



Проф. Д. Е. КРИШТОФОВИЧ.

КУРС ПАЛЕОБОТАНИКИ

ГОРЬКОНЕФТЕГАЗДАТ • 1934

А. Н. КРИШТОФОВИЧ

ПРОФЕССОР ЛЕНИНГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА ИМ. А. С. БУБНОВА

56:58(071.1)
К 82

56:57

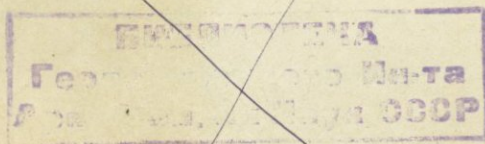
КУРС ПАЛЕОБОТАНИКИ

2-е дополненное издание

Рекомендовано в качестве учебника для
вузов Главным управлением учебными
заведениями НКТП СССР и для
университетов Наркомпросом РСФСР

049 640

1378 8/11/1



ОНИ · НКТП · СССР · 1934
ГОСУДАРСТВЕННОЕ НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЕ
ГОРНО-ГЕОЛОГО-НЕФТЯНОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛЕНИНГРАД · МОСКВА · ГРОЗНЫЙ · НОВОСИБИРСК

«Курс палеоботаники» проф. Африкана Николаевича Криштофовича является вторым изданием, дополненным краткими основами морфологии и анатомии растений. В основной и стратиграфической частях курса сделаны многие исправления и дополнения в соответствии с новейшими данными в области палеоботаники. Увеличено также количество рисунков.

В первой части дано общее введение в курс. Во второй части излагаются основы морфологии и анатомии растений, как введение в общий курс палеоботаники. В третьей части в систематическом порядке описаны растения, населявшие земной шар в геологическом прошлом. В четвертой части дается понятие о возможных путях возникновения жизни на земле и историческом процессе развития растительного мира.

Книга является учебником для вузов и вузов. Кроме того она может служить справочником по стратиграфии континентальных, особенно угленосных отложений.

ГЛАВНЕЙШИЕ ОПЕЧАТКИ

Стр.	Строка	Напечатано	Должно быть	По вине
17	12 снизу	уоль	уголь	Корректора
69	Подпись к рис. 45	<i>Illicium</i>	<i>Illicium</i>	"
99	22 сверху	двусеменодольных	односсеменодольных	Автора
102	2 "	СИСТЕМА	СИСТЕМАТИКА	Типографии
130	Подпись к рис. 109	<i>Psilophyxton</i>	<i>Psilophyton</i>	"
154	Подпись к рис. 143	<i>Howardii</i>	<i>Sewardii</i>	Автора
204	3 снизу	<i>Nathoratiana</i>	<i>Nathorstiana</i>	Корректора
249	Подпись к рис. 261	<i>spathulitum</i>	<i>spathulatum</i>	"
281	6 сверху	Норвегии	Швеции	Автора
281	13 снизу	стелеобразными	стеблеобразными	Корректора
389	27 сверху	schisted de Nenat	schistes de Menat	Автора
395	11 снизу, левая колонка	Howardil	Sewardii	"
400	20 снизу, левая колонка	tunbidgenes	tunbridgense	"
401	23 снизу, правая колонка	borniculatus	corniculatus	Корректора
404	9 сверху, левая колонка	Ziumensis	iziumensis	Автора
404	30 сверху, левая колонка	cosnerta	conferta	Типографии
407	16 сверху, правая колонка	trianodra	triandra	Автора
410	23 снизу, левая колонка	Tumathaopteris	Thaumatopteris	"

ПРЕДИСЛОВИЕ КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ

Выпуская в свет второе издание, я, согласно пожеланию ГУУЗа, включаю в учебник краткие основы морфологии и анатомии растений, чтобы и преподаватель и учащиеся могли не прибегать к другому пособию для прохождения начатков этих отраслей ботаники. При этом я старался по возможности изложить их применительно к потребностям палеоботаники.

В основной систематической и частью стратиграфической частях курса сделаны многие исправления и дополнения в соответствии с успехами палеоботаники за период, протекший со времени написания первого издания. Дополнено число рисунков и исправлены некоторые досадные пропуски и опечатки.

Я выражаю свою глубокую благодарность товарищам палеонтологам, особенно Д. И. Дамперову, проф. В. Готану, проф. А. П. Ильинскому, проф. П. А. Никитину, проф. И. В. Новопокровскому, В. Д. Принаде, проф. А. Н. Рябинину и др., обратившим мое внимание на некоторые недочеты первого издания, которые благодаря этому я постарался исправить.

Проф. А. Криштофович

ПРЕДИСЛОВИЕ К ПЕРВОМУ ИЗДАНИЮ

Курс палеоботаники является одним из самых молодых в нашей высшей школе (и притом принятым далеко не во всех циклах, где он по существу необходим), и потому отсутствие до сих пор учебника палеоботаники на русском языке не может нас удивлять. Настоящее издание должно восполнить этот пробел, тяжелый особенно для студентов, которым приходится или довольствоваться своими записками или удовлетворяться несколькими имеющимися на русском языке научно-популярными книгами по палеоботанике, не дающими однако всего необходимого материала.

Предназначая свою книгу для студентов высших учебных заведений и специалистов, имеющих достаточную подготовку по общей биологии, я не мог останавливаться на основных принципах диалектического развития органического мира вообще. Но нельзя не отметить, что палеоботаника, на ряду с палеозоологией, является одной из самых острых шагов в борьбе за диалектически-материалистическое мировоззрение. Именно палеоботаника дает нам незаменимый материал, иллюстрирующий диалектическое развитие природы, взамен той картины постепен-

ной односторонней эволюции, которая рисовалась представителям других школ.

Нет надобности повторять, что резкое различие ископаемых растительных комплексов из последовательных геологических систем еще раз утверждает самый принцип органического развития как в отношении систематических групп, так и в отношении отдельных флор. Отмечавшееся ранее многими авторами отсутствие непосредственной связи между растительными формами отдельных периодов было блестящим образом заполнено как раз достижениями палеоботаники, открытием, сделавшим эпоху, групп псилофитов, папоротникообразных семенных, беннеттитов и кейтоний. Этим был утвержден безусловно принцип эволюции вообще, но эти же открытия ясно показали, что в развитии растений не было места постепенной эволюции к достижению одной определенной цели, хотя бы и не понимая этого энтелехически. Наоборот, даже учитывая эти важные группы вымерших растений, мы видим, что в области растительного мира развитие состояло в нарастании признаков («количество») через непрерывное развитие. Но это нарастание в результате приводило к появлению новых форм («качество»), уже не укладывающихся в прежние систематические рамки и потому являющихся систематически «новыми». Вместо представления о постепенной цепи эволюции в отношении одного признака или даже группы их параллельно, палеоботаника разворачивает перед нами картину, как у различных филогенетических групп происходило развитие одних и тех же признаков и как, с другой стороны, в пределах одной и той же группы одни признаки оставались консервативными, другие испытывали быстрое изменение (беннеттиты).

Палеоботаника резко отвергла устаревшее представление о примитивных группах, показав, с одной стороны, что уже в девонском периоде, еще до развития папоротников, существовала группа растений, подходившая под понятие «папоротникообразных семенных», что кажущиеся примитивными по своей организации мхи и диатомовые водоросли являются несомненно продуктами довольно позднего развития в истории органического мира и тем еще раз нарушают идею непрерывной эволюции. Принцип перехода непрерывности в прерывность и количества в качество повсеместно утверждается палеоботаникой, и с этой точки зрения ее роль в создании идей диалектического развития неопределима. Выяснение геологической роли мхов в развитии растений было большой заслугой палеоботаники при разрушении прочно установившегося принципа чередования поколений, уже оставленного современной школой ботаников, но в истории науки сыгравшего свою роль, сначала революционную, после — реакционную. Того же мы можем ожидать от палеоботаники и в отношении учения о клетке. Ретроспективное представление хода развития растений естественно приводит нас к моменту доклеточной фазы органического жизни, а следовательно и к выводу, что клетка не является необходимым атрибутом, в котором наука конца XIX в. видела палладиум всей биологии. Как мы знаем, цитологические исследования также говорят нам о том, что клеточное учение давно вступило в критический фазис и в настоящее время уже не является прогрессивным двигателем в биологии и учении об эволюции.

Как видно, даже в настоящем своем состоянии, по существу еще в стадии юности, палеоботаника уже сыграла громадную роль в биологии,

и тем больших результатов мы вправе ожидать от нее в будущем при разработке ее проблем во всеоружии современной техники. Но этими строками мы и ограничимся, так как другая сторона роли палеоботаники, применение ее в исторической геологии и стратиграфии, а также непосредственно при разведке и разработке месторождений полезных ископаемых, достаточно выяснены во вводной части книги.

Выпуская этот курс, предназначенный для студентов высших учебных заведений, я изложил его с соответственными дополнениями, используя новейшую литературу, в том виде, в каком он читался мною последовательно в Одесском университете (1911 — 1914 гг.), во Владивостокском политехническом институте и в Дальневосточном университете (1922 — 1924 гг.), а затем в Ленинградских горном институте и университете (с 1924 г.).

Преподавая данный курс студентам геологам и разведчикам, я по необходимости сообщал ему несколько более сильный геологический, чем ботанический уклон, более подробно останавливаясь, после описания той или иной группы растений, на ее стратиграфической и региональной характеристике, чем на ее морфологических признаках и филогенетических особенностях. К сожалению, в программе наших учебных заведений курсу палеоботаники для геологов не предшествует хотя бы краткий курс общей ботаники, а незначительное число часов, отведенное на палеоботанику, не позволяет предпосылать этому курсу хотя бы несколько часов ботанического введения. Некоторые основные ботанические понятия для связи с фактами, излагаемыми с точки зрения учения об ископаемых растениях, вводились мною в самый курс (обзор систем растительного мира, понятие о чередовании поколений, основные черты морфологии и анатомии растений и пр.), равно как давалась более или менее подробная характеристика рассматриваемой группы со включением ее современных представителей. Значительную часть этого чисто ботанического материала я не считал возможным вводить в издаваемый курс, полагая, что студент легко найдет эти сведения в любом учебнике ботаники из принятых в высшей школе. Ознакомление студента с основными положениями ботаники, если он не вынес свежих воспоминаний по этому предмету из курса средней школы, я считал абсолютно необходимым до того, как он приступит к слушанию лекций по палеоботанике. Студентам-биологам курс этот может быть рекомендован после прослушания ими основного курса ботаники.

В частности в настоящем курсе я опустил диагнозы при тех семействах покрытосеменных растений, которых я касаюсь. Не говоря уже о том, что эти описания, которые можно отыскать в любом учебнике ботаники, заняли бы много места в издаваемой книге в ущерб чисто палеонтологическому материалу, краткие формальные описания едва ли помогли бы студенту представить эти растения, если он никогда не видел их в лаборатории или в природе. Для того чтобы несколько уравновесить главу о покрытосеменных, почти опускаемую во многих учебниках палеонтологии растений, с остальными главами, я постарался снабдить и ее рядом изображений наиболее характерных ископаемых форм.

Вообще, что касается рисунков, то, чтобы удешевить издание, пришлось в значительной степени использовать, с любезного разрешения

проф. Н. Н. Яковлева, часть клише к его учебнику палеонтологии. Другие клише изготовлены по книгам Готана, Пиа, Гирмера и Циммермана и лишь немногие являются оригинальными.

Для лиц, которые хотели бы основательнее ознакомиться с предметом, я рекомендую ряд книг, с одной стороны, для ботанической подготовки к прохождению курса палеоботаники, с другой — для более углубленного прохождения самого предмета.

Для подготовки по ботанике, в числе других курсов, могут служить: Э. Страсбургер и др. Учебник ботаники для высших учебных заведений (любое издание, из новых).

Н. А. Буш. Общий курс ботаники. 1915.

В. Н. Любименко. Руководство по ботанике. 1923.

Н. И. Кузнецов. Введение в систематику цветковых. 1915.

И. П. Бородин. Анатомия растений.

Как пособия по курсу палеоботаники на русском языке можно указать следующие книги:

Н. Н. Яковлев. Курс палеонтологии. 3-е изд., Ленинград, 1926 (глава об ископаемых растениях).

В. Готан. Ископаемые растения. Изд. «Природа», Москва, 1914.

Д. Г. Скотт. Эволюция растительного мира. Под ред. Л. М. Кречетовича, изд. в Москве в 1914 г. изд. «Наука» и в 1927 г. ГИЗом; перевод В. И. Оскнера под ред. В. М. Арнольди, 1915.

Из учебников на иностранных языках, более кратких и популярных, можно указать:

M. C. Stopes. Ancient plants. London, Blackie & Son. 1910.

P. Bertrand. Conférences de paléobotanique. Paris, Librairie de l'enseignement technique, 1926.

Более полными и основательными руководствами являются:

H. Potonié—W. Gothan. Lehrbuch der Paleobotanik. Borntraeger, Berlin, 1920.

R. Zeiller. Eléments de paléobotanique. Paris, 1900.

Наконец как капитальные руководства, часто с массой деталей, хотя и не охватывающие всего предмета полностью, надо указать:

R. Hirmer. Handbuch der Paleobotanik. Bd. I, München, 1927 и Bd. II (в печати). (Самый новый и основательный курс, из двух томов).

D. H. Scott. Studies in fossilbotany. Vol. I & II. Прекрасный курс преимущественно палеозойских, частью мезозойских растений, анатомическо-морфологического направления.

Schenk. Handbuch der Paleophytologie. 1890. Уже сильно, особенно относительно палеозойских растений, устаревший курс, в свое время представлявший всю сумму сведений по палеоботанике. Довольно полное описание цветков покрытосеменных.

A. C. Seward. Fossil Plants. Vol. I, II, III, IV, 1898 — 1920. Наиболее основательный из новых, кроме позднейшего Гирмера, курс, посвященный преимущественно папоротникообразным и голосеменным, почти исчерпывающий материал.

Кроме этих более или менее полных курсов следует указать на некоторые книги, трактующие отдельные отделы палеоботаники:

Н. И. Кузнецов. Переход от тайнобрачных к явнобрачным. Юрьев 1914.

W. Zimmermann. Die Phylogenie der Pflanzen. Verlag von G. Fischer, Jena 1930.

D. H. Scott. Extinct plants and evolution. Cambridge, 1925. Освещение эволюции растений, вернее развития высших их групп в свете современных теорий.

J. Pia. Pflanzen als Gesteinsbildner. Borntraeger, Berlin, 1926. (Обстоятельное описание роли растений в образовании горных пород).

W. Deescke. Die Fossilisation. Borntraeger, Berlin, 1923. Тратат по вопросу об условиях и способах перехода организмов, в том числе и растений, в ископаемое состояние.

Новейшим руководством по палеоботанической методике в отношении полевых и лабораторных исследований является руководство, затрагивающее и методику изучения углей:

Р. Крейзель. Палеоботанические методы. Пер. с нем. В. М. Криштофович под ред. А. Н. Криштофовича, изд. Академии наук СССР. 1932.

Как ключ для определения ископаемых растений мезозоя по дихотомической системе может служить:

А. Н. Криштофович и В. Д. Принада. Определитель мезозойской флоры СССР. Горгеонефтеиздат. 1934.

Однако в основу сознательного прохождения курса палеоботаники я положил бы, при желании слушателя пройти этот предмет не только для экзамена, проработку студентом, после усвоения общих начал ботаники и первоначальных сведений по палеоботанике, какого-либо материала по ископаемым растениям с анатомической, морфологической, систематической или стратиграфической точки зрения.

Лишь такой подход даст возможность студенту, при будущих его шагах в области научной или прикладной геологии или разведочного дела, подходить к фактам палеофитологии столь же сознательно, как и к фактам палеозоологическим.

Проф. А. Криштофович

ВВЕДЕНИЕ

ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ ПАЛЕОБОТАНИКИ

Палеоботаника (иначе: палеофитология, фитопалеонтология или палеонтология растений) есть наука, изучающая растительный мир минувших геологических периодов с тех же точек зрения, с каких ботаника изучает современный растительный мир. Систематика, морфология, анатомия (или, правильнее, гистология), физиология и география ископаемых растений точно так же составляют предмет этих исследований, как те же отрасли заключаются в пределах ботаники в узком смысле. Расширенная в понятии времени ботаника вполне охватывает палеоботанику. Но в то же время, хотя общие задачи той и другой совершенно совпадают, методы и принципы исследования в них часто существенно разнятся благодаря самому характеру изучаемых объектов.

В то время как в отношении современных растений в систему исследования мы можем ввести непосредственно длительность наблюдения и эксперимент (наблюдение над развитием, размножением, изучение физиологии питания и пр.), в изучении ископаемого мира мы можем применить только повторяемость в замену длительности и наблюдение взамен эксперимента. Редкие случаи, когда возможен эксперимент над ископаемыми формами (развитие бактерий из носовой слизи мамонта, окрашивание клеточных частей и пр.), едва ли нарушают правило. Зато, в противовес короткому сроку возможного наблюдения человеком жизненных явлений растений, палеонтология открывает науке фазы развития растительной жизни, абсолютно недоступные непосредственному человеческому наблюдению благодаря резкому несоответствию длительности явлений развития растительной жизни (выработка новых семейств, родов и видов, процессы миграции и пр.) возрасту человеческой культуры и науки.

Философской задачей палеоботаники (и ботаники) является воссоздание истории растительного мира на земле (или в пространстве вообще) не только в отношении систематических групп, но и в отношении морфологических и анатомических форм непосредственно. Ее же задачей является содействовать решению вопроса о возникновении органической жизни вообще, так как именно растительные автотрофные организмы, способные строить органическое вещество из неорганической материи, могли быть первыми жителями земного шара или, что то же, той части вселенной, где действуют те же, что и у нас, законы физики и химии.

Палеоботаника учит нас о необычайной стойкости одних форм растительной жизни и большой пластичности, изменчивости других и дает незаменимый материал как для восстановления путей развития растений, так и для построения самих теорий развития органической жизни

и форм вообще. Достаточно указать на такие, недавно лишь установленные группы растений, как псилофиты, птеридоспермы, беннеттиты и кейтонии. Заполняя, с одной стороны, глубокие зияния в общем ходе развития, они в то же время подчеркивают резкие противоположности между основными родоначальными формами и результирующими группами растительного мира. Рассматривая развитие флор земного шара, мы опять-таки ясно подмечаем явление нарастания признаков («количество»), которое приводит в конце концов к формированию совершенно новых комплексов («качество»), которые уже более не укладываются в рамки старых категорий. Чередование мезофитных (и даже более влаголюбивых) и ксерофитных флор и возникновение на их почве новых, отчасти синтетических, а отчасти опять-таки диалектически различных комплексов самым ярким образом характеризует диалектическое развитие природы. Господствовавшие до последнего времени теории постепенного развития, выводившие растения из одноклетных водорослей, через мхи, папоротники и голосеменные, к современным формам, благодаря данным палеоботаники, установившей позднее происхождение ряда «примитивных» групп (диатомовые, мхи), сменяются построениями, в основе которых лежит опять-таки диалектическое развитие.

Явления голосеменности, покрытосеменности представляются нам теперь не какими-то окончательными фазами, к созданию которых привела вся предшествующая история развития растительного мира, а отдельными эпизодами, уже неоднократно проявлявшимися в ходе общей эволюции у различных групп. Палеоботаника главным образом сыграла роль в разрушении «незыблемой твердыни» ботанической системы Энглера в области зародышевых растений и замене ее попытками построения динамических систем (Галлир, Гаята). Блестящий опыт прошедших 25 лет, когда, со времени Венского конгресса 1905 г., палеоботаника успела занять принадлежащее ей место в ряду биологических дисциплин, показывает, что и в будущем одно из решающих слов в отношении филогении растений останется за нею.

Но она имеет и другие задачи, часто весьма практического свойства. В этом отношении она является настоящей «*ancilla geologiae*», геологии исторической и прикладной, и непосредственно горноразведочного дела.

Хотя расчленение осадочных образований земной коры на горизонты основано главным образом на встречающихся в них остатках животных, тем не менее даже в Европе, где морские осадки вообще более распространены и развиты, чем в некоторых других областях земного шара, является необходимым применить к определению возраста тех или иных слоев заключающиеся в них растительные остатки. Особенно это относится к угленосным бассейнам, часто лишенным остатков всякой морской фауны. В Северной Америке и Азии на громадных пространствах мы знаем лишь континентальные отложения, возраст которых может определяться исключительно при помощи сохранившихся в них остатков растений. Таковы же у нас многие горизонты третичной системы (полтавский ярус Украины, угленосные отложения Дальнего Востока), юрские отложения внутренней Сибири, тунгусские отложения там же и пр. В Северной Америке мощные толщи осадков от среднего мела до третичной системы не несут иных остатков кроме растительных (и изредка наземной и пресноводной фауны).

В этом отношении между ископаемыми растениями также приходится различать виды, имеющие широкое вертикальное распространение, и руководящие виды с ограниченным распространением. Впрочем в различных случаях, особенно в странах малоисследованных, где далеко еще до определения деталей геологического строения, даже широко распространенные формы получают большое значение. Например в Сибири и теперь еще есть бассейны, возраст которых определялся сначала миоценовым, а затем меловым (цагайский ярус на Амуре), или другие, для которых разногласия еще недавно имели диапазон между карбоном и юрой (Кузнецкий бассейн).

Наблюдения над растительными остатками дают особенно ценные результаты в пределах угленосных бассейнов. Обычно в ограниченных пределах состав растительных остатков, характеризующих тот или иной горизонт, хотя бы и без руководящих форм, бывает очень постоянен и типичен, и новые, малораспространенные формы попадают среди сотен обычных, все же не совпадающих в различных горизонтах или в удаленных один от другого бассейнах. В таких случаях прослеживание угленосных свит отдельных пластов, бурение и шурфовка могут получать в палеоботанических наблюдениях величайшую опору, не только в отношении вопроса о возрасте тех или иных пластов угля, но и непосредственно в вопросе о числе и свойствах пластов и следовательно о запасах бассейна.

Так например на Сахалине в весьма сложных тектонических и не вполне выясненных стратиграфических условиях (верхние пласты продуктивной дуйской толщи) наблюдается развитие трех горизонтов с плодами *Trapa borealis*, являющейся в них в различных формах.

В нижней дуйской угленосной толще, наоборот, *Trapa* отсутствует, но характерными для нее являются *Myrica vindobonensis*, *Osmunda* и мелкая форма *Sequoia Langsdorffii*. Благодаря присутствию остатков *Trapa* к тому же верхнему дуйскому ярусу отнесены и угли Мгачского района, имеющие даже иные физические свойства (длиннопламенные). Там же на Сахалине благодаря чрезвычайно сильной нарушенности слоев часто в соприкосновение приходят участки меловых и третичных отложений с пластами угля в тех и других, временами дающими даже впечатление, что они переходят один в другой, тогда как на самом деле они принадлежат двум толщам, отложения которых разделены друг от друга миллионами годов. Контакт этот бывает до того тесным, что известный геолог, впоследствии академик, Ф. Б. Шмидт, работая в конце 50-х годов прошлого века на Сахалине, собирав вместе отпечатки из находящихся рядом выходов меловых и третичных пород. Обрабатывавший их впоследствии знаменитый палеоботаник О. Геер признал флору третичной, но отметил присутствие некоторых необычных для нее элементов, как например саговника *Nilssonia*, что он объяснял историческими особенностями флоры самого Сахалина. На основании этого создалась легенда не только о существовании на Сахалине таких древних форм, как эта *Nilssonia*, в миоцене (по Шмидту и Гееру), но даже о вероятности их переживания и теперь еще где-нибудь в глуши лесов юго-западного Китая, что допускал даже Натгорст. Эта легенда была разрушена работами наших геологов лишь в последние годы благодаря внимательному изучению палеофитологического материала на месте. Такая же путаница долго существовала и на Аляске.

Можно упомянуть еще случаи, где палеоботаника является мощным вспомогательным орудием, например в вопросах палеоклиматологии. Растения суши, непосредственно и быстро реагирующие на мельчайшие воздействия атмосферных условий, являются лучшими термографами прошлого (или вернее универсальными метеорологическими приборами). И если не столько систематический состав флоры, особенно отдаленных от нас эпох, то несомненно морфологический облик сохраненного растительного комплекса дает нам представление о тех климатических условиях, в которых они развивались. Если в условиях полярного климата развиваются карликовые ивы и вечнозеленые *Vaccinium*, и может быть мы могли бы представить там возможность развития даже групп, систематически близких к тропическим, то мы все-таки определенно не можем ожидать встретить среди этих суровых условий пальмы или крупнолистные высокие деревья.

Окаменелые стволы в своих годичных кольцах несут климатическую летопись прошлого, продолженную в стволах гигантских секвой Северной Америки; листья, находимые в германском миоцене, обнаруживают следы мороза, а богатая флора меловых и нижнетретичных слоев Арктики говорит нам, что когда-то и под этими широтами пышно развивалась растительная жизнь, или, может статься, эти широты были не там, где они расположены теперь. Столь нашумевшая в последнее время гипотеза Вегенера, вероятно все же имеющая некоторое здоровое ядро, пытается опереться на распределение растений в прошлом и настоящем, как в свою очередь ботаники пытаются использовать ее самое для понимания географического распространения растительных форм.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ НАУКИ

Хотя сведениями о нахождении в природе отпечатков растений повидимому обладали уже ученые классической древности, как например Ксенофан (614 г. до н. э.), говоривший о «лавровых листьях» в горных породах острова Пароса, и может быть ботаник Теофраст, все же еще в течение средних веков схоластические ученые, как Авиценна (980 — 1037 гг.), Альберт Великий (1280 г.) и др. считали палеонтологические объекты или просто игрой природы (*lusus naturae*) или проявлением в первичном иле той пластической силы (*vis plastica*), которая в мире живых существ производила формы животных и растений. Никому из них не приходила в голову мысль, что все эти окаменелости и отпечатки действительно являются следами живших некогда организмов. Позднее Леонардо да Винчи, Фракасторо и Палисси хотя и объяснили правильно происхождение подобных остатков, но и они не имели никакого понятия об их действительной древности в виду отсутствия общих представлений о геологическом летоисчислении. Однако еще гораздо ранее, в 1200 г. нашей эры, китайский философ Чу-си уже писал: «В высоких горах мы видим раковины; они встречаются в скалах, которые были когда-то почвами, а эти раковины жили в воде. Низкие места поднялись, и мягкий ил обратился в твердые горные породы».

В 1709 г. Шейхцер уже довольно точно описал и изобразил в своем «Herbarium diluvianum», впрочем наряду с совершенно чуждыми растительному миру образованиями, целый ряд отпечатков, которые могут быть узнаны и теперь. Однако он не только не пошел далее представлений

светлого ума эпохи Возрождения — Леонардо да Винчи, но вполне остался во власти библейской мифологии, связывая нахождение растений в слоях горных пород с явлениями, рисуемыми библией. Даже с чисто-фактической стороны он не пошел далее, так как не мог еще подметить различия между погребенными растениями и современными формами. Это различие было замечено лишь впоследствии и вызвало предположение, что эти растения, как тогда думали, тропиков были занесены волнами к нашим северным берегам. У Фолькмана являются первые проблески представлений об изменении форм растительности, хотя он и представлял себе, что вымершие растения были организованы выше современных. Блюменбах (1790 г.) значительно расширил предполагаемый период существования растений, но и он не вышел из рамок наивной библейской хронологии. Поэтому все работы упомянутых авторов имеют для нас исключительно исторический интерес, характеризуя младенческое состояние теоретических представлений в науке.

Хотя Фолькман, Кнорр и Вальх уже описали целый ряд ископаемых форм, но впервые научная номенклатура встречается лишь в труде Э. Шлотгейма (1804) «Merkwürdige Kräuterabdrücke», в котором он делит ископаемые растения на 5 классов и 12 порядков, соответственно способу их сохранения. Еще дальше шагнул К. Штернберг, который в работах, печатавшихся с 1820 по 1838 г., выдвинул разделение древних флор на три: древнюю островную, характеризующую каменноугольные отложения, флору периода саговых и флору периода двудольных, таким образом грубо наметив периоды палеозоя, мезозоя и кайнозоя. Однако впервые цельную систему растительности прошлого создал в своих трудах лишь А. Броньяр (1822 — 1838), широко сравнивая вымершие формы с ныне живущими и группируя ископаемые растения согласно ботанической системе современного растительного мира. Броньяр изучал и внутреннее строение ископаемых растений, например *Sigillaria*. Но, выдвигая многие здравые соображения, он в то же время нашел возможным отстаивать принцип общего улучшения климата с древних времен, конечно вследствие несовершенного знания как ископаемых флор, так и современной флористической и экологической географии растений. Но так или иначе он первый поставил палеоботанику на здоровом научном основании и своим примером побудил к дальнейшим работам целый ряд исследователей. В Англии эту науку в начале прошлого столетия высоко поставили Д. Линдли, В. Гуттон и В. Вилльямсон.

Более ста лет тому назад, в 1831 г., Уитсэм (Witham) в Англии первый изучал строение ископаемой древесины на прозрачных шлифах после открытия Николем применения канадского бальзама. Во время первого расцвета палеоботаники в половине XIX в. громадная работа по изучению ископаемых флор была совершена швейцарцем О. Геером, французом Г. Сапорта, австрийцами К. фон Эттингсгаузенем и Ф. Унгером и немцами Г. Геппертом, А. Шенком и В. Шимпером. При этом Гепперт и особенно Геер опубликовали многочисленные материалы из нашей страны и по Арктике. Крупнейшими палеоботаническими работниками последнего времени были Г. Потонье, Р. Зейе (Zeiller), А. Натгорст, Г. цу Зольмс-Лаубах, Р. Кидстон, Д. Г. Скотт, А. Ч. Сьюорд, В. Готан, П. Бертран, И. Веленовский, Л. Лоран, а в Америке — Л. Ле-кере, В. М. Фонтэн, Ф. Г. Нолтон, Д. С. Ньюберри, А. Голдик и Э. Берри. Из них Потонье, Зейе, Натгорст, Сьюорд и Готан не раз имели случай

изучать и публиковать материалы с нашей территории, а О. Геером был заложен краеугольный камень в познание ископаемой флоры Сибири, юрской и третичной, хотя часть последней и оказалась впоследствии меловой. Ряд исследователей работал и в других странах. Об ископаемой древесине из «Московии» упоминается еще у Шейхцера (1709), но первые более научные определения отпечатков растений (третичной флоры с Камчатки) дал знаменитый П. С. Паллас, который таким образом является пионером палеоботаники в России. Затем уже значительно позже в России на этой ниве работали Г. Фишер фон Вальдгейм, Э. Эйхвальд, С. Куторга, Э. Мерклин, далее И. Ф. Шмальгаузен, В. Космовский, И. В. Палибин, М. Д. Залесский, А. Н. Краснов и В. Н. Сукачев, трудами которых было положено основание изучения нашей ископаемой флоры.

В развитии палеоботаники в конце XIX в. наблюдается некоторое затишье, но затем целый ряд событий дал мощный толчок развитию этой науки. Такими событиями были: открытие Скоттом папоротниковидных семенных, о чем он сообщил в 1905 г. на Венском конгрессе ботаников, изучение беннеттитов и развитие теории антостробилуса Арбером и Паркином. Во время мировой войны произошло блестящее открытие (Кидстон и Ланг) псилофитовой флоры в Райни в Шотландии, а затем и в Германии (Крейзель); может быть отмечено открытие и широкое развитие метода пыльцевого анализа, применяемого теперь не только к четвертичным, но к третичным и даже к меловым отложениям. С другой стороны, успехи палеоботаники обязаны быстрому развитию лабораторной техники — изготовления шлифов, срезов, микрохимического анализа и т. д. Общей благоприятной почвой для этого роста был повышенный в последнее время интерес к изучению полезных ископаемых и в особенности угля, в том числе разработка проблемы рационального использования последнего. В Соединенных Штатах Америки теперь работает более 50 палеоботаников и организован специальный Палеоботанический комитет. У нас в СССР за последнее время особые успехи были достигнуты в изучении флоры азиатской части нашей страны и частью Кавказа. Были открыты ранее вовсе неизвестные флоры, как нижнедевонская, описаны пермские, открыты и изучены многочисленные меловые флоры, описаны и изучаются многочисленные третичные. Рядом работников во главе с В. Н. Сукачевым и В. С. Доктуровским ведется изучение флоры и пыльцевых спектров наших четвертичных отложений.

СОХРАНЕНИЕ РАСТЕНИЙ В ИСКОПАЕМОМ СОСТОЯНИИ

Ни одно растение и ни одна его часть не сохраняются, будучи заключены в толще горных пород, в неизменном состоянии, за исключением, до известной степени, только своих минерализованных еще прижизненно частей, как-то скорлупы диатомовых, известкового скелета зеленых и багряных водорослей. Однако и последние в той или иной степени претерпевают химические изменения, замещения и перекристаллизовываются (например панцыри диатомовых из кремнекислого органического соединения переходят в кремневую кислоту). Обычно же с течением времени заключенные в горной породе растения претерпевают большие или меньшие изменения в различном направлении, в зависимости от

условий фоссилизации. Иногда от вещества части растения, заключенной в породу, не остается не только остатка, но и признаков какого-либо химического видоизменения (окраски) окружающей породы. Единственным следом тогда остается оттиск растения или его части на породе, или отпечаток в тесном смысле слова. Обычно растительные остатки являются в более или менее сложных формах, к рассмотрению которых мы и перейдем.

Растения* сохраняются в геологических образованиях в виде истинных окаменелостей, в виде обугленных (оторфованных, лигнитизированных и т. д.) остатков и в виде отпечатков, пустот и выполнений разного рода, в зависимости от формы, величины, строения и стойкости объекта с одной стороны и условий фоссилизации (как-то: теплоты, давления, плотности пород и степени их проницаемости, циркуляции водных растворов, состава окружающих пород и т. п.) с другой.

Более или менее толстые, мясистые и в то же время более стойкие объекты под влиянием циркулирующих холодных или горячих растворов часто окаменевают, превращаясь в кремнезем (кварц или опал), углекислый кальций, доломит, в бурый железняк, пирит или даже, реже, в медный блеск. Некоторые окаменелые стволы содержат серебро. Господствовавшее до последнего времени мнение, что минерализующее вещество при этом целиком, молекула за молекулой, замещает растительное вещество, не оправдалась, по крайней мере в виде общего правила,

так как М. Стопс удалось растворением окаменелостей показать, что стенки клеток при окремнении облекаются (или проникаются) минералом, но не заменяются им вполне и начисто. Особенно часто окаменению подвергается древесина, иногда в виде целых стволов. Значительные скопления их образуют окаменелые леса, как например в Аризоне (рис. 1), в Моккатаме близ Каира и в Шотландии (рис. 2).

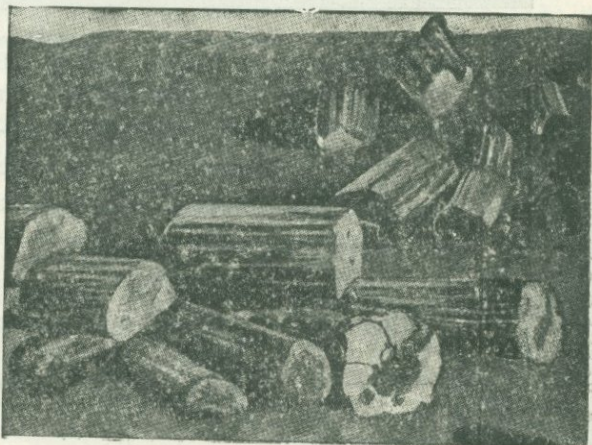


Рис. 1. Ископаемый лес в Аризоне. По Нолтону.

Если ткань растения не окаменеет, то она подвергается одному из процессов разложения, которые могут быть охарактеризованы следующим образом.

Процесс разложения растительной ткани, при котором не остается никакого твердого остатка, происходящий при доступе воздуха, называется гниением.

Гуминификация, или образование перегноя (например в почвах), при котором от растительного вещества остается небольшой углеродистый остаток, протекает при доступе кислорода, хотя и незначительном.

Процесс оторфования происходит при все более и более затрудненном доступе воздуха, как например в торфяных болотах, и, наконец, при полном отсутствии доступа кислорода происходит процесс гниения.

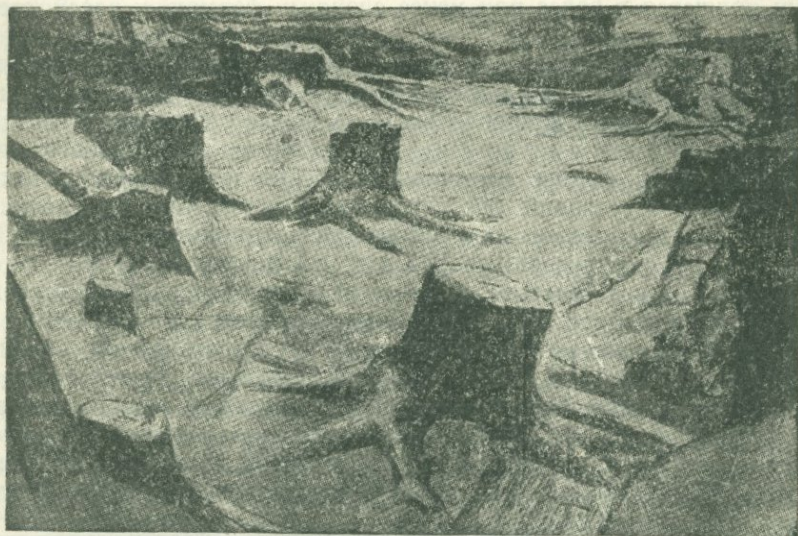


Рис. 2. Ископаемый лес у Глазго в Шотландии. Стоячие окаменелые пни лепидофитов со стигмариями. Парк «Виктория» у Глазго в Шотландии.

Название процесса	Отношение к кислороду O	Отношение к воде	Сущность процесса	Конечный продукт
Тление	При полном доступе O	В присутствии влажности	Полное окисление	Вода, угл.-кислота, соли, никаких горючих C -содержащих соединений
Гуминификация	При более затрудненном доступе O		Постепенное обугливание, т. е. медленный процесс возгонки	Перегной (гуминовые и ульминовые соединения)
Оторфованье	Сперва в присутствии, затем в отсутствии O	Сперва в присутствии влажности, затем в стоячей воде		Торф в виде углеводов, постепенно теряющих летучие соединения
Гниение	В отсутствии O	В стоячей воде	Распад, редукция	Гнилостный ил или сапрпель, т. е. твердые углеводороды, более бедные C и богатые H

Особое внимание процессам видоизменения растительного вещества в условиях фоссилизации уделял Г. Потонье, которым была выработана таблица только что разобранных процессов (см. табл. на стр. 16).

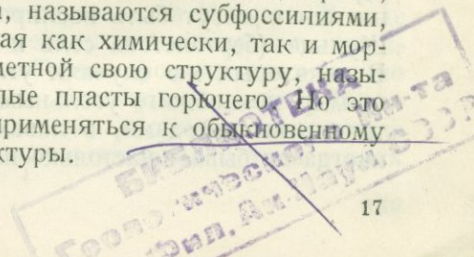
При первом процессе вещество растительной ткани уничтожается вполне, за исключением таких частей, как воск, смолы, которые могут накапливаться; растительных остатков в собственном смысле слова здесь не получится. Процессу гниения особенно подвергаются жиры, белки и т. п., и в результате его получается гнилостный ил (сапропель) и его ископаемые производные (сапроколла, сапропелит, сапантракон). При процессе, называемом битуминизацией, остается мало растительных остатков, сохраняющих свое строение в различном виде. Наоборот, процессы гуминификации и оторфования являются теми главными процессами, которые, комбинируясь и выражаясь в обогащении вещества углеродом, ведут к обугливанню растительной ткани. В то время как, согласно одним взглядам, в результирующем веществе получается частью даже углерод, другие исследователи считают, что окончательное вещество всегда является смесью углеводородов. Процесс обугливания или антраколитизации, в отличие от процесса обуглероживания или карбонизации — образования древесного угля, идет в зависимости от промежутка времени или же от скорости реакции более или менее далеко, и в результате мы имеем с химической точки зрения такие вещества, как торф, лигнит, бурый уголь, каменный уголь, антрацит и т. п., хотя впрочем далеко еще не установлено, что путем длительного процесса одно и то же вещество может пройти все эти стадии последовательно. Содержание углерода, водорода, кислорода и азота в различных горючих ископаемых, являющихся производными от определенной основной растительной массы, может быть, по сравнению например с составом древесины, представлено в следующих средних цифрах (по О. Штуцеру, в %):

Наименование	Углерод	Водород	Кислород	Азот
Древесина	50	6	43	1
Торф	59	6	33	2
Бурый уголь	69	5,5	25	0,8
Каменный уголь	82	5	13	0,8
Антрацит	95	2,5	2,5	след

Правда, в результате иногда получается и чистый углерод — графит, но процессы, ведущие к образованию этого вещества из угля, отличны от тех, которые производят обычное обугливание.

Слабо измененные части растений, как например семена, орехи, шишки хвойных или древесина из торфа, называются субфоссилиями, т. е. «полуископаемыми». Слабо измененная как химически, так и морфологически древесина, сохранившая заметной свою структуру, называется лигнитом и может образовать целые пласты горючего. Но это название ни в коем случае не должно применяться к обыкновенному бурому углю, лишенному древесной структуры.

019 640 1978 2481



Некоторые виды лигнита, как например японский мокутан из Сендая, с трудом отличаются от современной древесины. Как лигнит, так и субфоссилии легко изучаются теми же методами, которые применяются при анатомическом исследовании тканей ныне живущих растений. Слабо измененные растительные ткани доходят до нас из самых отдаленных геологических эпох: таковы скопления товарковских кутикул (рис. 3) подмосковного угольного бассейна, не отличимые от современного торфа и по справедливости являющиеся не чем иным, как торфом, состоящим почти исключительно из кутина с примесью гуминового вещества. Так же слабо изменены оболочки силурийской водоросли *Gleocarp-*



Рис. 3. Товарковская кутикула *Bothrodendron*. Подмосковный басс. Кульм. Под Залескому.



Рис. 4. Мегаспора *Kryštofovichia* Nikit. Девон Воронежский район. По Никитину. Увел. 40 раз.

somorpha. Удивительными по совершенству своего сохранения; являются некоторые споры, например каменноугольные и особенно девонские мегаспоры *Kryštofovichia*, которые были открыты П. А. Никитиным в черных глинах воронежского девона (рис. 4). Известны ископаемые целлюлоза, суберин и даже каучук и хлорофилл.

Хотя тонкие и нежные части растений иногда также подвергаются процессу окаменения (торф-доломиты или «coal-balls»), как например листья, черешки, спорангии, споры и т. п., но гораздо чаще они испытывают обугливание. Такие части растений, как например лист, обычно сохраняются в виде отпечатка (рис. 5) с сохранением остатка самого вещества листа в виде тонкой углистой пленки на поверхности одной пластинки породы, в то время как на противоположной поверхности получается только его негативный оттиск. В этой углистой пленке некоторые части тканей, как например кутикула, часто прекрасно сохраняются и могут быть изолированы и изучены путем обработки смесью Шульце (бертолетова соль и азотная кислота) и промывки аммиаком. В некоторых же случаях углистый остаток исчезает совершенно, например при обжиге угольным пожаром, в условиях контакта с магматическими породами, в лавах, при выветривании породы и т. п., но иногда он бывает настолько плотен, что от породы могут быть отделены

и помещены, например между стеклянными пластинками, целые вайи беннеттитовых или побеги хвойных.

Если более или менее объемистая часть растительного тела не окаменеет и не обуглится, то она обычно оставляет в породе, в случае если последняя представляет твердый песчаник, плотный сланец или известняк, полость, на стенке которой сохраняется отпечаток внешней поверхности растительного объекта (плода, ствола). Во многих случаях эти полости выполняются песком или илом, потом затвердевающим и воспроизводящим в деталях форму исчезнувшего объекта, хотя и без его внутреннего строения. Иногда наблюдается комбинация различных способов сохранения: стенки полости несут отпечаток, часть объекта может сохраниться с анатомическим строением, окаменев, а например его центральная часть до окаменения — выгнуть и замкнуться бесструктурным ядром. Иногда часть объекта может окаменеть, другая — только обуглиться (особенно при образовании углекислых соединений железа).

В природе большинство погибших растений или их частей, например листьев после листопада, просто нацело истлевают, разрушаясь без остатка. Лишь немногие, попадая в воду, более или менее скоро покрываются слоями песка или ила и таким образом остаются в породе в том или ином виде. Соответственно этому наиболее часты случаи сохранения остатков флоры в затвердевшем иле или песке озер, заливов, лагун, тихих плесей или в дельтах устьев рек, т. е. в сланцах или песчаниках. Реже растительные остатки попадают в известняке; вполне вероятны случаи нахождения остатков даже в глубоководных отложениях, так как части растений уносятся течениями далеко в море. Нередки остатки растений, особенно окремнелой древесины, в туфах и даже в лавах, как например на Гавайских островах, на Годерском перевале на Кавказе. В виде пустот следы растений сохраняются и в древних дюнных песках, например в нижнемеловых песчаниках северного Гарца, произошедших видимо этим путем. Выпадающий из растворов в углекислых водах углекислый кальций быстро облекает растительные частицы, попадающие в эту воду; постепенно истлевая, растения оставляют в травертинах

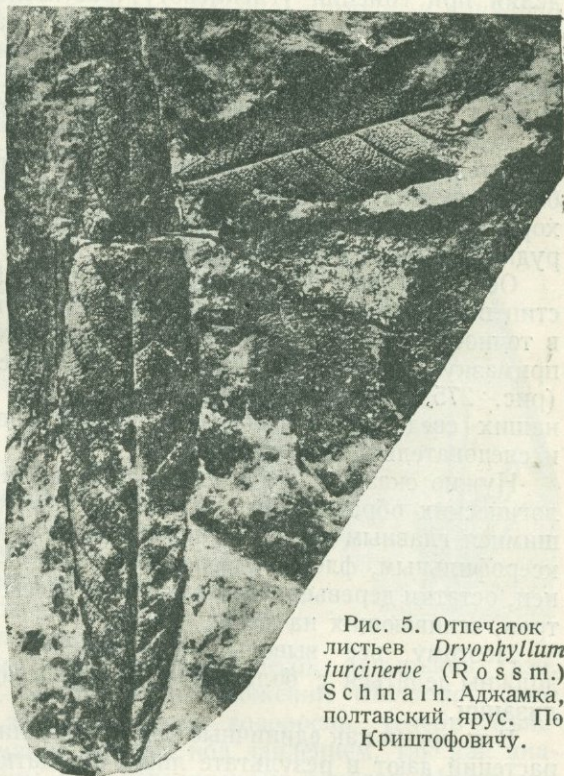


Рис. 5. Отпечаток листьев *Dryophyllum furcinerve* (Rossm.) Schmalh. Аджамка, полтавский ярус. По Криштофовичу.

пустоты и отпечатки. Этот способ сохранения наблюдается особенно часто среди четвертичных отложений Италии (Тиволи), Швеции, Галиции и Подолии (близ мест. Дунаевцы), Бессарабии (у Хотина — с. Дарабаны), в Крыму и в Ленинградской обл. Этот способ доставляет нам особенно ценные сведения о плейстоценовой флоре. Соли растворов легко осаждаются в однородных массах пород на заключенных в них гетерогенных частицах и этим путем образуют конкреции. Выделяя при гниении углекислоту, растительные частицы и сами вызывают образование конкреций, в которых растения частью сохраняются в виде отпечатков, а частью даже окаменевают. Замечательны торфодоломиты или «coal-balls» каменноугольных отложений паралического типа, т. е. образовавшихся на морских берегах; в этих образованиях до мельчайших подробностей сохраняется строение скопившихся там растительных частиц. Организация растений каменноугольной флоры была изучена главным образом на таких «coal-balls». Они особенно хорошо сохранились в Англии и Франции, но известны и в некоторых рудниках Донецкого бассейна.

