовой 34; 35 р. 11
 Рубчик листовой 34; 35 р. 11
 Рыльце 170 р. 86; 171
- Саго 145
 Сальпинкс 113 р. 54; 115
 Саркотеста 129
 Семя 112
 Семязачаток 112
 — инвертированный 140
 — ортотропный 119
 — платиспермический 157
 — радиоспермический 128
 Симподий 111
 Синангий 92
 Сифоностела 19 р. 3
 — амфифлоидная 19 р. 3
 — эктофлоидная 19 р. 3
 Склеротеста 113 р. 54; 129
 Сорус 92 р. 42
 Сосуд 18
 Спора 22
 Спорангий 24
 — лептоспорангиатный 93
 — эвспорангиатный 93
 Спорангиофор 68; 69 р. 28
 — пельтатный 75
 Спорофилл 35
 Стебель 16
 Стела 18; 19 р. 3
 Стигмария 35
 Столбик 170 р. 86; 171
 Стомий 92
 Сторона листа абаксиальная 73
 — адаксиальная 35
 — акропетальная 108
 Стробил 24, 35
 — биспорангиатный 53
 — моноспорангиатный 53
- Теория стелярная 20
 Тетрада 22; 23 р. 4
 Тилип 193
 Тип стебля маноксилический 36

- пикноксилический 137
- Ткань 17
 - механическая 20
 - образовательная 20
 - основная 20
 - покровная 17
 - проводящая 18
- Торус 111
- Транспирация 17
- Трахеида 18
- Трихома 143
- Трубка ситовидная 172
- Тычинка 170

- Узел 68
- Устье 17 р. 1
 - амфициклическое 165, 167
 - гаплохейльное 147 р. 76
 - моноциклическое 165
 - синдетохейльное 147 р. 76; 149

- Фертилигер 119 р. 59
- Филлосперм 119 р. 59
- Фитолейма 8
- Флора 183
- Флоэма 18
- Фотосинтез 16

- Ход смоляной 160 р. 80; 161

- Цветок 170 р. 86; 171
 - пятичленный 175

- Эвстела 19 р. 3
- Экзина 24
- Экотон 183
- Элатера 76 р. 32; 77
- Эмергенец 24
- Эндемик 190
- Эндосперм 112, 172
- Эпифит 90

Учебное издание

ЮРИНА АЛЕФТИНА ЛЬВОВНА,
ОРЛОВА ОЛЬГА АЛЕКСАНДРОВНА,
РОСТОВЦЕВА ЮЛИЯ ИГОРЕВНА

ПАЛЕОБОТАНИКА.
ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

Зав. редакцией *Г.С. Савельева*

Редактор *Г.С. Савельева*

Художественный редактор *Ю.М. Добрянская*

Переплет художника *В.А. Чернецова*

Технический редактор *З.С. Кондрашова*

Корректор *Г.Л. Семенова*

Верстка *Л.В. Тарасюк*

Подписано в печать 03.06.2010.
Формат 60 x 90 ¹/₁₆. Бумага офсетная № 1.
Гарнитура Таймс. Усл. печ. л. 14,0.
Уч.-изд. л. 11,75. Тираж 900 экз.
Заказ 1287. Изд. № 9068.

Ордена «Знак Почета»
Издательство Московского университета.
125009 Москва, Б. Никитская, 5/7.
Тел.: (495) 629-50-91. Факс: (495) 697-66-71.
(495) 939-33-23 (*отдел реализации*).