Особым типом сохранения является консервация растительных частиц в ископаемой смоле — янтаре, где от них остаются лишь пустоты, в точности воспроизводящие их форму, сохраняющие на стенках лишь примазку углистого вещества. Изучение таких остатков цветков (рис. 275, 2) в балтийском янтаре много содействовало расширению наших сведений о составе третичной флоры балтийского побережья и следовательно Европы вообще.

Нужно сказать, что представители древних флор сохранились в геологических образованиях далеко не равномерно. Мы имеем сохранившимися главным образом гигрофильные и мезофильные флоры в ущерб ксерофильным, флоры побережий и болот — в ущерб горным, и, наконец, остатки деревьев, сбрасывающих массы листьев — в ущерб остаткам трав, гнивающих на месте.

Поэтому все выводы на основании находок ископаемых форм должны делаться с большой осторожностью и с учетом условий фоссилизации.

В то время как единичные или не особенно многочисленные скопления растений дают в результате лишь отпечатки или другого рода остатки растений, интересные лишь в палеонтологическом отношении, скопление остатков в массе ведет в образованию пластов горючих ископаемых, называемых каустобиолитами и имеющих промышленное значение. Новейшим типом их является торф сфагновых, осоковых и других болот. В них растительные остатки, в том числе семена, часто скопляются в массах без примеси ила и, покрываясь им лишь впоследствии, претерпевают медленное вековое разложение по типу оторфованья, в условиях затрудненного доступа кислорода, а в случае сфагнового болота — кроме того в асептических условиях. Главнейшими типами каустобиолитов являются торф, лигнит, бурый уголь, каменный уголь, антрацит и, как крайний член ряда, графит, а с другой стороны различные сапропелитовые породы, получившиеся из гнилостного ила, как кеннель, богхед и пр. Горючие породы, в большей части состоящие из веществ растительного происхождения, сохранившихся в почти неизменном виде (воск, смолы, кутикула), называются липтобиолитами (пирописсит, рабдописсит).

ФИТОМОРФОЗЫ, ИЛИ ФУКОИДЫ

Целый ряд ископаемых образований обнаруживает большее или меньшее сходство с остатками растений, но в действительности не является таковыми, хотя прежде многими авторами и описывались за растения. Такие остатки обязаны своим происхождением частью животным организмам, частью же просто различным физико-химическим процессам. Бывали случаи, что за ископаемые семена принимались твердые семена пальмы *Phytelephas*, употребляющиеся на выделку пуговиц и случайно попадающие в ямы, в кучи угля и т. п. Из животных объектов за листочки папоротника принимались отпечатки крылышек насекомых. Как *Spirangium* известны своеобразные веретеновидные образования, считавшиеся то за остатки растений сем. *Bromeliaceae*, то за гигантские хары, а по мнению некоторых современных авторов представляющие яйца рыб (сельхий) и конечно не имеющие ничего общего с растениями. Особенно часто принимались за остатки водорослей следы, оставленные на мокром песке и иле ползающими животными — аннелидами и другими червями, раками и т. п., равно как и разветвленные их ходы — трубочки — под именем *Chondrites* (рис. 6). Гигантские штопоры *Daimonelyx* теперь объясняются как выполнения ходов грызунов. Как сколиты, в кембрие известны цилиндры, замещенные песчаником, находимые в породе в вертикальном положении; это ходы червей или, как думал Натгорст, даже результат прохождения через мокрый песок пузырьков газа. Характерный отпечаток из кембрийских отложений *Oldhamia*, долгое время принимавшийся за древнейшую водоросль, теперь объясняется как результат деформации породы под давлением, так как аналогичные образования найдены и в изверженных породах Ирландии. Некоторые авторы справедливо приписывают чисто механическое происхождение целому ряду других окаменелостей, как *Nereites*, *Nemertites*, *Dictyodora* и др., в том числе причудливым *Spirophyton* и *Taonurus* (рис. 7), находимым в изобилии между прочим в пермских отложениях окрестностей Владивостока и на Лене, в виде штопоров (рис. 7, 2), вертикально пронизывающих пласты песчаника и объясняемых некоторыми авторами как ходы червей, выполненные отвердевшим илом и песком. Выполнения породой ложбинок отливных и дождевых ручейков напоминают отпечатки водорослей и пальмовых листьев (*Propalmophyllum* из лайаса Франции). Как отпечатки пальмовых листьев были иногда определяемы и следы волн (*Flabellaria Johnstrupii* из третичных отложений Гренландии). Химические явления также вызывают образования, напоминающие остатки растений, например круглые конкреции принимаются часто за семена и плоды; отложения известковых и железных солей на корнях растений, concentрическими слоями в виде цилиндров, при-

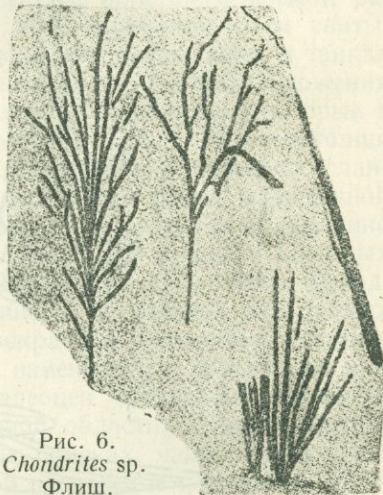


Рис. 6.
Chondrites sp.
Флиш.

нимаются за древесину с годовыми кольцами. Дендриты, легко образующиеся на плоскостях напластования и по трещинам, часто принимаются за отпечатки мхов и водорослей. «Глазки» в угле из немецкого триаса описывались за отпечатки папоротников. Вообще принято различного рода отпечатки, напоминающие водоросли, именовать фукоидами; несомненно только весьма немногие из них имеют что-либо общее с водорослями и растениями вообще.

Допустимы ошибки и при микроскопическом изучении, так например посторонние частицы, остатки тканей и даже крупинки наждака принимались за бактерии и т. п. Принимая во внимание возможность ошибок,

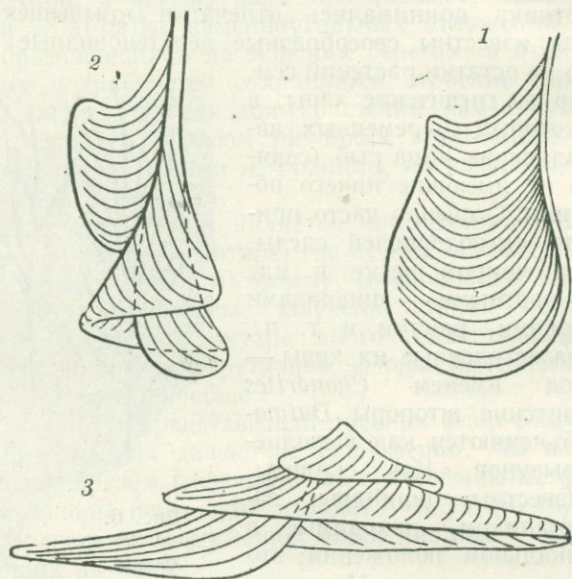


Рис. 7. *Spirophyton-Taonurus*. Пермь, окр. Владивостока. По Криштофовичу, уменьш.

1 — начало образования [петли], 2 — начало закручивания лопасти, 3 — плоский тип *Spirophyton* (вид сбоку).

нужно с величайшей осторожностью относиться к ископаемым образованиям, представляющим сходство с остатками растений.

Здесь же уместно упомянуть и о вторичном залегании остатков растений, когда остатки палеозойской флоры находят в мезозойских или третичных отложениях, например в гальке или в виде вторично отложенных окаменелых древесин.

ДОБЫЧА И ПРЕПАРИРОВКА ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

Почти нет свит, которые были бы абсолютно лишены остатков растений; даже морские горизонты обычно содержат их в той или иной форме в некотором количестве. Однако в наиболее благоприятных условиях для обнаружения богатых ископаемых флор являются угленосные толщи, а затем вообще континентальные осадки; менее всего попадает

таких остатков в пустынных отложениях, хотя и они не лишены их совершенно. Во всех континентальных толщах растительные остатки играют преобладающую роль в отношении решения стратиграфических вопросов, и особенно важным является изучение ископаемой флоры в угленосных бассейнах.

Самые пласты угля обычно не имеют видимых остатков растений, которые впрочем могут сохраняться здесь в виде доломитизированных «почек» или «coal-balls», иначе — торф-доломитов. В почве пласта обычно находятся остатки корней и корневищ. Наилучшие условия для сохранения остатков наблюдаются в кровле пластов, где растения обычно находятся в виде отпечатков среди хорошо расслоенных сланцев или песчаников. Однако и промежуточные между пластами угля свиты, а зачастую даже и при отсутствии углей, те или иные горизонты континентальных толщ могут содержать отпечатки или окаменелости растений. Наиболее благоприятными для этого являются части свиты, где в литологическом составе толщи наблюдается частая смена и тонкая слоистость, что указывает на быстро сменявшиеся условия отложения осадков, часто, возможно, в связи с сезонными явлениями, которые в свою очередь влияли на отложение растительных частей. Мощные толщи однородных песчаников, конгломератов и особенно темносерых сланцев с остроугольной отдельностью, при отсутствии резко выраженной слоистости, обычно лишены остатков растений, которые могут внезапно обнаруживаться в лежащем или висячем боку такой толщи, в слоистых горизонтах, иногда например в связи с прослоями туфогенных пород, сидеритовых конкреций и пр. Впрочем иногда в мощных однородных песчаниках попадаются хотя редкие, но прекрасной сохранности остатки, все же большей частью стоящие в связи с изменением в цементации или физическом составе пластов породы (палеоцен Поволжья, палеоген Украины, Урала и Центрально-черноземной области). Такие остатки, будучи трудно находимы при специальных поисках, чаще обнаруживаются в каменоломнях при систематической разработке последних. Приходится поэтому в районах каменоломен обращать внимание на штабели камней, каменные изгороди, постройки и пр., руководиться расспросами у местного населения. В районах рудников следует сначала обращать внимание на отвалы, а затем пытаться связать различные породы с отпечатками, находимые в отвалах, с выработками, где вскрыт соответственный горизонт, а еще лучше и с выходами последнего на дневную поверхность. Однако надо помнить, что в большинстве случаев, особенно в сланцах, характер как самой породы, так и отпечатков резко меняется с углублением из коры выветривания в глубокие горизонты. Отпечатки, лишенные в первом случае углистого вещества, на глубине его сохраняют и пр.

В туфогенных слоях, вблизи выходов изверженных пород, особенно часто встречаются истинные окаменелости, например кремневые стволы.

Обнаружив в том или ином горизонте присутствие растительных отпечатков, нужно углубиться возможно дальше в ненарушенную и невыветрелую породу. Очистив поверхность напластования, на которой особенно сосредоточены остатки, нужно отделять по возможности крупные куски, следя за тем, чтобы видимые отпечатки брались по возможности полными, без оставления их частей на месте. Освободив крупные глыбки, можно удалить пу тую породу, но нет надобности совершенно очищать

отпечатки, и даже лучше, если они до прибытия на место останутся прикрытыми корочкой самой породы, что между прочим предохраняет их и от разрушения выцветами солей при высыхании. Расщепление не следует вести очень далеко, сохраняя в углистых сланцах толщину пластинок не менее 4 — 5 см, то же и в глинистых, увеличивая толщину для крупных кусков и уменьшая ее для мелких. Нежные остатки, тонкие пластинки лучше уложить в вату в крепкие коробки. Пластичные глины с отпечатками (например сарматские, мэотические глины) следует хорошо просушить до упаковки, но отнюдь не на солнце, а проявить в тени, на сквозняке, например под навесом. Следует избегать возможности зацветания укупорочного материала на образцах, также всеми мерами бороться с образованием выцветов, разрушающих отпечаток.

Флора каждого обнажения, каждого изолированного бассейна или его части должна быть изучаема возможно подробно, чтобы можно было выделить впоследствии из нее руководящие виды для стратиграфических и практических выводов, параллелизации слоев и пр. Сбор должен производиться по горизонтам, с отдельной их нумерацией. Не нужно пренебрегать и промежуточными, бедными остатками слоями, так как в них могли отразиться именно условия переходных эпох между периодами обильного отложения растительного материала. Из слоя, богатого отпечатками, бывает полезно выбрать несколько штуфов покрупнее, не выделяя вовсе отпечатков, для препарирования в лаборатории. Древесины нужно старательно собирать в действительно окаменелом виде; что же касается отпечатков стволов, то, если не сохранилось хорошо видной структуры (лепидодендроны, сигиллярии, артизии и пр.), нет надобности увлекаться их собираньем, а, взяв образчик как документ, можно произвести замеры их длины, ширины, отметив условия нахождения их в связи с видоизменениями литологических черт породы и ориентировку стволов относительно стран света, что может помочь выяснению линии берега.

Кроме отпечатков, видимых простым глазом, надо обращать внимание на породы, где остатки растений могут быть в скрытом виде: трепелы с диатомовыми, известняки с нуллипоровыми водорослями, литотамниями и пр. Современные и ископаемые торфяники могут дать материал по истории постплиоценовой флоры не только в виде более или менее крупных частей растений, но и в виде пыльцы, различимой только под микроскопом.

Следует избегать всякой обработки штуфов с растительными остатками, которая нарушила бы их естественный вид, т. е. покрывать отпечатки лаками, клеем и пр. Лишь в случае рассыпающейся рыхлой породы можно пропитать ее легким раствором шеллака в спирте.

Упаковка должна быть обильна и упруга, и в этом отношении следует руководиться общими правилами перевозки хрупких предметов, особенно избегая трения образцов в недостаточно заполненном ящике.

Вата и бумага — лучший материал для упаковки.

Документация собранного материала должна быть самой скрупулезной, и если изучаемое обнажение будет обозначено цифрой, например 422, то разные его горизонты, если их не обозначать своими цифрами, должны нести добавочные знаки, т. е. обозначение будет 422/1, 422/2, 422/3 и т. д. Буквами при цифрах лучше обозначать куски одного и того же штуфа, расколотого например по слою с остатками таким образом, что на одной

будет находиться отпечаток, а на другой — противоотпечаток (т. е. 422/1/А и 422/1/В); просто куски того же штуфа, если они не связаны органически один с другим (например наличием частей того же остатка листа, плода и т. д.), нет необходимости увязывать между собой какими-либо обозначениями. До описания коллекции нет надобности метить в поле же различными цифрами просто отдельные куски из того же самого горизонта (т. е. считать их 422-1, 422-2 и т. д.).

Важно, собирая, возможно точно отметить на карте место сбора и обозначить его в природе пикетом, сделать знак на дереве, камне и пр., описать условия его нахождения. Следует дать о нем сведения местным жителям, чтобы они могли быть проводниками другим исследователям и объяснить им значение для науки и промышленности таких находок.

На собранных образцах малозаметные, но интересные отпечатки следует киноварью или тушью при помощи кисти обвести рамочкой.

Перед изучением материала должна быть проведена этикетировка, материал должен быть отпрепарирован, хотя в грубых чертах, и затем параллельно с изучением образцов должна вестись окончательная препарировка. Временные ярлыки и метки должны быть заменены постоянными. Особенно удобны номера, поставленные тушью или киноварью при помощи кисточки; параллельно могут применяться эмалевые площадки с номерами, а еще лучше, если на каждом штуфе все же будет бумажная наклейка с названием коллектора, места и объекта.

ИЗУЧЕНИЕ ИСКОПАЕМОГО МАТЕРИАЛА

Добытые растительные остатки только тогда приобретут свое значение и ценность, когда они будут соответственным образом обработаны, т. е. когда будет точно установлено, каким именно растениям и каким их частям принадлежат эти остатки и какую геологическую эпоху определяет их присутствие. Остающиеся без определения ископаемые являются лишь бесполезным балластом музеев, тем более что в течение продолжительного хранения весьма легко происходят путаница этикеток, потеря образцов и т. п. Поэтому гораздо важнее точно определить имеющийся старый материал, чем гнаться за сбором новых коллекций, порой лежащих мертвым грузом в научных учреждениях.

Способы изучения и обработки материала очень различны, в зависимости от самого его характера. В иных случаях достаточно изучение образцов с хорошей лупой; в других остатки необходимо изучать под микроскопом, причем для приготовления из образцов соответственных препаратов требуется значительное лабораторное оборудование.

Прежде всего для серьезного подхода к ископаемому материалу по флоре, в виде ли отпечатков или окаменелостей, хотя бы и не требующих особой механической или химической обработки, необходима достаточно полно подобранная палеоботаническая литература, начиная с руководства Гирмера (1927), Готана (1921), затем более старых, но более полных в отношении покрытосеменных руководств Шенка (1890) и Шимпера, в трех томах с атласом (1869—1874). Для всех групп кроме покрытосеменных незаменимым, вполне современным, является пособие А. Ч. Сьюорда в четырех томах — «Fossil Plants». В 1931 г. вышло капитальное сочинение Сьюорда «Plant life through the ages», представляющее обзор систематического и географического развития растений

по периодам с обширным библиографическим указателем. Кроме того необходим тщательный подбор работ, относящихся непосредственно к данному вопросу и району; многие важнейшие работы цитируются в упомянутых выше основных сочинениях.

Помимо этого для определения ископаемых остатков необходимо иметь сравнительный материал как по ископаемым объектам, так и по современным растениям, что в особенности необходимо при изучении отпечатков листьев третичных флор. Необходим достаточно полный гербарий папоротников, хвойных, саговников и древесных покрытосеменных растений, в особенности по флорам Восточной Азии, Северной Америки и тропическим как Старого, так и Нового света. Часть этого материала в виде справочного гербария должна быть смонтирована в виде карточного каталога на картонных карточках, размером открытого письма (10 × 15 см). Необходима и достаточно богатая коллекция шишек, плодов, семян, а также древесин и коры деревьев. Очень ценны для обработки карточные указатели ископаемых видов с литературными ссылками. Лишь для Северной Америки имеется полный печатный каталог всех ископаемых мезозойских и третичных растений, составленный Ф. Г. Нолтоном (1919); для СССР издание каталога всех ископаемых растений подготавливается.

Растения, сохраняющиеся в породах в виде отпечатков, простых или покрытых углистой корочкой, требуют перед изучением большей или меньшей препарировки. Излишние участки породы должны быть по возможности полностью удалены, т. е. отколоты или отпилены, отпечатки самих листьев очищены от приставшей к ним породы по всей своей площади, причем особенно старательно должны быть выделены края, верхушка и основание листа. Если отпечатки листьев налегают один на другой, то следует выбирать из них не более эффективные по внешности, но наиболее научно ценные. Поэтому даже грубая очистка образцов должна производиться под непосредственным наблюдением опытного палеоботаника. Очистка отпечатков от породы производится при помощи целого набора зубил, долот, игл, грабштихелей, различных инструментов из наборов зубных врачей и т. п. Если по зубилу или долоту, чтобы отделить участок породы, приходится колотить молотком, то образец надо положить на мешок с песком или пластинку свинца. Если при откалывании пустой породы отвалится кусочек, содержащий отпечатки, или вообще весь штуф расколется на части, то образец приходится подклеивать. Для этого следует употреблять хороший синтетикон или целлоидин, растворенный в ацетоне. Если кусочки не плотно сходятся между собой, то лучше склеивать их специальной мастикой, составленной из воска, канифоли и гипса, которая употребляется в разогретом состоянии, или гипсом с прибавкой раствора желатина, столярного клея или даже гуммиарабика (натурального). При подклейке кусочки, намазанные склеивающим веществом, соединяются в их естественном положении, а если имеется опасение, что они могут, оставаясь на весу, отвалиться под действием собственной тяжести до полного высыхания клея, то склеенный образец сейчас же помещают глубоко в песок, в особый плоский ящик, чтобы склеенные части уже не могли сместиться. Можно попытаться применять также фарфоровый клей, раствор творага в аммиаке.

Слишком толстые глыбки породы также должны быть облегчены

и уменьшены для экономии места в хранилищах, большей портативности образцов и их более изящной внешности. Для этого излишнюю породу надо отбить или еще лучше — отпилить, причем при мягких сланцах и глинистых породах можно применять обыкновенную пилу-ножевку, а более мягкие глинистые образцы (например на сарматских или мэотических глинах) лучше всего обравнивать, смачивая их поверхность и обрезая ножом.

Если на отпечатке сохранилась углистая корочка, то ее не нужно ни отделять ни закреплять каким-либо фиксатором (клеем, лаком), так как тогда такие корочки уже не могут быть подвергнуты специальному изучению, а нанесение клевого слоя способствует быстрому разрушению отпечатка путем отшелушивания его поверхности, что можно видеть на многих старых образцах. Если углистые пленки и другие частицы уже отвалились, то их следует собрать и хранить при образце в особой пробирке, лучше — в вазелиновом масле и т. п. Об исследовании таких пленок будет сказано ниже. Легко отделяемые и почти прозрачные пленки-кутикулы у нас находятся в цагайских слоях Буреи — на листьях *Ginkgo*, в юрских слоях Эмбинского района и Алтая, откуда известно настоящее «юрское сено». Издавна известны каменноугольные товарковские кутикулы побегов *Bothrodendron*. Более плотные углистые пленки, также легко выделяемые из породы, в изобилии находятся в верхнеюрских рыбных сланцах хребта Каратау у с. Галкина. Если отпечаток находится даже на совершенно мягкой, но не крохкой породе, то он совершенно не требует укрепления; наоборот, если порода рыхла, крошится, то его поверхность, даже весь штупф, можно закрепить каким-нибудь фиксатором, например раствором шеллака в спирте или специальным фиксатором для пастели, нанося его на образец при помощи простого пульверизатора. Для изучения отпечатка обычно не требуется особых приемов, но если отпечатки листьев или стеблей в темной породе мало выделяются, то значительного улучшения их видимости можно достичь, применяя выщелачивание или отбеливание поверхности плитки (конечно, если она уплотнена). Для этого погружают образец с отпечатком в слабую соляную кислоту на время от 2 часов до $\frac{1}{2}$ суток, в хлорную воду, холодную или горячую, в перекись водорода и пр. Особенно хорошо отбеливаются таким путем неясные отпечатки на породах с осадками Fe и Mn (соляной кислотой или хлором). Применяют и раствор плавиковой кислоты, но все эти способы требуют специального испытания для каждой породы и каждого реактива.

Если растительные остатки представляют собой настоящие окаменелости, то они могут быть исследованы путем флюорографической фотографии. Способ этот основан на том, что окаменелости, освещенные ультрафиолетовыми лучами, начинают светиться, в то время как сама пластинка породы остается темной. Фотографии таких флюоресцирующих объектов дают много подробностей, незаметных при обыкновенном освещении. Для освещения применяется особая ганауская ртутно-кварцевая лампа (изготавливаемая W. Negäus в Ганау). При фотографировании объекта пользуются специальным фильтром из 1% раствора церияммония в кюветке 1 см толщиной. Более подробные наставления для флюорографии даются в специальной литературе, приводимой в руководстве для палеоботанических исследований Р. Крейзеля.

Если отпечатки являются в породе в виде более или менее объемистых полостей, представляющих формы стебля, плодов или семян, то можно приготовить их муляжи из гипса, серы или особой упругой массы, смеси желатина с сахаром, или же из папье-маше. Мелкие полости, часто обильно зияющие в пресноводных известняках (травертинах) от истлевших остатков растений, сами по себе часто не могут дать представления о растении, на месте которого они образовались. В таких случаях эти пустоты могут быть заполнены расплавленным воском, парафином или даже металлическим сплавом, а затем известняк может быть растворен в кислоте, оставляя точные слепки некогда погребенных в нем остатков. Таким образом были получены прекрасные слепки растений из палеоценовых туфов Сезанн, четвертичных туфов Мексимье и пр. При этом к сожалению оригинал уничтожается бесследно.

Имеющиеся на породе отпечатки, особенно листьев, могут быть подвергнуты и более тонкому изучению при помощи микроскопа для определения формы клеток кожицы, устьиц и т. п., причем это исследование может вестись двояким путем, в зависимости от того, сохранилась ли на отпечатке углистая пленка или нет. Если такой пленки нет, и остаток представляет чистый отпечаток, т. е. негативное изображение той или другой стороны листа, и если порода, на которой находится такой отпечаток, имеет достаточно тонкую текстуру, то детали строения поверхности такого листа могут быть изучены путем приготовления с него коллодионных пленок. Для этого желаемое место отпечатка листа, плода или коры на породе покрывается раствором коллодиума в эфире. По испарении эфира на отпечатке остается тонкая коллодионная пленка, сняв которую, можно различить на ней под микроскопом такие детали, как форму клеток кутикулы, устьица, волоски, железки и т. д. Первая снятая пленочка обычно бывает загрязнена частицами породы и пыли, и лишь следующие дают хорошие чистые изображения. Рассматривать ее нужно в воде, под покровным стеклышком, при проходящем и косо падающем свете.

Если на отпечатках сохранились углистые пленки, то их также нужно подвергнуть изучению, причем конечно сами пленки дают много лучшие результаты, чем коллодионные слепки. Углистые пленки могут быть обработаны простой мацерацией или по Уолтону-Эшби. Мацерационный метод представляет одно из могущественнейших средств при изучении ископаемых. Очень тонкие пленочки, например кутикулы листьев *Ginkgo* из амурского мела, настолько тонки и прозрачны, что вовсе не нуждаются в просветлении. Более плотные углистые пленочки саговых и хвойных, а также покрытосеменных подвергаются следующей обработке. Углистую пленочку отделяют иглами от отпечатка и пинцетом помещают в смесь Шульце. Для этого сначала несколько кристалликов бертолетовой соли смачиваются азотной кислотой, удобнее всего на часовом стеклышке или еще лучше в фарфоровых чашечках для разведения туши и акварели, вставляющихся колонкой одна в другую, что отчасти предохраняет от распространения выделяющегося газа. Впрочем последнего не избежать, и поэтому процесс лучше вести в вытяжном шкафу или у открытого окна. Затем отделенную уже углистую пленочку увлажняют водой или глицерином и помещают в смесь Шульце. Если пленочка не отделяется от породы, то мацерацию ведут на самом образце, а если она отламывается с кусочками породы, то помещают в смесь и их.

Постепенно углистые пленки буреют, вызывая желто-бурое окрашивание смеси. Когда пленки станут прозрачно-бурыми, их переносят в разбавленный аммиак, где пленки сначала темнеют, а затем просветляются. Если просветление недостаточно, то процесс повторяют несколько раз, выдерживая пленочки под стеклянным колоколом (или под тягой) иногда по несколько дней. Затем пленки промываются водой и алкоголем и изучаются под микроскопом в капле воды или глицерина. Препараты этих кутикул могут быть окрашены сафранином, эритрозином или суданом III. Затем препарат может быть обычным путем заключен в канадский бальзам или в другую подходящую среду, как-то: гвоздичное масло, венецианский терпентин или эвпарал Грюблера (Grübler & Co, Лейпциг). Для заключения в бальзам препарат сначала обезвоживают алкоголем, затем проводят через алкоголь-ксилол (1 + 1) и чистый ксилол. Более рекомендуются другие среды, как например глицерин-желатин (но не чистый глицерин), пригодный вообще и для других препаратов. Если нет глицерин-желатина от Merck-Darmstadt, то приготовить его можно так. Растворяют 1 часть бесцветного желатина в 6 частях воды и прибавляют 7 частей чистого глицерина и на 100 г смеси 1 г фенола или тимола. Смесь нагревают 10 — 15 мин. при постоянном помешивании до полного просветления, а затем фильтруют через стеклянную вату или фильтровальную бумагу через горячую воронку (например с циркулирующей горячей водой в ее двойных стенках). Препарат, который должен быть заключен, освобождают от излишка воды отсасыванием ее или испарением, но не давая ему совсем высохнуть, затем прибавляют немного чистого глицерина, к которому затем уже добавляют глицерин-желатин, распущенный на водяной бане. Затем препарат осторожно покрывается покровным стеклышком, так чтобы не образовались пузырьки. После этого препарат, заключенный в глицерин-желатин, следует окантовать канадским бальзамом, асфальтовым или янтарным лаком и т. п. Впрочем, прибавляя к глицерин-желатину, по Юраскому, 10%-й раствор формалина, можно его сделать твердым, чтобы избежать окантования. Препараты в канадском бальзаме вообще не требуют окантования.

По методу Уолтона-Эшби углистые пленки могут быть перенесены с поверхности горной породы на предметное стекло; при этом могут переноситься целые стебельки хвощей, мутовки листьев *Sphenophyllum* и пр. Этот метод применяется, если углистая пленка вообще неотделима от породы или имеет антрацитово-графитовый характер, или же вообще тогда, когда иным путем не удастся получить достаточно крупных препаратов. Способ этот в основном состоит в растворении породы фтористоводородной (плавиковой) кислотой и освобождении таким образом углистой пленки. Процесс протекает таким образом. Кусок породы с углистой пленкой, которую нужно отделить, по возможности уменьшается в объеме, а затем интересующий нас отпечаток наклеивается на предметное стекло лицевой стороной при помощи канадского бальзама. Затем горная порода по возможности сошлифовывается с испода образца, после чего весь объект вместе со стеклом покрывается парафином. Перед этим препарат вначале тщательно высушивается, но перед погружением в расплавленный парафин шлифованная поверхность смачивается водой, а затем препарат повторно погружается в парафин. По остывании парафина его удаляют ножом со шлифованной по-

верхности, к которой он вследствие ее увлажнения пристал неплотно, но остерегаются обнажить самое стекло. Затем погружают стекло в наклонном положении, породой книзу, в ванночку — сначала с соляной кислотой, для растворения углекислого кальция или его следов, а потом промывают, переносят в ванну со фтористо-водородной кислотой. Для ведения этого процесса применяются свинцовые или эбонитовые ванны с крышками; если их нет, можно заменить их стеклянным, фарфоровым или даже деревянным сосудом, покрыв его стенки и крышку толстым слоем парафина. В таком виде препарат оставляют в кислоте на сутки. Так как всякая горная порода содержит большее или меньшее количество SiO_2 , то она или вся переходит в раствор или делается настолько рыхлой, что легко смывается струей воды. Но процесс растворения и отделения иногда длится сутками. Процесс надо вести под тягой, имея в виду, что пары кислоты действуют разрушительно на стекло и металлы (и кожу), или же ставить сосуды в проветриваемых помещениях, например в сараях, в особой клетке за окном и пр. Когда вся порода будет удалена, очищают со стекла весь парафин, и препарат готов. Слегка подогревая бальзам, можно осторожно расправить неровности объекта и затем залить его канадским бальзамом (обезводив спиртом и ксилодом) или коллолитом, или же хранить в сухом виде, защищая лишь покровным или другим предметным стеклом, прикрепленным на фальце в виде створки. Эшби изменил этот способ таким образом, что отпечаток не наклеивается на стекло бальзамом, а покрывается пленкой целлоидина или раствора целлюлоз-ацетата в амил-ацетате, в несколько слоев, но без пузырьков. Далее порода так же сошлифовывается, как и по Уолтону, и образец травится сначала соляной, а потом плавиковой кислотой. После этого освобожденная пленка может быть обработана для просветления смесью Шульце и после обычного обезвоживания заключена в канадский бальзам. Некоторые дальнейшие детали можно найти в руководстве Крейзеля и в работе авторов метода — Уолтона и Эшби. Этот способ дает возможность получить прекрасные и прозрачные препараты для изучения под микроскопом (рис. 108).

Этим же способом, растворяя породу плавиковой кислотой, можно добыть скрытые в ней мелкие остатки, например споры. На более слабые породы можно действовать прямо смесью Шульце, а затем переносить их в гидроокись натрия и получающийся шлам промывать, пропуская через газовые сита (из шелкового мельничного газа).

Впрочем в условиях среднерусской равнины очень часто даже породы каменноугольного и девонского возраста остаются настолько мало уплотненными, что размываются простой водой или с прибавлением к ней слабых растворов кислот или щелочей. Таким путем из карбоновых глин Подмосковского бассейна, из девонских пород окрестностей Воронежа П. А. Никитину удалось добыть массу прекрасных спор папоротникообразных.

Наконец особые приемы применяются для извлечения и консервирования ископаемых из торфов и глин, где они лишь более или менее обуглились и сохранили свои первоначальные объем и форму, не превращаясь в простые углистые пленки. Обычно это плоды, семена, споры и пыльца или же кусочки древесины и листьев. Образцы породы должны быть доставлены в лабораторию в таком виде, чтобы они по возможности не утратили способности разбухать, т. е. торф или сапропелит должны

быть по возможности влажными, будучи герметически укуполенными. Для выделения объектов из таких пород образцы подвергают размачиванию и промывке. Но если торф, сапропель или бурый уголь не размокают, то на них приходится влиять более или менее сильными реактивами. Вообще сода, едкий кали, соляная кислота способствуют освобождению заключенных остатков. Если же торф высох и не размокает, то его приходится варить с содой или щелочью; для просветления листьев можно применять щавелевую кислоту или перекись водорода (но не смесь Шульце). Размочив или разварив торф, глину или бурый землянистый уголь, приступают к выборке из него объектов, лучше всего поместив содержимое в воде в мелкой белой фарфоровой чашке или в стеклянном кристаллизаторе на белом листе бумаги. Крупные объекты без труда отбираются пинцетом, и, не давая им высохнуть, их помещают в консервирующую жидкость или временно в воду в отдельных чашечках. Затем материал промывают при помощи сит, начиная с отверстиями в 4 мм², и переносят промытый материал на плоские белые сосуды для отборки как просто без приборов, так и при помощи лупы или разборочного бинокулярного микроскопа Шнейдергена, дающего увеличение до 20 раз. Для определения пыльцы следует брать отдельные мелкие кусочки проб и, разварив их в едком кали, исследовать материал по принятым способам, применяя часто центрифугирование. Указания, нужные для процесса пыльцевого анализа, можно найти у того же Крейзеля или в приводимой им литературе. Лигнитизированные же объекты из торфа и глин, подвергаясь при высыхании опасности быть разрушенными, должны быть соответственным образом консервированы. Мелкие образцы, как например семена, плодики, можно хранить просто в дистиллированной воде с примесью алкоголя (4 : 1), в маленьких хорошо закупоренных и залитых парафином пробирках, куда нужно поместить и этикетки, написанные тушью на пергаментной бумаге. От разрушения объекты можно предохранить сохранением в парафине или вазелиновом масле. Для этой цели остатки помещают сперва в 50 — 75% алкоголь, затем последовательно переводят через абсолютный спирт, спирт-кислот (1 : 1) и кислот в парафин, плавящийся при 50 — 52° (на парафиновой или водяной бане). Можно прямо помещать мелкие объекты во влажном состоянии в парафин, расплавленный на предметном стекле на пламени горелки. По мере испарения влаги объекты пропитываются парафином. Излишек парафина с более крупных объектов можно удалить фильтровальной бумагой или просто на несветящемся пламени горелки. Плоские объекты, как листья, тычинки, пленки, можно заключить обычным способом в глицерин или канадский бальзам. Хорошо также хранить объекты в жидком вазелиновом масле, проведя их через спирт или кислот или прямо подогревая их в масле для удаления влаги. Все упомянутые объекты изучаются при помощи лупы, микроскопа или невооруженным глазом, как и современные растения.

Обработку диатомовых пород, если они совершенно рыхлы или представляют породы не особенно плотные, производят таким образом. Если порода с диатомовыми водорослями размокает в воде или представляет просто горную муку, то она требует гораздо меньшей предварительной обработки, которая распадается на следующие процессы:

- 1) удаление примеси углекислого кальция,

- 2) обугливание органического остатка,
- 3) окисление углерода,
- 4) обработка щелочью и
- 5) механическое разделение.

Однако можно приступать к разделению и без всякой подготовки. Но если порода из диатомовых сцементирована, то в иных случаях она превращается в кашу уже при обработке соляной кислотой. Обычно же лучше воздействовать на мелкие кусочки породы в пробирке, прибавляя к ним уксуснокислого натрия без воды, и плавят на спиртовке, а потом дают соли выкристаллизоваться. Кристаллизуясь, она разрушает породу. Вместо уксуснокислого натрия можно взять глауберову соль и, подогревая, а если нужно, то подбавляя несколько капель воды, прием можно повторять много раз, пока вся порода окончательно не распадется в порошок. Этот порошок можно прямо исследовать под микроскопом, но для получения лучших препаратов следует произвести еще вышеописанные операции. Для освобождения материала от извести, если кусочек сам по себе не подвергался ранее действию соляной кислоты, его повторно смачивают в стеклянной чашке несколько дней соляной кислотой (HCl), а затем промывают дистиллированной водой на фильтре. Для обугливания органического остатка материал оставляют на несколько дней с серной кислотой (H₂SO₄) при помешивании или варят с нею же 10 — 20 мин., а черный остаток окисляют прибавлением двуххромовокислого калия (K₂Cr₂O₇), с которым материал оставляется на неделю. Быстрее то же достигается прибавлением азотнокислого калия или азотной кислоты. Затем масса промывается водой. Остатки глинистых частиц удаляются аммиачной водой (24 часа) или короткой варкой в мыльном растворе с КОН или NaOH, что впрочем уже разрушает более нежные формы диатомей. Песчинки отбираются на часовом стеклышке. Затем материал подвергается сортировке на ситах и отмучиванию. Применяются густые проволочные сита и сита из шелкового газа; самое густое газовое сито имеет величину ячейки в 0,03 мм (№ 20), фильтрат из сита № 10 почти не содержит диатомей. Отмучивание ведется в пробирках. Первый осадок обычно содержит песчинки, и его проверяют под микроскопом. Осадок первого часа содержит более грубые формы диатомей. Слитая жидкость подвергается еще повторным отмучиваниям и дает все более мелкие формы. Более детальные указания дает Крейзель, их также можно найти в специальной литературе; многое зависит от характера породы, навыка исследователя и его задач. Необходимо отметить, что препараты диатомовых неясно видны как в воде, так и в канадском бальзаме; поэтому их чаще заключают в смолу стиракс (Styrax), а более нежные формы — в монобромстиракс. Применяют также монобромнафталин с канадским бальзамом, иммерсионное масло, раствор фосфора в сероуглероде («фениевская жидкость»). Кроме того Дж. Д. Ганна в 1930 г. предложена новая среда для заключения диатомовых, именно синтетическая смола *гиракс* с показателем преломления 1,83348. Препарат затем заклеивается теплым желатином и окантовывается, как обычно. Часто берутся круглые покровные стеклышки, которые удобно окантовывать на вращающемся столике. На стеклышке над экземплярами диатомей, заслуживающими этого, под микроскопом ставится покрытый асфальтовым лаком кружочек, при помощи особого приборчика — печатки, навинчивающейся

на объективный конец тубуса микроскопа. Для изучения многих диатомей необходима иммерсия, решетка для их измерения и фотографический аппарат для их снимков. Необходима также обширная литература с включением классических работ Pantocsek, Van-Heurk, атлас диатомовых Шмидта, основной труд по водорослям *Sylloge algarum* De Toni и др.

Для анатомического и морфологического изучения окаменелых и обугленных остатков древесины и других тканей, а равно и горных пород, образованных растениями (уголь, горючие сланцы), применяются еще более сложные приемы. Эти приемы состоят главным образом в изготовлении прозрачных или непрозрачных шлифов, для изучения под микроскопом, и срезов, получаемых при помощи или, обыкновенной ботанической бритвы или особого микротомы. Остановимся сначала на изготовлении шлифов.

Больше всего пользуются методом изготовления прозрачных шлифов, наподобие применяемых в петрографии; реже готовят не прозрачные шлифы. Для изготовления тех и других требуется резательная машина, с помощью которой производится сначала выпиливание тонкой пластинки, которая затем уже шлифуется на круге шлифовальной машины. Мы не будем касаться здесь этих процессов, о которых желающие могут найти подробные указания в том же руководстве Крейзеля. Следует лишь сказать, что в крайнем случае можно сошлифовать просто отбитые кусочки на камне, железной пластинке и наконец матовом и шлифованном стекле, с различными шлифовальными веществами, в виде карборунда, наждака, окиси олова, пемзы, трепела, охры и т. д. Пластинка, взятая из окаменелости, стачивается до прозрачности (чтобы через нее можно было видеть печатный текст) и заделывается как препарат в обыкновенном канадском бальзаме. Для этого шлифовать приходится или окаменелые древесины или же «почки» («coal-balls», Torfdolomite) из каменного угля, т. е. участки угольного пласта, окаменевшие ранее превращения материнского вещества в уголь, иными словами — окаменелый торф. Из древесины бывает необходимо приготовить три шлифа, в направлениях поперечном, радиальном и тангенциальном по отношению к стволу. При этом желательно, чтобы была захвачена шлифом и сердцевина ствола. Если строение ствола неоднородно, т. е. в окаменелости представлен более или менее крупный ствол из различных тканей, сгруппированных отдельными участками (как у саговых, папоротников), то желательно получить его полный поперечный разрез, а затем такой же радиальный, или выбирать последние по участкам (например из стволов лепидодендронов, сигиллярий и пр.). По первому изготовленному шлифу можно судить, стоит ли вообще материал работы над ним. Определение ископаемых древесин требует хорошего знания анатомии растений и достаточного подбора литературы. Для предварительного определения родов и главнейших видов хвойных древесин имеется ключ к определению их, составленный проф. В. Готаном. Разрезы через конкреции (почки) производятся сначала наудачу, и полученные пластинки подвергаются изучению. Или же поверхности разрезов сначала шлифуются, и на них выскиваются очертания образований (семян, спорангиев, черешков, побегов и пр.), представляющих в данный момент интерес для исследователя. После этого шлифы могут уже изготавливаться по выбору в определенном направлении. В остальных случаях шлифы изготавливаются из определенных

окаменелых растений и их частей, например окаменелых шишек хвойных, лепидофитов, цветков беннеттитов и пр. Приготавливать прозрачные шлифы можно не только из окаменелых ископаемых, но и из обугленных, например древесины некоторых разновидностей углей и т. д., в случае необходимости предварительно уплотняя объекты (или породу, в которой они заключены) провариванием в канадском бальзаме или других соответствующих веществах. Об операциях с углями будет сказано вкратце ниже, что же касается шлифов лигнитизированной древесины, если она не поддается бритве, то получение из нее шлифа в остальном ничем не отличается от приготовления шлифа из окаменелости. Но не всегда шлиф из окаменелости можно сделать прозрачным; иногда этому препятствует непрозрачность породы (пиритизация, ожелезнение), иногда не удается изготовить шлифа достаточно тонкого, чтобы он был прозрачным. Тогда готовят непрозрачные шлифы для изучения их при помощи лупы или в отраженном свете при помощи микроскопа. Грубо отшлифованная поверхность сначала не дает возможности видеть какие-либо подробности, но по мере ее дальнейшей полировки более тонким материалом поверхность приобретает сильный блеск и позволяет различать многие подробности строения. Для шлифовки различных пород применяются самые разнообразные материалы, причем объект шлифуется на матовом, а потом блестящем стекле и наконец на коже и сукне. Материалами для полировки служат: диатомовая земля, отмученный наждак, зильберглет, жженая магнезия, окись хрома, окись железа, глинистые земли и так называемый *Englischrot*. Шлифовка больших поверхностей вообще имеет важное значение, и по существу ее полезно производить возможно чаще, прежде чем даже вырезать пластинки для прозрачных шлифов. Готовые непрозрачные шлифы рассматриваются в воде, керосине или кедровом масле при помощи лупы или — еще лучше — применяя рудный микроскоп Шнейдергена с соответствующими осветительными приспособлениями, как принято при халькографических исследованиях. Иногда непрозрачные шлифы для большей ясности полезно протравливать азотной кислотой или смесью ее с хромовой, хлорокисью селена; обызвестнелые древесины можно травить соляной кислотой, а кремнеземные — плавиковой. Изготавливают также непрозрачные рельефные шлифы, у которых более твердые части выступают при шлифовании рельефно, именно при шлифовке на зильберглете, окиси железа и глинистых землях, на сукне или фланели. Из шлифов обугленных растений, если они непрозрачны или неясны, можно также приготовить зольные препараты, или сподогаммы, испепеляя органическое вещество. Подробности этого способа также описываются у Крейзеля.

В то время как в анатомии ныне живущих растений приготовление тонких шлифов почти не практикуется, будучи заменено изготовлением тонких срезов бритвой от руки или микротомом, в палеоботанике способ шлифов находит широкое применение благодаря твердости большинства объектов. Однако в последнее время в палеоботанике приготовление срезов также стало находить более широкое применение. Многие обугленные древесины или лигниты режутся от руки бритвой очень легко, как например третичные древесины Вольны (Кременец), восточного Урала (Челябинск), Западной Сибири (Иртыш близ г. Тары) и пр. Но и из них поперечные срезы иногда хуже удаются, свертываясь и кро-

шась. Тогда подготовленную поверхность можно погрузить в абсолютный спирт, а затем в расплавленный воск, чем достигается улучшение качества срезов. Можно также класть кусочек лигнита в спиртовой раствор карболовой кислоты на более или менее долгое время. Слишком твердые древесины можно размягчать, вымачивая их в спирт-глицерине. Срезы заключаются в глицерин-желатин. Их можно также окрасить сафранином или генциан-виолетом. Подробное наставление для изготовления срезов при помощи микротомы также имеется в руководстве Крейзеля. Для этого приходится материал иногда вываривать в течение месяца и более в насыщенном алкогольном растворе гидроокиси калия, запаивать в целлоидин, резать на специальном микротоме Рейхерта «OmC» и затем просветлять уже готовые разрезы. Мягкие или хрупкие лигниты можно заключить в глицерин, гуммиарабик или глицерин-желатин, с последующим укреплением спиртом или формалином. Не останавливаясь на других способах и деталях процесса, скажем еще несколько слов о приготовлении препаратов из угля.

Как мы знаем, всякий каустобиолит представляет собой скопление растительных частиц, причем лишь в сапропелитах, лигнитах и частью в бурых углях удается хорошо различать анатомические и морфологические элементы растений. Для остальных при изучении приходится устремлять внимание на степень участия в строении и в распределении в угле его основных элементов: 1) основной массы со спорами и кутикулами (дурит и кларит, матовый уголь), 2) древесинных включений (витрит или лигнитид, блестящий уголь или антраксилон) и 3) волокнистого угля (фузит, Faserkohle). Сапропелиты, некоторые каменные угли и лигниты допускают приготовление из них прозрачных шлифов; из антрацитов и некоторых каменных углей готовят непрозрачные шлифы для изучения в отраженном свете, травленные и рельефные шлифы.

Наконец Джеффри и другими авторами выработан способ размягчения углей, например в спиртовом растворе фенола, после чего они запаиваются в целлоидин и режутся микротомом. Точное описание дает тот же Крейзель и указываемые им авторы.

Приведенными методами конечно не ограничиваются способы исследования ископаемых растений. Мы например совсем обошли молчанием микрохимические приемы для определения разновидностей растительного вещества: лигнина, целлюлозы, кутина, суберина, смол, восков, каучука, камедей и пр. И конечно известными ныне методами не ограничиваются вообще возможные пути изучения ископаемых растений, а следовательно нельзя и знать, каких пределов может достигнуть наше познание мира вымерших растений, ограниченное лишь уровнем современной техники и физико-химических представлений.

ГЛАВНЕЙШИЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

Ископаемые растения распределены в различных системах неравномерно, некоторые страны и районы содержат особенно хорошо сохранившиеся остатки растений. Много их известно и в пределах СССР. Здесь мы отметим особенно выдающиеся местонахождения ископаемой флоры, славящиеся или богатством отпечатков, или их сохранностью или важностью их нахождения в геологическом отношении.

Кембрийские водоросли довольно часто встречаются в Сибири в известняках. Вне СССР особенно известны остатки в Британской Колумбии.

В качестве силурийской флоры у нас известны кукерситы Ленинградской области.

Более древние девонские флоры у нас находятся в бассейне р. Енисей, в Казакстане, несколько более молодая богатая флора известна в Воронежском районе. Классическими являются местонахождения на Рейне, в Чехословакии и Шотландии, также в Канаде. Верхнедевонская флора у нас изучена мало: остатки ее известны в Донецком бассейне, на Урале, на р. Енисее между деревнями Батени и Езагаш. Вне СССР — в Ирландии, Арктике и Сев. Америке.

Остатками каменноугольной флоры изобилуют многие наши угленосные бассейны: Подмосковный, Донецкий, Кубанский, также на Урале. В Европе — бассейны Силезский, Вестфальский и др., в Америке — Пенсильванский.

Пермская флора у нас известна в Приуралье, Кузнецком и Тунгусском бассейнах, в Уссурийском крае и Амурской области. Верхнепермская флора с глоссоптерисами найдена на р. Двине, а в Оренбургском районе особенно много находится окаменелой древесины. В Европе известны остатки нижнепермской флоры, в Китае обнаружены также богатые ее скопления, равно как и в Индии, Ю. Африке и Австралии.

Триасовая флора является одной из наиболее редких, особенно редки находки древнетриасовой флоры. У нас изучены только флора на о. Русском у Владивостока. Флора верхнего триаса сливается с юрской. Остатки древнетриасовой флоры находятся в Германии и Сев. Америке.

Юрская флора, с граничащей с ней флорой верхнего отдела триаса или рэтской, одна из наиболее широко распространенных у нас. Известны местонахождения в Каменке на р. Донце, в Кубанском, Ткварчельском и Тквибульском районах и в Дагестане на Кавказе, а также в Армении; затем по восточному склону Урала, у Челябинска, в Казакстане, в Средней Азии, в Фергане и на Памире, в Иркутском бассейне, где близ с. Усть-Балее находится наше классическое местонахождение. Далее местонахождения юрской флоры известны в бассейне р. Амура, особенно по р. Буре и в Уссурийском крае.

В Европе классическим районом является Иоркшир, в Азии—Индия, Китай, Корея и Япония.

Меловая флора до недавнего времени была известна очень мало, но теперь сведения о ней гораздо обширнее. Остатки ее известны у нас из Татарова близ Москвы (клинский песчаник), у с. Карова (к юго-западу от Москвы), в Воронежской обл., на Урале в басс. Таналыка и по восточному склону вообще, у Аральского моря, в Бет-пак-дала, на р. Чулыме, по рекам Амуру и Буре в виде флоры самых верхних меловых слоев, в Уссурийском крае и на о. Сахалине.

В Европе остатки меловой флоры известны у Аахена, в Чехии, в Гарце, затем в Сев. Америке в слоях Потомака, Дакоты и др. Особенно замечательна меловая флора Арктики в Гренландии.

Палеогеновые флоры в Европейской части Союза известны на Воляни (классическое место — Волянщина), в Киевской обл., у городов Тима и Молотычей в Курской обл., у Зиновьевска (Аджамка); особенно заме-

чательны местонахождения на Волге, как например классическое — горы Уши у Камышина.

Остатками палеогеновых флор изобилуют в Европе Австрия и Венгрия, Франция, Англия, Бельгия. Известно несколько типичных флор в Сев. Америке; в Гренландии — флора Атанекердлука.

Неогеновые флоры в Европейской части СССР найдены были на р. Крынке у ст. Матвеев Курган и в Амвросиевке (сармат), у Орехова (сармат), у Липкан в Бессарабии и в Подолии (сармат); эоценовые растения находились у Одессы и на Днестровском лимане у сел. Сеймен. Разнообразные флоры известны на Кавказе. Остатки семян плиоценовых растений известны в Воронежском районе и на Волге.

В Зап. Европе классической является силезская флора, флоры Швейцарии и Бадена. В Америке — особенно флоры тихоокеанского берега (Орегон).

В Азии наиболее богаты и изучены третичные флоры в Мугоджарах, в Алтае на р. Бухтарме, на г. Ашутас у Зайсан-нора, в Таджикистане и на р. Чаткале в области Аральского моря, возле Томска, на Байкале, в Уссурийском крае (Посьет), на о. Сахалине (Дуи, Мгач и др.), на Камчатке, Командорских островах, на оз. Тас-тах в Якутии и в Анадырском крае.

В поясе тропиков описана богатая флора Тонкина.

Азия представляет еще страну, богатую возможностями новых находок. Часто флоры, описанные там как третичные, оказывались меловыми (р. Чулым, Сахалин, Амур).

Четвертичная флора представлена во многих местах, как в Азиатской так и в Европейской части СССР, например в Воронежской обл., в Лихвине Московской обл., в с. Троицком близ Москвы, в Тосно близ Ленинграда, у г. Вологды, а за Уралом — на р. Оби у с. Самаровского, на р. Алдане, р. Амуре при впадении р. Буреи (хут. Асташиха), в Анадырском крае, на р. Омолое в Якутии и т. д.

Одно из лучших местонахождений Европы — в окрестностях г. Франкфурта-на-Майне, на голландско-прусской границе, в Кромере в Англии и др.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ МОРФОЛОГИИ И АНАТОМИИ РАСТЕНИЙ

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОНЯТИЙ

Для прохождения курса палеоботаники необходимо предварительное знакомство с основами ботаники, особенно с элементами морфологии и анатомии растений. Иначе учащемуся будут непонятны приводимые описания ископаемых растений и их взаимоотношения.

Поэтому в данной части выделены наиболее необходимые сведения по морфологии и анатомии растений, которые нужно усвоить прежде чем приступить к проработке отдела об ископаемых растениях. Этот же отдел должен служить занимающемуся и для справок, если при дальнейшем изложении ему что-либо покажется непонятным в отношении морфологической и анатомической терминологии.

Указанные отделы трактуются ниже с определенным уклоном в отношении тех признаков, которые особенно важны для изучения ископаемых растений. Те признаки, которые сохраняются и наблюдаются у ископаемых растений редко, будут охарактеризованы здесь только бегло.

Учение о внешней форме, о расчленении растений называется морфологией. Учение о внутреннем строении, для выяснения которого необходима работа с микроскопом, называется гистологией, внутренней морфологией или анатомией растений. Ясно, что в отношении растений термин анатомия применяется иначе, чем в отношении животных. Поэтому было бы правильное учение о тканях растений называть гистологией.

Определение, что такое растение, представляет значительные затруднения. Границу между растениями и животными можно резко провести только в отношении высших представителей того и другого мира. Что же касается растений и животных, стоящих на низших ступенях филогенетического развития, то эта граница здесь проводится лишь с большим трудом, а в некоторых случаях почти неуловима и, правильнее сказать, не существует вовсе. Это происходит оттого, что у низших или одноклеточных (реже колониальных) организмов, будь то животные или растения, на первый план выступают свойства протоплазмы, являющейся основным их веществом. Специфические свойства данной растительной или животной группы в значительной степени подавляются общими признаками протоплазмы, и потому различия между животными и растениями здесь и не проступают резко. Однако более или менее, общими признаками растений являются: 1) присутствие хлорофилла (но его нет у грибов и паразитных растений даже высших), 2) отсутствие питания по животному типу (заглатывание), хотя слизистые грибы и поглощают пищу именно таким образом. Наконец, более или менее общим признаком растений является их меньшая активная подвижность, как целого организма.

Одним из самых распространенных признаков растений является развитие у них, начиная с самой ранней стадии формирования эмбриональной ткани, клеточной оболочки из целлюлозы или клетчатки, особого химического соединения из группы углеводов ($C_6H_{10}O_5$), родственного сахару, и накопление запасного вещества в виде крахмала. Однако, оболочки грибов состоят из белкового соединения, близкого к хитину насекомых, водоросли откладывают в качестве запасных веществ масло и т. п. Животные никогда клетчатки не образуют, равно как лишены способности производить синтез углеводов при помощи хлорофилла.

Растения существуют в самых разнообразных формах, от одиночных клеток самой различной величины (от 0,001 мм у бактерий до 25 см у зеленых водорослей, сифоней) до сложно устроенных и богато расчлененных тел, образованных миллиардами клеток, например у величественных деревьев наших и тропических лесов. Но есть и растения, которые достигают сравнительно крупной величины, нескольких десятков сантиметров, не увеличивая количества образующих их клеток, — это так называемые сифоней из отдела зеленых водорослей (*Chlorophyceae*).

Однако, одно и то же растение в различные фазы своей жизни, как индивидуума, принимает различные формы, не сравнимые между собой ни по размерам, ни по форме. Так, величественный древовидный папоротник в определенную фазу своего развития существует в виде мелкой невидной простым глазом споры, затем в виде чешуевидного заростка или проталлия, почти невидного невооруженным глазом. При половом размножении растений мы наблюдаем подвижные сперматозоиды и яйца, из которых затем развиваются часто очень крупные и сложно устроенные растения. Совершенно несходные одно с другим в одной стадии, растения совпадают в других стадиях своего развития.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Развитие тела растений; клетка и слоевище, побег.

Прежде чем перейти к характеристике форм частей растительного тела, необходимо остановиться на общей характеристике растительного организма в отношении его построения из основных элементов, именно клеток. Все растения образованы клетками, одной или многими. В большинстве случаев клетки являются мелкими микроскопическими образованиями, достигая крупной величины лишь в исключительных случаях. Растения, состоящие только из одной клетки, называются одноклеточными. Собрание однообразных клеток, в значительной степени сохраняющих свою самостоятельность и лишь отчасти специализированных, иногда мало связанных между собой, образует колонию. Но большей

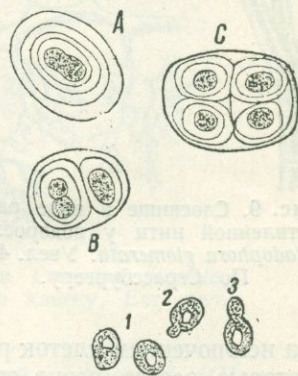


Рис. 8. Слоевища водорослей *Gloeocapsa polydermatica*. А — начало деления; В — следующая стадия и начало деления дочерней клетки; С — четыре клетки, развившиеся из первоначальной. Увел. 540. 1, 2, 3 — слоевище дрожжевого грибка *Sacharomyces cerevisiae*, почкующиеся и не почкующиеся клетки. Увел. 540. По Страссбургеру.

частью те растения, которые состоят из нескольких или из многих клеток, имеют эти клетки соединенными между собой более прочно, в единое образование, которое только в определенные периоды размножения отчленяет от себя отдельные элементы.

В тех случаях, когда все клетки растения более или менее одинаковы как по внешнему виду, так и по своим функциям

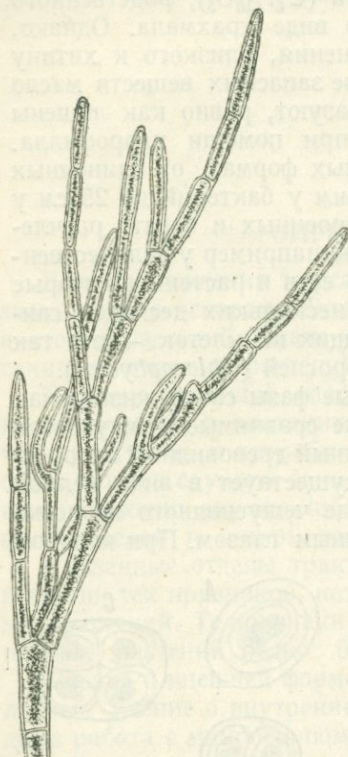


Рис. 9. Слоевище в виде разветвленной нити у водоросли *Cladophora glomerata*. Увел. 48.
По Страссбургеру.



Рис. 10. Сильно расчлененное слоевище багрянки *Hydrolapathum sanguineum* с частями, симулирующими листья. Увел. 2. По Страссбургеру.

(за исключением клеток репродуктивных, служащих для размножения, которые всегда резко отличаются от соматических клеток растения), тело растения называется слоевищем, таллусом, или талломом.

Слоевище бывает в форме шара или эллипсоида (рис. 8), простой или разветвленной нити (рис. 9), или более или менее сложного, массивного или разветвленного образования (рис. 10). Иногда такое разветвленное слоевище представляет всего одну сильно разрастающуюся клетку (рис. 11), как например у зеленых сифонных водорослей. Слоевища иногда достигают громадных размеров, например у бурых водорослей *Macrocystis* (до 300 м). Таким образом слоевищем называется как одноклеточное, так и многоклеточное тело растения, не дифференцированное на ткани. Впрочем и у наиболее развитых слоевищных растений все же наблюдается некоторая дифференциация как в морфологическом, так и в анатомическом отношении. Листовидные части таких водорослей называются филоидом, стеблевидные кaulоидом, корневидные прицепки —

ридоидами. Среди однообразных клеток слоевища появляются элементы, сходные с проводящей системой тканей высших растений, например у бурых водорослей подобие ситовидных трубок, ассимиляционной ткани и паренхиматической сердцевины.

Этим простейшим растениям мы противопоставляем такие, тело которых построено из групп различных клеток, отличающихся как по своей форме, так и по функциям. Группы таких специализированных клеток называются тканями. Растения, образуемые тканями, хотя бы и немногими их разновидностями, являются более сложными по своей организации вообще и в частности по расчленению своего тела. Для них характерно, что в своих типичных формах они всегда образуют наземную часть растения в виде побега (*cormus*) и подземную в виде корней. Растения, которые не имеют

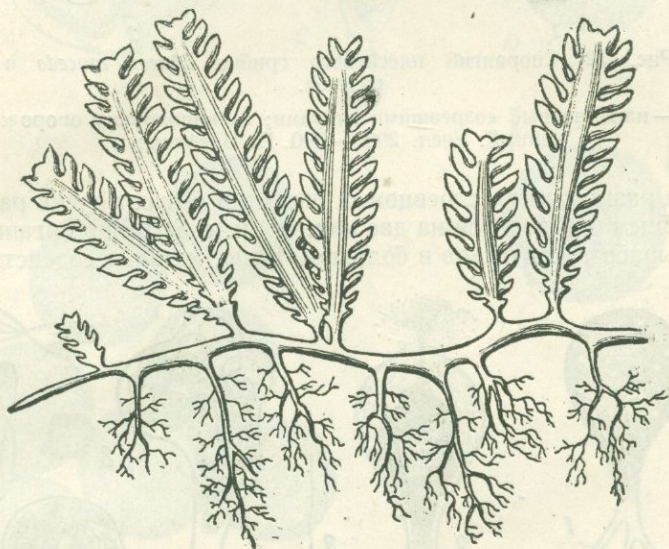


Рис. 11. Расчлененное слоевище водоросли *Caulerpa pinnata*, представляющее одну сильно разросшуюся клетку. Ест. вел. По Палладину.

побега, а образуют только таллус, маленький и простой (*Gloecapsa*, *Cladophora*), или крупный и сложный (*Macrocystis*), мы называем *Thallophyta*. Растения, более высокоорганизованные в отношении своей морфологии и имеющие уже ткани, сначала очень простые и мало разнообразные, называются *Cormophyta*.

Тела низших растений или *Thallophyta*, состоящие по существу из скопления одинаковых клеток, могут иметь и довольно расчлененную форму. Отдельные части их напоминают даже органы высших растений, например, части слоевища водоросли *Hydroclathrum* (рис. 10) необыкновенно похожи на листья. Но при детальном изучении этих образований мы убеждаемся, что у них отсутствуют закономерности, присущие настоящим образованиям такого рода у высших растений. Поэтому части слоевища *Thallophyta*, хотя бы они напоминали стебель, лист, корни, никогда не принято называть этими именами, их заменяют терминами каулоид, филлоид и ридзоид. Определенные названия, одинаковые с соответствующими

щими названиями органов высших растений, для низших растений при-
даются лишь тем их частям, которые служат для целей размножения.

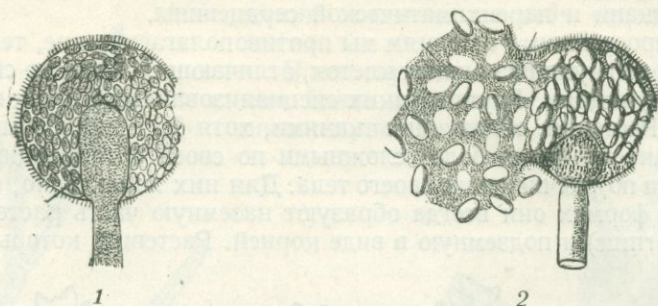


Рис. 12. Спороангий плесневого грибка *Mucor tuccedo* в разрезе.

1—наполненный созревшими спорами; 2—наполовину опорожненный. Увел. 200 — 300. По Брефельду.

Органы размножения слоевцовых растений бывают очень разнообразны, но в общем они делятся на две категории: собственно органы, служащие для выработки зачатков в большом числе, которые содействуют мас-

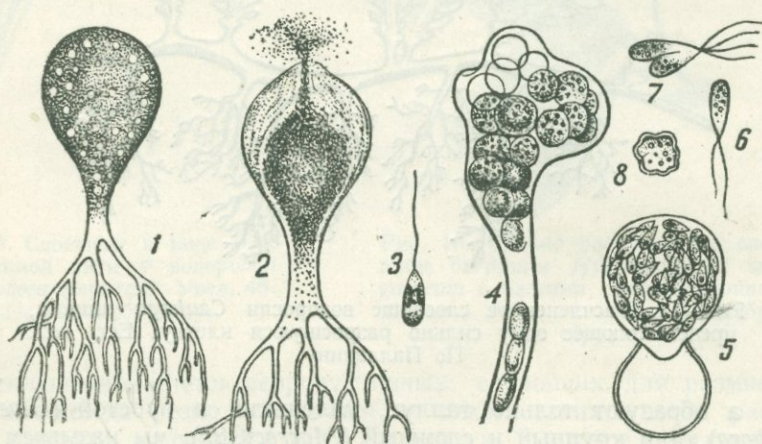


Рис. 13. Образование зооспор и гамет и копуляция последних у одноклеточной водоросли *Botrydium*.

1 — слоевище водоросли, с плазмой, распавшейся уже на зооспоры; увел. 30; 2 — выхождение зооспор; 3 — зооспора; 4 — образование гамет; увел. 160; 5 — выхождение гамет; 6 — гамета с двумя жгу-
тиками; 7 — копуляция гамет; 8 — зигоспора, образовавшаяся после копуляции гамет. 5 — 8 увел. 520. По Ростафинскому и Воронину.

совому умножению индивидуумов, и органы, производящие половые эле-
менты, которые главным образом содействуют периодическому смешению
плазмы различных особей перед вегетативным размножением. В стадии
размножения даже одноклеточные растения становятся многоклеточными;
лишь при делении одной клетки на две мы не наблюдаем многоклеточности.

Органы размножения растений представляют особые вместилища (или подставки), в которых или на которых развиваются одноклеточные,

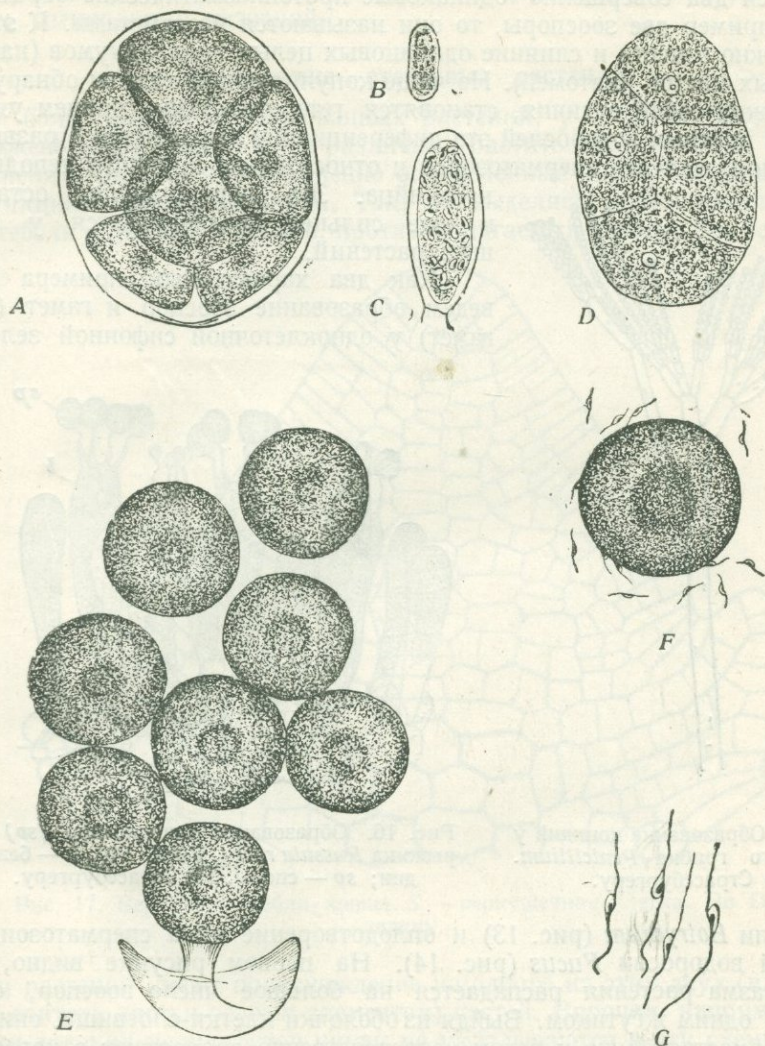


Рис. 14. Оплодотворение яйца бурой водоросли *Fucus platycarpus* сперматозоидами.

A — яйца из оогония, окруженные внутренним слоем его оболочки; B — освобожденное содержимое антеридия; C — антеридий; D — поперечный разрез через оогоний; E — освободившиеся вполне из оогония яйца; F — яйца с прилипшими сперматозоидами; G — сперматозоиды. C и G увел. 540, ост. увел. 240.

По Страсбургеру.

элементарные тельца, служащие так или иначе размножению растения. Эти тельца выходят из тела растения как споры (рис. 12) или зооспоры и непосредственно развиваются в новое растение (споры, зооспоры)

или же предварительно сливаются попарно, а затем вновь образуют новую форму элемента размножения или же непосредственно прорастают. Если сливаются два совершенно одинаковые протоплазматические образования, например две зооспоры, то они называются изогаметами. К этому типу нужно отнести и слияние одинаковых целых индивидуумов (например целых клеток диатомей). Но чаще копулирующие гаметы обнаруживают между собой отличия, становятся гетерогаметами, причем уже у бурых и красных водорослей эта дифференциация выражается в развитии подвижного мелкого сперматозоида и относительно крупного неподвижного яйца. Эта дифференциация остается и еще сильнее подчеркивается у высших растений.

Как два характерных примера приведем образование зооспор и гамет (изогамет) у одноклеточной сифонной зеленой

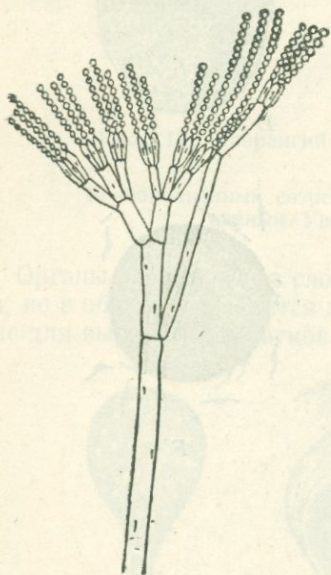


Рис. 15. Образование конидий у плесневого грибка *Penicillium*. По Страссбургеру.

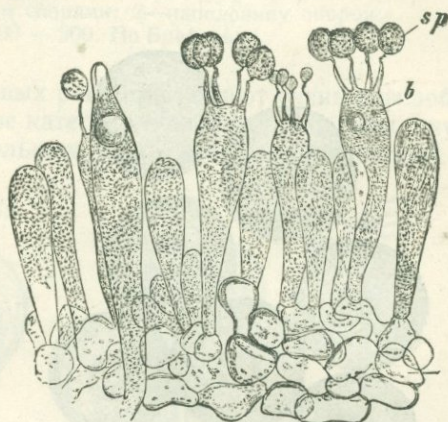


Рис. 16. Образование базидиоспор (*sp*) у рыжика *Russula rubra*. Увел. 540. *b* — базидии; *sp* — споры. По Страссбургеру.

водоросли *Botrydium* (рис. 13) и оплодотворение яйца сперматозоидами у бурой водоросли *Fucus* (рис. 14). На первом рисунке видно, что протоплазма растения распадается на большое число зооспор, снабженных одним жгутиком. Выйдя из оболочки клетки-слоевича, они движутся самостоятельно и потом непосредственно прорастают в новое растение. На фиг. 5—8 рис. 13 мы видим, что у того же *Botrydium* иногда образуются и изогаметы, снабженные уже двумя жгутиками. Выйдя из общей оболочки, они плавают, потом копулируют попарно и, сливаясь, образуют покоящуюся зиготу, приспособленную к переживанию высыхания. Из зиготы затем прорастает новое растение.

У слоевищных растений органы размножения носят во многих случаях названия, общие с такими же образованиями высших растений, иногда же специальные названия. Так, мы отличаем как вместилища спор и зооспор — спорангии, аски (у грибов), зооспорангии, как вместилища яиц — архегонии и оогонии, как вместилища сперматозоидов — антеридии. Не во вместилищах, а на

особых ножках или в виде четок развиваются особые разновидности спор — конидии (рис. 15) и базидиоспоры (рис. 16) у грибов, у которых вообще встречается большое разнообразие спор, носящих много специальных названий.

Расчленение стеблевых растений

У более высоко организованных растений, у которых уже хорошо выражено построение тела из различных растительных тканей, принято расчленять их тело на совершенно определенные части, не смешивая их с функциональными органами. Так, мы выделяем побег, расчлененный на стебель и листья, и корень, противопологаемый побегу. Все остальные

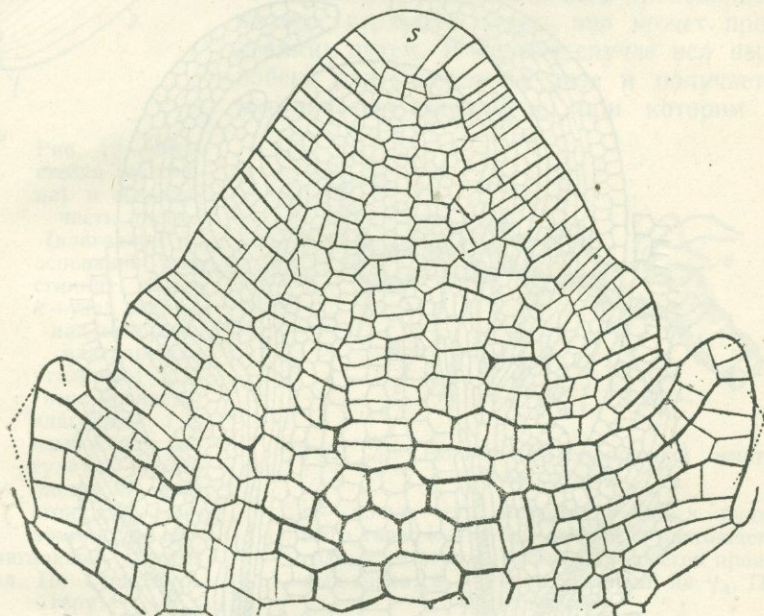


Рис. 17. Верхушка стебля хвоща. S — верхушечная клетка. По Палладину.

части растений имеют происхождение из одного из этих двух (или трех, если считать листья особым элементом) частей. Впрочем, например стигмариин древних лепидофитов никак не укладываются в эту схему, и для них установлена особая категория, корненосец (ридзофор или суспенсор), не являющаяся ни побегом, ни корнем. Такое же образование в зачаточной (или, лучше сказать, редуцированной) форме проявляется и у некоторых ныне живущих растений, как у *Isoetes* или *Selaginella*.

Отсутствие одного из постоянных элементов тела растения может быть действительным или кажущимся; так, корень может вовсе отсутствовать, заменяясь корневищем или даже без замены чем-либо; листья у всех современных высших растений, если отсутствуют, то вследствие специальной редукции, что наблюдается у самых различных групп. Но у некоторых вымерших групп, как у псилофитов, листья вообще еще не выработались.

Стебель. Основным элементом побега стеблевых растений или *Cormophyta* является его ось, называемая у трав стеблем и стволom—если она одревеневаает. В основной форме эта ось представляет цилиндрическое или точнее удлинено-коническое образование, округлого сечения, различной величины. В зависимости от характера оси побега и продолжительности его жизни растения делятся на деревья, кустарники и полукустарники и травы.

Некоторые характерные формы стеблей носят особые названия. Например коленчатые, пустые внутри образования, как у ржи, бамбука, называются соломинами.

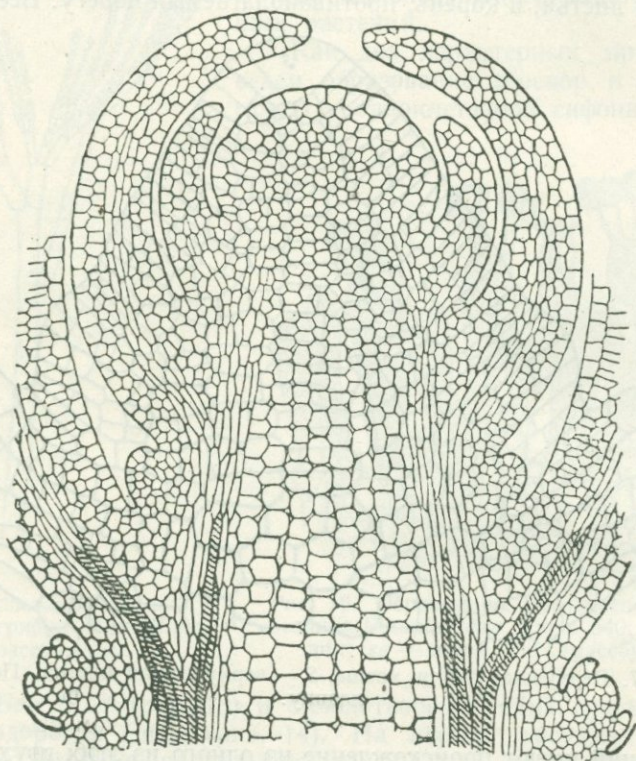


Рис. 18. Верхушка растущего стебля цветкового растения. Видна верхушка, прикрытая в почкосложении молодыми зачатками листьев, в пазухах которых уже закладываются новые побеги. По Иванову.

Жизнь стебля различна. У однолетних трав стебель вырастает и отмирает иногда в продолжение немногих недель или 2 — 3 десятков дней, причем вместе с ним погибает и все растение, принеся семена. У многолетних трав стебли отмирают каждый год до основания, но корневище или клубень, или луковица, оставшиеся в почве, на следующий год дают новые побеги. У кустарников и деревьев стволы сохраняются в течение всей жизни растения, иногда в течение тысячелетий.

Стебель растет своей верхушкой, которая состоит из недифференциро-

ванных клеток эмбриональной ткани. Вершина побега имеет выпуклую поверхность и называется конусом нарастания. Она не покрыта чехликом как у корня, но у большинства растений покрыта свернутыми над ней молодыми листьями, которые таким образом защищают молодую часть стебля от наружных воздействий и образуют почку. Зачатки самых молодых листьев появляются у верхушки роста в виде бугорков или валиков. У папоротникообразных стебель растет при помощи одной верхушечной клетки (рис. 17), у высших растений при помощи группы клеток (рис. 18). Боковые разветвления всегда образуются в пазухе листа.

Основное ветвление побега происходит всегда на его верхушке. Здесь оно может произойти двояким путем. В первом случае вся верхушка побега разделяется на двое и получается дихотомическое ветвление, при котором вместо



Рис. 19. Часть стебля (соломина) и основная часть листа (влагалище и основание пластинки) злака. *k*—узел стебля, над которым влагалище утолщено; *v* — верхняя часть влагалища; *l* — язычок или лигула; *s* — часть листовой пластинки; *h* — соломина, не одетая влагалищем листа. Ест. вел. По Страсбургеру.

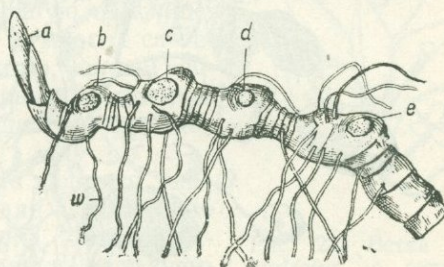


Рис. 20. Корневище соломоной печати (*Polygonatum*).

a — почка для наземного побега будущего года; *b* — рубец от побега настоящего года; *c*, *d* и *e* — рубцы от побегов прошлых годов, *w* — корни. Уменьш. на $\frac{3}{4}$. По Страсбургеру.

главного стебля растут только две равноправных ветви, которые в свою очередь разветвляются на двое, и таким образом основного ствола не получается. Такое дихотомическое ветвление особенно свойственно папоротникообразным растениям. У большинства растений, особенно у высших, боковые ветви закладываются сбоку от точки роста в виде бугорков, и верхушка продолжает расти неизменно. Такая система ветвления, при которой вырабатывается основная ось побега, называется моноподиальной.

Иногда наблюдаются придаточные побеги, образующиеся из спящих почек более старых частей ствола.

Кроме нормального роста на верхушке побега и в его еще не одеревеневших частях наблюдается особый вставочный рост отдельных участков стебля. Это особенно заметно на таких растениях, как злаки. У злаков, где стебель разбит на отдельные междоузлия, каждое из них остается в течение некоторого времени мягким и способным к росту при своем основании, в то время как его верхняя часть уже закончила рост. Эта

еще растущая часть обычно бывает одета влагалищем листа (рис. 19).

Такие же условия наблюдаются у хвощей и ископаемых каламитов, где каждый участок стебля нарастал при своем основании.

Растения в различной степени подвержены ветвлению. Одни в течение всей жизни остаются одноосными, не ветвясь вовсе и развивая один пучок листьев на верхушке стебля (папоротники, пальмы, кроме думпальмы, немногие двусеменодольные, например папайя); другие дают слабо развитую систему ветвей, наконец третьи развивают чрезвычайно обильную ветвистость, например дуб, ива и т. п.



Рис. 21. Нижняя часть побега и корневая система картофеля (*Solanum tuberosum*). Средний более темный клубень — высаженная в землю весной картофелина, боковые — развившиеся в текущем году. Уменьш. 3. По Страсбургеру.

У многих стеблей более или менее резко выражено расчленение на удлиненные междоузлия и разделяющие их узлы, к которым прикреплены листья. Особенно этот признак выражен у злаков или у таких растений, где листья сидят в виде розеток или мутовок или супротивно, как например у зонтичных, губоцветных. В таких случаях стебель, как у соломин, часто бывает полым, имея перегородки или диафрагмы лишь на месте узлов. Самая внутренняя часть стебля называется сердцевинной (характерна например у бузины), кнаружи от нее лежит древесина, которая отделяется от коры слоем живой живой делящейся ткани или камбия, по которому она легко отделяется от древесины, особенно весной. Кнаружи от камбия находится кора, которая у молодых побегов бывает покрыта

кожицей, а у старых — пробкой, образующейся путем деления особых клеток коры.

Стебель может весь оставаться под землей, в почве, образуя корневище, как например у многих папоротников, или же только часть побега образует корневище (рис. 20), ежегодно дающее воздушные побеги. Видоизменения стебля проявляются например в виде клубней (картофель) (рис. 21) или в виде луковиц, которые представляют части стебля со сближенными узлами, одетыми видоизмененными листьями. Наземные части побега также могут претерпевать значительные видоизменения, образуя например листовидные органы, так называемые кладодии, например у растения *Ruscus* (рис. 22) или у кактусов. У некоторых растений стебель становится ползающим, вьющимся, цепляющимся при помощи тех или других образований, усиков, крючков, шипов и т. п. У ряда растений стволы приобретают шаровидную или яйцевидную форму, как например у многих саговниковых и ископаемых беннеттитов, причем собственно ствол часто бывает покрыт панцирем из остающихся после отпадения листьев остатков черешков.

Лист. Основной формой листа является зеленый лист растений, служащий для ассимиляции углерода из углекислоты воздуха. Листья закладываются всегда на верхушке растущего побега в виде бугорков и развиваются по мере роста побега (рис. 18). Расположение листьев всегда бывает строго закономерным, и у одного и того же растения, часто у целого рода или даже семейства, расположение листьев бывает всегда одинаковым, т. е. спиральным (рис. 23), супротивным (рис. 24) или мутовчатым (рис. 25). Иногда листья развиваются только в виде прикорневой розетки, как у одуванчика, и тогда побег, несущий на конце цветки, является в виде стрелки.

Листья имеются уже у мхов, достигают большего разнообразия у папоротников, частью заменяясь там чешуями, одевающими почки, но наибольшего развития достигают листья высших цветковых растений. У них следует отличать четыре основных рода листьев, представляющих гомологичные, т. е. одинаковые по происхождению образования. Основным типом являются обыкновенные зеленые листья, затем различают низовые и верховые листья и цветолистья, точнее листья, превращенные в части цветка, т. е. чашелистики, лепестки, тычинки и плодолистики завязи.

Зеленый лист несет функцию питания растения путем усвоения из воздуха углерода при помощи находящихся в листе зерен хлорофилла и построения из углерода, водорода и кислорода крахмала. Форма и строение листьев необычайно разнообразны. У цветковых растений всякий зеленый лист снабжен при основании, с его боков, особыми мелкими листо-



Рис. 22. Ветка *Ruscus aculeatus* с веточками, измененными в листовидные кладодии.

f — недоразвившийся лист; *cl* — кладодий, сидящий в пазухе листа; на кладодии сидит цветок. Ест. вел. По Страсбургеру.

видными же придатками, которые называются прилистниками. Прилистники могут принимать различные формы, могут сохраняться в течение всей жизни листа и наоборот могут опадать очень рано.

Определение ископаемых покрытосеменных основано преимущественно на изучении остатков (отпечатков и пр.) их листьев, и потому

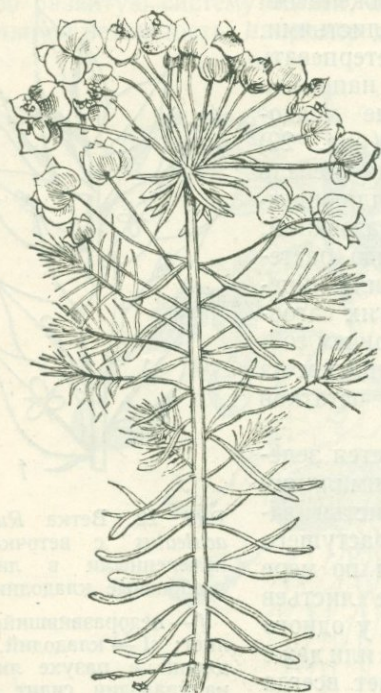


Рис. 23. Побег молодая *Euphorbia cyparissias* со спиральным расположением листьев. Уменьш. на $\frac{1}{3}$. По Страссбургеру.



Рис. 24. Побег куколя *Agrostemma githago*, с супротивными листьями.

1 — цветущая ветвь с супротивными листьями; 2 — лепесток с двумя тычинками; 3 — завязь с семязпочками; 4 — диаграмма расположения частей цветка. Ест. вел., 2 и 3 — несколько увеличены. По Страссбургеру.

мы несколько подробнее остановимся на морфологии листьев покрытосеменных.

Лист состоит из пластинки, или собственно листа, и черешка, но последний может отсутствовать, и тогда лист является сидячим, стеблеобъемлющим или даже пронзенным. Важнее всего при занятиях палеонтологией обращать внимание на форму, расчлененность всего листа и его края и жилкование или нервацию листа.

Понятие формы включает определение общего очертания всего листа (рис. 26 и 27), будь он простым, как у ивы или тополя, или сложным, как у ясеня, розы. С этой точки зрения мы можем различать следующие главные формы листьев: круглую, эллиптическую, овальную или яйцевидную, продолговатую, ланцетную, узколанцетную и линейную. Оваль-

ными или эллиптическими являются и такие листья, как листья березы или тополя, а также сложные листья грецкого ореха или ясеня. Кроме общей формы листа обращают внимание на форму его основания и верхушки. Основание, если оно глубоко вырезано в виде бухты, может быть почковидным, далее различают основания сердцевидное, прямо-срезанное, округлое, клиновидное и т. д. Верхушка может быть вытянутой в тонкое острие, острой, округлой, тупой или даже выемчатой, как у лириодендронов. Этим не исчерпываются разнообразные формы листьев и их частей, и обычно они определяются просто по сходству с общеизвестными формами (лировидный, гитаровидный и пр.). Лист может быть простым, если его пластинка сохраняет свою непрерывность, хотя бы и представляя сложные формы, или сложным, если доли листа, расположенные

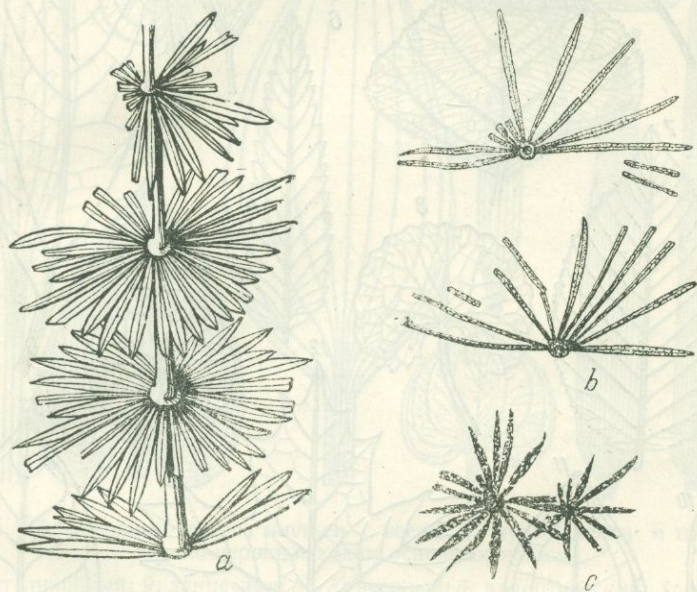


Рис. 25. Мутовчатое расположение листьев у каламита *Appularia stellata*. *a* — ось побега с четырьмя мутовками ланцетных листьев; *b* — отдельные мутовки. Нат. вел. По Готану.

перисто или дланевидно, в виде лучей, совершенно обособляются в виде отдельных листочков, сидящих как бы на черешках, которые тут являются не чем иным, как частями основной пластинки, утратившей свои плоские части и сохранившей только жилки, выступающие как черешочки. Сложные листья бывают перистыми, двоякоперистыми и т. д., затем различают тройчатые, дланевидные, стоповидные и прочие сложные формы (рис. 28). Мы будем говорить как об общей форме листа, так и о форме его элементов или листочков.

Существуют все переходы от простых или нераздельных листьев к листьям сложным (рис. 29). Так листья, пластинка которых имеет вырезы, доходящие всего до половины полупластинки, называются надрезанными; если вырезы глубже, они будут разделенными, и наконец, если вырезы очень глубоки, то — рассеченными. Это расчленение тоже

подчиняется особым правилам и может быть перистым (перисто-надрезанный или рассеченный лист), пальчатым или дланевидным (лучистым), или стоповидным, или наконец может иметь еще более сложную форму.



Рис. 26. Основные формы и жилкование листьев.

Лист круглый: 1 — *Pirus communis*; 9 — *Hydrocotyle*; 12 — *Acer platanoides*; лист эллиптический: 2 — *Rhamnus Wulfenii*; 4 — *Laurus camphora*; лист яйцевидный: 7 — *Ostrya*; 11 — *Phyllagathis*; 13 — *Eugenia*; лист ромбический: 5 — *Populus*; лист линейно-ланцетный: 10 — *Myosotis*. По жилкованию: жилкование перисто-нервное: 1, 2, 4, 5, 6, 7, 10 и 13; жилкование лучистое: 8, 9, 12; жилкование ложно-дугонервное: 3 и 11; жилки краспедодромные: 6 и 7; камтодромные: 3 и 11; брохиодромные: 2, 4 и 13; диктиодромные: 1. По Кернеру.

Число лопастей, число вырезков, форма и глубина тех и других на листовой пластинке — все служит для систематического отличия листьев различных растений. Кроме того особое внимание обращается на характер

расчленения края листовой пластинки (или пластинки листочка). Она может быть совершенно цельной, как у обыкновенного бука, лавра, крушины, или иметь различного рода выемки (рис. 30); тогда различают листья, по характеру их края, пильчатые и двоякопильчатые (например орешник, береза), простозубчатые, городчатые, если зубцы несколько округлены, выемчатые или выемчатозубчатые. Иметь такие особенности могут как листья в целом, так и их отдельные лопасти; так например у

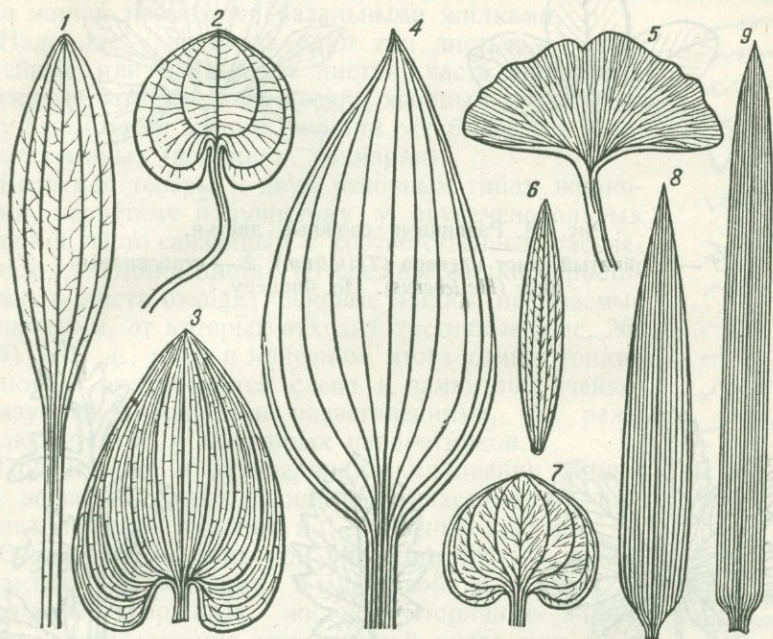


Рис. 27. Основные формы листьев с веерным, дугонервным и параллельно-нервным ходом основных жилок.

Лист линейный: 9; ланцетные: 6 и 8; веерный: 5; эллиптический: 1; яйцевидный: 4; широкояйцевидный: 3; округлый: 2 и 7. Жилкование дугонервное: 1 — 4, 6, 7; переходное к параллельно-нервному: 8; параллельно-нервное: 9; веерное: 5. Основание клиновидное: 1, 4, 5, 6, 8, 9; основание выемчатое или почковидное: 2, 3 и 7. 1 — *Bupleurum*; 2, — *Hydrocharis*; 3 — *Majanthemum*; 4 — *Funkia*, 5 — *Ginkg*; 6 — *Leucopogon*; 7 — *Parnassia*; 8 — *Bambusa*; 9 — *Oryza*. По Кернеру.