E-mail: secretary-msu-press@yandex.ru

Сайт Издательства МГУ: www.msu.ru/depts/MSUPubl2005

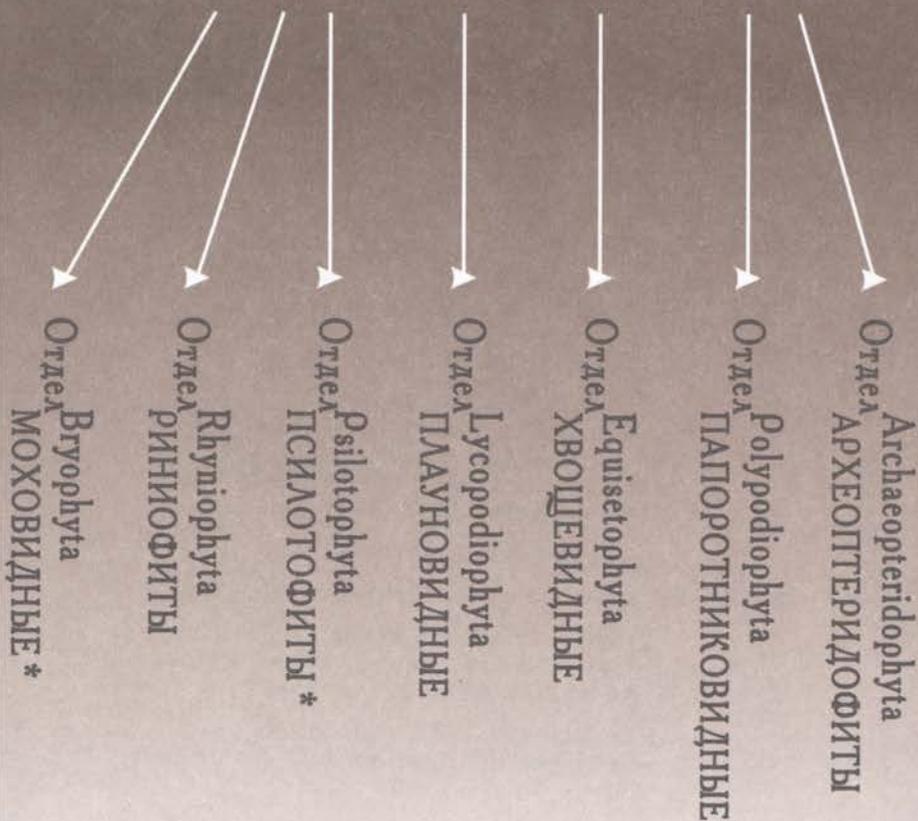
Адрес отдела реализации:
Москва, ул. Хохлова, 11 (Воробьевы горы, МГУ).
E-mail: izd-mgu@yandex.ru. Тел.: 939-33-23.

Отпечатано в ППП «Типография «Наука»
121099, Москва, Шубинский пер., 6

10-76858

Подцарство ВЫСШИЕ

Надотдел Sporophyta СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

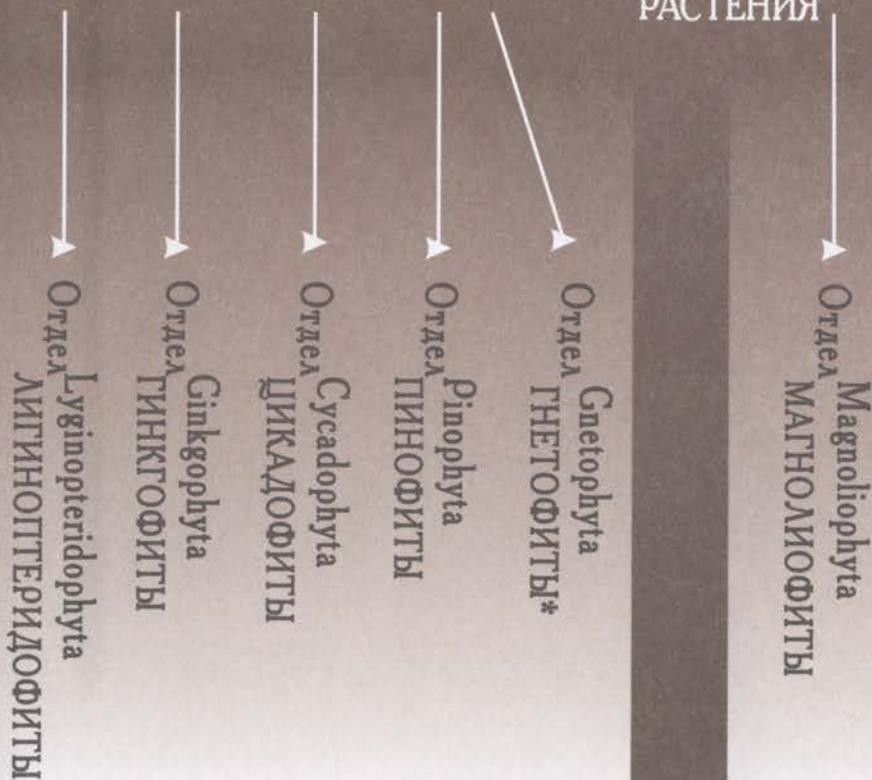


Telomorphyta РАСТЕНИЯ

Надотдел Spermatorphyta СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

Группа отделов Gymnospermae
ГОЛОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

Группа отделов Angiospermae
ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ
РАСТЕНИЯ



ISBN 978-5-211-05759-3



9 785211 057593