некоторых кленов только отдельные лопасти являются зубчатыми. Отличают форму и величину зубцов, их положение, направление их острия и пр. Кроме того отличают характер края листа: прямой, завороченный и пр. В ископаемом состоянии часто край листа не сохраняется или сохраняется плохо, и тогда для точности определения важно постараться обнаружить его характер хотя бы на незначительном участке. Так, если мы обнаружим хотя один-два сложных зубчика, мы не можем считать отпечаток, похожий на обыкновенный бук, за этот вид, а скорее решим, что перед нами граб.

Особенно внимательно приходится наблюдать у ископаемых форм прохождение жилок (неправильно называемых нервами, так как функ-

ции их, как проводящих элементов, гораздо более совпадают с жилами животных, чем с нервами их), и с этой точки зрения опять листья могут делиться на целый ряд категорий.

Чаще всего на листе мы видим (рис. 26) одну главную, более толстую жилку, проходящую посредине листовой пластинки или несимметрично



Рис. 28. Различные сложные листья.

1 — тройчатый лист клевера (*Trifolium*); 2 — стоповидный лист (*Helleborus*). По Фишеру.



Рис. 29. Примеры раздельных, надрезанных и рассеченных листьев.

1 — раздельный лист лапчатки; 2 — надрезанный лист боярышника; 3 — перисторассеченный лист мака. По Фишеру.

у некоторых, и отходящие от нее более или менее слабые ветви, которые соединяются более или менее ясными анастомозами. Другим основным типом является лист, у которого из основания пластинки или верхушки черешка в виде лучей выходит ряд равнозначущих жилок (рис. 27). Такие листья являются вееронервными, дугонервными и параллельнонервными, если дуги их слабо выгнуты и очень длинные по сравнению с радиусом (рис. 27, 8 и 9). Перистое жилкование более свойственно папоротникам и двусеменодольным растениям, дугонервное и параллельнонервное — односеменодольным. Чисто веерное жилкование очень

редко и характерно для долей листа папоротников (*Adiantum*) и листьев голосеменного *Ginkgo*. Между перистонервным и дугонервным жилкованием наблюдаются переходы, если при наличии сильного срединного нерва часть его нижних ветвей сильно развита и сближена в виде лучей по существу ложно дугонервно, а сверху часть жилок отходит от главной правильно в перистом порядке. Часто при основании перистонервных листьев одна пара, нижняя или вторая — третья, сильно выделяется и далеко устремляется вверх листа. Такая пара жилок называется базальными жилками.

Надо еще указать на один тип листьев — узкие линейные или игольчатые листья, часто шиловидно изогнутые, которые свойственны хвойным и часто поэтому называются хвоями, но они же бывают и у покрытосеменных (водяника, розмарин).

Вернемся теперь к двум основным типам жилкования, перистому и лучистому у двусеменодольных растений, часто связанным с соответственным расчленением пластинки листа. От средней жилки перистонервного листа отходят боковые жилки, называемые вторичными, от которых отходят третичные (рис. 26, 7 и 5) и т. д., пока в конечном итоге самые тонкие жилки не оканчиваются слепо в замкнутой ячейке, образуемой тончайшими разветвлениями, что реже наблюдается и у некоторых папоротников.

При веерном и дугонервном жилковании жилки или вовсе не имеют перемычек (анастомозов), или последние мало заметны по сравнению с ними.

Существенную роль при описании листьев играет характер прохождения в листовой пластинке и окончаний вторичных жилок. Вторичные жилки могут непосредственно идти в край листа или даже выступать из него в виде щетинок или остей, как у каштана. Такие жилки называются краспедодромными (рис. 26, 7). Если же вторичные жилки, подходя к краю листа, изменяют свое направление и, загибаясь, идут далее вдоль края, то жилкование называется камптодромным (рис. 26, 2 и 13). Брохиодромным жилкованием называется такое, когда жилки образуют вдоль края листа все уменьшающиеся ячейки (рис. 26, 4). Пример краспедодромии — каштан (рис. 272), камптодромии — грецкий орех (рис. 266). Брохиодромия хорошо выражена у бересклета, у *Sinpatotit*. Кроме того существует диктиодромное жилкование, при котором жилки разбегаются, подходя к краю листа, в мелкую сеточку без образования серии ячеек (рис. 26, 7). Отмечают угол выхода вторичных жилок из средней, их частоту, характер хода (прямые или изогнутые), характер отношения соответствующих противоположных жилок (противопоставленные или чередующиеся). Третичные жилки могут резко выделяться или сливаться с тончайшей сетью мельчайших разветвлений. Они могут возникать или под прямым углом ко вторичным, или быть прямыми или изломанными и пр., частыми или редкими, отчего зависит величина и форма полей, ими ограничиваемых.

При лучистом жилковании жилки выходят буквально в виде лучей

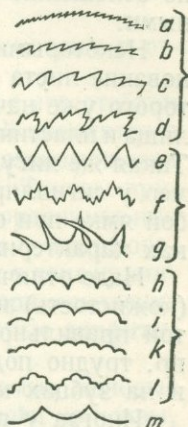


Рис. 30. Примеры характерной зубчатости края листа.

a — d — пильчатый край; e — g — зубчатый край; h — l — городчатый край; m — выемчатый край. По Фишеру.

во все стороны от черешка, прикрепленного к центру пластинки, как у *Hydrocotyle* (рис. 26, 9), *Nelumbo*, или, если прикрепление смещено эксцентрически, то лучи уже неодинаковы (как у водяной кувшинки *Nymphaea* или у *Menispermum*). Но чаще всего лучи выходят только односторонне, как у *Acer* (клена) (рис. 26, 12), *Aralia* и др. О вторичных их жилках можно сказать то же, что и в первом случае. Кроме средней, среди первичных здесь различают нижнюю пару, вторую и т. д., по отношению к которым жилки низших порядков являются вторичными.

Некоторыми особенностями отличаются листья злаков, у которых основание листа развивается во влагалище, охватывающее стебель, от которого уже начинается собственно пластинка листа. На границе влагалища и пластинки лежит особое образование — **я з ы ч е к** или **лигула**. Такая же лигула наблюдается и на многих листьях лепидофитов, например у сигиллярий и лепидодендронов, у которых она помещается в особой ямке при основании верхней поверхности листа, образуя на отпечатках характерный рубец (рис. 189).

Надо отличать еще текстуру листа, т. е. его относительную плотность (кожистость) или нежность, что конечно не может быть произведено с той правильностью, как у ныне живущих форм. Волоски, реснички и пр. трудно поддаются наблюдению, но железки на черешке (у *Populus*) и на зубах края наблюдаются хорошо.

Иногда у растения зеленые листья могут быть очень редуцированы (недоразвиты) или же отсутствовать вовсе. Тогда функции листьев, т. е. процесс ассимиляции, принимает на себя поверхность стебля, который не теряет зеленого цвета и в более старом состоянии и не покрывается коркой (кактусы, бобовое растение *Spartium* и др.).

Кроме редукции листьев наблюдаются различные виды их метаморфоза. Листья могут быть превращены в колючки, усики, кувшинчики для скопления воды (*Nepenthes*), хватательные органы (росянка), чешуйки и пр. Листья многих хвойных вообще развиваются в виде мелких чешуевидных образований, прижатых к стеблям (туя, кипарис, некоторые можжевельники).

Низовыми листьями называются упрощенные листья, которые развиваются в виде чешуй и не имеют никогда черешка. Они обычно, как например почечные чешуи, бывают окрашены в коричневый цвет, покрыты волосками или войлоком, смолистыми железками и пр. Эти низовые листья развиваются или из нижней части обыкновенного листа в то время, как его верхняя часть остается совершенно неразвитой, или же из прилистников, или представляют собой целый, но недоразвитый лист.

Так называемые верховые листья, по происхождению из обыкновенных листьев и по форме похожие на низовые листья, служат кроющими образованиями для цветочных побегов и носят название **п р и ц в е т н и к о в**. Они бывают или зеленого цвета или иногда пестро окрашены, причем их тогда можно смешать с лепестками. Они часто связаны переходами с зелеными листьями. Часто называют прицветниками особые листовидные образования, чередующиеся со спорофиллами в спороносных образованиях хвощевых (каламиты) и плауновых. Это название употребляется за неимением другого, но по существу неправильно, так как там нет самого цветка.

Наконец, органы цветка голосеменных и покрытосеменных растений также являются не чем иным, как видоизмененными листьями. Частью они, как тычинки и завязи, утрачивают всякое внешнее сходство с зелеными листьями. Частью же, в чашелистиках чашечки и лепестках венчика, они сохраняют большое сходство с обыкновенными зелеными листьями. У некоторых растений впрочем можно легко проследить переход зеленых чашелистиков в лепестки, а последних в тычинки (например кувшинка, у которой нити некоторых тычинок бывают лепестковидно расширены).

Морфологию цветка и его отдельных элементов мы рассмотрим в отделе морфологии органов размножения растений.

Корень. Частью растения, противоположной побегу, с его стеблем и листьями, является корень. Корни большинства растений находятся в почве, хотя мы знаем и воздушные корни, т. е. корни, развивающиеся полностью или частично, до достижения почвы, в воздухе. Таковы придаточные корни, развивающиеся на стволах, например папоротников или некоторых фикусов (баньян, *Ficus religiosa*), панданов или у мангровых деревьев, обитающих на илистой почве, мангрове или в зоне приливов. Такие же воздушные корни, даже не приходящие в соприкосновение с почвой, а свободно висящие в воздухе, развивают некоторые эпифиты, например орхидные.

Толстые части корней бывают покрыты коркой, но самые молодые корешки, которые играют активную роль во всасывании влаги из почвы, несут на своей поверхности, у окончаний корешков, тончайшие волоски, как выросты их кожицы, срастающиеся с частицами почвы, через которые влага и растворенные в ней минеральные соли поступают в корни.

Иногда корневые волоски заменяются грибными нитями, живущими в симбиозе с клетками высших растений. Это грибное образование, называемое микориздой, представляет очень древнее образование, так как нити микоризды замечены были уже в корнях кордаитов.

Самый кончик корня бывает покрыт особым образованием, так называемым корневым чехликом, защищающим точку роста от непосредственного соприкосновения с частицами почвы, которые могли бы повредить нежную эмбриональную ткань. Корни никогда не производят листьев. У некоторых растений, например водяных, и у орхидей (*Corallorhiza*) корни отсутствуют вовсе, заменяясь корневищем. Иногда корни образуют корневые клубни, как у георгины, моркови.

Анатомически корни особенно отличаются от стебля в молодом состоянии, о чем будет речь ниже.

У некоторых ископаемых растений существовали своеобразные образования, не подходящие ни под понятие корня, ни под понятие корневища. Это так называемые стигмарии (*Stigmaria*) (рис. 212), развитые у лепидофитов, как например ботродендронов, сигиллярий и может быть лепидодендронов. Некоторые авторы объясняют их как третий элемент растения, противопологающий корню и стеблю, а именно корне носец (ридзофор, *Wurzelträger*), который как аналогичное, но зачаточное образование несколько выражен у современных селягинелл. Тогда придатки, развивающиеся на стигмариях, аппендиксы, можно трактовать как настоящие корни, хотя мы и не видим у них например корневых волосков.

Органы размножения и развитие растений

Жизнь каждого растения ограничена, продолжаясь от нескольких часов или дней до 5000 — 6000 лет у таких деревьев, как гигантские секвой, баобабы или знаменитое некогда драконовое дерево острова Тенерифа. Потери, вызываемые как естественной смертью растений, так и гибелью их от животных, от наступления холодного времени или при высыхании водоемов, растения восстанавливают, обладая способностью размножения, которая у них выражается в самых разнообразных формах.

Основные типы размножения и чередование поколений. Размножение производится или бесполом путем, который состоит у низших растений в делении материнской клетки на две, в почковании, в отделении от материнского растения мелких одноклеточных зародышей или спор (рис. 12), которые тысячами разносятся вокруг и дают начало новым растениям. Такой вид мы называем простым размножением.

Другой вид более сложного размножения, в котором всегда принимают участие две клетки от одной или двух особей или две целые одноклеточные особи, называется половым размножением или воспроизведением. При этом две клеточки, одинаковые — и з о г а м е т ы или различные — г е т е р о г а м е т ы, в которых мы уже различаем мужскую и женскую, сливаются между собою в акте копуляции и затем дают новое растение (рис. 13 и 14), хотя и различным путем у разных растений. У большинства растений эти два процесса существуют независимо, иногда даже правильно чередуясь, как у папоротников, мхов, всех высших растений, где требуется однако очень большое искусство, чтобы подметить и разделить эти два процесса. У высших растений кроме этих двух форм, полового и бесполого размножения, существуют еще разные способы вегетативного размножения при помощи отводков, усиков, выводковых почек и пр.

В качестве примеров бесполого размножения у простейших растений можно привести деление клетки пополам, как это наблюдается у диатомовых водорослей. У некоторых водорослей содержимое клетки распадается на множество зооспор (рис. 13), мелких подвижных клеточек, которые выходят из оболочек старой клетки, движутся и потом прорастают в новое растение.

Особенно развиты способы бесполого размножения у грибов, у которых споры развиваются в особых сумках или открыто на ножках (рис. 16), или в виде конидий, иногда располагающихся в виде четок, часто кисточками, как например у плесени (рис. 15).

У высших водорослей, багряных и бурых, наблюдается более или менее правильная смена или последовательность обоих способов размножения. Сначала развивается поколение, которое производит бесполом путем споры; из них вырастает другое поколение, которое наоборот развивает яйца и сперматозоиды в особых половых органах, носящих название архегониев (женские) и антеридиев (мужские). У бурых водорослей женские клетки — яйца — неподвижны и имеют значительную величину в сравнении с мелкими подвижными мужскими клетками сперматозоидами (рис. 14).

Гораздо более отчетливо процесс смены полового и бесполого поколения проявляется у мхов и папоротникообразных, по гомологии с которыми он открыт был и у высших растений.

Зеленое растение мох (рис. 31), представляющее тонкий стебелек, покрытый листьями, несет на своей верхушке два рода органов, мужские антеридии и женские архегонии, в виде колбочек (рис. 32). По созревании антеридиев в них образуются сперматозоиды, которые при разрывании оболочки антеридия выходят в каплю воды, росы или дождя, и при помощи ее, активно плавая, проникают к шейке архегония. Если архегоний созрел, сперматозоид через его шейку проникает внутрь и оплодотворяет находящуюся внутри яйцевую клетку.



Рис. 31. Мох кукушкин лен (*Polytrichum commune*); зеленое растение (половое поколение) с сидящим на нем спорогоном (бесполое поколение). Внизу антеридии и архегонии мха *Bryum caespitosum* на верхушке зеленого стебля. По Кернеру.

вырастающее из спорогона в виде коробочки на ножке. В этой коробочке развиваются многочисленные споры, рассеиваемые и дающие начало многим новым растениям.

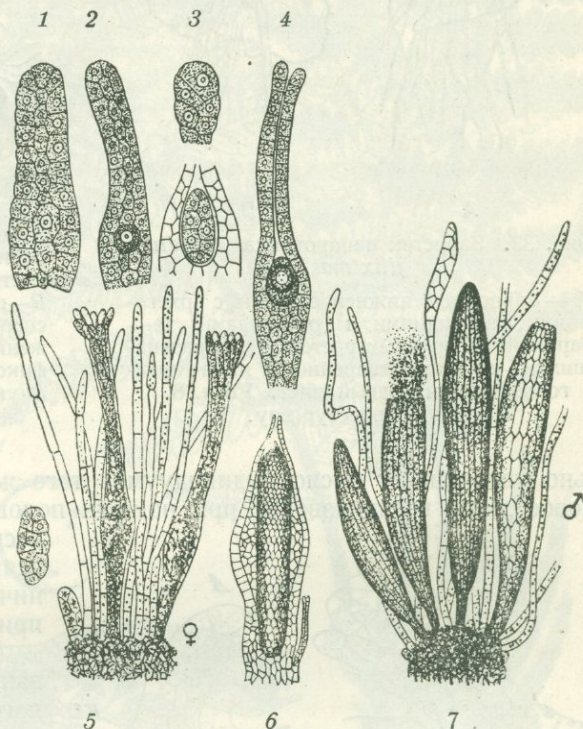


Рис. 32. Развитие архегониев, архегонии и антеридии мхов.

1—4—развитие архегониев *Phascum cuspidatum*; 5 — архегонии и парафизы мха *Mnium cuspidatum*; 6 — зачаток спорогона внутри архегонии *Phascum cuspidatum*; 7—антеридии и парафизы *Polytrichum commune*. По Ветштейну.

Этим заканчивается половой процесс размножения, в результате которого из оплодотворенной яйцевой клетки вырастает зародыш (рис. 32, 6), а из него развивается спорофит или бесполое поколение мха, развивающееся из спорогона в виде коробочки на ножке. В этой коробочке развиваются многочисленные споры, рассеиваемые и дающие начало многим новым растениям.

Развитием спор заканчивается развитие спорового или бесполого поколения. Как мы видим, только бесполое размножение здесь действи-

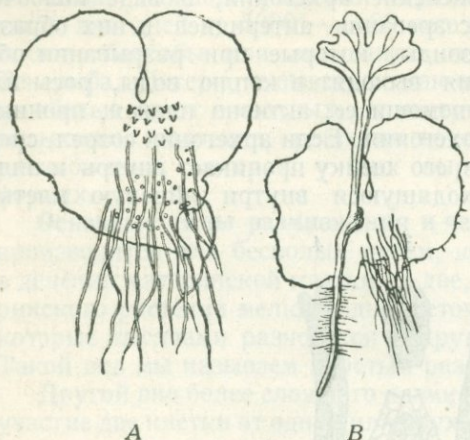


Рис. 33. Заросток папоротника *Aspidium filix mas*.

А — заросток с нижней стороны с архегониями, антеридиями и ридзоидами; В — заросток с молодым растеньицем, развившимся из оплодотворенного яйца архегония; виден первый лист. Увел. 8.

По Страссбургеру.

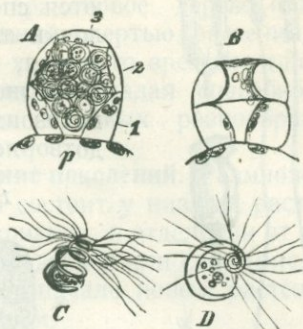


Рис. 34. Антеридии *Polytrichum vulgare*.

А — зрелый; *p* — клетка заростка; 1 и 2 — кольцевые клетки; 3 — клетка крышки; В — пустой антеридий; С — сперматозоид во время движения; D — сперматозоид, фиксированный иодом. А и В увел. 240, С и D увел. 540. По Страссбургеру.

тельно увеличивает число индивидуумов того же растения, тогда как половое лишь воспроизводит при помощи полового акта одно, иногда несколько растений, но во всяком случае в очень ограниченном количестве (например до 10).

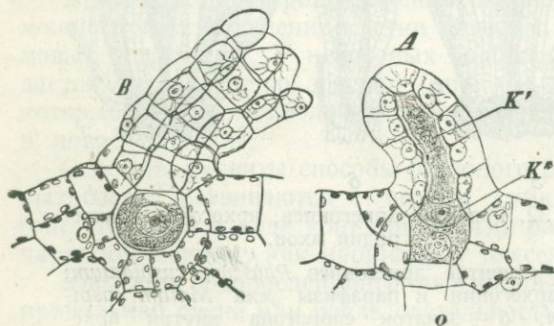


Рис. 35. Архегонии *Polytrichum vulgare*.

А — незрелый архегоний; *K'* — шейковая канальцевая клетка; *K''* — брюшная канальцевая клетка; *o* — яйцо; В — зрелый раскрывшийся архегоний. Увел. 240. По Страссбургеру.

этом заростке или проталлии папоротника (рис. 33) развиваются половые органы, антеридии (рис. 34) и архегонии (рис. 35), которые также вступают в такие же отношения как и у мхов, т. е. из антеридия через каплю воды подвижный сперматозоид перебирается в архегоний, где и оплодотворяет



Рис. 36. Папоротник *Aspidium filix mas*.

1 — внешний вид всего растения; а — молодые спирально закрученные листья; 2 — поперечный разрез стержня листа с проводящими пучками а; 3 — сегмент перышка с сорусами, прикрытыми индузием; а — индузий или покрывало; б — спорангии; 4 — сорус в продольном разрезе; 5 — поперечный разрез через кучку; а — лист; б — индузий; с — спорангии; б — спорангий; а — ножка; с — кольцо; d — споры. По Воссидло.

яйцо, из которого возникает зародыш, развивающийся вслед затем в целое растение папоротника (рис. 36). Таким образом здесь заросток папоротника гомологичен¹ мху, а сам папоротник — гомологичен лишь спорогону мха. Мы видим, что у папоротника наступила значительная редукция или угнетение полового поколения, которое перестало, как у мха, быть основой всего растения, а стало мелким незаметным образованием, тогда как главную роль, как папоротника, стало играть споровое поколение. Споровое поколение папоротника представляет более или менее крупное растение, до древовидных форм включительно, на листьях которого развиваются спорангии, в которых развиваются споры, рассеивающиеся и производящие массу новых индивидуумов.

Споры развиваются у папоротников (рис. 36) обычно в особых образованиях в виде мешечков, так называемых спорангиях, состоящих из ножки и оболочки в один или несколько слоев, внутри которых созревают многочисленные споры. Спорангии почти всегда собраны кучками или сорусами, обычно на нижней стороне или на краях листа. Сорусы или кучки (рис. 36) бывают часто покрыты особыми покрывальцами или индюзиями различной формы и происхождения. При созревании спорангий разрывается различными способами, часто при помощи особого кольца (рис. 36, б) из клеток, стенки которых частью утолщены, что при высыхании создает неравномерное сокращение и вызывает разрыв стенок спорангии, вследствие чего споры высыпаются и рассеиваются по ветру.

Размножение хвощей, плаунов происходит с небольшими видоизменениями таким же образом. Некоторых частных мы коснемся в будущем при описании соответственных групп растений. Проталлии хвощей имеют кустистый вид, проталлии плаунов представляют довольно крупные клубеньки.

Споровое или бесполое поколение называют спорофитом, половое — гаметофитом. Кроме своих отличий в отношении характера производимых ими образований для целей размножения, они коренным образом отличаются по внутренней организации клеток тем, что у спорофита ядра клеток содержат двойное число хромосом, тогда как у гаметофита число хромосом одинарное. Поэтому эти поколения иногда различаются под именем диплоидного (споровое) и гаплоидного (половое).

Указанное чередование поколений, т. е. сначала образование проталлии или заростка, развивающего половые органы, а потом из оплодотворенного яйца — спорового поколения, развивающего споры, происходит и у наиболее высоко организованных растений. Однако там этот процесс является еще более замаскированным, и рассмотреть его представляет не малую задачу. Однако гомология между всеми образованиями споровых и семенных растений существует полная. Надо отметить, что в цветке семенных растений тычинки соответствуют листьям папоротника, производящим споры, точнее микроспоры, которые дают раздельнополюе мужские заростки. Листочки завязи соответствуют листьям папоротника, производящим мегаспорангии и мегаспоры, из которых возникают женские проталлии с архегониями. Таким образом все дерево или травянистое растение цветкового соответствует папорот-

¹ Гомологичными называются органы одного происхождения, а аналогичными — органы одинаковых функций или похожие, на различные по происхождению.

нику, производящему споры, или спорогону мха. Но в то время как у мха половое поколение ясно выделяется в виде самого мхового растения с листьями, в то время как у папоротникообразных, папоротников, плаунов и хвощей, половой заросток еще представляет все-таки заметное образование, у некоторых тропических папоротников достигающее нескольких сантиметров величины, у цветковых растений эти проталлии или гаметофиты (половые поколения) совершенно угнетены и мало заметны, так что требуется особое искусство, чтобы их наблюдать. Значение частей цветка и процесс опыления был впервые разгадан и описан Хр. Конр. Шпренгелем в 1773 г. в его произведении «Разоблаченная тайна природы в строении и опылении цветка».

Ни у хвойных, ни тем более у покрытосеменных, например у березы, проталлий более не развивается, как самостоятельное образование, но является поглощенным спорой, в которой и происходит все дальнейшее развитие до наступления стадии прорастания зародыша. В семяпочке голосеменных, например ели (рис. 37), именно в ее зародышевом мешке (*e*) гомологичном сначала мегаспоре, а потом проталлию папоротников, еще можно различить женские архегонии (*o*), но уже у покрытосеменных, например у березы, у лилии, архегонии как самостоятельные образования отсутствуют, а половая клетка, яйцеклетка, развивается при свободном делении одной клетки — ядра зародышевого мешка, как будет показано ниже. Еще более редуцирован процесс образования мужских органов.

Пыльцевое зерно березы или лилии является не чем иным как спорой, именно микроспорой, которая, если бы она была спорой папоротника, должна была бы дать мужской заросток с антеридиями. Но тут никакого образования ни заростка, ни тем более антеридиев не происходит, так как пыльцевая клетка получает всего одну перегородку, отдающую одну клеточку, вернее делящую зерно на две клетки — генеративную и вегетативную (рис. 38). Вегетативная клетка соответствует заростку, генеративная может рассматриваться как рудимент антеридия, в котором развиваются два ядра-сперматозоида. У голосеменных пыльцевое зерно сохраняется на более первоначальной стадии, а потому оно сложнее и в нем бывает несколько генеративных и одна вегетативная клетка (рис. 39). Сперматозоиды голосеменных, особенно гинкговых и саговых, еще гораздо активнее, чем половые клетки покрытосеменных, и в этом выражается

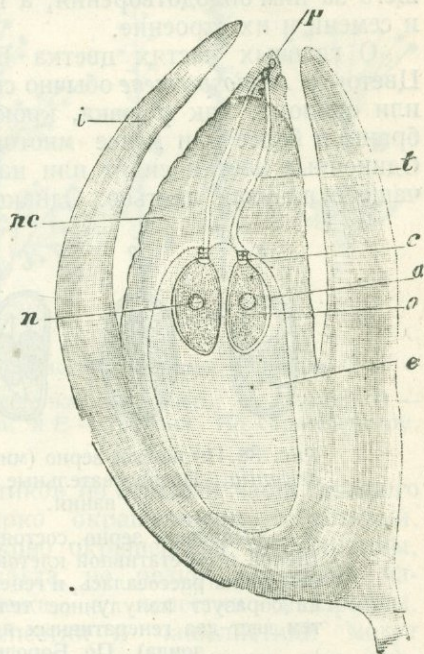


Рис. 37. Разрез через семяпочку ели. *e* — зародышевый мешок, наполненный эндоспермом или белком; *a* — брюшная часть архегония; *c* — шейковая часть архегония; *n* — ядро яйца; *pc* — ядро семяпочки; *p* — пыльцевые зерна; *t* — пыльцевые трубки; *i* — покровы; *o* — питательный белок. По Страссбургеру.

постепенность перехода от папоротникообразных к покрытосеменным. С деталями процесса и устройства половых органов у различных групп мы ознакомимся при описании соответственных групп растений.

Цветок и соцветие. В качестве примера опишем типичный цветок и процессы его опыления и следующего за ним оплодотворения, а также развитие плода и семени и их строения.

О главных частях цветка было сказано ранее. Цветок у *Angiospermeae* обычно сидит на цветоножке, или одиноко, как у мака, крокуса, или цветки собраны в более или менее многоцветковые соцветия. Одиночные цветки сидят или на концах побегов или чаще в пазухах листьев. Однако, по большей части

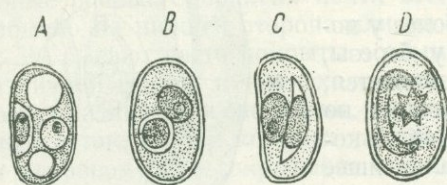


Рис. 38. Пыльцевое зерно (микроспора) *Tradescantia*. Последовательные стадии созревания.

А — пыльцевое зерно, состоящее из генеративной и вегетативной клеток; В, С, D — перегородка рассосалась, и генеративная клетка образует полулунное тело, которое затем даст два генеративных ядра (сперматозоида). По Бородину.

цветки собраны в особые группы в определенной закономерности, так называемые соцветия.

Различают две системы соцветий. У первой боковые оси не разветвлены и остаются простыми. У второй боковые оси ветвятся. К первой системе принадлежат такие основные формы соцветий:

К и с т ь, у которой главная ось вытянута и несет цветки на цветоножках (рис. 40В).

К о л о с, отличающийся от кисти тем, что у него цветки сидячие (рис. 40С).

С е р е ж к а, кисть, опадающая после отцветания и созревания плодов.

З о н т и к (рис. 40D), у которого главная ось укорочена и несет цветки на ножках.

Г о л о в к а (рис. 40Е), с укороченной главной осью, на которой расположены сидячие цветки.

Из второй категории соцветий мы выделим:

М е т е л к у, представляющую кисть, у которой боковые ветви также разветвлены во вторичные кисти и т. д. (рис. 40А).

Щ и т о к, который представляет плоскую метелку.

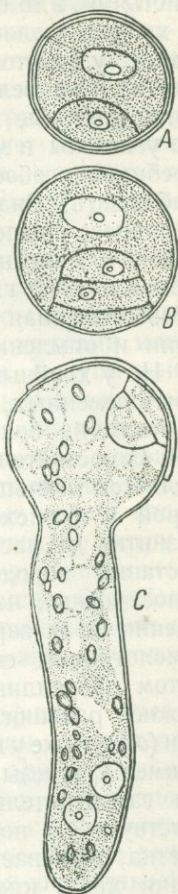


Рис. 39. Пыльцевое зерно (микроспора) сагового *Ceratostoma*.

А — деление клетки на вегетативную и генеративную части; В — вегетативная клетка и три генеративных клетки; С — прорастание пыльцевой трубки из вегетативной клетки.

По Бородину.

Кроме этих соцветий, у которых главная ось ветвится сильнее боковых, существуют цимозные соцветия, у которых боковые ветви ветвятся сильнее главных.

Цветки покрытосеменных растений (рис. 41 и 42) весьма часто бывают пестро окрашены и издают сильный аромат, или наоборот зловоние. Эти признаки связаны с появлением нового фактора в истории развития растения, именно насекомых и других живых организмов, переносящих пыльцу с одного растения на другое для цели опыления. Поэтому кроме ветрового опыления (анемофилия) мы отличаем энтомофилию. Существуют цветки, опыляемые при помощи птиц, муравьев и пр.

Самой нижней частью цветка является околоцветник, иногда почти неразвитый, например у злаков.

Околоцветник состоит из двух ярусов листовых образований, чашечки, состоящей из чашелистиков по большей части зеленого цвета, и венчика, образованного ярко окрашенными лепестками. Иногда чашелистики и лепестки одинаково окрашены и неразличимы,

иногда, но редко, окрашена чашечка, а лепестки невзрачны. Лепестки и чашелистики могут оставаться свободными или срастаются между собою, будучи свободными и спайнолистными. В то время как чашечка обычно содержит один круг листиков, венчик часто содержит их много. Чашелистики и лепестки бывают расположены кругами (цветки циклические) или в виде спирали (цветки спиральные). Количество последних иногда бывает очень велико. Реже лепестков и чашелистиков не бывает вовсе (перечные, лишь признаки околоцветника у злаков).

Рис. 41. Цветок пиона (*Paeonia peregrina*), в котором видны чашечка (k), лепестки венчика (c), тычинки или андрогей (a) и плодолистики или гинецей (g). По Страссбургеру.

Все эти образования, как и последующие, сидят на цветоножке, которое может иметь различную форму.

Далее расположен в виде круга или спирали комплекс тычинок — так называемый андрогей (рис. 41a и 42c).

Хотя тычинки являются гомологичными листьями, несущими спорангии с микроспорами, и потому могут называться также споролистиками

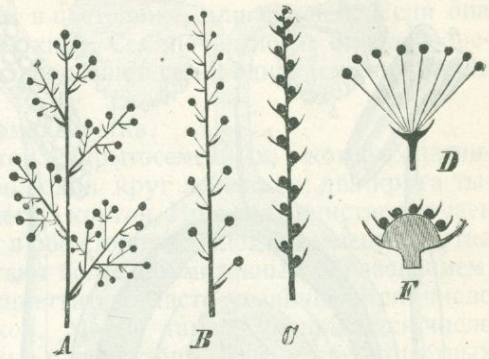
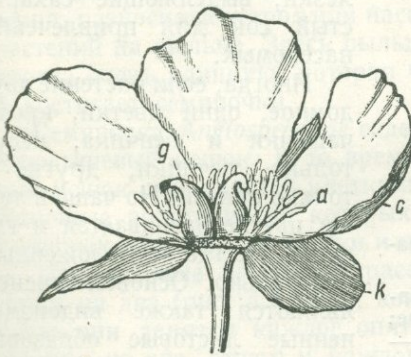


Рис. 40. Системы соцветий.

A — метелка; B — кисть; C — колос; D — зонтик и E — головка. По Страссбургеру.



или спорофиллами, точнее микроспорофиллами, сходство их с листьями очень отдаленное. Тычинка состоит из нити и четырех пыльцевых мешков или пыльников, соединенных попарно. Внутри пыльников, раскрывающихся различным способом при вызревании пыльцы, находится пыльца или микроспоры. У растений, пыльца которых переносится ветром, зерна ее сухи и гладки; у энтомофильных растений они более или менее липки или шероховаты. Анемофильные растения дают массу пыльцы, разносимой ветром; выпадая на поверхность воды, она вызывает так называемое цветение воды и дает серный дождь. Тычинки встречаются в цветках в самом различном, но всегда закономерном количестве; иногда же число их бывает сильно редуцировано. Иногда тычинки срастаются между собою нитями или по всей длине.

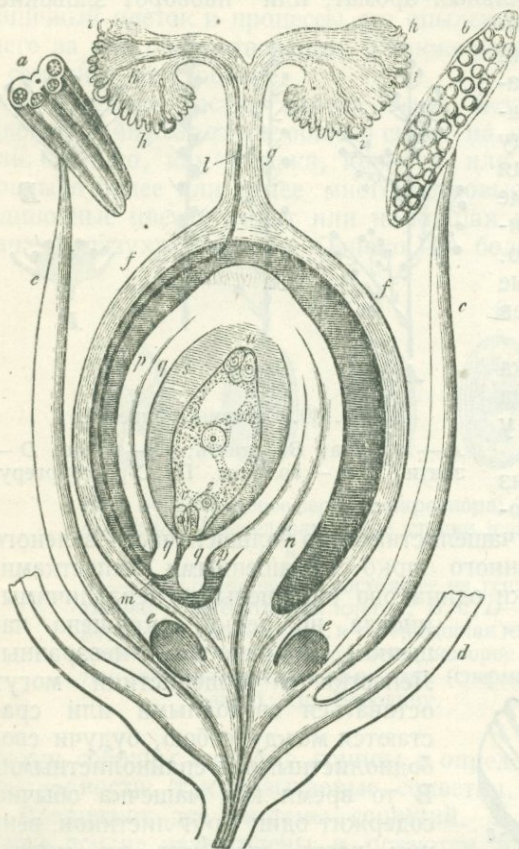


Рис. 42. Схема цветка покрытосеменного растения.

a — околоцветник; *c* — тычинки; *e* — нектарники; *f* — завязь; *g* — столбик; *h* — рыльце; *a* и *b* — пыльники; *l* — пыльцевая трубка; *n* — ножка анатропной семяпочки; *p* и *q* — покровы или интегументы; *s* — зародышевый мешок; *u* — антиподы; *z* — яйцеклетка; *v* — синергиды; в центре зародыш мешка — вторичное ядро зародышевого мешка, образовавшееся из двух слившихся ядер. По Саксу.

Следующим кругом часто являются нектарники, железки, выделяющие сахаристый сок для привлечения насекомых.

Иногда, если растение двудомное, одни цветки, кроме чашечки и венчика, несут только тычинки, другие — только завязи. Но чаще в том же цветке развивается и гинецей, всегда расположенный центрально. Основой гинецея являются также видоизмененные листовые образования мегаспорофиллы, несущие внутри мегаспоры в особых мешочках, называемых семяпочками (рис. 42). Если споролистик только один, то завязь получается простая

одногнездная (горох, фасоль); если споролистиков несколько, то могут быть два случая. В первом каждый споролистик сам срастается своими краями и образует отдельную завязь, которые в числе нескольких или многих сидят на общем цветоложе (лютик, малина). Чаще же все спорофиллы срастаются между собою с образованием внутри перегородок или без них (т. е. образуя общую одногнездную или многогнездную завязь).

Кверху завязь продолжается в вытянутый столбик, верхушка которого расширяется в рыльце. Столбик и рыльце называются вместе пестиком.

Внутри завязи находятся семяпочки, размещенные там самым различным образом. Семяпочки гомологичны макроспорангиям, а внутри семяпочки особая клетка — зародышевый мешок — равнозначна макроспоре.

Завязь может быть погруженной в цветоложе, или нижней. Если она сидит выше цветоложа, ее зовут верхней. Семяпочка после оплодотворения превращается путем развития зародыша в семя; одновременно завязь обращается в плод.

Останемся несколько на формах цветка.

Типичным можно считать цветок покрытосеменных, у которых насчитывается один круг чашелистиков, один круг лепестков, два круга тычинок и один круг гинецея, т. е. всего 5 кругов. Но в большинстве случаев наблюдаются сильные отклонения в обе стороны. Иногда элементы цветка расположены спирально, что считают более примитивным образованием, происходящим еще от цветка беннеттитов. Часто увеличивается число кругов тычинок, реже — лепестков. Часто также уменьшается число кругов или редуцируются отдельные члены круга. Так, у крестоцветных наблюдается два двучленных круга чашелистиков, один четырехчленный круг лепестков, два круга тычинок, внешних из двух, внутренний из четырех, и наконец двучленный круг гинецея. Цветки могут быть лучистыми, обладая несколькими плоскостями симметрии, зигоморфными (мотыльковые, губоцветные), если через цветок можно провести одну ось симметрии. Наконец, реже встречаются совершенно асимметричные цветки (*Canna*).

Опыление и оплодотворение. По созревании пыльцы пыльцевые зерна, разносимые ветром или насекомыми, попадают у покрытосеменных растений на рыльце. Здесь пыльцевые зерна прорастают и дают трубку, иногда очень длинную, которая через столбик проникает внутрь завязи и достигает семяпочки.

Семяпочка *Angiospermeae* содержит внутри крупную живую клетку — зародышевый мешок. В то время как у голосеменных такой зародышевый мешок выполняется клетками ткани и на верхушке его развиваются типичные архегонии, в которых формируется яйцеклетка, у покрытосеменных образование клетки и процесс оплодотворения проходит иначе.

Как впервые показал Страссбургер, ядро зародышевого мешка делится на два (рис. 43) ядра, которые отходят к полюсам мешка (*ABC*). Здесь они делятся каждое опять на два ядра, потом каждое еще раз делится на два, отчего у каждого полюса образуются по 4 ядра (*D-I*). Из каждой такой группы по одному ядру опять устремляются к центру зародышевого мешка и там сливаются, образуя вторичное ядро зародышевого мешка (*K-M*). По три же оставшихся у полюсов ядра облекаются протоплазмой, превращаются в клетки и имеют каждое свою особую судьбу. Три клетки у нижнего полюса зародышевого мешка называются антиподами и не принимают участия в дальнейшем делении. Может быть их можно уподобить вегетативным клеткам заростка.

Из трех клеток, расположенных в верхней части мешка (рис. 44), лишь одна получает функцию яйца и испытывает в дальнейшем оплодотворение, две же другие — так называемые клетки помощницы или синергиды — не испытывают оплодотворения.

Мы выше видели, что к вершине нуцеллуса или зародышевого мешка подошло окончание трубки пыльцевого зерна, в котором можно различить два генеративных ядра, гомологичных обыкновенным сперматозоидам. Эта трубка проникает в зародышевый мешок или, вернее, прикасается к нему и генеративные

клетки проникают в самый мешок. Одна из них сливается с яйцеклеткой, лежащей рядом с синергидами, которые при этом погибают, давая очевидно пищу яйцу. Другое ядро направляется к центру зародышевого мешка и сли-

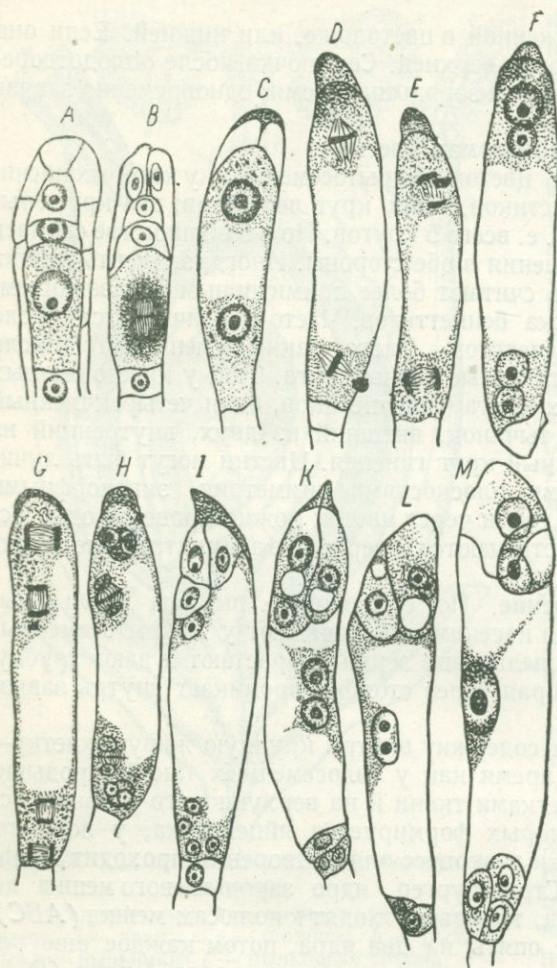


Рис. 43. А—М—последовательные стадии развития зародышевого мешка в семяпочке *Monotropa*; видно деление ядра зародышевого мешка, расхождение двух ядер к полюсам, дальнейшее деление и в заключение—вторичное ядро зародышевого мешка в центре и по три клетки у нижнего полюса (антиподы) и у верхнего (яйцеклетка и синергиды). По Бородину.

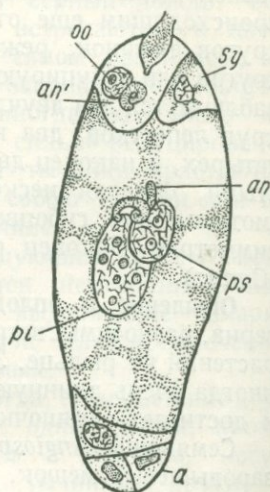


Рис. 44. Двойное оплодотворение у лилии по Гиньяру. Внизу три клетки антипода (*a*); в середине сперматозоид (*an*) оплодотворяет ядро зародышевого мешка; вверху видны яйцеклетка (*oo*), оплодотворяемая сперматозоидом (*an'*), и одна синергида (*sy*), а также участок пыльцевой трубки, по которой пришли генеративные ядра. По Бородину.

вается, как показали Навашин и Гиньяр (рис. 44), со вторичным ядром зародышевого мешка, в результате чего возникает питательный белок семени. Из оплодотворенной яйцеклетки путем деления клеток развивается зародыш. Все это образование представляет с е м я. Первона-

чально зародыш в семени представляет недифференцированный шарик, но позже в нем вырабатывается зачаточный корешок, подсемядольное колено и одно или два мясистые листообразные образования — семядоли. Две листообразных семядоли имеют двусемядольные (*Dicotyledoneae*); одну щитковидную, не выходящую из оболочки семени при прорастании и исполняющую функцию всасывания питательных веществ из белка семени — несут односемядольные растения (*Monocotyledoneae*).

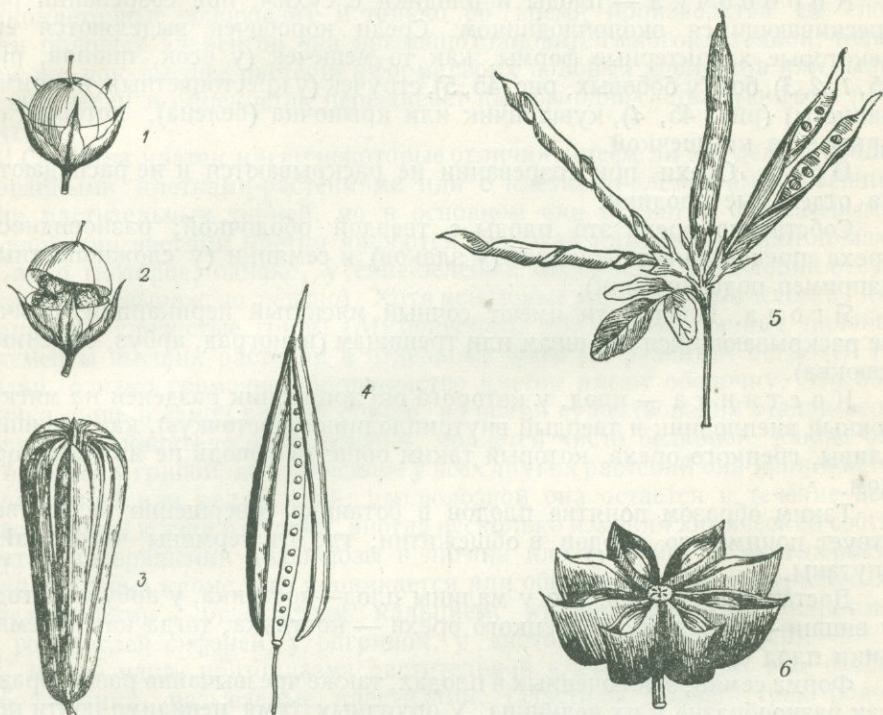


Рис. 45. Некоторые формы плодов покрытосеменных растений.

1-2 — коробочка *Anagallis*; 3 — распадающаяся коробочка *Aristolochia*; 4 — стручок *Brassica*; 5 — бобы *Lotus corniculatus*; 6 — мешечки *Illicium anisatum*, произошедшие из раздельнолистного гинецея (плодики).

Плоды и семена. У покрытосеменных растений развившаяся завязь с оплодотворенными семяпочками, образовавшими семена, развивается в особое образование — плод, которого лишены не только водоросли и папоротникообразные, но даже хвойные.

Плоды прежде всего бывают различны (рис. 45) в зависимости от того, произошли ли они из сростнолистного или раздельнолистного гинецея. В первом случае, как у малины и живокости, созревшие образования, происшедшие каждое из одного плодолистика, получают название плодиков, а плод называют сборным. Во втором случае, когда плод получился из сросшихся плодолистиков, мы имеем обыкновенный плод. Иногда в образовании плода играют большую роль части, не входившие в завязь, например у яблока — части цветоложа, у инжира — даже сросшиеся цветоножки. Тем не менее эти образования становятся сочными и саха-

ристыми и являются главной съедобной частью плода, тогда как собственно «плоды» — перепончатая коробочка внутри яблока с семенами и мелкие орешки инжира, если и поедаются, то лишь попутно и во всяком случае не представляют лучшей части фрукта. Точно так же в клубнике мы едим цветоложе, а «плоды» — мелкие зернышки — заглатываем лишь попутно.

Основными формами плодов являются следующие:

К о р о б о ч к а — плоды и плодики с сухим, при созревании растрескивающимся околоплодником. Среди коробочек выделяются еще некоторые характерные формы, как то мешечек (у осок, пионов, рис. 45, 1, 2, 3), боб (у бобовых, рис. 45, 5), стручек (у крестоцветных, например капусты) (рис. 45, 4), кувшинчик или крыночка (белена), которая открывается крышечкой.

О р е х. Орехи при созревании не раскрываются и не распадаются на отдельные плодики.

Собственно орехи это плоды с твердой оболочкой; разновидности ореха представляют зерновки (у злаков) и семянки (у сложноцветных, например подсолнечник).

Я г о д а. Плоды эти имеют сочный мясистый перикарпий, обычно не раскрывающийся по швам или трещинам (виноград, арбуз, брусника, клюква).

К о с т я н к а — плод, у которого околоплодник разделен на мягкий сочный внеплодник и твердый внутриплодник («косточку»), как у вишни, сливы, грецкого ореха, который таким образом отнюдь не является орехом.

Таким образом понятие плодов в ботанике совершенно не соответствует пониманию плодов в общежитии, где эти термины чрезвычайно спутаны.

Достаточно сказать, что у малины плод — костянка, у арбуза — ягода, у вишни — костянка, у грецкого ореха — костянка, тогда как у земляники плод орех.

Форма семян, заключенных в плодах, также чрезвычайно разнообразна как разнообразна и их величина. У орхидных семя невидимо почти простым глазом, у пальмы Сейшельских островов — *Lodoicea*, семя, одно в плоде, как и у кокоса, достигает величины большой тыквы. Многие семена, как и плоды, несут своеобразные приспособления для распространения и защиты, на которых мы здесь останавливаться не будем. Необходимо отметить, что изучение плодов и семян представляет большое значение, так как часто эти образования встречаются в ископаемом состоянии и даже образуют громадные скопления. Будучи часто очень характерной формы и сохраняясь с мельчайшими признаками, семена и плоды в ископаемом состоянии служат наиболее надежными указателями на распространение того или другого растения в прошлые эпохи.

Находки плодов особенно важны в тех случаях, когда форма листьев растений недостаточно характерна, чтобы безусловно указывать на нахождение определенных видов растений. Особенно много плодов находят в эоценовых лондонских глинах, в четвертичных отложениях и плиоценовых, как за границей (Англия, Голландия), так и у нас. Очень характерны ископаемые плоды пальм *Nipa*, кленов, айлантов, бобовых и некоторых других.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ АНАТОМИИ РАСТЕНИЙ

Клетка

Основным элементом всякого растения, в качестве компонента или простого слоевища (таллома) или тканей высших растений, является клетка.

Иногда клетка сама по себе является целым растением (бактерии, одноклеточные водоросли), и только во время производства ею спор или половых элементов она временно становится многоклеточной, точно так же как высшее растение в форме своих половых элементов или пыльцевых зерен и яйцеклеток переживает как бы одноклеточную фазу развития.

Свойства клеток имеют некоторые отличия, имеем ли мы дело с изолированными клетками-растениями или с клетками-элементами слоевища или растительных тканей, но в основном они остаются одинаковыми. Основными частями клетки являются белковая плазма или протоплазма и ядро (которое, однако, у сине-зеленых водорослей и бактерий отсутствует или выражено неясно). Хотя некоторые растительные клетки, как например слизистые грибы (*Muchomycetes*), или изолированные половые элементы высших растений в отдельные фазы их развития остаются голыми, однако громадное большинство клеток имеют оболочку. Эта оболочка лишь в самой ранней стадии, во время существования стадии веретена кариокинетического деления, является чисто белковой, какою она и остается у грибов, но уже вскоре у всех других растений она проникается клетчаткой или целлюлозой; целлюлозной она остается в течение всей дальнейшей жизни растения, иногда несколько изменяя химической состав путем превращения целлюлозы в лигнин или суберин. У многих растений оболочка кроме того проникается или обволакивается минеральными соединениями — углекислым кальцием, кремнеземом (как например у водорослей сифоней, у багрянок, у диатомовых водорослей).

Кроме ядра, протоплазма растительной клетки содержит еще особые образования, называемые пластидами. Пластиды бывают трех родов: хлоропласты, хромопласты и лейкопласты. Хлоропласты содержат зерна хлорофилла, при помощи которого на свету происходит синтез растением крахмала из углекислоты и воды. Хромопласты содержат красные или оранжевые кристаллики пигмента и вызывают окраску плодов (рябина) или корней (морковь). Лейкопласты играют роль при образовании запасного крахмала в органах, куда он поступает в виде сахара, образовавшегося из первичных зерен крахмала в хлоропластах листьев.

Основным элементом большинства клеток является ядро. По большей части у клеток встречается одно ядро, но наблюдаются и многоядерные клетки (например у водорослей сифоней). Ядро имеет округлую или эллиптическую форму, при этом чечевицеобразно сплюснутую. Оно, как и плазма, состоит из белков, но несколько иного состава, более богатых фосфором. При делении клетки элементы ядра испытывают своеобразные изменения и перемещения, которые называются кариокинезисом.

Путем соответствующей обработки и окрашивания клетки в различных стадиях ее деления формы этого кариокинезиса или кариокинетического деления в настоящее время изучены очень подробно (рис. 46).

Перед делением ядра, которое сопутствует или вернее идет впереди деления клетки, в нем появляются зернышки, сильно воспринимающие окраску и потому называемые хроматиновыми зернами. Затем эти зернышки сливаются в длинную спутанную нить внутри ядра (стадия клубка).

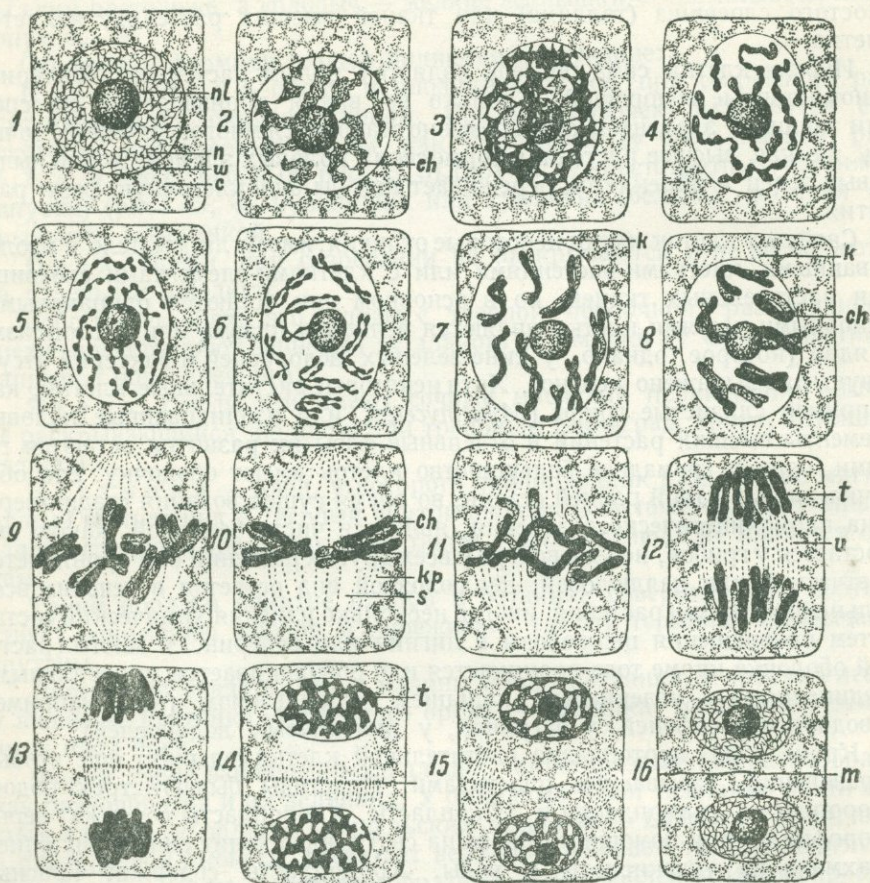


Рис. 46. Последовательные стадии деления ядра и клетки у растений.

1—покоящаяся клетка; 2—8—профазы деления; 9—10—метафазы деления; 11—12—анафазы; 13—15—телофазы; 16—две дочерние покоящиеся клетки с ядрами; *n*—ядро, *nl*—ядрышко, *w*—ядерная оболочка, *t*—дочерние ядра, *v*—соединительные нити веретена, *z*—клеточная пластинка, *m*—новая перегородка, *ch*—хромосомы, *k*—полярные колпачки, *s*—веретено, *kp*—ядерная пластинка. По Страссбургеру и Кёрнике.

На следующей стадии деления клубок распадается на определенное число более или менее продолговатых, также сильно окрашивающихся палочек или довольно толстых нитей — хромосом. При этом оболочка ядра, до сих пор отделявшая его от протоплазмы, исчезает, и хромосомы оказываются плавающими уже непосредственно в протоплазме клетки. Затем происходит удвоение числа хромосом, которое осуществляется расщеплением их на двое вдоль. Одновременно на двух противоположных полю-

сах клетки возникают два центра, из которых исходят тончайшие нити, образующие как бы веретено (стадия веретена). Нити веретена соединяются с разделившимися половинками хромосом и как бы притягивают их к полюсам клетки. После этого половинки хромосом сходятся к полюсам и там опять образуют свернутый клубок, превращающийся затем в сеточку с выделяющимися зернышками, причем в каждом из дочерних ядер появляется и ядрышко, исчезнувшее во время предыдущих стадий деления. Новые ядра первое время остаются соединенными между собой нитями, образующими фигуру боченка (стадия боченка). Вновь вокруг ядер возникает оболочка. Нити, протягивающиеся между ядрами, на середине расстояния между ними утолщаются в одной точке, и путем слияния последних возникает новая стенка между двумя дочерними клетками.

Пластиды делятся более просто, путем обыкновенной перетяжки. Иногда и ядра также делятся простым или прямым делением (амитоз или амитотическое деление), но такое деление ядра представляет исключительный случай, происходящий обычно в старых клетках.

Перед образованием в половых органах растений (в антеридиях и архегониях) половых клеток, т. е. яиц и сперматозоидов, детали деления несколько видоизменяются. Именно, хромосомы не расщепляются на двое, расходясь и потому оставаясь в том же числе во вновь образующихся клетках, а просто половина их отходит к одному, а половина к другому полюсу, и вследствие этого в каждой из двух новых клеток остается лишь половинное число хромосом — редукция хромосом, сохраняющаяся в течение всей жизни полового поколения, которое поэтому называется гаплоидным (haplos — целый, весь, от целого числа хромосом в ядре), в то время как бесполое поколение называется диплоидным от двойного числа хромосом в ядрах (diplos — двойной).

Удвоение числа хромосом происходит во время слияния половых элементов — яйца и сперматозоида, и это число сохраняется и в происходящем от этого слияния зародыше и вырастающем из него споровом поколении растения (коробочка мха, папоротник, всякое цветковое растение за исключением его пыльцы и яйцеклеток).

Предполагают, что именно хромосомы являются вместилищами генов, носителей признаков наследственности, обеспечивающих произрастание потомства, похожего на родоначальников. При продольном делении хромосом каждый ген делится на двое, и его половины попадают в дочерние клетки. Случайная гибель или мутация генов могут обусловить отклонение признаков в одном или нескольких индивидуумах из потомства родоначального растения.

Ткани

Основные понятия. Группы клеток, имеющих одинаковую организацию и форму, называются тканями. Эти клетки часто имеют притом одинаковые функции и одинаковое происхождение. В слоевищах водорослей тканей еще не образуется, однако у высших из них, как у бурых, уже намечается некоторая дифференцировка, выделение паренхимы, решетчатых трубок. Количество родов тканей и их разнообразие увеличиваются наряду с систематическим усложнением и повышением геологического возраста растений.

Все растительные ткани можно разделить на четыре следующие группы покровные ткани, основные ткани, проводящие ткани и механические ткани. Сюда нужно добавить половые элементы, составляющие особый род основной ткани в деятельном состоянии или ее своеобразное функциональное изменение. Точно так же и споры и их разновидности (пыльца) являются функциональным изменением основной ткани.

В то время как вышеприведенное деление по существу является в значительной степени более физиологическим, чем чисто анатомическим, анатомически все ткани могут быть разделены на два разряда: паренхиму и прозенхиму. Паренхимой называется ткань, состоящая из более или менее однородных клеток, которые имеют более или менее одинаковый диаметр по всем направлениям. Наоборот, прозенхимная ткань состоит из веретеновидных или нитевидных клеток, вообще резко вытянутых в одном направлении, общем для всей ткани.

Формы клеток тканей тесно связаны с их функциями; естественно, что проводящая ткань имеет удлиненные клетки, в которых соки имеют возможность свободно передвигаться вдоль клеток, благодаря чему уменьшается число перегородок, через которые им приходится проникнуть, в то время как если бы ткань состояла из паренхимы, число стенок, которые пришлось бы преодолеть, должно быть гораздо большим.

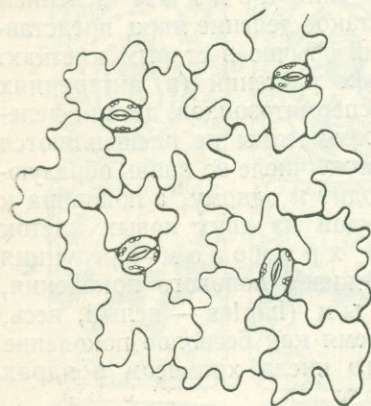


Рис. 47. Кожца листа (с поверхности) с клетками, у которых длина (не превосходит много ширину), и с устьицами. По Бородину.

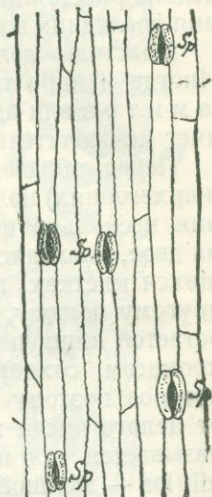


Рис. 48. Кожца листа гиацинта с поверхности, у которого клетки значительно вытянуты в длину, с устьицами (Sp). По Бородину.

Обратимся к рассмотрению отдельных групп тканей.

Покровные или кроющие ткани. К кроющим тканям, как самым распространенным, относятся кожа побега со всеми ее новообразованиями и выростами, аналогичная ей поглощающая ткань корней и пробковая ткань или пробка.

К о ж и ц а представляет ткань из живых клеток, обычно с табличатой формой. Клетки могут быть у медленнорастущих органов пластинчатые с почти одинаковым размером в длину и ширину (рис. 47), или же бывают вытянуты в длину (рис. 48) в тех случаях, когда орган быстро растет. Клетки кожицы всегда являются живыми, содержат в себе протоплазму и ядро, но обычно лишены хлорофилльных зерен, встречающихся лишь в исключительных случаях (например у некоторых папоротников). Кроме того хлорофилл присутствует в замыкающих клетках устьиц, образующихся в кожице для сообщения внутренних частей растения с внешней средой. Кожица всегда бывает однослойная, т. е. состоит из одного слоя плоских живых клеток. В исключительных случаях на-

блюдается многослойная кожица. Только у погруженных в воду частей растений вся оболочка клеток кожицы состоит из целлюлозы. У органов растений, подвергающихся непосредственному воздействию атмосферы, внешняя стенка кожицы всегда бывает более или менее сильно утолщена. При этом наблюдается превращение ее основного вещества, целлюлозы, в особое вещество к у т и н, близкое по составу к воскам и жирам, которое отличается как особой непроницаемостью, так и крайней устойчивостью, даже в ископаемом состоянии.

Поверхностные стенки кожицы, превращенные в кутин, обладают особым свойством. Они гораздо теснее срастаются между собою, чем с остальными стенками своих собственных клеток, и потому слой кутина или кутикула легко может быть содран с кожицы как самостоятельное образование. На кутикуле, на ее нижней поверхности ясно отражается форма клеток кожицы, характер их вертикальных или боковых стенок, которые бывают или прямыми или часто волнистыми, что позволяет например легко по кусочку кутикулы отличать папоротники от цикадовых. Стойкость кутикулы такова, что она в течение целых геологических периодов сохраняется в толще горных пород и часто покрывает поверхность отпечатков листьев растений. Кутикула очень устойчива и против химических реактивов, например против серной кислоты. Обладая иным химическим составом, она обнаруживает и другие реакции, чем простая целлюлоза. Так от хлористого цинка целлюлоза окрашивается в синий цвет, а кутикула в желтый. Особое значение кутикула имеет в отношении предохранения растения от чрезмерного испарения, так как она не пропускает через себя воды и водяных паров. Однако, так как все же растение должно иметь достаточный газообмен, то оно имеет на кожице особые поры или устьица.

Устьица образованы двумя специальными замыкающими клетками полулунной формы; между ними находится щель, через которую происходит газообмен (рис. 49). При сильной потере воды растением щель смыкается, при переполнении его водой — расширяется, чем и обуславливается регулировка испарения. Под замыкающими клетками находится особая полость — крупный межклеточник или дыхательная полость, откуда по межклеточным пространствам в губчатой ткани мезофилла газы проникают вглубь. Форма устьиц, появляющихся уже у древнейших наземных растений, псилофитов, является характерной для

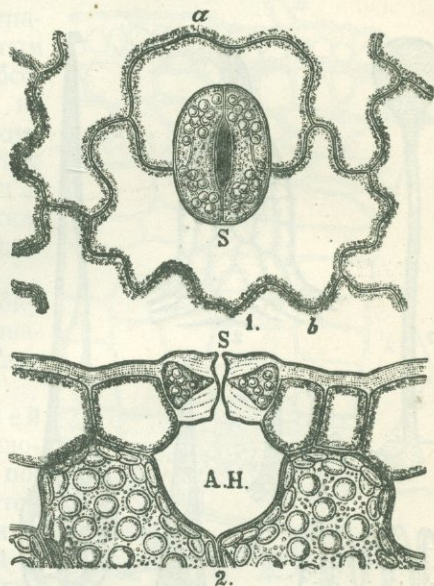


Рис. 49. Устьице (S) *Thymus serpyllum*.

1 — вид с поверхности; 2 — вид в разрезе. Замыкающие клетки выполнены хлорофилльными зернами. На разрезе под замыкающими клетками видна дыхательная полость устьища (A. H.). По Бородину.

различных групп растений, и потому ею можно руководиться при определении ископаемых форм.

Кожица обладает многими особенностями и дополнительными образованиями, играющими ту или другую роль в защите растения от его врагов или атмосферных явлений — сухости, излишней влаги, жары и холода. У некоторых растений кожица способна выделять особый восковой налет, например на плодах винограда, сливы, придающий им сизый оттенок. У некоторых растений этот слой достигает толщины до 5 мм (пальма *Ceroxylon*). Особенно характерными для кожицы являются особые выросты ее или волоски (рис. 50), имеющие чрезвычайно разнообразную

форму. Они представляют выросты клеток кожицы в виде волосков, прямых или извилистых, часто спутанных в плотный войлок, в виде колбовидных образований, как жгучие волоски крапивы, и наконец в виде округлых вздутий или чешуек. Иногда волоски содержат жгучую жидкость (крапива) или эфирные масла. У крапивы волосок обламывается на конце от прикосновения, вонзаясь в кожу, и изливает муравьиную кислоту, причиняющую зуд. У некоторых растений сухих мест (ксерофитов) волоски представляют вместилища для воды. Волоски покрывают кожицу не только на листьях, но и на других органах растений и их частях, например на плодах и семенах. Длинные волоски семян хлопчатника дают материал для хлопчатобумажных тканей.

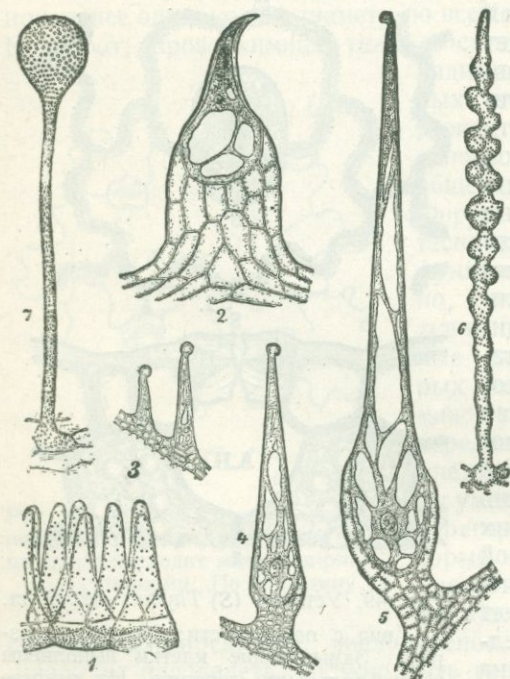


Рис. 50. 1—7—различные волоски на кожице растений. По Бородину.

Пробка. Другой широко распространенной кроющей тканью является пробка. Кожица является относительно недолговечной тканью. Только у листьев она всегда сохраняется в течение всей жизни листа. На стеблях уже обычно на побегах данного года летом кожица заменяется пробкой. Однако и из этого правила есть исключения, при которых даже поверхность толстых стволов остается покрытой кожицей. Например у некоторых кленов кожица сохраняется даже на сорокалетних стволах. Обычно же под кожицей в одном из слоев клеток коры начинается образование тангентальных перегородок, т. е. параллельных поверхности стебля, и таким путем от этого деятельного слоя или феллогена начинается откладывание новых тканей вглубь и снаружки (рис. 51). Вглубь откладываются обыкновенные паренхимные клетки с хлорофильными зернами, снаружки же пробка, состоящая обычно из табличатых клеток. Пробка—

ткань мертвая, служащая для защиты внутренней части растения от вредных влияний извне—испарения, намокания, вредителей из простейших растений. Соответственно этому целлюлоза клеток коры, из которых образуется пробка, испытывает изменения, превращаясь в особый углевод—суберин, имеющий много общего с кутином и также обладающий способностью долгого сохранения в ископаемом состоянии. От хлор-цинк-иода пробка окрашивается в желтый цвет. Клетки пробки содержат внутри воздух или особое вещество красно-бурого цвета и являются непроницаемыми для воды и газов. Так как пробка чаще всего закладывается в глубине коры, то тем самым все наружные слои тканей обрекаются на гибель. Погибая, они образуют бурую или коричневою корку, которая затем отпадает, и тогда растение является одетым только пробковым слоем. Так как абсолютно непроницаемый слой пробки не позволил бы растению продолжать жизненные функции, то местами на пробке образуются особые органы или чечевички, сложенные рыхлыми клетками, которые здесь заменяют функции устьиц кожицы в газообмене.

Слой клеток, который образует пробку снаруж и феллодерму внутрь, называется феллогеном или пробковым камбием.

Покровная ткань корней находится в совершенно других условиях и имеет другие задачи, чем покровная ткань побега. Она находится в непосредственном соприкосновении с почвой и пропитывающей ее влагой и имеет назначением не защищать растение от притока или отдачи влаги, а, наоборот, ее поглощать. В соответствии с этим стенки клеток кожицы корешков, в молодом возрасте по крайней мере, остаются целлюлозными и потому проницаемыми для воды. Кроме того окончания молодых корешков бывают покрыты множеством мельчайших волосков, которые имеют назначение непосредственно извлекать из почвы влагу (рис. 52). Только у более старых корней также появляется пробка, и такой корень уже теряет способность поглощать воду. У многих растений корневые волоски бывают заменены грибными гифами или микоризой, покрывающей корень поверхностно или находящейся внутри его клеток. Следует отметить, что вообще симбиоз высших растений с грибами представляет явление очень распространенным.

Так например многие из вересковых растений имеют значительную массу своего тела образованной грибными нитями, переплетающимися с нормальными растительными тканями.

Таким образом мы видим, что кроющие ткани растений возникают

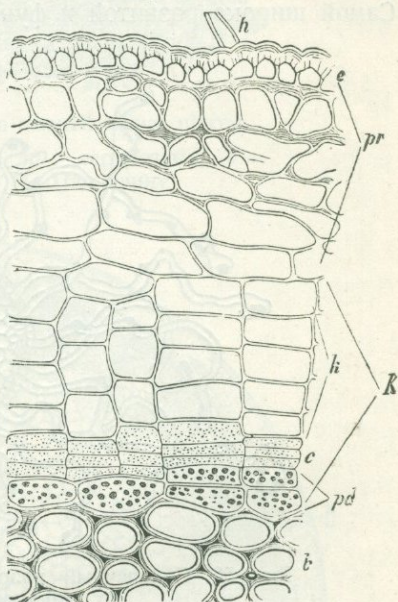


Рис. 51. Развитие пробки на поперечном разрезе ветки смородины. *e* — кожица; *h* — волосок; *pr* — первичная кора; *K* — продукты пробкового камбия; *c*, *k* — пробковые клетки; *pd* — феллодерма; *b* — луб. Увел. 550. По Бородину.

или поверхностно при развитии растения или получаются эндогенно внутри его коры.

Основные ткани. Внутри стебля и корня растений, ограниченных от внешней среды кроющими тканями, нужно отличать два главных тканевых элемента, основные ткани с одной стороны и механические и проводящие ткани — с другой, причем генезис вторых бывает тесно связан то с первыми, то со вторыми.

Основные ткани в большинстве случаев принадлежат к паренхиме, являются живыми тканями и заполняют промежутки между резко обособленными покровными, механическими и проводящими элементами. Самой широко развитой и фундаментальной основной тканью является

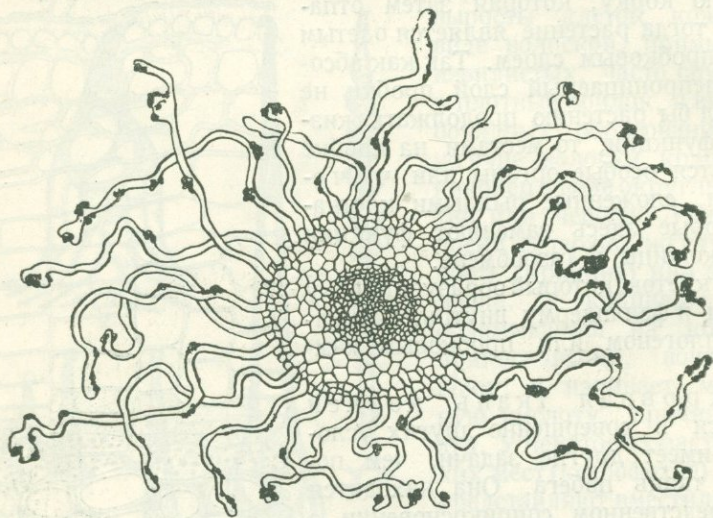


Рис. 52. Поперечный разрез тонкого корешка с корневыми волосками. По Бородину.

основная паренхима, развитая всюду в растении в большем или меньшем количестве. Но еще ранее надо обратить внимание на зародышевую ткань или меристему (рис. 53), которая представляет группу нежных оживленно делящихся клеток у верхушки стебля, плотно наполненных протоплазмой. Эта ткань является родоначальной тканью всех других существующих в растении. Отличие ее то, что она имеет только временное существование, производя другие ткани, сохраняющие свои свойства во все время своего дальнейшего существования.

Основная паренхима. Наиболее широко распространенной постоянной основной тканью является основная паренхима, которая в виде многогранных или несколько продолговатых клеток выполняет все промежутки между покровными, механическими и проводящими элементами стебля. Клетки основной паренхимы являются живыми и частью исполняют проводящие функции, образуя в древесине так называемые паренхимные лучи. Основная паренхима, находящаяся в середине стебля, часто образует большие количества особой ткани, сердцевинны, например у бузины, подсолнечника. Клетки сердцевинны сохраняют тонкие целлюлозные стенки, принимают округлую форму и бывают раз-

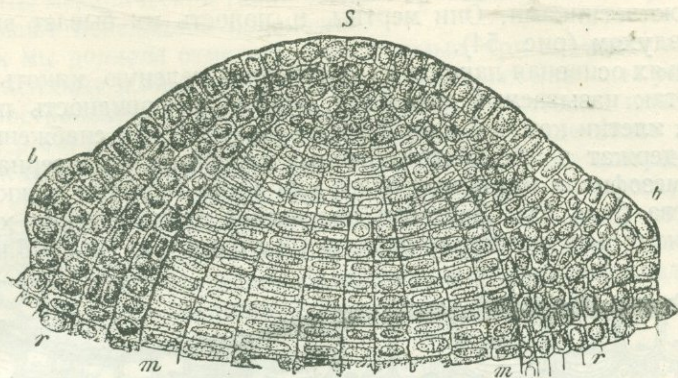


Рис. 53. Меристема в точке роста зимней почки пихты.
S — верхушка стебля; *r* — кора; *m* — сердцевина; *b* —
 зачатки будущих листьев. По Палладину.

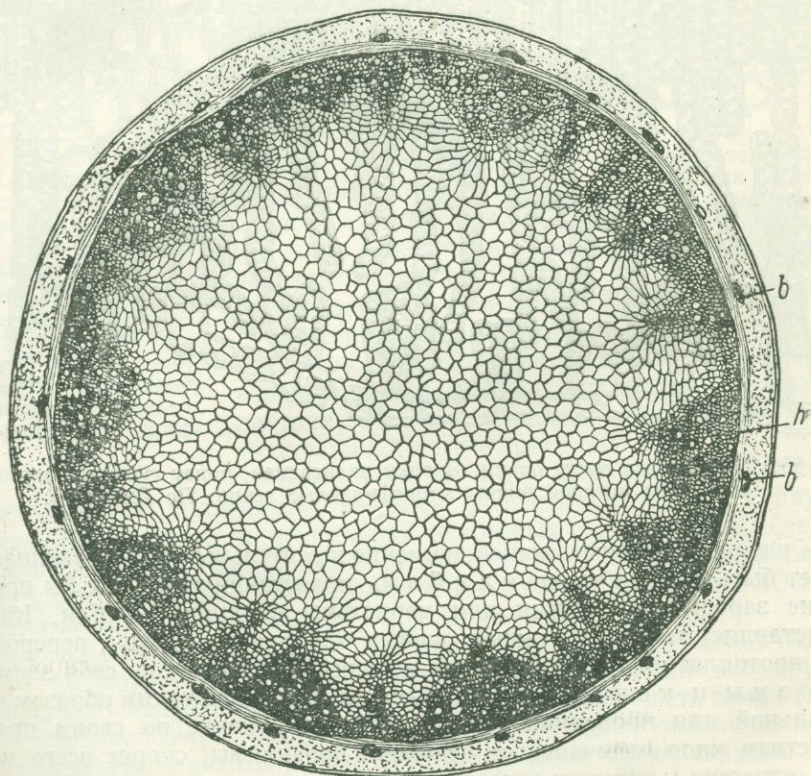


Рис. 54. Сердцевина, видимая на поперечном разрезе стебля подсолнечника. Слияние проводящих пучков наступило поздно, и потому массы первичной древесины резкими клиньями вдаются в сердцевину.
h — узкое кольцо вторичной древесины; *b, b* — слабые пучки толстостенного луба в коре. По Бородину.

делены межклетниками. Они мертвы, и полость их бывает выполнена только воздухом (рис. 54).

В листьях основная паренхима составляет зеленую мякоть листа и образует так называемый мезофилл, особую разновидность паренхимной ткани, клетки которой имеют форму палисада или снабжены отростками и содержат в себе многочисленные хлорофилльные зерна. Между клетками мезофилла находятся более или менее крупные межклеточные пространства (рис. 55). Листовая паренхима соответственно характеру клеток может быть разделена на палисадную и губчатую.

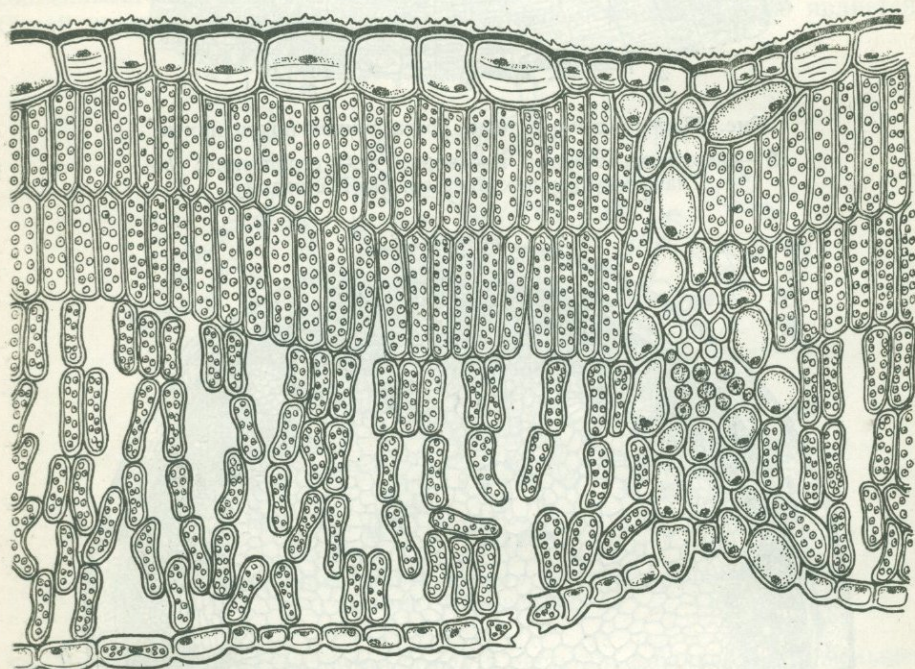


Рис. 55. Мезофилл в листе ольхи. Вверху палисадная, внизу губчатая паренхима, в клетках которой видны хлорофилльные зерна. По Джеффри.

К разряду основных тканей, и именно к деятельным ее разновидностям, может быть отнесен также камбий, представляющий как бы продолжение зародышевой ткани или меристемы верхушки стебля. Камбий представляет ткань из нежных живых табличатых клеток, переполненных протоплазмой, которые путем деления производят из себя элементы флоэмы и ксилемы. Эта ткань, являющаяся таким образом родоначальной для проводящей и механической ткани, по своим свойствам мало отличаюсь от основной паренхимы, скорее всего может быть отнесена к размеру основных тканей наряду с меристемой.

Механическая ткань. Механической тканью называется ткань, которая, отличаясь от основной ткани по своим свойствам, в то же время не имеет функции проводящих клеток, а играет в растении чисто механическую роль, сообщая растению или его отдельным частям твердость, крепость и максимальное сопротивление изгибу, разрыву и пр.

Элементы механической ткани бывают прозенхимными, паренхимными или занимают переходное положение.

Из них мы должны отметить, как главные, три элемента — склеренхиму, колленхиму и каменистую ткань, из которых наиболее универсальное распространение и наибольшее значение у растений имеет первая.

Склеренхима образуется у растений в виде более или менее вытянутых волокон, состоящих из целлюлозы или более или менее одревесневающих, веретеновидной формы, с сильно утолщенными стенками, иногда до полного заполнения полости самой клетки. Протопласт в клетках склеренхимы отсутствует, следовательно клетки склеренхимы являются, как и клетки каменистой ткани, мертвыми, в противоположность колленхиме — живой механической ткани.

Клетки склеренхимы располагаются или в коре в виде продольных пучков, сообщающих стеблям растений особую крепость и устойчивость против излома или проводящих пучков в области древесины, где они различным образом перемешаны с проводящими элементами. Первые называются лубяными волокнами или лубом, вторые — либриформом. Иногда склеренхима окружает проводящие пучки в виде футляров, особенно в листьях, где она образует и подкожные тяжи толстостенного луба (рис. 56).

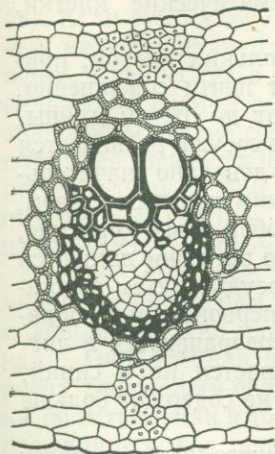


Рис. 56. Поперечный разрез листа кордаита (*Cordaitea principalis*), у которого под кожей против проводящего пучка расположены две группы волокон склеренхимы — толстостенного луба, примыкающие к склеренхимному же влагалищу, окружающему проводящий пучок. По Джеффри.

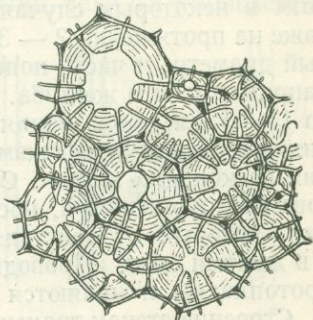


Рис. 57. Группа толстостенных каменистых клеток механической ткани в мякоти груши. Видны поровые каналы. По Бородину.

Колленхима. Второй механической тканью является колленхима, которая развивается только у двусемяночных растений и в черешках некоторых папоротников. Клетки колленхимы живые, имеют несколько вытянутую по длине растения форму и стенки, сильно утолщенные только на углах клеток. Клетки колленхимы делятся с ростом самого тела растения.

Каменистые клетки. Наконец паренхимной механической тканью являются каменистые клетки, например в плодах груши (рис. 57), окружающие своими скоплениями внутреннюю часть плода (собственно плодкоробочку), располагаясь в мясистой ткани околоплодника.

Механические элементы в виде лубяных волокон имеют большое значение в технике, находя применение для тканей, веревок, канатов и пр. как например, лубяные волокна льна, конопля, ждута и пр. Наоборот, волокна хлопка представляют не луб, а волоски семян.

Проводящие ткани. Одну из важнейших ролей в жизнедеятельности растений играют проводящие ткани. Проводящие ткани выполняют две

задачи: одни из них проводят воду и растворенные в ней минеральные вещества из почвы в ствол и листья растения, другие — проводят обратно образовавшиеся в листьях органические вещества (крахмал, превращенный в сахар) в стебель, корни или клубни растения. Первые носят название сосудов или трахеид, вторые ситовидных или решетчатых трубок, причем первые сосредоточиваются в так называемой древесине растения, вторые же во флоэме или лубе, т. е. во вторичной коре. Те и другие тканевые элементы представляют строго прозенхиматические клетки, большей или меньшей длины.

Сосуды образуются из срастания по длине нескольких клеток, причем поперечные перегородки между ними исчезают почти совершенно, и образовавшиеся таким образом трубки достигают до 10 см длины, хотя в некоторых случаях сплошная проходимость сосуда развивается даже на протяжении 2 — 3 м (у дуба). Сосуды имеют довольно значительный диаметр, и часто поперечник их хорошо различим простым глазом, например у того же дуба. Трахеиды представляют собой более короткие, до 1 — 5 мм, образования веретеновидной формы, но зато они являются индивидуальными клетками, а не получаются, как сосуды, путем срастания нескольких клеток. Стенки сосудов и трахеид, первоначально образованные целлюлозой, постепенно одеревеневают и превращаются в лигнин, который от действия хлор-цинк-иода окрашивается не в синий, а в желтый цвет. Проводящие элементы этого типа не содержат больше протоплазмы и являются клетками мертвыми.

Строение стенок трахеид и сосудов имеет много общего и представляет чрезвычайно своеобразную картину, которая имеет большое значение при

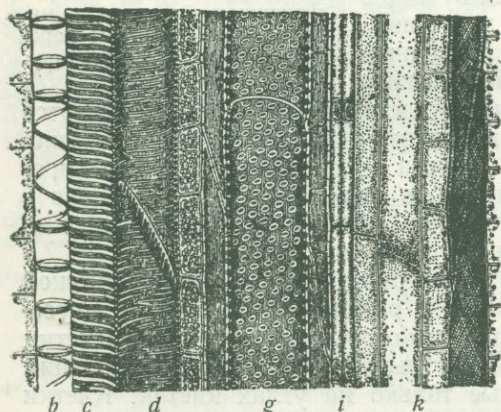


Рис. 58. Различные типы сосудов в жилке стебля двудольного растения.

b — сосуд с кольчатыми и спиральными утолщениями; *c* — спиральный сосуд; *d* — сетчатый; *g* — с окаймленными ямочками; *i* — камбий; *k* — элементы луба. По Бородину.

различении древесин, в том числе и в ископаемом состоянии. Своеобразная скульптура стенок трахеид и сосудов связана с необходимостью выдерживать сильное растяжение и сжатие. Дело в том, что стенки этих проводящих элементов испытывают сильное сдавливание от находящихся рядом живых клеток, протоплазма которых, напитываясь водой, с силой давит на стенки сосудов и трахеид и стремится их сплюснуть. Наоборот, движение воды по этим элементам зависит от разницы давлений в различных местах сосудов. Для того чтобы воспрепятствовать сплющиванию или разрыву стенок сосудов, эти стенки являются утолщенными. Но при сплошном утолщении, сопровождающемся притом превращением целлюлозной оболочки в лигниную, стенки клеток потеряли бы способность пропускать воду. Чтобы согласовать эти две потребности, в растении выработалась особая система утолщения стенок проводящих клеток,

сводящаяся к тому, что стенки утолщены только местами, а между утолщенными участками остаются участки, где стенки сохраняют целлюлозный состав и первоначальную толщину. Самым слабым и легким утолщением стенок является появление в ней поперечных колец, располагающихся на известных расстояниях, подобно костяным кольцам, вставленным в резиновую трубку, чтобы стенки ее не спадались при отрицательном давлении. Такие сосуды называются кольцевыми или кольчатыми (рис. 58). Если стенка сосуда укрепляется основательнее, в ней вместо отдельных колец появляется спираль, очень напоминающая спиральную пружину, вставленную в ствол детского ружья. Такие сосуды называются спиральными. Иногда между извилами спиралей появляются перемычки, анастомозы. Такие сосуды называются лестничными, если же утолщается почти вся стенка, а не утолщенные места представляют мелкие участки, рассеянные по всей стенке, то такие сосуды называются точечными.

Особое значение получают в анатомии растений сосуды и трахеиды с окаймленными порами или правильнее ямочками. Окаймленная пора (рис. 59) устроена следующим образом. Канал ямочки по вступлении в толщу стенки сильно расширяется и в таком виде доходит до первичной целлюлозной стенки сосуда. Эта первичная стенка остается тонкой на периферии, но в центре представляет линзовидное утолщение, или торус, как бы в виде пуговицы, насаженной на перепонке. При срединном положении вода пропускается через периферическую часть перепонки, но, если давление в одной из клеток увеличивается, то торус прижимается к отверстию или выходу ямочки во внутрь клетки, и таким путем дальнейшее поступление воды в соседнюю клетку прекращается, так как торус сам не пропускает воды.

Кольчатые и спиральные сосуды чаще встречаются в молодых частях растений, которые еще сильно вытягиваются; элементы с окаймленными порами развиваются уже во вторичной древесине. Способы утолщения сосудов применимы вполне и к трахеидам.

По характеру окаймленных пор и их расположению на стенках трахейд и сосудов узнают систематическую принадлежность древесных пород даже в ископаемом состоянии. Так например скопление окаймленных пор на стенке трахеиды, с приданием ей вида пчелиных сот (рис. 60) является характерным признаком для араукариевых и ископаемых кордаитов. Рассеянные ямочки являются признаком семейства сосновых (рис. 60с — налево). Описанные сосуды и трахеиды развиваются только в древесине побегов, корней и в соответствующих ей частях черешков, листьев, цветоножек и пр. Распределяются они закономерным образом в пучках в их ксилемной части, о чем будет сказано ниже.

Элементы, проводящие в теле растения органические вещества, состоят из ситовидных или решетчатых трубок (рис. 58, 62) и млечных сосудов (рис. 61). В противоположность элементам древесины, сосудам и трахеидам, ситовидные трубки (рис. 62), расположенные в лубяной части

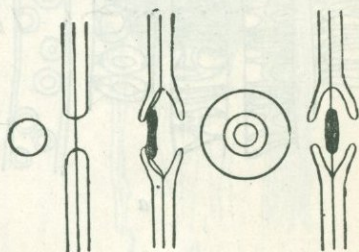
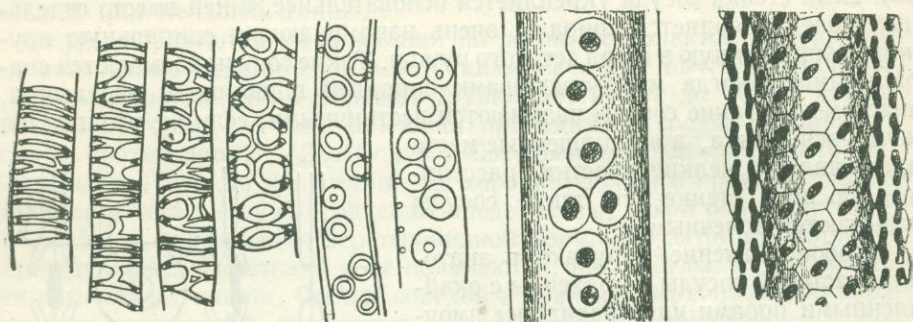


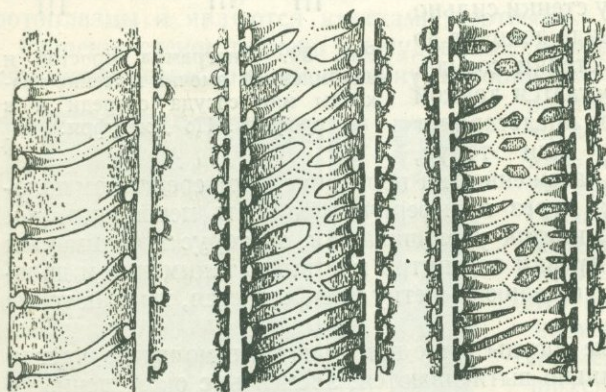
Рис. 59. Диаграмма простой и окаймленной ямочки в стенке трахеиды или сосуда спереди и в профиле. По Джеффри.

пучков, являются живыми клетками, с стенкоположно находящимся протопластом, который однако в ранней стадии лишается своего ядра. Ситовидные трубки сообщаются одна с другой через тонкие отверстия в перегородках, разделяющих две трубки. Такие решеточки находятся не только на поперечных, но и на боковых стенках. Решетки перегородок или временами или окончательно могут закупориваться особыми мозолистыми утолщениями — талусами. По отмирании протопласта ситовид-



a

b



c

Рис. 60. Развитие утолщений стенок проводящих элементов древесины, сосудов и трахеид. *a* — превращение трахеид через образование анастомозов и утолщений в трахеиды с окаймленными ямочками, типа трахеид араукариевых и еловых. По Циммерману. *b* — *c* — переход от спиральных трахеид к трахеидам с окаймленными ямочками. По Александрову.

ных трубок они тотчас сдавливаются соседними элементами тканей. Часто рядом с ситовидными трубками располагаются живые клетки, переполненные протоплазмой, так называемые клетки-спутницы (рис. 62, В). Оболочки ситовидных трубок состоят из чистой целлюлозы.

К проводящим элементам примыкают некоторые элементы более узкого значения, не всегда находимые у всех растений, как то млечные сосуды, смоляные ходы, а также запасная паренхима, которую можно также считать видоизменением (функциональным) основной паренхимы.

Млечные сосуды (рис. 61) представляют систему разветвленных нежных целлюлозных трубок, с живой протоплазмой, в которых кроме того находится млечный клеточный сок с зернами крахмала, частицами смолы, камедей, каучука, сахаристыми, дубильными, пектиновыми и белковыми веществами.

Смоляные ходы представляют образования, свойственные особенно хвойным растениям, присутствие или отсутствие которых в древесине составляет для некоторых категорий древесин важный признак при определении. Смоляные ходы идут как вертикально в стволе, так и по радиусам, в так называемых сердцевинных лучах. Смоляные ходы представляют собственно межклеточные ходы, выстланные специальными

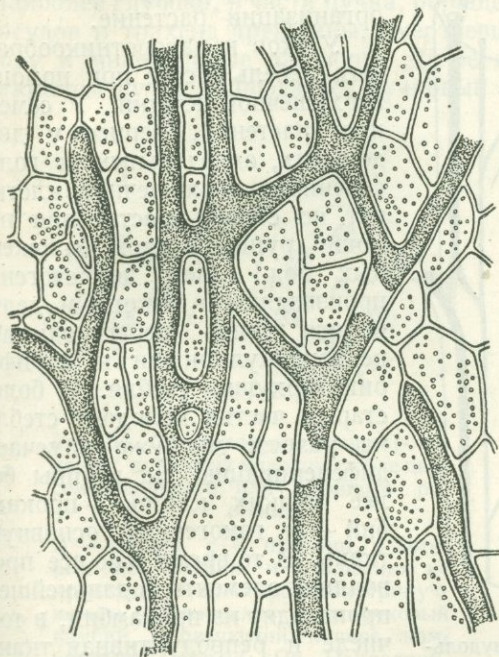


Рис. 61. Млечные сосуды. По Кернеру Ф. Мариллауну.

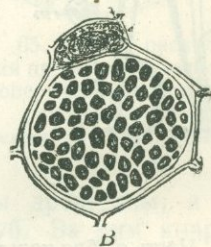
живыми клетками. Смола в растениях вырабатывается паренхимой, как конечный продукт обмена. Некоторые ходы, содержащие смолу, камель или слизь, образуются не путем раздвигания клеток, в межклетниках, а путем лизигенным, т. е. распада стенок клеток и образования на их месте смоляного или слизевого хода. Полости меньшего протяжения чем ходы называются железами, которые также бывают лизигенными и схизогенными.

Анатомия органов растений

Ознакомившись с типами растительных тканей, мы обратимся теперь к тому, какие ткани и каким образом распределены в различных частях и органах растений. Так как стебель и лист имеют для палеоботанического изучения наибольшее значение и преимущественно сохраняются в



А



В

Рис. 62. А—ситовидная трубка с протоплазмой, проходящей через поры перегородок между клетками и сопровождающей клеткой слева; В — то же, поперечный разрез. По Иванову.

ископаемом виде, то мы главное внимание уделим именно анатомии этих частей растения, охарактеризовав другие лишь кратко.

Строение стебля. Анатомическое строение стебля представляется наиболее разнообразным и типичным для различных групп растений.

Лишь самая верхушка стебля является недифференцированной, состоя из живой энергично делящейся ткани — меристемы, остальная часть его уже содержит в себе элементы тем разнообразнее, чем выше по организации растение.

У мхов и папоротникообразных стебель растет при помощи верхушечной клетки. У семенных растений, вернее у двудольных, однодольных и голосеменных, верхушечной клетки нет, но стебель растет при помощи группы клеток, заложенных под слоем дерматогена, производящего кожу и делящегося лишь перегородками, перпендикулярными к периферии верхушки стебля. В более старых частях молодого стебля на разрезе мы уже замечаем дифференциацию на группы более мелких клеток — прокамбий — и гомогенную основную ткань. В то время как все проводящие элементы в дальнейшем происходят из прокамбия, в том числе и репродуктивная ткань камбий, гомогенная основная мякоть превращается в сердцевину и первичную кору.

Все проводящие и значительная часть механических элементов сосредоточены в особых вытянутых по длине стебля образованиях, называемых пучками (рис. 63). У голосеменных и двусемянодольных пучки располагаются в виде кружка или хоровода (рис. 64) у односемянодольных отдельные пучки разбросаны по всему разрезу стебля (рис. 65), что легко проследить на разрезах стеблей. Но в то время как у односемянодольных распределение пучков остается одинаковым в течение всей жизни растения, у хвойных и двусемянодольных пучки, сливаясь, образуют общее кольцо, и следы самих пучков остаются заметными только в самой внутренней или старой части стебля, на границе с сердцевинной (рис. 54).

В пучках (рис. 66) различают две группы элементов: древесину или ксилему и луб или флоэму. Древесина проводит ток жидкости вверх к листьям, луб проводит органические растворы вниз, от листьев в ствол к корням и клубням, где откладываются запасные вещества. Луб располагается кнаружи стебля, древесина — конутри. Между тем и другим проходит полоска камбия — деятельной ткани, которая в случае роста

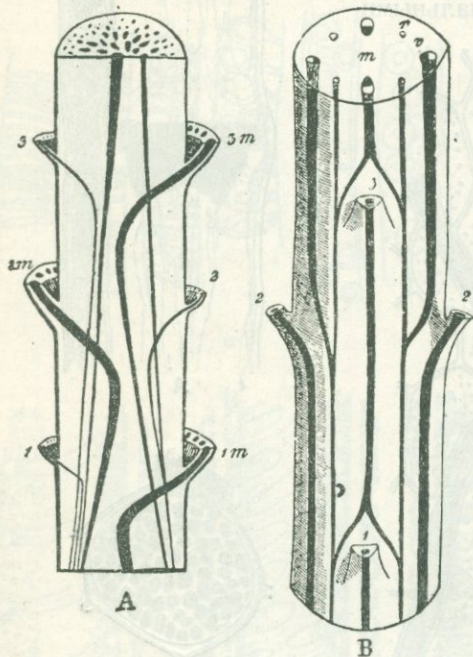


Рис. 63. Часть стебля пальмы (А) и двудольного растения (В) с проходящими в них сосудистыми пучками. По Иванову.

пучка деятельно делится тангентальными перегородками. Такие пучки, которые растут в толщину преимущественно по радиальному направлению и наконец сливаются между собой, образуя одно кольцо, как древесины и луба, так и камбия, называются *открытыми*. У односемядольных пучки *закрытые* (рис. 67), потому что у них из прокамбия возникают сразу законченные пучки, в которых более не остается камбия, и пучок не имеет способности расти в толщину.

Строение самих пучков может быть изображено таким образом. Наиболее глубоко, в части пучка, обращенной к оси ствола, лежит группа сосудов и трахеид древесины, омертвевших клеток, проводящих только воду и минеральные растворы. Далее по направлению к периферии в открытом пучке наблюдается пучковый камбий, откладывающий внутрь

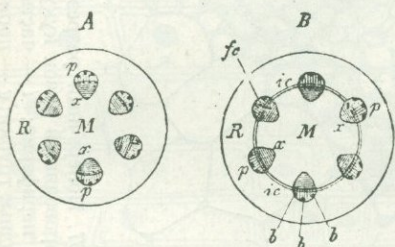


Рис. 64. Схема расположения проводящих пучков на молодом стебле двусемядольного или хвойного растения.

А — стебель с 6 пучками, в которых нет камбия и утолщения не происходит. В — кроме внутрипучкового образовался межпучковый камбий, образующий полное камбиальное кольцо. По Палладину.

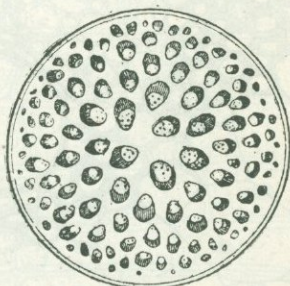


Рис. 65. Схема расположения проводящих пучков на поперечном разрезе стебля односемядольного растения. По Палладину.

элементы древесины, а снаружки — луб. За ним кнаружки, а в закрытых пучках и непосредственно за древесиной (рис. 67)

лежит флоэма, в которой мы различаем ситовидные и точечные трубки и сопровождающие их клетки, или клетки-спутницы, а также часто сильно развитые элементы склеренхимы или механические волокна, которые играют, как мы знаем, не проводящую роль, а чисто механическую. Кнаружи от пучка лежит мякоть первичной коры. Однако полоски склеренхимы бывают включены не только в пучки в лубе, но окружают в виде чехла весь пучок или появляются независимо от них, закладываясь непосредственно под кожицей или в мякоти стебля, для сообщения ему прочности. Элементы луба, кроме склеренхимы, представляют живые клетки и проводят вниз пасоку или растворенные органические вещества. Весь слой от камбия кнаружи называется корой, делящейся на первичную и вторичную.

В самом центре стебля, внутри круга пучков, находится сердцевина, которая может разрыхляться (бузина) и часто вовсе исчезать, причем стебель остается пустым (хвощ, губоцветные и др.).

Кроме упомянутых элементов в пучке еще находится паренхима, играющая роль ткани, где откладываются запасные вещества. Паренхима играет и другую роль в строении стебля. Она слагает особые образова-

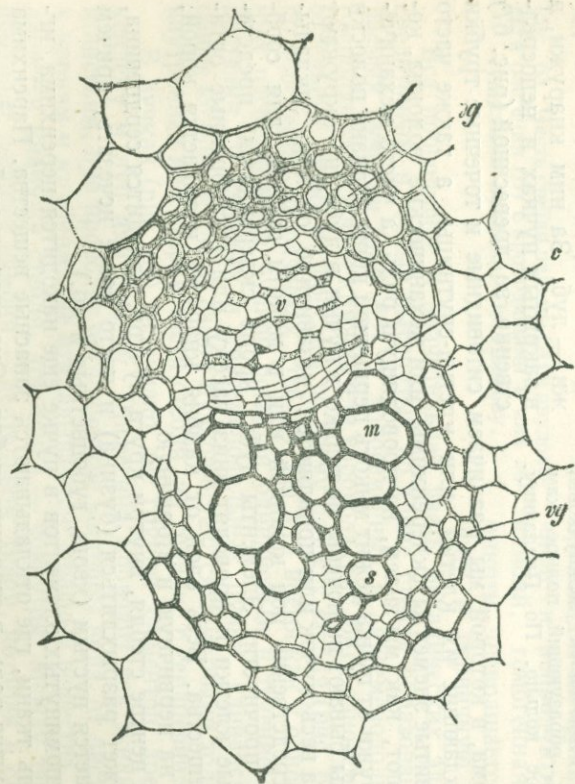


Рис. 66. Поперечный разрез через открытый проводящий пучок стебля лютика. *c* — камбий; *v* — ситовидные трубки, рядом с ними более мелкие и темные — клетки спутницы; *vg* — склеренхимное влагалище; *m* и *s* — сосуды древесины. По Палладину.

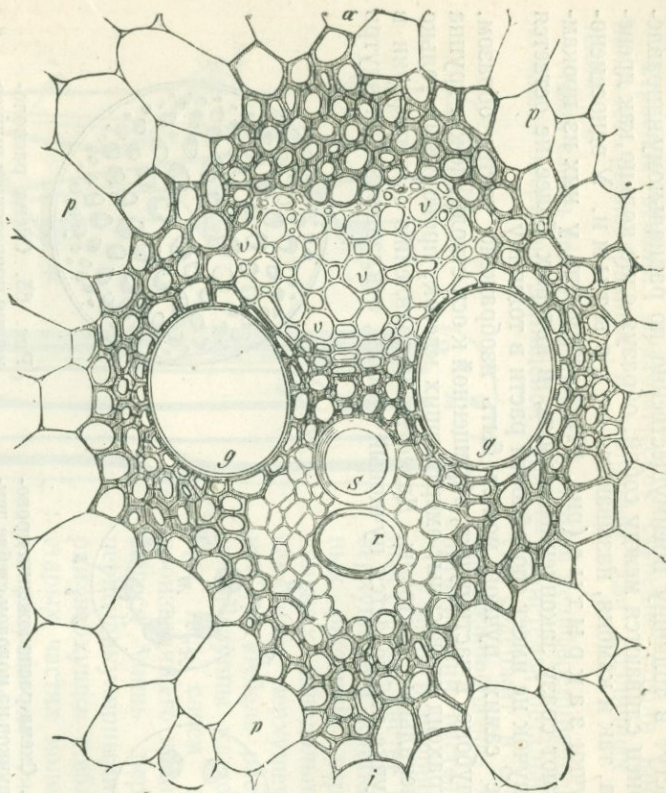


Рис. 67. Поперечный разрез через закрытый (лишенный камбия) проводящий пучок кукурузы. *a* — часть пучка, обращенная к периферии; *i* — часть пучка, обращенная внутрь; *v* — ситовидные трубки; *g* — пористые сосуды; *s* — спиральный, *r* — кольчатый сосуд; *p* — стеблевая паренхима. Толстостенные клетки вокруг пучка — склеренхимное влагалище. По Палладину.

ния, вытянутые радиально из середины стебля к его периферии, так называемые сердцевинные лучи (рис. 68 и 69), которые пронизывают древесинно-лубяное кольцо и лишают его непрерывности. Часть сердцевинных лучей возникает от самой сердцевины, другие начинаются на некотором расстоянии от нее. Лучи представляют клеточные пластинки из живой паренхимы и имеют одну или несколько клеточек в толщину и несколько клеточек в высоту, редко достигая, например у дуба, более 5 см (до 8 см). Паренхима

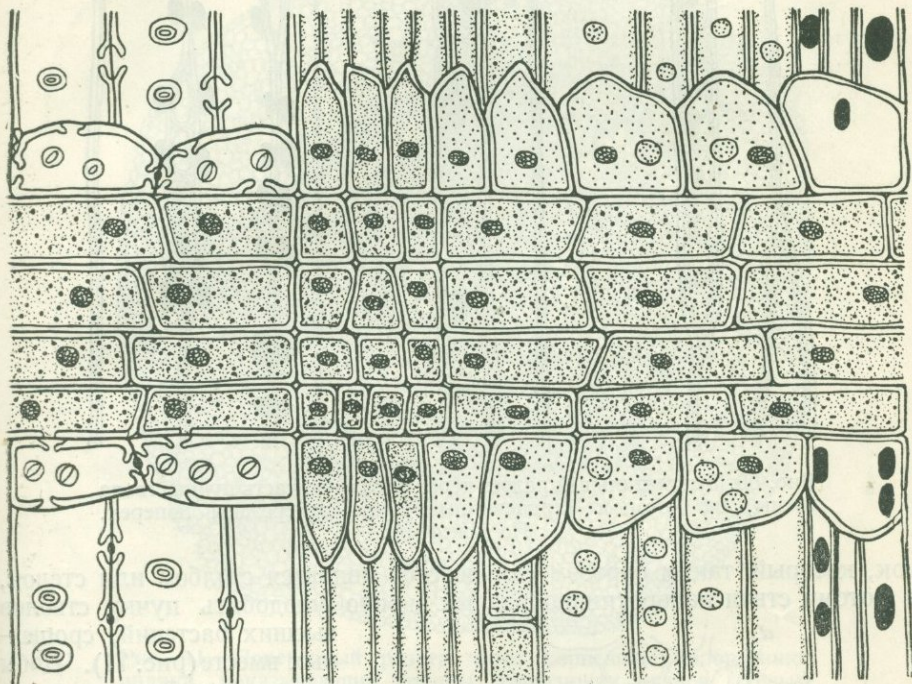


Рис. 68. Радиальный разрез через ствол сосны, на котором видны ксилема, камбий, флоэма и сердцевинный луч с пальчатыми верхним и нижним краями. По Джеффри.

и сердцевинные лучи служат для отложения и хранения запасных веществ. Надо отметить, что и в древесине могут образоваться участки склеренхимы, которая здесь называется либриформом.

Вся совокупность проводящих пучков, еще обособленных или уже слившихся в общее кольцо, бывает окружена у высших растений вслед за кольцом луба или флоэмы внутренней кожей или эндодермой (рис. 70). Эндодерма, живая ткань, разделяет весь стебель на две области. Все, что находится снаружи от нее, называется первичной корой. Все, что находится внутри от эндодермы — совокупность проводящих пучков и сердцевина, называется первичным цилиндром или стелой. С этой точки зрения стебли большинства растений, в том числе и древесных, являются моностеличными или одностолбными (*stèle* — столб), так как у них вся совокупность пучков окружена одним кольцом эндодермы. Но у некоторых растений эндодерма окружает каждый пучок в отдельности, и такие стебли называются полистеличными или многостолбными. В палеоботанике это имеет особенное значение для понимания анатомии всех древ-

нейших групп, например папоротникообразных растений, которые являются полистеличными, так как у них энтодерма окружает каждый пу-

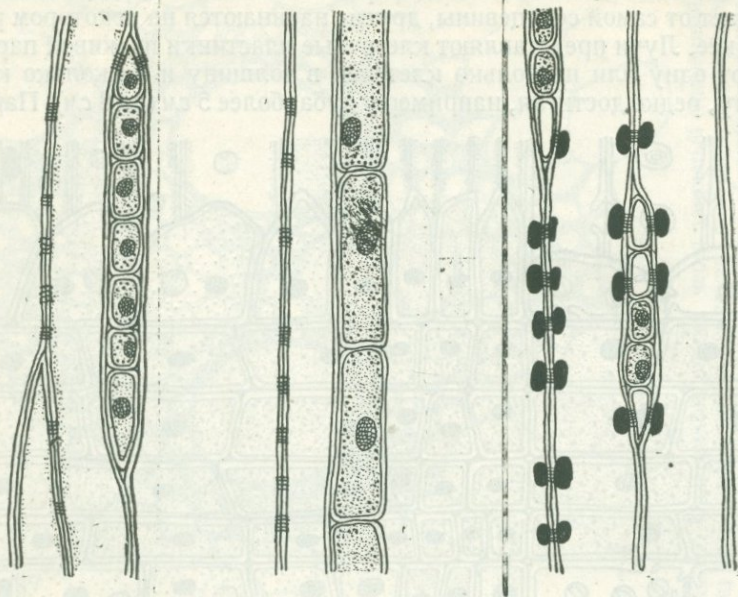


Рис. 69. Тангентальный разрез через флоэмную часть пучка ствола сосны, на котором сердцевидные лучи перерезаны поперек. По Джеффри.

чок, который таким образом сам по себе является столбом или стелой, и потому ствол папоротникообразных можно уподобить пучку ствол-

овых растений, сросших вместе (рис. 71). Чтобы вполне разобраться в вопросе об анатомии стебля папоротникообразных растений, нам придется проследить эволюцию развития древесного цилиндра или стел от древнейших растений, что выражено на рис. 72. Как известно, слоевища водорослей вообще не образуют проводящих пучков, представляя войлокообразное сплетение клеточных нитей или мицелий, которое можно назвать только ложной тканью. У высших водорослей однако, как например у бурых, обособляются особые проводящие клетки вроде ситовид-

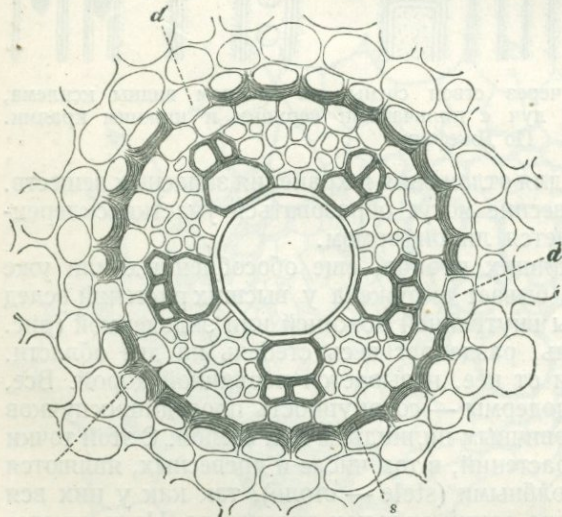


Рис. 70. Энтодерма, окружающая проводящие элементы от внешней коры. Поперечный разрез через корень лука. *s* — энтодерма; *d, d* — пропускные клетки энтодермы. По Палладину.

ных трубок. Никакой гомологии и генетической связи со строением стеблей высших растений мы у водорослей проследить не можем.

Простейший пример организации анатомического строения стебля наблюдается у псилофитов — первичной группы папоротникообразных растений, или даже предшественников последних (рис. 72 внизу). Здесь

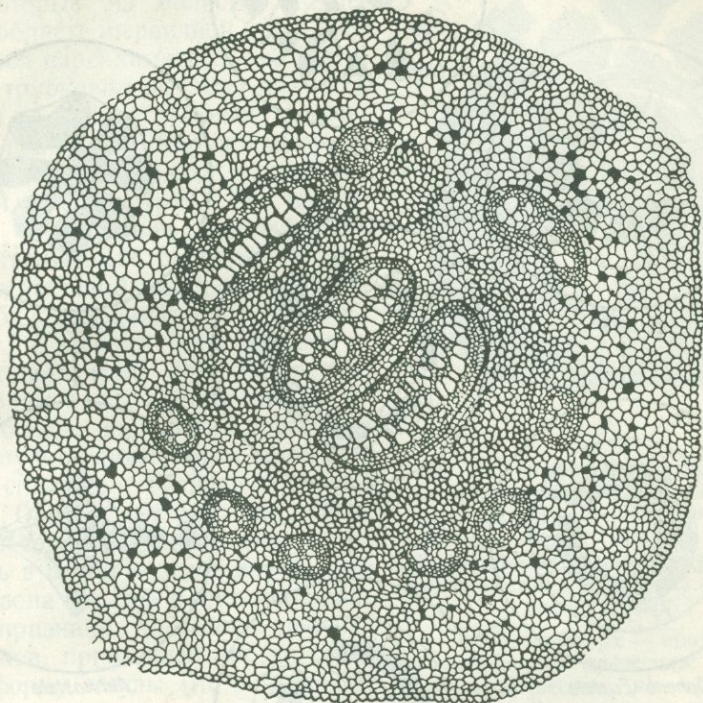


Рис. 71. Поперечный разрез через корневище папоротника орляка, показывающий группы проводящих пучков (стелы), окруженные каждая своей эндодермой (черная линия). В центре стел находятся древесинные элементы, снаружи — флоэма. По Джеффри.

стебель, покрытый кожей, под слоем первичной паренхимы содержит один проводящий пучок, у которого снаружи располагается кольцо флоэмы (луба), а конутри — плотный пучок древесины или ксилемы. Никакого признака сердцевины внутри пучка нет, и такой пучок является по положению центральным (рис. 113). Такой пучок, первичную стелу, окруженную кольцом эндодермы, мы видим у рода *Rhynia* из псилофитов. Этот тип является основным для всех дальнейших в процессе их развития как в сторону развития моностелического стебля высших растений (эвстела), так и в сторону полистелического стебля папоротникообразных (полистела) (рис. 72, посредине).

Рассмотрим развитие моностелического стебля хвойных и покрытосеменных растений. Основной формой — протостелой — обладают ринии, первичные лепидофиты, первичные папоротники и среди современных папоротникообразных растения в молодой стадии.

Следующей эволюционной формой является тип стебля, построенного как сифонстела: здесь в стеле внутри появляется пучок паренхимы или

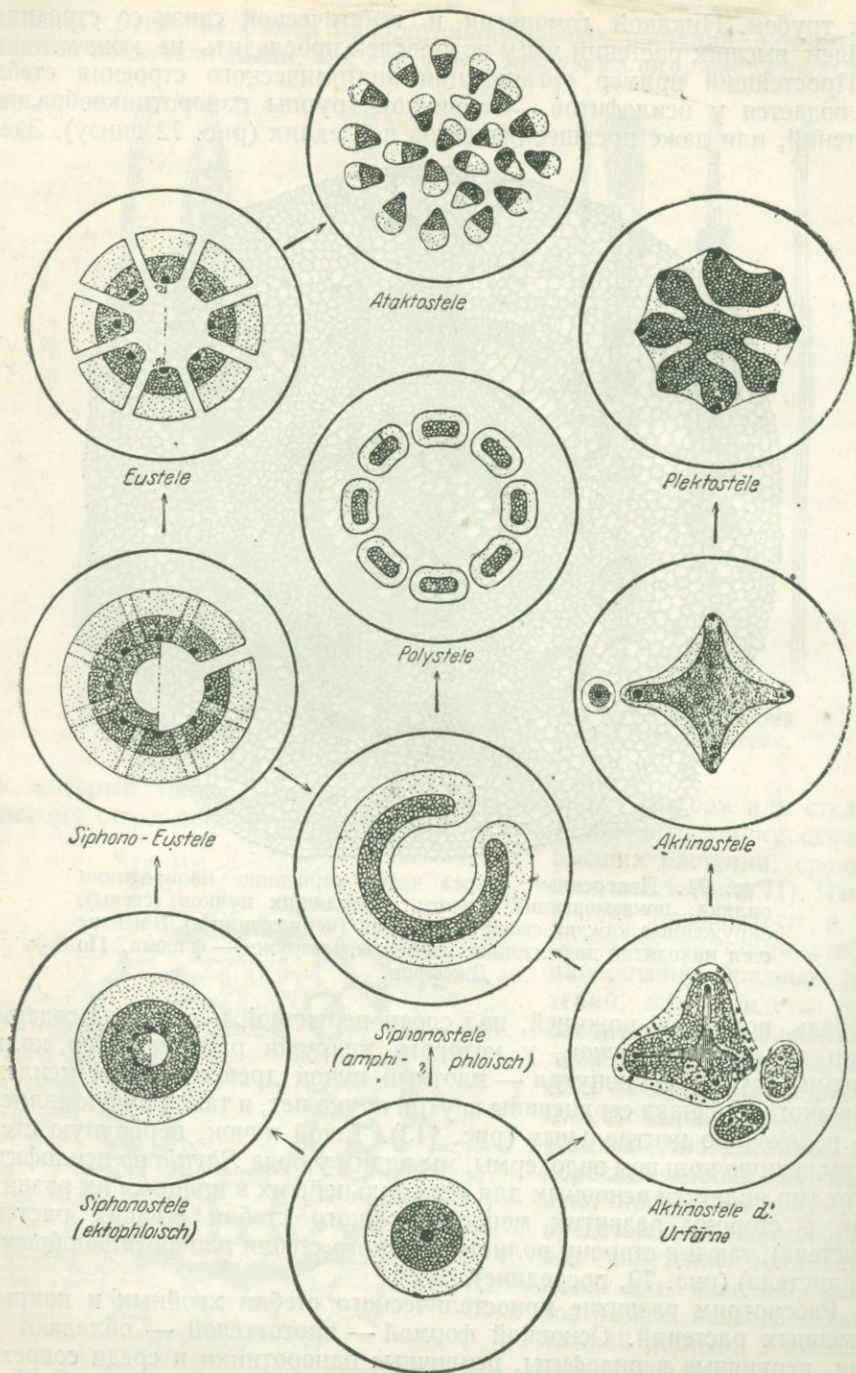


Рис. 72. Развитие стел из основной протостели *Rhynia*: в плектостелу у плаунов, эустелу у двусемянодольных, атактостелу у односемянодольных. По Циммерману.

сердцевины, которого не было в протостеле. Сердцевину окружает кольцо древесины и луба, окруженное кольцом эндодермы. Такое строение наблюдается в стволе лепидодендронов (рис. 73) и некоторых папоротников. Но обычно такое кольцо не остается сплошным, а местами прерывается окнами или сплошными перерывами, через которые из области сердцевины в область первичной коры протягиваются паренхимные лучи. Таким образом трубковидная стела является разбитой на цикл отдельных пучков, которые все вместе снаружи окружены кольцом эндодермы. Получается типичная звстела (рис. 72, налево вверх), характерная для хвойных и покрытосеменных растений. У травянистых растений такая схема строения стебля сохраняется всю жизнь, особенно в стеблях однолетников и многолетников (рис. 74). У деревьев и кустарников мы видим, что постепенно, по мере нарастания древесины и луба, пучки сливаются, и стела становится сплошной, образуя годичные кольца. Однако местами она пронизывается сердцевинными лучами.

Лишь в самой молодой внутренней части ствола мы еще в состоянии различить признаки древесины первичных пучков, придающей иногда сердцевине форму звезды (на поперечном разрезе).

Многопучковая стела односемядольных, так называемая атактостела (а — отрицание, не; *tactus* — расположенный в порядке), образуется, как и звстела, путем заложения ряда пучков внутри кольца эндодермы, но пучки здесь располагаются не в кружок, а рассеянно, по всему разрезу ствола. Оставаясь закрытыми, т. е. не наращивая вторичных луба и древесины, они не растут в толщину и не сливаются между собой, почему и получается форма атактостелы. Изображенный разрез стебля (рис. 72, сверху) дает представление о стебле, например лилейных или пальм. У других односемядольных, например у злаков (бамбук), пучки располагаются лишь периферически, а внутри остается сердцевина, которая вскоре резорбируется, почему образуется внутренняя полость, придающая стеблю вид соломины.

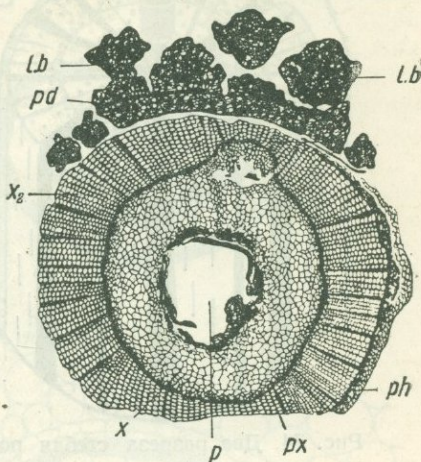


Рис. 73. Поперечный разрез ствола лепидодендрона, показывающий хорошо развитую первичную и вторичную древесину, причем последняя обнаруживает правильное нарастание рядов клеток и снабжение сердцевинными лучами.

p — сердцевина; *px* — протоксилема; *x* — первичная древесина; *x₂* — вторичная древесина; *ph* — луб; *pd* — перидерм; *lb* — черешки листьев. По Скотту.

Описание рис. 72. Внизу: протостела, как основная форма, например, у риний, первичных лепидофитов, первичных папоротников и молодой стадии нынешних папоротникообразных. Левый вертикальный ряд: развитие звстелы, сифоностела — лепидофиты, папоротники; сюда же относится вышележащая сифоно-звстела, как переходная к звстеле, которая типична для стеблей двусемядольных и хвойных. Правый вертикальный ряд: развитие актиноствелы и плектостелы: актиноствела, у *Asteroylon* и в корне современных покрытосеменных и голосеменных; плектостела — у плауна (*Polypodium*). Средний вертикальный ряд: амфилоическая сифоностела у многих современных папоротников, особенно *Leptosporangiateae*. Полистела то же. Атактостела — выработалась из звстелы у односемядольных. Условные обозначения: черное — первичная древесина, темная сеточка — вторичная древесина, точечность — флоэма.

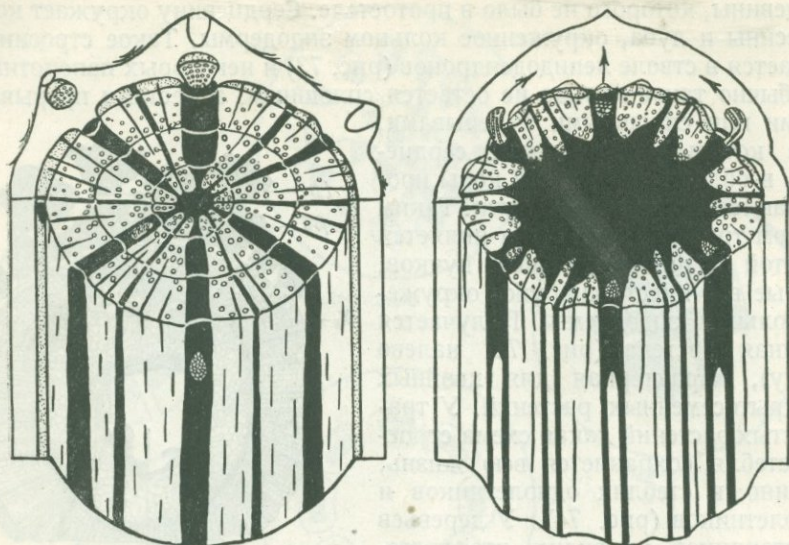


Рис. 74. Два разреза стебля подсолнечника в виде блок-диаграммы. Черное — сердцевина и сердцевинные лучи; белые клинья, с кружочками на разрезе — клинья древесины; белый внешний слой — кора; стрелки обозначают три листовых следа, вступающих в черешок листа. По Джеффри.

Другой путь развития от протостелы к полистелии или многостолбному стеблю также начинается от протостелы — столба без сердцевины, окруженного эндодермой. Здесь также на следующей стадии развития внутри пучка образуется сердцевина (рис. 72, средняя вторая фигура), но кроме того развивается луб не только снаружy, но и вовнутрь от древесины, так что пучок древесины является окруженным лубом и обычно эндодермой.

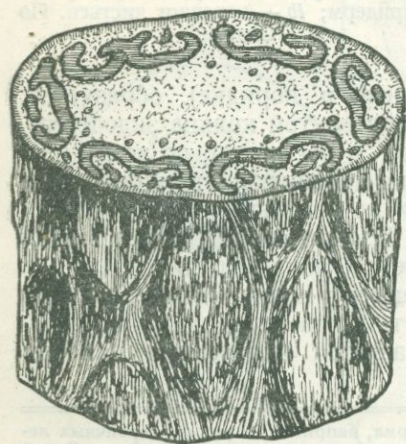


Рис. 75. Ствол древовидного папоротника в поперечном разрезе и с поверхности. На разрезе видны столбы (в виде скобок), от которых отходят листовые следы. По Бородину.

Далее подобная стела распадается на участки (рис. 72, средняя третья фигура), и каждый участок представляет отдельную стелу с древесиной, окруженной лубом. Столбы каждый окружены эндодермой и собраны в кружок, напоминая пучки эвстелы. Но разница между ними бросается в глаза: у эвстелы пучки открыты и коллатеральны; у полистелы они закрыты, неспособны к росту при помощи камбия, а древесина их окружена лубом. По этому типу построены стебли многих современных папоротников (рис. 75 и 76). Разница с пучками покрытосеменных и хвойных, с одной стороны, и стелами папоротников в том, что

последние никогда не сливаются в сплошной цилиндр, а образуют сеть с анастомозирующими пучками, от которых отходят листовые следы или проводящие пучки в листья.

Наконец от той же протостелы (рис. 72) мы можем наблюдать переход к плектостеле (pleso — плету) плаунов. Здесь протостела, не развивая сердцевины в центре, становится вместо цилиндрической в разрезе гранистой или лучистой, что проявляется еще у некоторых псилофитовых (рис. 115), а также в корнях современных высших растений. Далее с развитием стебля фигура древесины усложняется, и она даже распадается на отдельные тяжи, между которыми располагаются участки луба. Так построены стебли современных плаунов.

Стебель хвощевых представляет на поперечном разрезе картину типичной эвстелы, но каждый пучок обычно окружен собственной эндодермой, и потому стебель его должен считаться полистелическим. На продольном разрезе ход пучков обнаруживает еще некоторые отклонения от типа эвстелы.

В ископаемом состоянии чаще всего стволы сохраняются окаменелыми не целиком. Только в «call-balls» или почках почти всегда находятся стебли или другие части без повреждения даже поверхностной их кожицы. Большинство же окаменелых стволов очевидно испытывали перенос водами или теряли кору ранее окаменения. Поэтому древесина остается, по крайней мере для мезозойских и кайнозойских растений, тем элементом, на котором приходится сосредоточивать особое внимание.

Остановимся на некоторых более важных моментах развития древесины. Прежнее представление об образовании вторичной древесины только у семенных растений оказалось ошибочным. Как оказывается, многие из споровых растений также образовали мощную вторичную древесину, например лепидодендроны (рис. 73), сфенофиллы (рис. 170). Вторичная

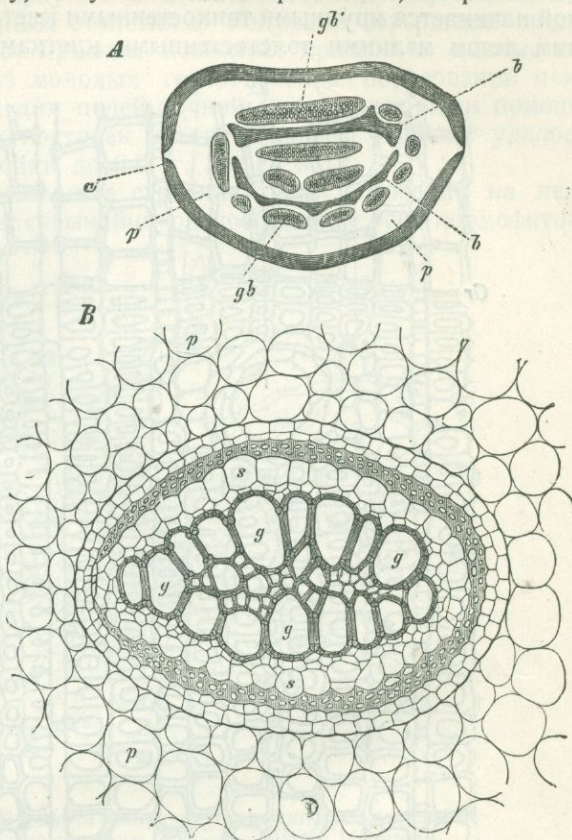


Рис. 76. Строение ствола папоротника.

A — поперечный разрез корневища орляка с несколькими столбами; *B* — поперечный разрез одного столба из корневища орляка; *a, b* — склеренхима; *p* — сочная паренхима; *gb* — проводящие пучки или стелы; *g* — ксилема; *s* — флоэма; кнаружи от последней — кольцо эндодерма. По Палладину.

древесина палеозойских растений обычно не имеет и признаков годовичных колец. Наоборот, древесина голосеменных мезозоя и современных деревьев, за немногими исключениями, развивается в виде резких годовичных слоев, проявляющихся на поперечных разрезах стволов в виде годовичных колец. Происходит это явление потому, что рост древесины весной начинается крупными тонкостенными клетками и заканчивается поздним летом мелкими толстостенными клетками, с маленькой полостью

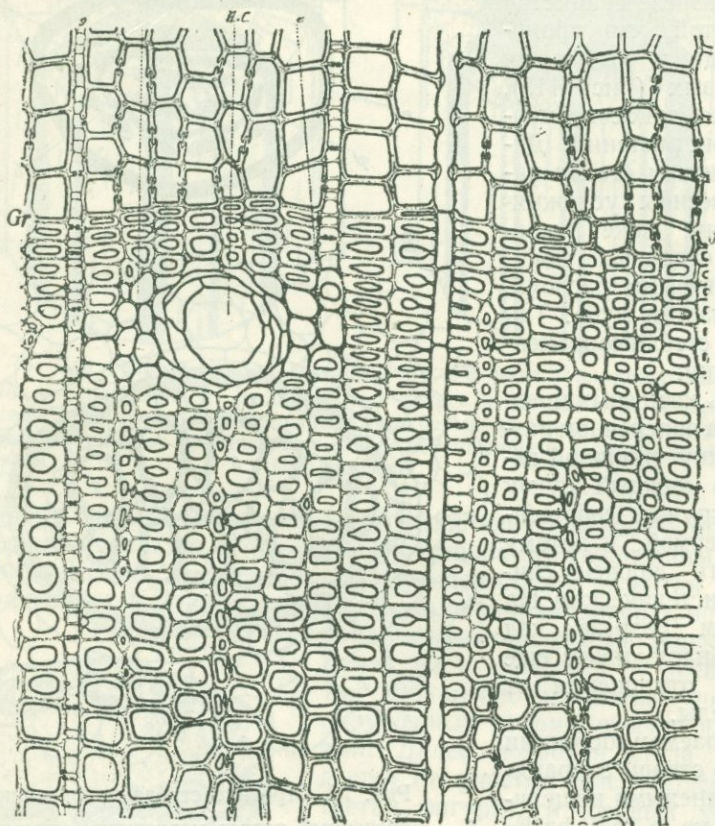


Рис. 77. Поперечный разрез древесины сосны.

IGr — граница двух лет; к низу от нее осенняя древесина одного года, кверху — весенняя древесина следующего года; *g* — древесинный луч; *H.C.* — смоляной ход, окруженный древесинной паренхимой. По Бородину.

(рис. 77). Поэтому резкие кольца в ископаемой древесине прямо указывают на возраст отложений, где найдена древесина, как на более молодой, чем палеозойский.

Годичные кольца деревьев, кроме возможности определять по количеству их возраст дерева, дают возможность изучать ход климатических явлений в течение жизни дерева. На основании изучения относительной ширины колец гигантских секвой Сев. Америки были сделаны интересные выводы о колебаниях климата, о периодах развития солнечных пятен

и пр. Те же явления можно изучать при помощи исследования годичных колец ископаемых деревьев.

Последние работы Дугласа в Америке выяснили, что годичные кольца некоторых деревьев образуют в связи с метеорологическими циклами настолько характерную последовательность слоев, что стволы принадлежащие определенным столетиям, получают совершенно индивидуальный характер. Этот признак позволяет применять данные годичных колец стволов из молодых геологических образований и из археологических раскопок для целей точной хронологии. При помощи изучения бревен древних построек штата Аризоны Дугласу удалось датировать древние постройки до 643 г. нашей эры.

Строение корня. Анатомическое строение корня, особенно на первых стадиях его жизни, чрезвычайно разнообразно у всех кормофитов.

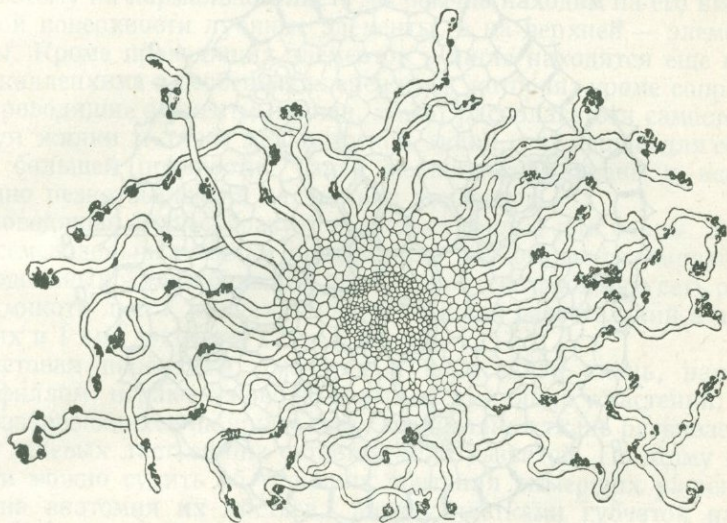


Рис. 78. Поперечный разрез маленького корешка с корневыми волосками, срastaющимися с почвой. По Иванову.

У споровых корень растет при помощи верхушечной клетки; у более высокоразвитых групп — при помощи группы клеток. В обоих случаях точка роста корня защищена от непосредственного соприкосновения с почвой особым чехликом, который в виде шапочки толкается вперед растущим корешком. Ввиду особых условий механических напряжений в корне (борьба против разрыва, а не изгиба) его проводящие и механические элементы оттеснены в центр, без сердцевины (протостела) или с маленькой сердцевинкой (сифоностела) и окружены широким кольцом паренхимы. Корень, как и стебель, покрыт кожицей, которая остается в молодых стадиях его жизни нежной и дает выросты живых корневых волосков, впитывающих воду и минеральные соли (рис. 78). Позже кожа отмирает и отсепаровывается от коры пробковой коркой. В корнях стела устроена часто по типу актиностелы, так что древесина располагается в виде звезды или креста (рис. 79), а флоэма чередуется с лучами.

У тех растений, где нарастает вторичная древесина, впоследствии в углах звезды под участками луба начинает формироваться после заложения камбия вторичная древесина, и по мере роста разрез корня вполне принимает вид разреза стебля. Лишь в самом центре замечается центральное положение первичной древесины, не свойственное стеблям. Иногда в молодых корнях группы ксилемы и флоэмы, располагаясь почти по одному кругу, чередуются.

Строение листа. Хотя окаменение листьев, так же как и коры, является сравнительно редким и чаще наблюдается только в «саал-балл» или у

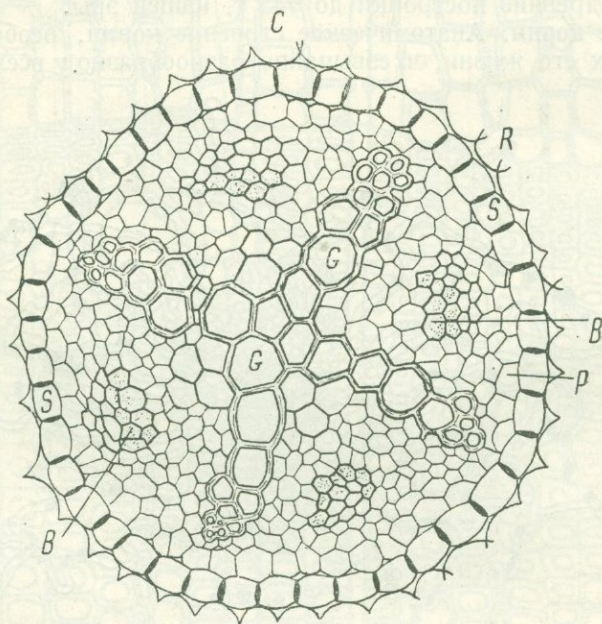


Рис. 79. Поперечный разрез через центральную часть корня лютика:

R — ткань коры; *S* — эндодерма; *P* — перицикл; *G* — проводящие группы древесины; *B* — лубяные группы. По Бордину.

кордаитов, тем не менее их анатомия важна для палеоботаники, так как она резко проявляется даже на отпечатках, даваемых листьями на породах. Поэтому на ней мы остановится несколько подробнее.

В состав листа входят те же группы тканей, что и в состав стебля, т. е. покровная, проводящая с механической и мякоть или основная паренхима, видоизмененная в различных направлениях в связи с различными функциями ее частей. Наиболее существенными элементами основной паренхимы в листе является ассимиляционная ткань — палисадная и губчатая паренхима.

Развитие этих тканей происходит следующим образом. Листья растений закладываются в виде бугорков на верхушке растущего стебля и первоначально состоят целиком из клеток зародышевой меристемы, из которых затем вырабатываются в растущем листе основные элементы. Прово-

дящие пучки ткани, проходящие через черешок в лист, получают начало от соответственных пучков, идущих в стволе, с которыми все время находятся в связи и по которым осуществляется как приток к листу воды и минеральных солей из почвы, так и отток из листа синтезированных органических веществ, т. е. крахмала, превращенного в сахар. Проводящий пучок, отходящий от стеблевого пучка и идущий в лист, называется листовым следом. В палеоботанике приходится иметь дело с листовым следом на отпечатках коры сигиллярий и лепидодендронов, где поперечное сечение следа образует рубец листового следа в виде точки, или же сам след выступает в виде валика (Knorria).

Соответственно положению частей проводящего пучка в стебле, т. е. ксилемы внутри, а флоэмы снаружки, в листе положение их остается таким же. Поэтому на нормальном листе мы обычно находим на его нижней или тыловой поверхности лубяные элементы, а на верхней — элементы древесины. Кроме проводящих элементов в листе находятся еще механические, колленхима и особенно склеренхима, которая, кроме сопровождающих проводящие элементы пучков, может располагаться самостоятельно, образуя жилки и тяжи механической ткани, служащие для сообщения листу большей прочности. Такая механическая ткань у ископаемых особенно резко выражена на листьях кордаитов.

Проводящая ткань образует в листьях жилки или нервы. У хвойных и двусеменодольных жилки простые или редко анастомозируют. У двусеменодольных жилки большей частью образуют сложную сеть разветвлений в мякоти листа, причем длина тончайших разветвлений в некоторых листьях в 1 см^2 достигает $1,5 \text{ м}$ (рис. 55).

Листовая паренхима, губчатая и палисадная ткань, наполненные хлорофиллом, играют основную роль в ассимиляции у растений. У растений, развивающихся на ярком свете, палисадная ткань развивается сильнее, у теневых листьев она остается мало развитой. По этому признаку отчасти можно судить об условиях обитания вымерших растений, если известна анатомия их листьев. Между клетками губчатой паренхимы находятся крупные межклетники, которые находятся в сообщении с устьицами.

Верхняя и нижняя поверхности листа покрыты кожей, остающейся на листе, в противоположность стеблю, в течение всей жизни растения. Форма клеток кожицы бывает очень характерна у различных растений и может служить отличительным признаком при определении листьев по отпечаткам, что особенно применяется, например, для отличия листьев папоротников и саговников. У первых границы между клетками кожицы прямые, у саговников (беннеттитов) они волнистые. Если кожа не сохраняется, то эти черты достаточно ясно отпечатываются на кутикуле, которая отличается большой стойкостью и может быть легко отделена от обугленного листа или даже часто сохранена на отпечатке. Характерным признаком кожицы является присутствие устьиц. Устьица развиваются только на листьях, растущих в воздухе, но не на погруженных в воду. Этот признак также может быть руководящим при определении условий обитания растения. Устьица в большем числе располагаются на нижней стороне листьев, на верхней их иногда нет вовсе. Часто кожа листьев дает своеобразные выросты, защищающие лист от испарения или от вредных насекомых и пр. Иногда листья выделяют воск, который также препятствует сильному испарению.

Строение цветка. Части цветка, от чашечки до пестика, являются, как известно, видоизмененными листьями. Из них чашечка и лепестки сохраняют наибольшее сходство с вегетативными листьями. Их анатомия также в общем соответствует анатомии листьев и не представляет каких-либо характерных особенностей, которые нужно было бы отмечать.

Цветок в наиболее полном виде состоит из чашечки, лепестков, венчика, тычинок, нектарников и плодолистиков, образующих отдельные завязи или срастающихся в общую завязь.

Строение цветка менее всего наблюдается в ископаемом состоянии, и потому мы коснемся его анатомии лишь кратко. Кроме того основные черты развития цветка и его элементов и дальнейшее развитие зародыша были даны в отделе морфологии репродуктивных органов, и поэтому здесь мы ограничимся лишь обзором распределения тканевых элементов в частях цветка.

В цветке в наибольшей степени выражена ткань, которая не подходит под категории проводящей, покровной и механической. Наиболее подходящим наименованием подобной ткани было бы воспроизводящая ткань, как изменение паренхимы в направлении размножения. От эмбриональной ткани стебля, где она производит отдельные ткани (меристема, камбий), эта ткань отличается тем, что она воспроизводит не отдельные элементы тканей или группы их, а новые растения во всем их объеме путем сложного слияния и последующего деления.

Оставляя в стороне строение листьев чашечки и венчика, отсутствующих у голосеменных, обратимся к строению тычинок.

Ты ч и н к и в типичной форме состоят из нити и пыльника. В нити находится слабо развитый пучок, паренхима и кожица. Пыльник состоит из оболочки, покрытой кожицей, и пыльцевых зерен, или цветневой пыльцы, развивающейся из клеточек археспория. Каждый пыльник обычно имеет два гнезда, раскрывающихся щелью для рассеивания пыльцы. Пыльцевые зерна от 0,0023 см (у незабудок) до 0,05 см у тыквенных обладают различной формой и часто своеобразной скульптурой оболочки (рис. 80). Оболочек у пыльцы две: внутренняя, состоящая из пектина, и внешняя, состоящая из вещества, близкого к кутину. В последнее время изучается не только пыльца из четвертичных отложений, по которой судят о лесной растительности районов, но и пыльца из более древних и твердых пород, третичных и даже меловых. Благодаря стойкости оболочек, пыльцевые зерна сохраняются очень хорошо и позволяют определить растение, которому они принадлежали. У некоторых хвойных оболочка пыльцы образует характерные выпячивания или воздушные мешки.

Строение зерен пыльцы у голосеменных, саговых и хвойных сложнее, так как здесь клетка перед прорастанием в трубку делится на несколько отдельных клеток.

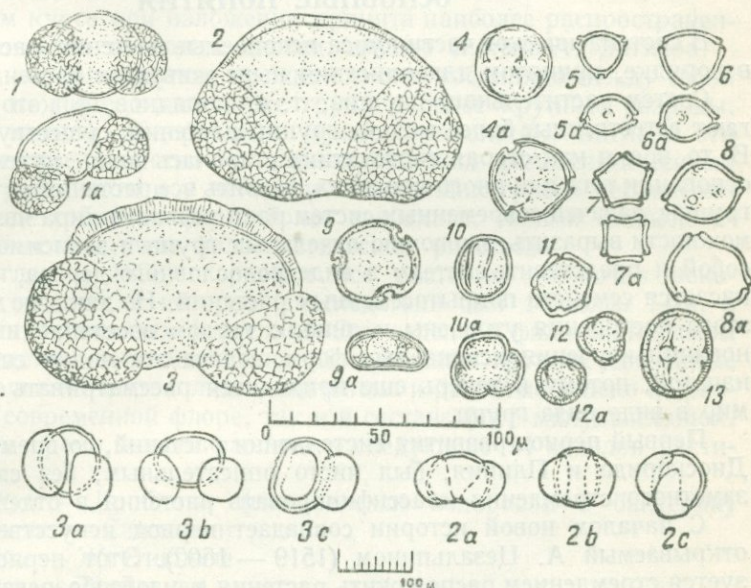
Споры папоротникообразных морфологией уподобляются пыльце семенных растений, но часто отличаются гораздо более крупными размерами, особенно у мегаспор (рис. 4). Как и пыльца, споры имеют устойчивую оболочку и хорошо сохраняются в ископаемом состоянии, даже в древнейших отложениях, например в девонских, откуда П. А. Никитину удалось в Воронежской области выделить удивительно сохранившиеся споры.

Анатомия плодолистиков и завязи представляет значительную сложность только в отношении генеративного аппарата, в котором развивается

яйцо. Строение стенок завязи в общем не отличается от строения листа, будучи притом упрощено. Внутри завязи из одной клетки возникает так называемый зародышевый мешок (рис. 43), в котором происходит сложный процесс образования яйцевой клетки и ее оплодотворение. Анатомия семяпочек голосеменных и покрытосеменных имеет главное отличие в том, что у первых внутри семяпочки обособляется зародышевый мешок, выполняющийся клетками зародышевого белка, гомологичного заростку папоротников. На верхней части белка образуются женские половые органы — архегонии, в которых формируется яйцеклетка, которая и оплодотворяется сперматозоидом.

Рис. 80. Различные формы пыльцы растений. Главнейшие типы пыльцы, находимые в четвертичных торфах Европы.

1, 1a—*Pinus* sp.;
2—*Picea excelsa* L i n k.; 2a, 2b, 2c—зерна пыльцы ели в различных положениях; 3—*Abies alba* M i l l.; 3a, 3b, 3c—зерна пыльцы пихты в различных положениях; 4—*Fagus silvatica*; 5—*Betula*; 5a—вид сбоку; 6 и 6a—*Corylus avellana*; 7 и 7a—*Alnus* sp.; 8 и 8a—*Carpinus betulus* L., 9 и 9a—*Tilia* sp.; 10 и 10a—*Quercus* sp.; 11—*Ulmus* sp.; 12 и 12a—*Salix* sp.; 13—неопределимая пыльца.



Процесс оплодотворения у покрытосеменных был описан выше. Остается рассмотреть конечный продукт, который развивается в результате оплодотворения — семя.

Семя состоит обычно из кожуры, белка и зародыша. Есть и безбелковые семена. Строение кожуры семени очень разнообразно и может служить для различения семян растений в ископаемом состоянии, причем принимаются во внимание и величина и форма семян. У голосеменных семена лежат открыто на плодolistиках, например на чешуях сосновой шишки. У покрытосеменных семена помещаются в виде скоплений (до 10 000 у орхидных) или одиночно (вишня, слива, подсолнух) в особых образованиях — плодах, анатомия которых очень разнообразна и тесно связана с их морфологией, которая различает несколько типов сухих и сочных плодов, рассмотренных выше.

СИСТЕМА ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

В систематической части курса ископаемые растения рассматриваются в порядке, принятом для описания ныне живущих растений.

Систем растительного царства, т. е. порядков, в которых располагают естественные более мелкие группы растений, существует несколько. В то время как старая систематика старалась лишь путем деления, на основании того или иного признака, разбить все растения на определенные группы, задачей современных систем растительного мира является по возможности выразить эволюцию отдельных групп и зависимость их между собой и представить систему в виде родословного дерева, что особенно касается семейств покрытосеменных растений. Но так как многие звенья этого построения утрачены и лишь с трудом восстанавливаются на основании изучения ископаемых форм, задача эта может считаться лишь начатой, потому и теперь еще приходится рассматривать растительный мир в виде ряда групп.

Первый период развития систематики растений, со времен Теофраста, Диоскорида и Плиния, был чисто описательным, без сколько-нибудь заметного стремления классифицировать растения в отделы.

С началом новой истории совпадает период искусственных систем, открываемый А. Цезальпином (1519 — 1602). Этот период характеризуется стремлением расположить растения в удобообозреваемом порядке исключительно на основании их морфологических признаков. К числу наиболее выдающихся представителей этого «морфологического» периода принадлежит Карл Линней (1707 — 1778). Линней установил две системы. Одна из них, «естественная» система, 65 естественных порядков которой совпадают с современными нам группировками, была его попыткой уловить естественную связь между различными группами растений, хотя идеологически они и не поддерживались воззрениями того времени, признававшими неизменяемость и постоянство видов. В целях более легкой классификации и определения растений Линней создал свою «половую систему» из 24 классов, основанных в большинстве случаев на совершенно механическом принципе, в основном на числе тычинок и завязей и их расположении. Морфологическая «естественная» система Линней нашла подражателей в лице А. Л. Жюссье, А. П. де-Кандолле и других, разработавших ее далее. С появлением в биологии идей эволюции, со времени Ламарка, Сент-Илера и Дарвина, в систематике начинается третье или филогенетическое направление. Успехам в построении новых систем растительного царства способствовали громадные успехи в познании процессов индивидуального или онтогенетического развития растений, в изучении процессов оплодотворения и следующего за ним

развития зародыша. Из систем филогенетического порядка упомянем системы А. Брауна, Эйхлера, Варминга и А. Энглера, наиболее подробно разработанные. Большие успехи в отношении изучения вымерших растений, открытие «семенных папоротников», расширение сведений о беннетитах, открытие псилофитов не могли остаться без влияния на развитие филогенетических систем, и потому мы опять являемся свидетелями частных перестроек системы Энглера и создания других, может быть более соответствующих современному уровню знаний, особенно на основании изучения ископаемых. Таковой является например система Г. Галлира, однако далеко еще не разработанная в таких подробностях, как система Энглера.

В настоящем курсе при изложении принята наиболее распространенная и общепринятая из новых систем, именно система А. Энглера.

В то время как большинство прежних систем соединяло между собой те или другие из приводимых ниже групп в более крупные разряды, например под именем «водорослей», «грибов», в системе Энглера эти чисто биологические свойства не доминируют над филогенетическими отношениями групп, хотя и у него отдел настоящих грибов несомненно представляет еще собрание форм, более связанных своими физиологическими особенностями, чем филогенетическим родством.

Адольф Энглер в 1898 г. разбил все растения, включая ископаемые, на 13 отделов, к которым впоследствии был добавлен 14-й, в виде 5-го отдела, кремневых флагеллят. Эти отделы в филогенетическом отношении представляют совершенно обособленные группы, связанные между собой большею частью лишь гадательно и развитые далеко не равномерно как в современной флоре, так и в составе флор минувших эпох.

В настоящее время можно различать следующие 14 отделов растительного мира:

1. *Schizophyta* — Дробянки (сине-зеленые водоросли и бактерии)
2. *Mycomycetes* — Слизевики
3. *Flagellatae* — Жгутиковые
4. *Peridineae* — Перидинеи
5. *Silicoflagellatae* — Кремневые жгутиковые
6. *Diatomeae* — Диатомовые
7. *Conjugatae* — Конъюгаты
8. *Chlorophyceae* — Зеленые водоросли
9. *Charophyta* — Хары
10. *Phaeophyceae* — Бурые водоросли
11. *Rhodophyceae* — Багряные водоросли
12. *Eumycetes* — Истинные грибы
13. *Embryophyta asiphonogama* — Зародышевые бессифонные
14. *Embryophyta siphonogama* — Зародышевые сифонные.

В системе Энглера, как и в других, принят следующий порядок подразделений, от высших к низшим группам:

Отдел или *divisio*.

Подотдел или *subdivisio*.

Класс или *classis*.

Ряд или *cohors*.

Семейство или *ordo*.

Род или *genus*.

Вид или *species*.

В виде можно различать разновидности, подвиды и формы. Так например в отделе зародышевых бессифонных различаются два подотдела: *Bryophyta* и *Pteridophyta*. Последний включает классы: *Filicales*, *Sphenophyllales*, *Equisetales* и др. Класс *Filicales* делится на ряды: *Filicales leptosporangiatæ*, *Marattiales* и др. В ряду *Filicales leptosporangiatæ* мы различаем семейства *Hymenophyllaceæ*, *Cyatheaceæ*, *Polypodiaceæ* и пр.

Однако надо отметить, что понимание систематических единиц не вполне совпадает в ботанике и палеоботанике. Часто палеоботаник, имея перед собой лишь части растения, иногда плохо сохранившиеся, соединяет в один род или даже в один вид растения, возможно совершенно различные и обладающие лишь внешним сходством. Наоборот, отдельные части одного и того же растения (листья, спорангии, древесина и пр.) могут описываться под различными именами. Лишь для большинства третичных растений удастся отождествление их с ныне живущими родами, а изредка и видами. Большинство растений мезозоя и тем более палеозоя принадлежат не только вымершим родам, но даже вымершим семействам и классам (как *Psilophytales*, *Pteridospermeæ*). В других случаях растение попросту затруднительно сравнить с известным нам типом, и тогда удовлетворяются именем, намекающим на его предполагаемые родственные отношения, как-то: *Ginkgoites*, *Protophyllocladus*, *Taxites* и пр. Ископаемые древесины получают особые имена, оканчивающиеся или на *xylon* (*xylon* по-гречески — дерево) или на *inium* в связи с именем предполагаемого рода, например: *Araucarioxylon*, *Taxoxylon*, *Quercinium*, *Rhamnacinium*.

I ОТДЕЛ. SCHIZOPHYTA. ДРОБЯНКИ

Дробянки (*schizo* — дроблю; *phyton* — растение) представляют собой весьма просто устроенные растения, одноклеточные или в виде колоний, составленных из отдельных клеток и образующих нити, пленки, гроздь, комочки и пр. Размножение происходит или простым делением клеток или через бесполое образование спор. Дробянки распадаются на две группы: сине-зеленые водоросли (*Cyanophyceæ*), по способу питания сходные с другими водорослями и обладающие пигментами (трех родов), дающими им возможность самостоятельной ассимиляции, и бактерий (*Bacteriae* или *Schizomycetes*), лишенные пигментов этого назначения. В обоих порядках дробянок ядро незаметно или лишь слабо намечено, являясь диффузно распределенным в самой плазме.

Вследствие весьма нежного состава дробянок они в ископаемом состоянии в исключительных случаях дошли до нас непосредственно, чаще будучи представлены в виде продуктов своей жизнедеятельности, так как и водоросли и бактерии являются мощными факторами в породообразовании (отложения серы, известняков, железных руд и пр.).

1-й класс. *Schizophyceæ* или *Cyanophyceæ*. Сине-зеленые водоросли

Клетки этих водорослей (*phycos* — морская трава, водоросль; *суанеос-голубой*) отличаются присутствием нескольких оболочек, из которых внешняя часто превращается в толстый слизистый чехол. Колониальные формы по большей части соединяются в нити, которые своими скопле-

ниями образуют корочки, подушечки и пр. Кроме ложного ветвления нитей изредка встречается у них и настоящая дихотомия. Некоторые формы сохраняют способность к произвольному движению. Размно-

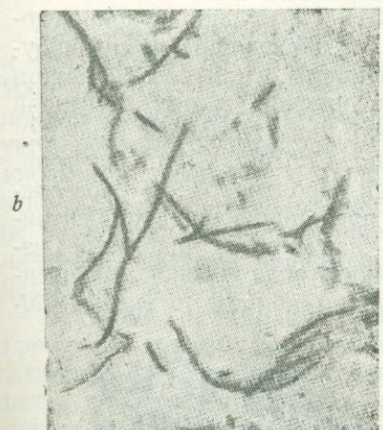


Рис. 81. Сине-зеленые водоросли (типа *Microcoleus*) (a) и железистые бактерии (типа *Chlamidotrix*) (b). Протерозой, Мичиган. По Грюнеру. Увел. 120 (a) и 200 (b).

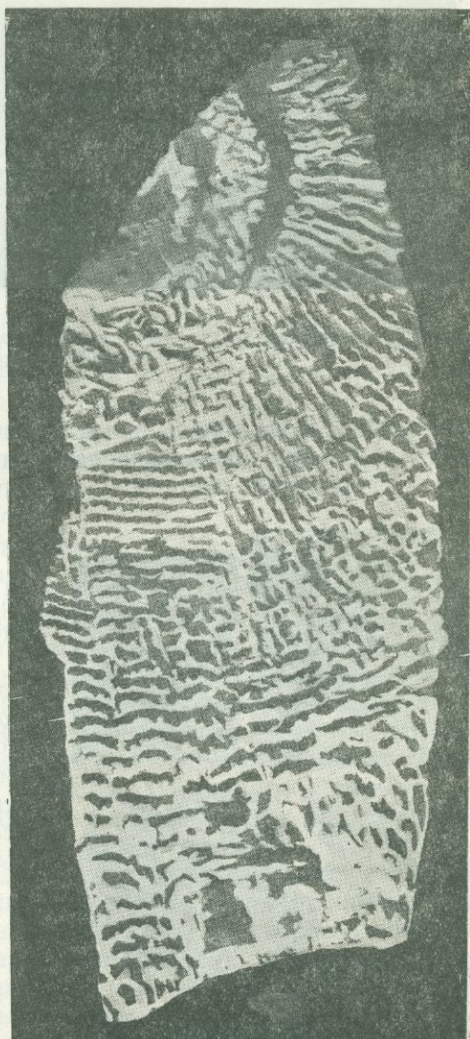


Рис. 82. *Newlandia concentrica* Walc. Известковое образование водоросли. Кьюино, Мичиган. Немного уменьш.

жаются сине-зеленые водоросли или посредством образования гормогоний, т. е. распада нити на короткие участки из нескольких клеток, которые, обособляясь или выползая из слизистого влагища нити, превращаются в самостоятельную колонию, или путем образования из одной клетки нескольких спор, вырастающих потом в нити. Известны и покоящиеся споры. Это прикрепленные или свободноживущие орга-

низмы морей, пресных вод и сырых мест. Некоторые из них способны переносить температуру выше 80° и сильное насыщение солями.



Рис. 83. *Marpolia spissa* Wa l c. Средний кембрий. Брит. Колумбия. По Уолкотту. Увел. 2.

Древнейшими из сине-зеленых и в то же время древнейшими из известных нам ископаемых водорослей являются формы, открытые Грунером в гуронской системе протерозойской эры в штате Мичиган,, представляющие собой извилистые нити, похожие на *Microcoleus* (рис. 81), Несколько моложе водоросли, происходящие из кьюиноуской системы, открытые Уолкоттом в альгонкских слоях Северной Америки, как *Newlandia* (рис. 82), *Camasia*, *Collenia*, *Cryptozoon* и пр. По всей вероятности эти образования, представляющие концентрически наслоенные пластинки известняка в виде воронок, обращенных узким концом то вверх (*Col-*

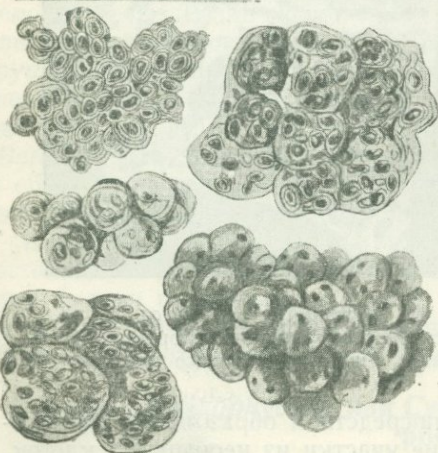
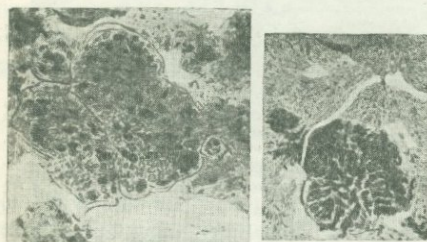


Рис. 84. *Gloeocapsomorpha prisca* Z a l e s s k y. Колонии водорослей из кукерсита. Эстония. По Залескому. Различн. увелич

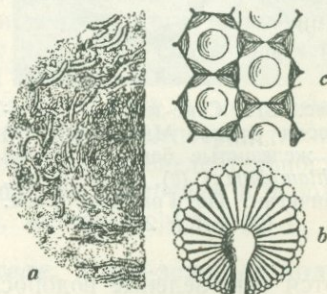


Рис. 85. *a* — *Girvanella problematica* Eth. & Nich. Силур. По Сьюорду, увел. 40. *b, c* — *Gycolocrinus* sp. Балтийский силур. По Штоллену. Увел. 2.

lenia), то вниз (*Cryptozoon*), достигающих до полуметра в поперечнике, являются лишь формами нарастания водорослевых масс. Позже подобные формы были открыты в синийской системе Китая и найдены в докембрии и нижнем кембрии Сибири. *Cryptozoon* — в верхнем кембрии Америки, *Marpolia spissa* — в среднем кембрии, в сланцах Бюргесс в Брит. Колумбии, в Сев. Америке (рис. 83). Одной из наилучше сохранившихся и достовернейших ископаемых сине-зеленых водорослей является *Gloeo-capsomorpha prisca* (рис. 84) из балтийского силура, описанная М. Д. Залесским. Скопления этой водоросли образуют горючий сланец — кукерсит. Напоминая собой современную водоросль *Gloeo-capsa*, силурийская водоросль представляет гроздевидно соединенные клетки со слизистой оболочкой. Водоросли в кукерсите сохранились настолько хорошо, что взбухают при смачивании водой.

Особо следует отметить род *Girvanella*. Эти водоросли находятся по большей части в оолитовых породах, в мелких, до лесного орешка, конкрециях, представляя в их коровом слое сплетение тонких трубочек, от 0,10 до 0,01 мм диаметром (рис. 85а). Распространены от кембрия до мела. Систематическая принадлежность их впрочем не вполне ясна.

Сине-зеленые водоросли играли и играют большую роль при отложении известняков, теперь преимущественно в пресных водах, а также кремнистых осадках, особенно в горячих источниках, например Йеллстонского парка в Америке.

2-й класс. *Schizomycetes*.¹ Бактерии

Бактерии, имея обычно от 0,002 до 0,001 мм величины, принадлежат к мельчайшим из известных нам видимых под микроскопом существ. Ядро у них отсутствует. Размножаются бактерии простым делением, причем временами отделяющиеся клетки могут образовать споры, весьма устойчивые к температуре и высыханию. Способность бактерий к размножению необычайна: продукты деления одной клетки теоретически заполнили бы в течение 5 дней все океаны. Оболочка бактерий состоит не из клетчатки, а из белкового вещества. Соединяясь в большом количестве, бактерии являются видными простым глазом в виде пленок, налетов и пр.

Бактерии принимают самое деятельное участие в биохимических процессах земной коры: гниении, брожениях, образовании залежей железных руд, серы, известняков и пр. Крайне своеобразен обмен веществ в жизнедеятельности бактерий. Как источник углерода, необходимого для их жизни, помимо органических веществ, которые используются паразитными и сапрофитными бактериями, у бактерий минерального питания является непосредственно углекислота воздуха, углекислое железо, метан и углекислые соли. Энергия, необходимая для жизнедеятельности их, получается при окислении, за счет кислорода воздуха или например селитры, таких веществ, как аммиачные соли, водород, сероводород, тиосульфаты, сера, метан, углекислое железо и пр.

Несмотря на громадную роль бактерий в пороодообразовании, начиная с известняков архейской эры, образовавшихся бактериогенным путем, и до современных *Pseudomonas calcis* округло-овальной формы с одним жгутиком, играющей роль при осаждении углекислого кальция в теп-

¹ *Myces* — гриб.

лых морях, от самих бактерий, вследствие их ничтожных размеров и легкой разрушимости, дошли только весьма немногие остатки. Древнейшие бактерии были найдены Грунером в гуронских железных рудах штата Мичиган в форме палочек, похожих на нынешние *Chlamidothrix* (рис. 81b) и Ч. Уолкоттом в известняках системы Кьюино в штате Монтана в виде *Micrococcus*. Бактерии, описанные в 1896 г. Рено из каменного угля Отэна и Эпинака, оказались, по крайней мере в значительной части, неорганическими тельцами, причем потерпело поражение и мнение Рено о значительной роли бактерий в процессе образования каменного угля. Бертран описал бактерии из копролитов вельдской эпохи, Залесский нашел их в скоплениях растений Кузнецкого бассейна и указал на следы деятельности бактерий целлюлозного брожения в остатках пермских папоротников. Микрококки были описаны из альгонкского известняка и ставились в связь с его происхождением. Железные бактерии *Gallionella* найдены в миоцене Поволжья, в миоцене же были находимы серные бактерии *Beggiatoa*.

Характерно, что ископаемые бактерии находятся не только в мертвом, но и в живом состоянии. Не говоря уже о бактериях, обнаруженных на египетских мумиях, жизнеспособные зародыши были найдены В. Л. Омелянским в носовой слизи мамонта, из мерзлой почвы Сибири.

Еще более удивительна находка живых бактерий (Бэстин) в нефтяных водах девонской системы на глубине около 350 м в штате Иллиной. Некоторые ученые допускают их переживание там со времени отложения соответствующих слоев. Если же они проникли сверху с грунтовыми водами, то жизнедеятельность бактерий на такой глубине представляет во всяком случае интереснейшую проблему.

Еще более поразительным является недавно опубликованный факт нахождения американским исследователем Липманом спор живых бактерий в метеоритах. Липман стерилизовал поверхность метеоритов и принимал все меры к тому, чтобы исключить возможность проникновения посторонних бактерий, и тем не менее ему во многих случаях удалось получить разводку живых бактерий в виде палочек или кокков, производя посев на питательную среду раздробленными частицами внутренней части метеорита. Кроме того ему удалось обнаружить в метеоритах присутствие азота, повидимому, как он думает, в органическом соединении. Как ни поразительны и важны эти факты, они еще требуют проверки и подтверждения, так как все-таки не исключена возможность проникновения бактерий или в метеорит уже на земле, или каким-либо образом в культуру. Особенно желательны были бы контрольные опыты с разводками бактерий из горных пород земных недр.

Нет сомнений, что бактерии существовали с древнейших времен, но от них во всяком случае сохранилось очень мало остатков, причем с одной стороны они ничего не дают для выяснения вопроса о филогении растительных организмов, а с другой — не играют никакой роли при определении батрологического положения горизонтов. Скорее чисто теоретически, принимая во внимание относительную простоту организации этой группы (отсутствие ядра, полового процесса и пр.), зачастую крайнюю нетребовательность в отношении питания, казалось бы естественным видеть в них первых насельников нашей планеты, однако биологи далеко не единодушны в признании за этими грибочками роли первых на земле растительных и вообще живых организмов. Правда, будучи

автотрофы, способны усваивать азот непосредственно из воздуха и жить без присутствия органических соединений, целый ряд бактерий или их гипотетических предшественников мог бы удовлетворять требованию существования на земной коре в условиях необходимости полного органического синтеза из неорганических соединений, но за действительность этой гипотезы не говорят никакие реальные факты. Ряд ученых склонен смотреть, наоборот, на бактерии как на существа, возникшие путем отщепления от различных семейств сине-зеленых водорослей. С другой стороны, бактерии сближают через дрожжи с сумчатыми грибами, со слизистыми грибами, а некоторые исследователи — даже с инфузориями.

II ОТДЕЛ. МУХОМУСЕТЕС. СЛИЗЕВИКИ

Эти растения представляют голые протоплазматические массы (туха—слизь) со многими ядрами, передвигающиеся произвольно по субстрату и размножающиеся спорами, которые образуются в особых вместилищах. Крайняя нежность этих организмов при отсутствии оболочки в их амебoidalной стадии является причиной того, что их остатки в ископаемом состоянии достоверно неизвестно. Наиболее вероятный из них *Muchomycetes Manginii* из пермокарбона Отэн — паразит коровых клепок папоротникообразных — все же сомнителен.

Однако древность и примитивность этой группы очевидна.

III ОТДЕЛ. FLAGELLATAE.¹ ЖГУТИКОВЫЕ

Одноклеточные организмы с ясно ограниченным ядром, свободно передвигающиеся при помощи 1 — 2 жгутиков. Размножение бесполое, делением, иногда с образованием покоящихся цист. Питание — от животного до чисто растительного, путем ассимиляции углекислоты воздуха. Ископаемые остатки жгутиковых представлены только формами, снабженными известковым панцирем или кремневым скелетом. Эти же формы часто играют видную роль в образовании горных пород.

В качестве характерных живущих ныне представителей жгутиковых отметим следующие.

В пресной текучей воде обитает *Oocardium*, строящий известковые корочки, составленные вертикально стоящими сближенными трубочками. В ископаемом состоянии пока не найден. *Phacotus*, подвижная форма с двумя жгутиками, чечевицеобразной формы, с кальцинированной оболочкой, состоящей из двух половинок наподобие часовых стекол, образует в молодых отложениях осадки, могущие быть названными факотусовым известняком, например в верхнем миоцене Энингена, также в ледниковых отложениях, в том числе и у нас. У последнего рода возможно и половое размножение. Гораздо большую роль играют остатки группы *Coccolithophoreae*, именуемые кокколитами, рабдолитами и циатолитами. Кокколитофоры (рис. 86) — водоросли, часто менее 0,01 мм величины, свободно живущие в морской воде в виде планктона и передвигающиеся большей частью при помощи двух жгутиков. Имеют ядро и два хроматофора, оболочка же несет характерный панцирь, состоящий из большего или меньшего числа кокколитов или известковых пластин, цельных или прободенных и часто украшенных различного рода выр-

¹ Flagellum — бич.

стами в виде столбиков, игол, колоколов или бокалов, причём они могут принадлежать к группе как непрободенных, так и прободенных кокколитофор. Из типичных представителей этой группы назовем *Coccolithophora* (рис. 86,1), *Rhabdosphaera* (рис. 86,4) *Discosphaera* (рис. 86, 3). Кокколитофоры — жители преимущественно теплых морей и играют особенно большую роль в отложении извести в областях распространения глобигеринового ила (например в северной части Атлантического океана проба с 4 000 м дала до 70% кокколитов). В эоценовых известковых глинах Крессенберга в Баварии 1 м³ породы содержит 800 миллиардов

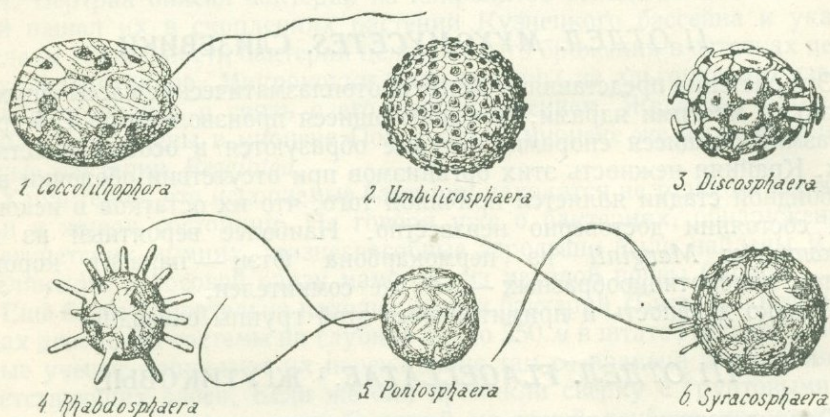


Рис. 86. Кокколитофоры.

1 — *Coccolithophora*; 2 — *Umbilicosphaera*; 3 — *Discosphaera*; 4 — *Rhabdosphaera*; 5 — *Pontosphaera*; 6 — *Syracosphaera*. Ныне живущие формы. Из Пиа [по Ломану и Шиллеру. Увел. 600 — 2700.

кокколитов (помимо 5 миллионов скорлупок фораминифер). В ископаемом состоянии кокколиты легче различимы в рыхлых породах, теряя резкость своих очертаний в плотных. По Гюмбелю, они известны уже с кембрия, но более сложные формы — лишь с мела; особенно значительное участие они принимают в строении писчего мела, некоторых пород эоцена (Крессенберг), а также находятся в отложениях гуано. В лайасе они найдены в порах губки. В саратовском ценомане — род *Cribrosphaera*.

IV ОТДЕЛ. SILICOFLAGELLATAE. КРЕМНЕВЫЕ ЖГУТИКОВЫЕ

Особым отделом являются кремневые жгутиковые *Silicoflagellatae*, известные с эоцена (рис. 87). Строение мягкого тела ныне живущих типов еще мало известно: они имеют большей частью один жгутик, одно ядро; у некоторых видов найдены мелкие многочисленные хроматофоры. Способы размножения еще недостаточно известны. Скелетом кремневых жгутиковых в простейшей форме является простое кольцо, снабженное игольчатыми выростами (род *Mesocoena*), далее разделенное перегородками (род *Dictyocha*, рис. 87e), из чего возникают формы с двумя кольцами, соединенными перекладинами (*Distephanus*) (рис. 87 f, g), и еще более сложные. Встречаются теперь во всех морях, но нигде, как и раньше,

их остатки не играют в породах доминирующей роли. Чаще всего их находки связаны с диатомовыми породами, причем вообще они не появляются ранее сенона, может быть средней юры (*Dictyocha*). У нас известны роды *Dictyocha*, *Distephanus* в диатомовых породах Конки у Орехова (сармат), Подолии (сармат) и пр.

Родственные отношения группы мало выяснены. Прежде их даже рассматривали как радиолярии.

V ОТДЕЛ. PERIDINEAE. ПЕРИДИНЕИ ¹

Одноклетные водоросли, облеченные панцырем из целлюлозных пластинок, движущиеся при помощи жгутиков, лежащих в желобках, и размножающиеся простым делением, зооспорами и зигоспорами. Живут

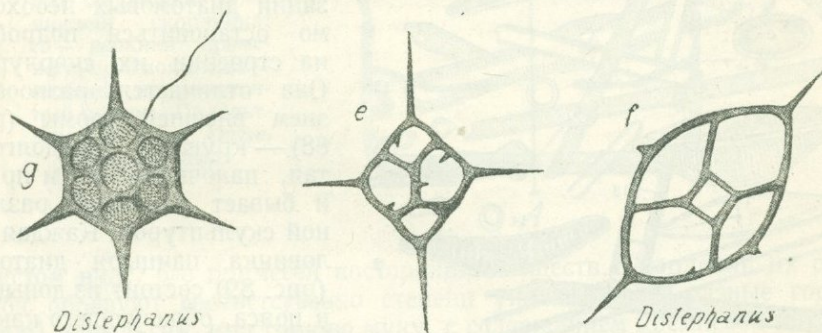


Рис. 87. Кремневые жгутиковые *Dictyocha* (e) и *Distephanus* (f, g). По Леммерману. Увел. 300 — 1500.

в морском планктоне. В ископаемом состоянии до сих пор перидинеи были найдены лишь в юрских и меловых отложениях (Эренберг), причем из прослоев кремня в меле в прибалтийском сеноне экземпляры отличаются великолепной сохранностью.

VI ОТДЕЛ. DIATOMEAE или BACILLARIACEAE. ² ДИАТОМОВЫЕ

Одноклетные водоросли, величиной от нескольких сотых до 1,5 мм (в редких случаях), снабженные скорлупкой, состоящей из двух половинок, входящих одна в другую наподобие створок коробки, состоящей из кремнистого соединения клетчатки (лишь после отмирания створки превращаются в чистый кремнезем). Размножаются делением, покоящимися спорами и аукоспорами. Аукоспоры, т. е. увеличенные споры, получаются после повторного деления клеток, в результате которого особи сильно мельчают. Тогда один протопласт, сбросив оболочку, или два протопласта, иногда копулируя между собою, вздуваются и, достигнув значительной величины, образуют аукоспору. Аукоспоры вслед за тем опять начинают делиться. Диатомовые обладают двумя видами пигмента, обыкновенным хлорофиллом и особым—диатомином, золотисто-зеленого цвета. Пигменты эти помещаются в особых пластин-

¹ Peri — вокруг, около; dine — вихрь.

² Dia — через; tomao — режу, секу; bacillum — палочка.

ках, называемых эндохромными. Диатомовые являются прикрепленными в виде пленки, кустистых, гроздевидных, нитевидных или других образований или свободно живут в планктоне, передвигаясь при помощи особого аппарата, действующего по принципу бесконечного ремня. Особенную роль диатомеи играют в планктоне северных морей. Однако геологическое распространение диатомовых не соответствует их современному предпочтению холодных вод, так как громадные залежи известны из стран, несомненно имевших тогда очень теплый климат (Алжир, Кавказ, Виргиния). В последнее время связывают фазы расцвета диатомовых с увеличением в воде количества растворенного кремнезема, что совпадает с фазами усиленной вулканической деятельности.

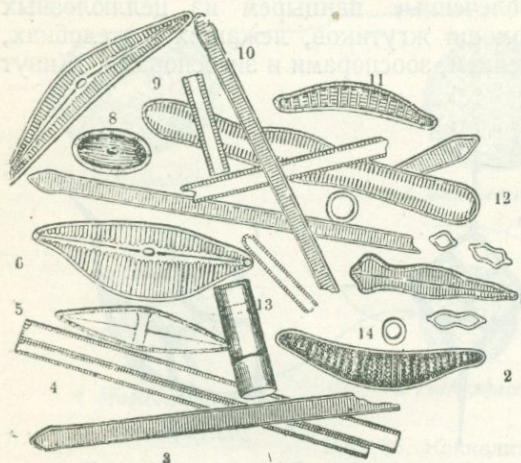


Рис. 88. Ископаемые диатомеи из Санта-Фиора в Италии.

1 — *Gomphonema*; 2 и 11 — *Eunotia*; 3, 4, 9, 10 и 13 — *Synedra*; 5 — *Stauroneis*; 6, 12 — *Pinnularia*; 7 — *Cocconema*; 8 — *Coccones*; 14 — *Galionella*; 15 — *Fragillaria*. Сильное увел.

плоскости доньшка. На доньшке диатомовой скорлупки у подвижных форм находится прорез, или шов, достигающий узелков, расположенных к концам скорлупки, и прерванный посредине срединным узелком. Самое доньшко скорлупок также является весьма сложно построенным. Оно, как например у *Triceratium*, состоит из внутренней и внешней пластинок, между которыми развита сеть перегородок, точно соответствующая ячейкам медовых сот (рис. 90). Структура доньшка скорлупки напоминает соты, у которых ячейки не вполне закрыты крышечками и сохраняют еще круглое отверстие для сообщения камер с внешней средой.

Места схождения трех стенок ячеек украшены шипами. Панцыри многих диатомей имеют тонкие и длинные выступы и отростки, во много раз превышающие диаметр самого тела.

Колониальные формы диатомей образуют или общую, часто разветвленную ножку из студенистого вещества, или бывают целиком в него погружены (*Cymbella*), или же просто сцеплены одна с другой в виде нитей, пластинок, спиралей и пр. Временами диатомеи образуют в мо-

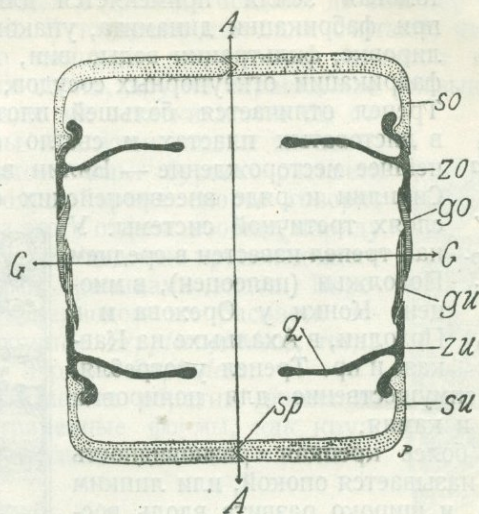
Для понимания организации диатомовых необходимо остановиться подробнее на строении их скорлупки. Она отличается разнообразием внешней формы (рис. 88) — круглая, продолговатая, палочковидная и пр. — и бывает украшена различной скульптурой. Каждая половинка панцыря диатомеи (рис. 89) состоит из доньшка и пояса, образующего как бы края коробочки. Эти две части — доньшко и пояс — соединены промежуточным поясом, который иногда дает отростки внутрь полости панцыря, в виде внутренней поперечной стенки или перегородки, параллельной

рях шаровидные скопления до 10 см диаметром, плавающие на поверхности воды.

Встречаясь в морской и пресной воде, диатомовые принимают большое участие в образовании горных пород, находясь местами почти

Рис. 89. Поперечный разрез через скорлупку диатомеи.

go — верхний поясок;
 gi — нижний поясок;
 q — поперечная септа;
 sp — шов; so — верхняя скорлупка; si — нижняя скорлупка;
 zo — верхний промежуточный поясок; zu — нижний промежуточный поясок. По Ольтмансу из Пиа. Очень сильное увел.



в чистом виде, без примесей посторонних веществ. Скопления их скорлупок образуют соответственно степени уплотненности разные горные породы, кизельгур, или горную муку, с содержанием кремневой кислоты

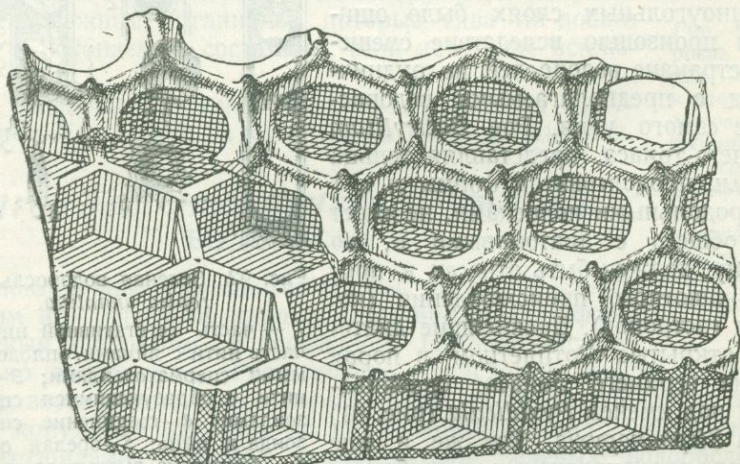


Рис. 90. Детали строения стенки скорлупки диатомеи *Triceratium favus* Ehrh. По Шютту из Пиа. Увел. 1200.

между 70 и 90%, причем особенно поглощающими являются разновидности кизельгура из палочковидных форм. Многие залежи стоят в связи с озерными образованиями и подстилают торфяники. Известны ледниковые кизельгуры Люнебургской боровины в Германии, несколько более

древние отложения Фогельсберга у Штейнфурта, отложения французского Центрального плато и Тосканы. В то время как отложения диатомитов Европы не превосходят мощностью 10 м, в Сев. Америке мы знаем пласты кизельгура до 100 и более метров (Невада, Калифорния).



Рис. 91. *Pyxidicula bollensis* R o t p l. Верхн. лайас Вюртемберга. По Ротплетцу. Увел. 500.

Трепел отличается большей плотностью, обычно отложен в листоватых пластах и светло окрашен. В Европе важнейшее месторождение — Билин в Чехии, далее в Италии, Сицилии и ряде внеевропейских стран, преимущественно в слоях третичной системы. У нас трепел известен в среднем Поволжье (палеоцен), в миоцене Конки у Орехова и в Подолии, в Ахалцыхе на Кавказе и пр. Трепел употребляется преимущественно для полировки металла и камня.

Ещё более крепкая разновидность трепела называется опокой, или липким сланцем, и широко развита вдоль восточного склона Урала (эоцен).

Залежи диатомовых пород относятся преимущественно к третичной системе. Указание на нахождение диатомовых в каменноугольных слоях было ошибочно и произошло вследствие смешения Кастракане водорослей из рудничных вод с предполагаемыми водорослями из самого угля. Род *Bactryllium* из верхнего триаса, представляя тельца до 4,5 мм, продолговатой формы и с 1 или 2 продольными полосками, не имеет ничего общего с диатомовыми и, по Ротплетцу, должен быть отнесен к продуктам животного происхождения (копролиты гастропод). Древнейшие диатомовые, открытые Ротплетцом в порах губки из верхнего лайаса, сравниваются им под именем *Pyxidicula* (рис. 91) с родом *Stephanopyxis*. Тот же и еще другой род происходят из юрских болотских сланцев в Вюртемберге. Указание ряда родов, в том числе *Melosira* и *Synedra*, в триасе было вероятно ошибочным. Род *Coscinodiscus* достоверно однако известен с юры. В большом количестве диатомовые появляются с эпохи писчего мела, находясь как в нем самом, так и в других породах того же возраста. Наши симбирские и саратовские залежи диатомитов принадлежат к началу третичного периода. С тех пор вообще

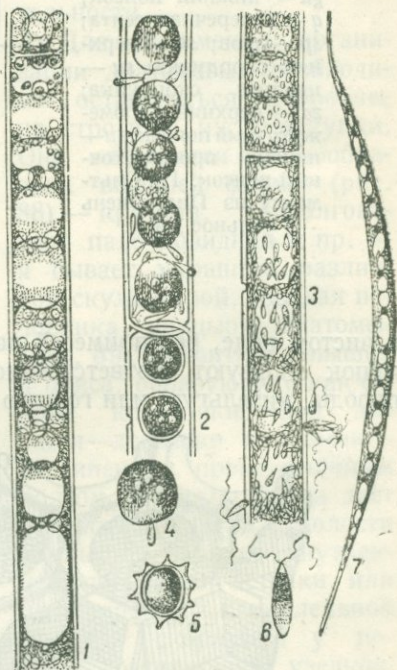


Рис. 92. Зеленая водоросль *Sphaeroplea annulina*.

1 — часть вегетативной нити; 2 — часть нити с яйцами, оплодотворяемыми сперматозоидами; 3 — часть нити с образующимися сперматозоидами; 4 — соединение сперматозоида и яйца; 5 — зрелая ооспора; 6 — бродяжка, вышедшая из ооспоры; 7 — растение, прорастающее из бродяжки. По Ф. Кону.

диатомовые очень часты в отложениях земной коры, то в виде примеси, то образуя почти чистые скопления. Интересно, что уже древнейшие типы диатомовых мало отличаются от современных представителей этого отдела. Отсутствие диатомовых в древних осадках до сих пор является мало объясненной загадкой. В то время как одни считают, что легкая растворимость кремневого панцыря диатомовых является причиной их исчезновения в древних слоях, другие справедливо указывают, что все же в некоторых случаях их остатки могли бы сохраниться. Также известны и случаи замены их вещества известью или лимонитом. Факт бурного расцвета отдела диатомовых в настоящее время скорее говорит в пользу молодого возраста этого отдела вообще, наряду с ярко выраженными в нем процессами происходящего видообразования с неясными границами видов. Впрочем миоцен вероятно был периодом их расцвета вообще, с преобладанием группы *Cryptoraphideae*, тогда как теперь главную роль играют *Raphideae*.

Среди ископаемых диатомовых обратим внимание на такие широко распространенные формы, как круглый *Coscinodiscus*, лодочкообразная *Navicula* и т. п.

VII ОТДЕЛ. CONJUGATAE. ¹ КОНЬЮГАТЫ

Одноклеточные или нитчатые водоросли с ядрами и типичными хроматофорами размножаются делением и конъюгацией апланогамет в зигоспору (рис. 92 и 93).

Очень нежные организмы, которые едва ли дошли до нас в ископаемом состоянии, если не в виде исключений.

Из эоценовых горючих сланцев приводится *Spirogyra*; род *Xanthidium* из юры и мела очень сомнителен.

VIII ОТДЕЛ. CHLOROPHYCEAE. ² ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

Одноклеточные или многоклеточные растения; клетки с одним или многими ядрами, несущие хроматофоры с зеленым пигментом—хлорофиллом. Питание—исключительно автотрофное. Размножение происходит бесполом путем, например зооспорами, также вегетативным делением. Половое размножение от копуляции изогамет до образования оогамет, оплодотворяемых сперматозоидами. Низшие представители зеленых водорослей, как *Sphaerella* или *Volvox*, еще близки к флагеллятам, высшие, как например *Oedogonium*, приближаются по морфологическим особенностям размножения к зародышевым растениям.

К зеленым водорослям принадлежат 3 класса одноклеточных, колониальных, многоклеточных водорослей: *Protococcales*, *Conjervales*, *Si-*



Рис. 93. Водоросль спирогира; копуляция клеток двух рядом расположенных нитей. Видны спиральные хроматофоры и протопласты, переползающие в соседние клетки, где образуются зигоспоры.

¹ Conjungo — соединяю.

² Chloros — зеленый.

phonales. Из них класс *Siphonales* отличается той особенностью, что увеличение их слоевища в размерах происходит большей частью не за счет увеличения числа клеток, а за счет увеличения размера одной единственной клетки, которая и составляет все слоевище водоросли, часто достигая 20 — 25 см величины. Эти гигантские многоядерные клетки часто принимают внешний облик высших растений.

В геологических образованиях сохранились и играют роль почти исключительно формы с минерализованным скелетом, встречающиеся

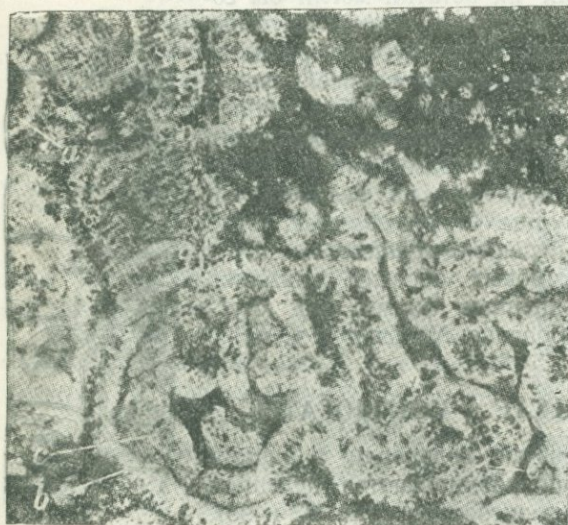


Рис. 94. *Reinschia australis* Renault. Из богхеда Нов. Ю. Уэллса, Австралия. Пермская система. По Рено. Увел. 150.

кенцелевых углей Англии, Франции, Германии и СССР (у нас — *Pila Karpinskii*). *Reinschia* (рис. 94) отличается от *Pila* присутствием более обширной полости. Встречается в пермских сланцах Австралии. Некоторые авторы относили их однако скорее к сине-зеленым водорослям, другие (как Джеффри) долго принимали за скопление спор папоротникообразных, а в последнее время Р. Потонье высказал мысль, то они являются даже неорганическими образованиями, с чем вряд ли можно согласиться.

Более достоверны и часты остатки сифоней. Из трех семейств их — *Caulerpaceae*, *Codiaceae* и *Dasycladaceae* — особенно часты и интересны остатки, принадлежащие последнему. Из первого семейства описывались отпечатки *Caulerpa*, повидимому большей частью не соответствующие этому определению. Сем. *Codiaceae* представляет водоросли, образованные одноклеточной, но сильно разветвленной трубкой, как у рода *Codium*. У более высоко развитых родов трубка, тесно сплетаясь своими разветвлениями, образует тело водоросли, как бы состоящее из отдельных члеников, как например *Halimeda*. Эта последняя обладает свойством выделять известь между разветвлениями сифона, и только участки, соединяющие членики водоросли между собой, остаются необызвествленными. *Halimeda* и теперь играет большую роль при образовании рифов; в иско-

среди сифоней. Впрочем как в современных сапропелях (скорее сапроколлях), так и в ископаемых сапропелитах находятся образования, соответствующие водоросли *Botryococcus*, состоящей как бы из грозди мелких шаровидных клеток в ослизненной оболочке. Некоторыми авторами с этими же типами, как члены сем. *Botryococcaceae*, сближаются остатки в богхедах и горючих сланцах — *Pila* и *Reinschia* (рис. 94). *Pila* представляет шар из многих клеток с маленькой полостью внутри и составляет главную массу богхедов и

паемом состоянии известна с эоцена. Другие представители этой группы известны из гораздо более ранних отложений: *Dimorphosiphon* и *Palaeoporella* — из нижнего силура Скандинавии, *Gymnocodium* — из пермских слоев Тироля и *Boueiana Hochstetteri* — из неокома Сербии. Их обызвестленные членики в разрезе имеют много общего с современной *Halimeda*, но у древних родов членики были цилиндрические, а не уплощенные.

Мутовчатые сифонеи, или *Dasycladaceae*, представляя, как и *Codiaceae*, сильно увеличенную разветвленную многоядерную клетку, отличаются строго закономерным мутовчатым расположением разветвлений главной оси, далее более или менее ветвящихся и несущих спороместилища, из которых выходит плангаметы, копулирующие попарно и производящие новое растение. Известь откладывается вокруг главной оси растения во внешнем ослизняющемся слое ее оболочки и постепенно захватывает и боковые отростки, которые таким образом являются погруженными в известковую трубку иногда почти целиком. По отмирании всех частей растения остается трубка с порами на месте боковых ветвей, но при fossilизации и внутренняя полость и эти поры заполняются породой, часто другого цвета, чем сама трубка. Формы *Dasycladaceae*, жившие раньше, по своему разнообразию много превосходят ныне живущие. Они настолько изобиловали в триасовых морях, что местами известняки этой системы, например в Альпах, сложены исключительно остатками таких панцырей.

Primicorallina (рис. 95) из нижнего силура Сев. Америки представляет тип с разветвленными боковыми отростками и слабым отложением известки на всех частях, без образования толстого панцыря осевой части.

Rhabdoporella представляет тип такой же цилиндрической водоросли из верхнего силура о. Готланда, имея неразветвленные слабо булавовидные боковые отростки и толстый известковый панцырь вокруг оси.

Cyclocrinus встречается в нижнем силуре и, в отличие от предыдущего, представляет сферический тип мутовчатых сифоней (рис. 85b, c). Боковые отростки радиально расходятся от вздутого окончания оси и, представляя собой грибовидное расширение на тонкой ножке, путем соприкосновения своих шляпок они образуют сферическое тело, выделяющее вокруг себя панцырь из углекислого кальция.

Для перми, в том числе и в СССР, надо отметить водоросли *Mizzia*. Некоторые исследователи к сифонейам относят и загадочные образования из девона, известные как *Sycidium* (рис. 99 a, b, c, f), но другие, как например изучавший их А. П. Карпинский, видят в них оогонии древнейших хар.

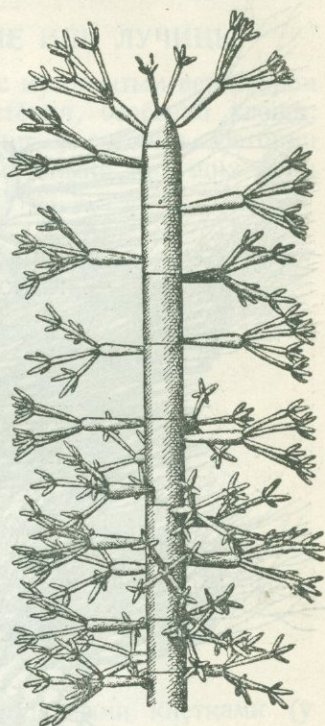


Рис. 95. *Primicorallina trentonensis* With. Реставрация. Нижн. силур [штата Нью-Йорк. По Рюдemanу. Увел. 10.

Особенно выдающуюся роль играли мутовчатые сифонии в образовании триасовых известняков в Альпах. Отметим из них род *Diplopora* (рис. 96), который образовывал толстый известковый панцырь то с подвиж-

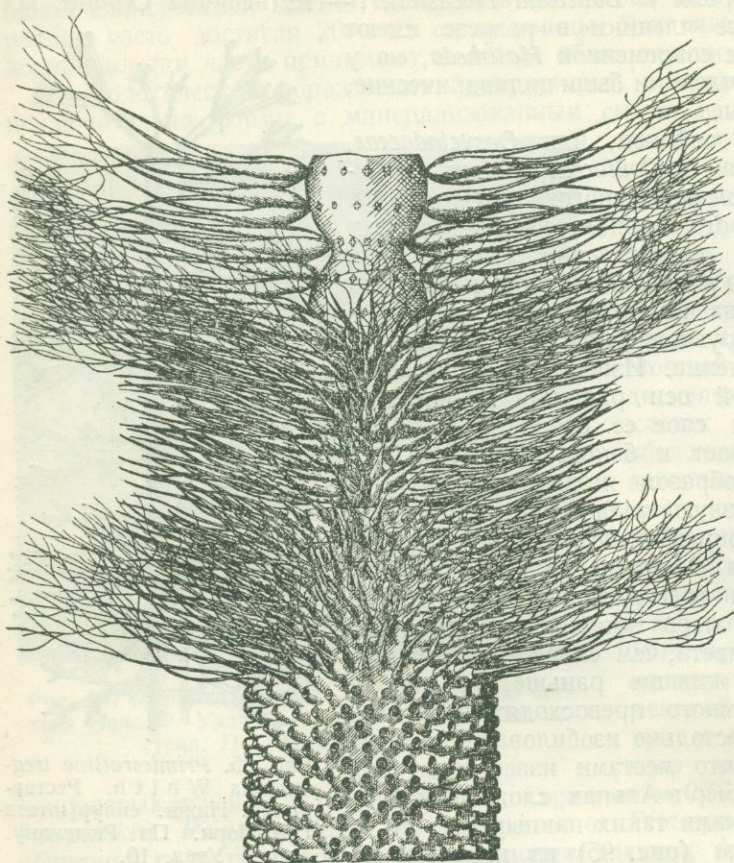


Рис. 96. *Diplopora phanerospora* P i a. Вверху лишенная панцыря, внизу с панцырем, совсем внизу виден только панцырь без отростков слоевища; в самом верху удалены и панцырь и отростки, так что обнажена ось. Альпы. Триас. По Пиа. Увел. 14.

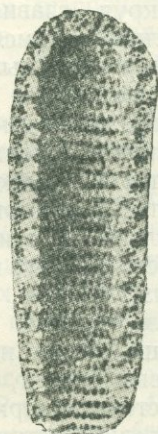


Рис. 97. *Dactylopora cylindracea* L a m. Эоцен Парижского басс. Увел. 4.

но сочлененными участками, то со своеобразными конусовидными влагищами у выхода ответвлений оси из этого панцыря. В юре отметим короткоцилиндрические *Triploporella* с вальцеватыми и далее тонко разветвленными отростками. В третичных слоях встречается почти сферическая *Goniolina eocenica* с утолщёнными и укороченными частями веточек, образующих своими конечными члениками коровый слой, как у *Cyclocrinus*. В палеогене существовали еще *Dactylopora* (рис. 97) и *Thyrsporella*. В настоящее время остались лишь немногие роды этой группы, из которых например род *Acicularia* был описан сначала в ископаемом виде (есть в Крыму) и лишь впоследствии был найден в живом состоянии. Будучи исключительно морскими организмами и встречаясь

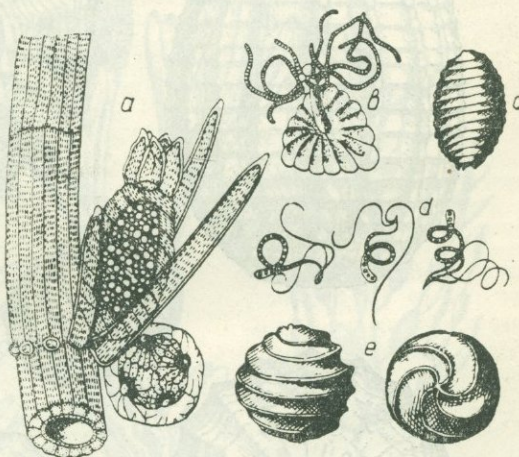
в избытке в соответствующих условиях, *Dasycladaceae* весьма важны как руководящие окаменелости при определении возраста содержащих их горизонтов.

IX ОТДЕЛ. СНАРОПНУТА. ХАРОВЫЕ ИЛИ ЛУЧИЦЫ

Многочлетные зеленые водоросли (рис. 98) с мутовчатым ветвлением на узлах, внешне напоминающие высшие растения, особенно хвощи. Органами размножения хар являются антеридии и оогонии. Оогонии имеют характерную овальную форму, облечены у ныне живущих форм

Рис. 98. *Chara* sp.

a — часть оси, антеридий и оогоний; *b* — одна из пластинок антеридия с рукояткой и нитями, содержащими сперматозоиды; *c* — оогоний хары; *d* — обызвестковленный сперматозоид; современная. *e* — *Chara Wrightii*. Оогонии сбоку и спереди, Эоцен. Англия. Увел.



снаружи пятью спирально извивающимися покровными клетками (у древнейших вероятных харовых это число больше, и клетки могут не закручиваться спирально) и увенчаны коронкой из такого же числа клеток. Оболочка зрелых оогониев инкрустируется, хотя и не у всех родов и видов, углекислым кальцием и образует часто скопления на дне водоемов. Антеридии имеют шаровидную форму и несут сперматозоиды в особых 24 нитях, прикрепленных к «рукоятке», которая вдается в полость антеридия. Из каждой клетки такой нити выходит по сперматозоиду.

Иногда инкрустируются не только оогонии харовых, но и их вегетативные части, выполняющие временами озера с жесткой водой массами значительной мощности.

Существование харовых вероятно с древнейших времен, однако ясных филогенетических связей они не обнаруживают ни с зелеными водорослями ни с вышестоящими группами, например мхами.

Древнейшим родом считается *Trochiliscus* (рис. 99 *d, e*), оогонии которого, похожие на оогонии хар, сохранились в девонских слоях СССР и Сев. Америки, например *T. bulbiformis*. Оогонии трохилисков имеют величину и форму оогониев хар, будучи впрочем более округлы; число спиральных покровных клеток у них больше (от 8 до 18), притом завитых не по часовой стрелке, как у хар, а против нее. К этой же группе могут относиться и *Sycidium* (рис. 99 *a, b, c, f*), не обнаруживающие спирального закручивания клеток и имеющие крайне своеобразную

скульптуру своей поверхности. Некоторые авторы высказывались за принадлежность сицидиумов к сифониям, но ни А. П. Карпинский ни Ю. Пиа с этим не согласны. Род *Chara* известен с лайаса; *Palaeochara* — с карбона и *Palaeonitella* — со среднего девона, что еще более связывает трохилиски с настоящими харами; при этом у *Palaeochara* имеется 6 по-

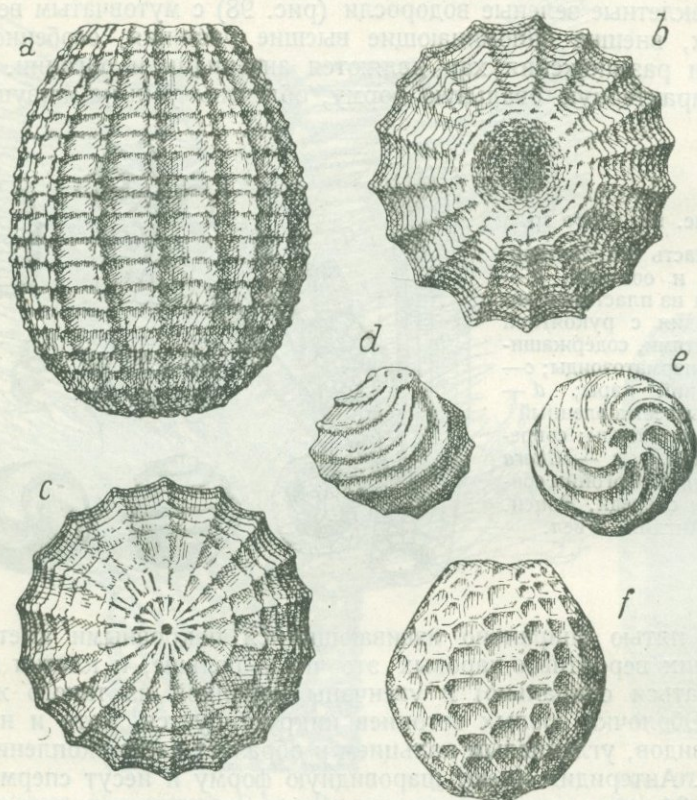


Рис. 99. Оогонии *Trochiliscus* (d, e), *Sycidium* (a, b, c, f).
Девон. Прибалтика. По Карпинскому. Ув. 14—30.

кровных клеток в оогониях. Некоторыми авторами с харами сближались своеобразные спиральные образования — *Spirangium*, впрочем совершенно ошибочно.

Оогонии настоящих хар во множестве встречаются в более молодых отложениях, иногда достигая 1 мм длины, но в общем мало отличаясь от современных форм. Оогонии известны еще с юры. Хары встречены между прочим в меловых отложениях Сев. Америки вместе с костями диплодоков и атлантозавров, которым они возможно служили пищей. В более поздних отложениях, кайнозойских, они попадают непрерывно вплоть до современных, например в слоях парижского бассейна, на о. Уайте в Англии (рис. 98e), у нас на Кавказе в миоценовых отложениях.

X ОТДЕЛ. РНАЕОРНУСЕАЕ.¹ БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ

Сравнительно высокоразвитые многоклеточные водоросли (рис. 100) большею частью со сложно построенным слоевищем, иногда по форме напоминающим побеги высших растений. Кроме хлорофилла несут фикофеин, придающий им бурый цвет. Размножение изогаметами и гетерогаметами с двумя ресничками. Кроме полового известно и бесполое размножение (рис. 101). Группа бурых водорослей представляет высоко развитую ветвь, исходным узлом которой могут являться флагеллаты.

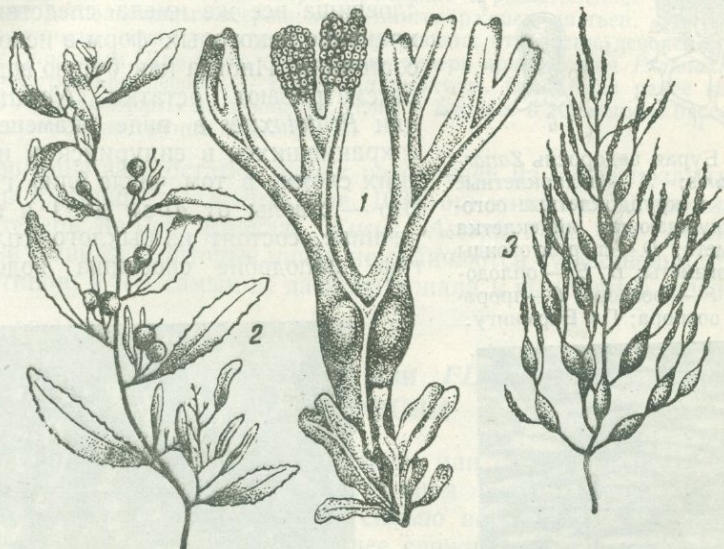


Рис. 100. Типичные представители крупных бурых водорослей: *Fucus* (1), *Sargassum* (2) и *Cystoseira* (3). По Ветшттейну.

Бурые водоросли живут почти исключительно в морях (*Fucus*, *Cystoseira*, *Sargassum*), часто достигая колоссальной величины (*Macrocystis* до 300 м длины) или, как некоторые антарктические формы (*Lessonia*), напоминая своей массивностью подводные деревья. Среди них нет форм, имеющих минеральный скелет, но немногие, как например *Padina pavonia*, могут более или менее инкрустироваться известью.

В прежнее время число бурых водорослей, описанных в ископаемом состоянии, было чрезвычайно велико, потому что с ними сравнивались многочисленные образования под именем фукоидов, почти всегда не имеющие, кроме слабого внешнего сходства, ничего общего с водорослями. В настоящее время выяснена неорганическая природа одной части их и животное происхождение других. Если прочие не находят объяснения, то из этого не следует, что их нужно помещать среди бурых водорослей.

Анатомическое строение бурых водорослей представляет большой интерес, так как клеточные разветвленные трубки в их слоевище настолько тесно переплетены, что образуют как бы ткань, вдобавок к чему мы

¹ Phaeos — бурый, темный.

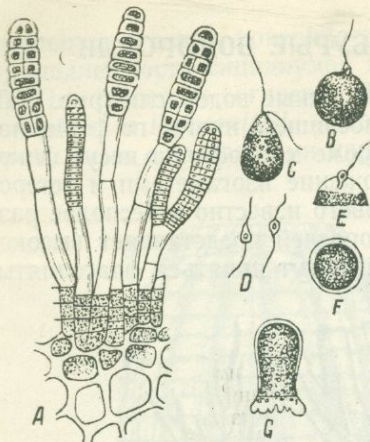


Рис. 101. Бурая водоросль *Zanardinia collaris*; A — мелкокллетные антеридии и крупноклетные оогонии; C — блуждающая яйцеклетка или мегамета; D — сперматозоиды или микрогаметы; B, E — оплодотворение; F — ооспора; G — прорастающая ооспора; По Вармингу.

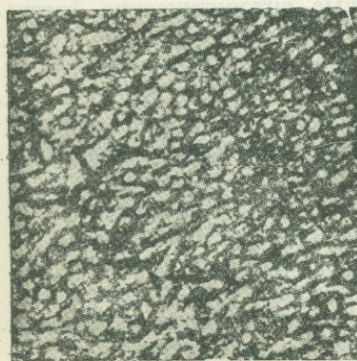


Рис. 102. *Prototaxites (Nematophyton) Loganii* Dawson. Продольный и поперечный разрезы слоевища. Силур. Канада. По Циммерману. Увел. 80.

можем даже различать некоторую диморфность элементов, расположенных соответственно в периферической и внутренней части слоевища. Иногда намечается образование элементов, напоминающих ситовидные трубки высших растений.

Отсутствие скелета не способствовало массовому сохранению этих растений, но сравнительная грубость их слоевища все же имела следствием сохранение некоторых форм в ископаемом состоянии. Иногда как бурую водоросль рассматривают остатки *Nematophyton* или *Prototaxites* в виде окаменелостей, сохранившихся в силурийских и девонских слоях, в том числе близ г. Луги. Это — стволы от 20 см до 1 м в поперечнике, состоят из рыхлого сплетения гиф, наподобие слоевища водорослей



Рис. 103. *Cistoseira Partschii* Pilger. Бурая водоросль. Неоген. Сев. Кавказ.

типа *Laminaria* или *Lessonia*, причем наблюдается концентрическое расположение зон, напоминающее годовые кольца. Наиболее известен *N. Loganii* (рис. 102) из силура Уэлса и девона Гаспэ в Канаде. Природа этих растений, внешний вид которых пока остается неизвестным, загадочна, хотя знаток ископаемых водорослей Ю. Пиа рассматривает их как семейство бурых водорослей.

Нахождение их временами далеко от берегов девонских морей делает это сопоставление спорным, но последнее время Крейзелю удалось доказать, что девонские *Psymtophyllum* имеют то же строение тела, что и слоевица *Nematophyton*, и на этом основании он признает их водорослевую природу, считая, что более или менее массивная цилиндрическая часть слоевица вверх переходила в разветвленное образование из неправильно расположенных веерообразных гинкгообразных листьев. Это построение Крейзеля отнимает почву у авторов, подозревавших отношение девонских *Psymtophyllum* к гинкговому. Для всего образования теперь принято имя *Prototaxites*.

В ленинградском девоне — также *Aulacophycus*. Описанная ранее как бурая водоросль *Humanthaliopsis* из девонских углей в Барзасе в Кузнецком бассейне оказалась растением из группы псилофитов.

Несомненны зато остатки бурых водорослей из более поздних слоев, например третичные *Cystoseira* (рис. 103), описанные из Славонии и найденные теперь на Сев. Кавказе, *Fucus*, *Ascophyllum* (из Грозненского района на Кавказе), которые ничем не отличаются существенно от современных типов, и тем самым не дают материала к выяснению своей эволюции.

XI ОТДЕЛ. RHODOPHYCEAE или FLORIDEAE.¹ БАГРЯНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

Многочлетные водоросли пурпурового или багряного цвета, у которых хлорофилл замаскирован присутствием особого пигмента — фикоэритрина. Слоевище часто бывает сильно ветвящимся. Половое размножение багрянок является наиболее сложным и самым совершенным из существующих типов размножения водорослей, так как оплодотворенный карпогоний в процессе развития почти достигает стадии плода.

Некоторые из багрянок обладают способностью инкрустироваться известью и поэтому являются важными породообразователями. Живут как в морской, так и в пресной воде. Бесскелетные типы багрянок, имея довольно нежное слоевище, не сохранились в ископаемом состоянии или крайне редки. Многие ископаемые формы, описываемые за багрянки, имеют иное происхождение.

Предполагается, что водоросль *Dalya* из кембрия Бюргесс в Брит. Колумбии принадлежит к красным, как и силурийская *Delessertites*. Остатки *Delessertites* более достоверны с верхнего мела.

Зато несомненными багрянками являются ископаемые формы, имеющие известковый скелет. Из современных багрянок способностью отлагать углекислый кальций обладают *Melobesia*, образующая известковые пленки на камнях и раковинах, а в еще большей степени роды *Coralina*, *Archaeolithothamnium*, *Lithothamnium* (рис. 104) и *Lithophyllum*, из которых последние, или так называемые нуллипоровые водоросли, не только принимают участие в образовании коралловых рифов, но иногда слагают их нацело, без участия коралловых полипов.

¹ Rhodos — розовый.

Слоевиде литотамний имеет вид толстой корки или желвака (рис. 105) часто бывает кустисто-разветвленным и состоит из мелких клеточек, располагающихся в слоях, параллельных поверхности слоевища, снаружи. Внутри клеточки располагаются лучисто рядами по направлению изнутри слоевища к поверхности, поперечные же их стенки образуются слоями, параллельными внешней поверхности слоевища.

Литотамнии в ископаемом состоянии встречаются уже с мела и особенно крупную роль играют в третичном периоде,



Рис. 104. *Lithothamnium valens* F o s l. Соврем. Адриатическое море. По Пиа. Нат. вел.



Рис. 105. *Archaeolithothamnium torulosum* G ü m b. Шлиф известковой багрянки. Эоцен. Нижн. Австрия. Увел.

образуя например нуллипоровые известняки Лейты в Австрии (рис. 105); встречаются также и у нас.

Род *Corallina* представляет кустистую форму из подвижно соединенных обызвествленных члеников, расположение клеточек в которых похоже на таковое у литотамний.

Более интересную и древнейшую форму багрянок, хотя может быть и не вполне достоверную, видят в роде *Solenopora*. Соленопора представляет шары величиной с яблочко, которые в вертикальном разрезе обнаруживают многочисленные клетки с параллельными стенками и с перегородками, которые часто располагаются в концентрическом порядке. Перпендикулярно к ним обнаруживаются неправильно изогнутые стенки клеток. Род *Solenopora* находится с кембрия, в том числе и в эстляндском

силуре, сменяясь к юре родом *Solenoporella*, после чего мы встречаем лишь роды, близкие к современным типам багряннок. В. Ф. Пчелинцев доказывает сходство соленопор с кораллами *Tabulata*.

Кроме описанных водорослей и близких к ним типов более или менее определенного систематического положения известен еще ряд других, частью беспорных, иногда происходящих из древнейших напластований земной коры (кембрий, силур), отнесение которых к той или иной группе пока затруднительно.

Как видно из изложенного, из водорослей в качестве руководящей окаменелости играют большую роль лишь *Dasycladaceae*. Остальные водоросли, встречающиеся в ископаемом состоянии, важны лишь как породообразователи. К таковым относятся кокколитофоры, диатомовые, нуллипоровые, образующие известняки или кремнистые породы. Сами организмы или их части при этом также различимы в породе. Однако многие водоросли, которые или не оставили никаких следов своих, как организмы, в горных породах или сохранились в исключительных случаях, играли часто не меньшую роль при образовании других горных пород, например при сложении материнского вещества нефти и богхедов, причем в последние мы еще иногда в состоянии заметить такие водоросли, как *Pila* и др.

XII ОТДЕЛ. EUMYCETES. ¹ ИСТИННЫЕ ГРИБЫ

Одноклетные или многоклетные растения, никогда не имеющие хлорофилла, паразиты или сапро-

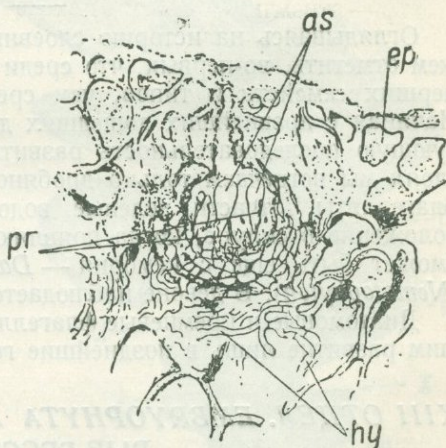
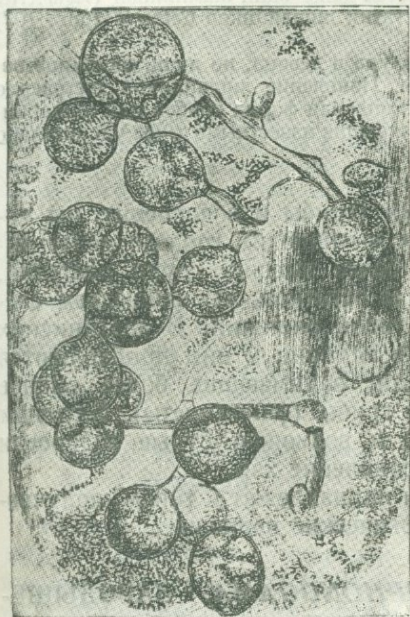


Рис. 106. Слева — *Peronosporites antiquarius* K i d s t. Карбон. Иоркшир. Англия. По Гирмеру. Увел. 300.

Справа — *Pleosporites shiraianus* S u z u k i. ep — кожа, as — аски, hy — гифы. Верхний мел. Хоккайдо, Япония. По Сузуки.

фиты. Половое и бесполое размножение; последнее — редко зооспорами, чаще — конидиями или другими типами спор, часто различными у од-

¹ Eu — хорошо, истинно.

ного и того же вида. Для ряда паразитов характерна смена хозяина. Так например грибок, обуславливающий ржавчинную болезнь злаков, в различных стадиях паразитирует на барбарисе и злаках.



Рис. 107. *Cetraria* sp. Лишайник из янтаря. Эоцен. Вост. Пруссия.

менее чем 39 семейств. *Peronosporites* (рис. 106) наблюдался уже в карбоне, в корнях кордаитов найдена микориза. Известен ряд базидиомицетов и аскомицетов. В ряде случаев найдены признаки головни, известен даже один шампиньон (*Agaricites* из миоцена). В янтарях нередко находили остатки лишайников *Cetraria* (рис. 107) и *Cladonia*.

Остатки грибов впервые наблюдаются с силура и девона, но лишь фикомицетов, тогда как базидиомицеты появляются позднее. Появление лишайников достоверно лишь с верхнего мела (*Opegrapha*). Ни одна ископаемая форма грибов или лишайников не проливает света на их эволюцию, и все ставшие известными типы удивительно напоминают современные.

Оглядываясь на историю слоевищных (грибы и водоросли), мы можем отметить, во-первых, что среди них мы находим гораздо менее вымерших семейств и типов, чем среди более высших групп растений. Начиная с древнейших дошедших до нас остатков, мы наблюдаем следующую последовательность развития типов растений. В алгонкских слоях мы встречаем только дробянок, в кембрии к ним прибавляются флагелляты, отчасти зеленые водоросли, занимающие более видное положение в силуре, когда появляются грибы (фикомицеты), багрянки (может быть еще с кембрия — *Dalya*) и возможно бурые водоросли (*Nematophyton*). В девоне наблюдается появление хар.

Диатомовые и кремневые флагелляты принадлежат к типам, получившим развитие лишь в позднейшие геологические периоды.

XIII ОТДЕЛ. ЭМБРИОФУТА АСИФОНОГАМА.¹ ЗАРОДЫШЕВЫЕ БЕССИФОННЫЕ

К зародышевым бессифонным растениям относятся моховые и папоротникообразные растения (мхи, печеночники, папоротники, хвощи и плауны), которые старой систематикой неправильно назывались «тайнобрачными». Они характеризуются тем, что для оплодотворения яйца

¹ Embryon — зародыш; а — не (отрицание); siphon — трубка; gameo — счетаюсь браком.

у них служит голый сперматозоид, притом достигающий его без помощи особой трубки — сифона, развивающейся у более высокоразвитых форм. По внешней форме и способу плодоношения, по типу смены поколений и положению стадии покоя классы этой группы далеко не являются линейной цепью в генетическом смысле. У печеночников еще не вполне произошла дифференциация стебля, у листовых мхов уже образовался стебель, но корень еще отсутствует. Общее описание группы возможно только со стороны общих черт в процессе их размножения, о которых мы упомянули, вегетативные же их черты весьма различны. Частное описание классов мхов, папоротников и других приводится на соответственных местах.

1-й ПОДОТДЕЛ *BRYOPHYTA*.¹ МОХОВИДНЫЕ

Мелкие растения со сформированным стеблем или без него; характерна смена поколений: зеленое поколение, собственно моховое растение, несет половые органы — антеридии и архегонии. Из оплодотворенной яйцеклетки архегония вырастает несамостоятельное бесполое поколение, развивающее споры.

Простота организации их заставляет как будто предполагать древность их происхождения, но это едва ли верно, так как ни один из листовых мхов, скопляющихся такими массами на моховых болотах с конца третичного времени, не был достоверно приведен для палеозоя или мезозоя. Лишь остатки печеночников были найдены в среднем карбоне.

Таким образом представление о филогенетической роли мхов, как предков папоротникообразных, и их переходном характере в отношении чередования поколений теряет почву, поскольку мы выясняем, что папоротникообразные по всей вероятности развились ранее или одновременно со мхами, а группы, имеющие редуцированное половое поколение (птеридоспермы, папоротники), существовали несомненно также не в качестве потомков, но скорее современников или предшественников их. Тем самым самому принципу единства чередования поколений, а следовательно и монофилетическому развитию наносится серьезный удар.

1-й класс. *Hepaticae*² Печеночники

Мелкие растения зеленого цвета, образующие дорзивентральный стебель, у ряда форм мало отличающийся от слоевища. На поверхности в особых образованиях развиваются половые органы, и из их архегониев развивается бесполое поколение, несущее спорангии. Остатки пе-

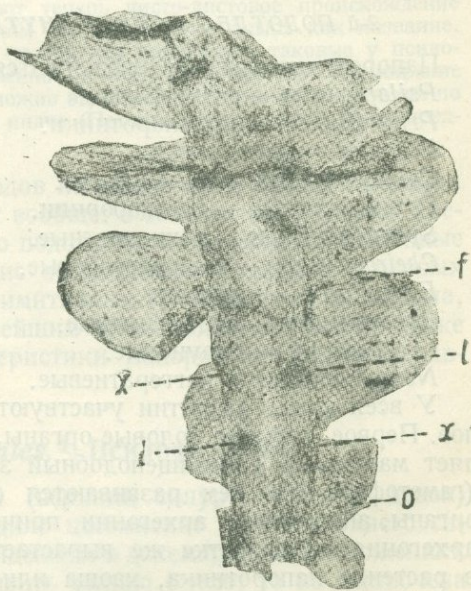


Рис. 108. Печеночник *Hepaticites Kidstonii* W a l t. *f* — листья нижнего, *x*, *l* — листья верхнего ряда. Карбон. Стропшир, Англия. По Уолтону. Увел.

¹ Bryon — мох.

² Hepar — печень.

чеченчиков найдены в карбоне Англии, например *Hepaticites Kidstonii* (рис. 108) в юре Галиции, в юре, вельде, а также в палеоцене Франции. У нас прекрасные отпечатки печеночников известны из юры Каменки на реке Донце; в вельде Уссурийского края — *Marchantites Yabei*; в меле Сахалина — *M. Jimboi*.

2-й класс. *Musci frondosi*.¹ Лиственные мхи

Мхи отличаются радиальностью строения стебля, листья мало дифференцированы, проводящая система неразвита; характер размножения как у печеночников. Жители болот, лесов и скал. Остатки лиственных мхов из отложений древнее третичных мало достоверны. Некоторого доверия заслуживает *Muscites polytrichaceus* из верхнего карбона Отэн, который обнаруживает рост дерновинкой; прочие еще менее достоверны, что вызывает сомнение в древности этого класса. Хорошо отличимые формы известны из балтийского янтаря и из миоцена Энингена, Бонна. У нас отпечатки мхов встречаются в осадках третичного и четвертичного периода, который, как и наше время, представляет несомненно эпоху расцвета мхов.

Особенно поражает полное отсутствие в осадках третичной системы каких-либо сфагновых мхов, которые повидимому целиком являются продуктом развития в постплиоцене. Однако надо все же иметь в виду, что некоторые черты морфологии мхов уже были выражены у псилофитов девона, что заставляет допустить возможность и древнего происхождения этой группы.

2-й ПОДОТДЕЛ. *PTERIDOPHYTA*.² ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫЕ

Папоротникообразные разделяются на следующие классы:

Psilophytales — псилофиты.

Primojilices — прапапоротники.

Filicales — папоротники.

Calamophytales — каламофиты.

Pseudodorniales — псевдоборнии.

Sphenophyllales — клинолистные.

Cheirostrobales — хейрострбовые.

Equisetales — хвощевые.

Calamariales — каламариевые.

Lycopodiales — плауновые.

Noeggerathiales — неггератиевые.

У всех них в развитии участвуют два поколения: половое и бесполое. Первое, несущее половые органы, антеридии и архегонии, представляет маленький слоевищеподобный заросток (рис. 33) или проталлий (гаметофит). На нем развиваются совместно или двудомно половые органы, антеридии и архегонии, причем из оплодотворенной яйцеклетки архегония на заростке же вырастает зародыш, далее развивающийся в растение папоротника, хвоща или плауна, которое в свою очередь развивает споры и является бесполом поколением (спорофит). У одной группы папоротников (*Hydropteridae*) и некоторых плауновых (*Sela-*

¹ Frondosus — лиственный.

² Pteron — крыло, перо.

ginella) архегонии редуцированы до нескольких клеток, развиваются в оболочке спор и мало отличаются по процессу развития от голосеменных.

Бесполое поколение имеет ясно выраженный стебель, а также развивает корни, неизвестные у низших растений. На стебле развиваются в различном порядке листья. В стебле проходят сложно устроенные проводящие и механические пучки ткани, различно расположенные, в большинстве случаев по концентрическому плану, причем в то время как у современных папоротникообразных вторичное нарастание древесины представляет редкое явление, у ископаемых форм оно было довольно распространено.

Функции питания большею частью выполняются листьями, несущими хлорофилл, но часто последние (у хвощей) редуцированы, и эта функция переходит к стеблю, имеющему зеленый цвет. Размножение происходит посредством спор, которые развиваются в особых вместилищах, спорангиях, расположенных или на нижней стороне обыкновенных листьев неизменной формы (рис. 36) или на специально измененных листьях, получающих иногда форму чешуек или ножек. Как те, так и другие листья носят название спорофиллов. В спорангиях развиваются споры, все равной величины (изоспоры) или же различные (гетероспоры: мега- и микроспоры), из которых тогда отдельно развиваются мужские и женские заростки. Имея эти общие всем черты организации, папоротникообразные представляют резкие различия по своим признакам в отношении внешней морфологии, по анатомическому строению и по условиям обитания.

Впрочем новейшие авторы оспаривают теперь чисто-лиственное происхождение «спорофиллов» (Циммерман), которые таким образом теряют смысл как название. Как пример нелистового происхождения спорангиев приводятся таковые у псилофитов, получающие развитие непосредственно из окончаний побегов. Примирение этих несовместимых как будто взглядов можно видеть в том, что и лист является по существу лишь разветвлением побега, или иначе (Потонье, Веленовский) побег представляет сочетание листьев.

Ни один из геологических периодов не может быть назван временем преобладания папоротникообразных вообще: в тот или иной период преобладала та или другая группа этого подотдела, в общем мало связанные между собой и несомненно имеющие обособленное развитие с первых стадий, нам неизвестных. Самым примитивным классом этого подотдела, целиком вымершим и притом древнейшим и, возможно, не вполне даже укладывающимся в рамки характеристики папоротникообразных, являются псилофиты, *Psilophytales*.

1-й класс. *Psilophytales*.¹ Псилофитовые

Своеобразнейшая и древнейшая (верхний силур — средний девон) группа, развитие которой происходило несомненно уже с верхнего силура до среднего девона. Так как найденную в докембрийских отложениях древесину *Archaeoxylon* можно сблизить только с нею, то не исключена возможность существования ее даже ранее кембрия.

Отношение ее к папоротникообразным еще нуждается в подтверждении. Типом ее может служить растение *Psilophyton*, с основным видом

¹ Psilos — лысый.

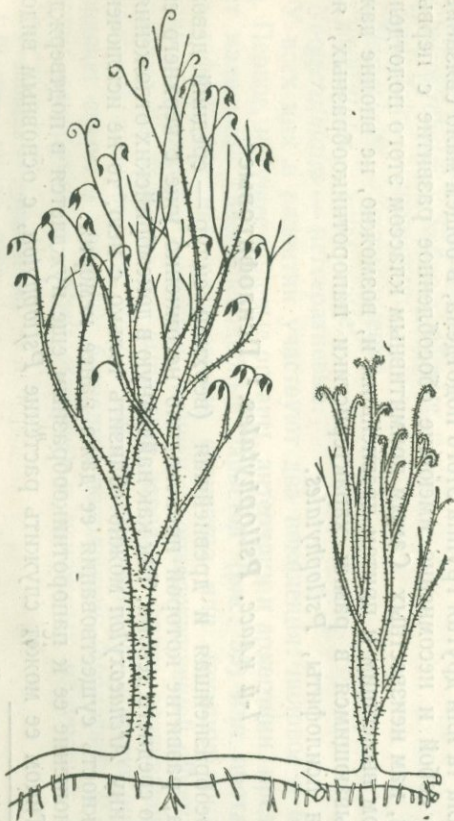


Рис. 109. Псилофитовые. Налево: *Psilophyton princens* D a w s. Нижн. девон. Канада. Реста-
врация. Направо: *Asteroxylon Mackiei* K i d s t
Old. Red. Шотландия. 1 : 5 Реста-
врация.

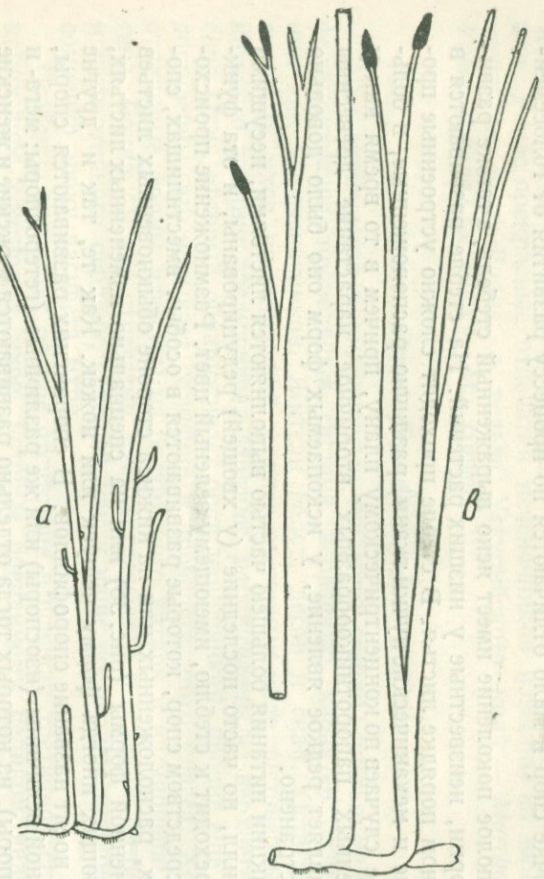


Рис. 110. Псилофитовые *Rhynia major* Kidst.
& Lang (a) и *R. Gwinne Vaughanii* Kidst
& Lang (b) Средн. девон. Шотландия. По Кид-
стону и Лангу.

P. princeps, установленным Досоном (Dawson) в Канаде еще в 1859 г. и потом найденным в девоне других стран. Кроме *Psilophyton* к этой группе относятся еще роды *Rhynia*, *Hornea*, *Asteroxylon*, *Sporogonites* и другие обладающие некоторыми общими свойствами.

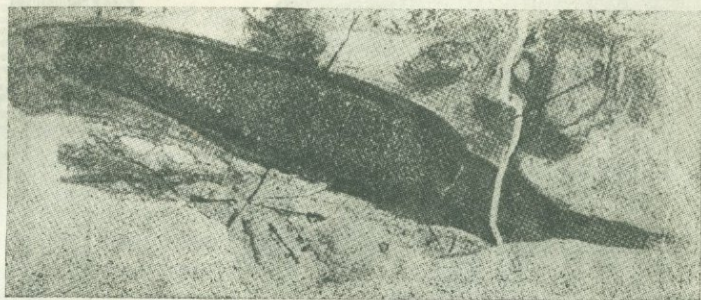


Рис. 111. *Rhynia major* Kidst. & Lang. Спорангий в продольном разрезе. Old Red. Шотландия. По Кидстону и Лангу. Увел.

Псилофитовые — мелкие или средней величины, большей частью дихотомически ветвящиеся растения, то с обликом водорослей, то плаунов, со щетинистыми листьями или безлистные и со споровместилищами, расположенными на концах последних разветвлений побега. Анатомически характеризуются присутствием центрального столба древесины из трахеид, облеченного флоэмой.

Род *Psilophyton* (рис. 109), ставший известным ранее других, к сожалению преимущественно в виде отпечатков, представляет небольшое дихотомически разветвленное растение, покрытое колючками (или лишенное их, возможно, по условиям сохранения и возраста экземпляра), со спирально завитыми верхушками побегов. Побеги выходят из ползучего корневища; мелкие овальные спорангии висят на концах голых тонких веточек. Кожица несет устьица. В центре побега проходит простой центральный пучок.

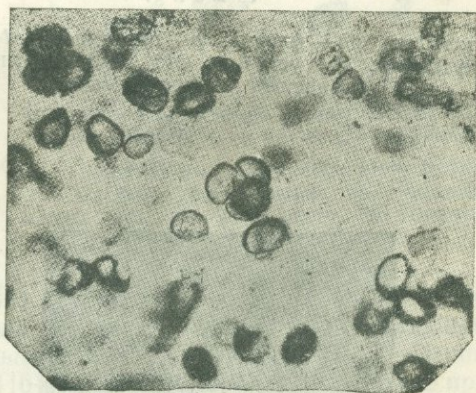


Рис. 112. *Rhynia major* Kidst. & Lang, споры. Old Red. Шотландия. По Кидстону и Лангу. Увел.

Анатомическое строение и характер корневищ сближают псилофиты с родами *Rhynia* и *Asteroxylon*, и возможно части этих растений иногда смешиваются. Растения нижнего и среднего девона. Род найден пока в Шотландии, в Эльберфельде на Рейне и в Минусинском округе.

Род *Rhynia* (рис. 110), изученный в подробностях, как и следующие роды *Hornea* и *Asteroxylon*, благодаря нахождению прекрасно сохранившихся окаменелых остатков в Райни близ Абердина, в Шотландии, пред-

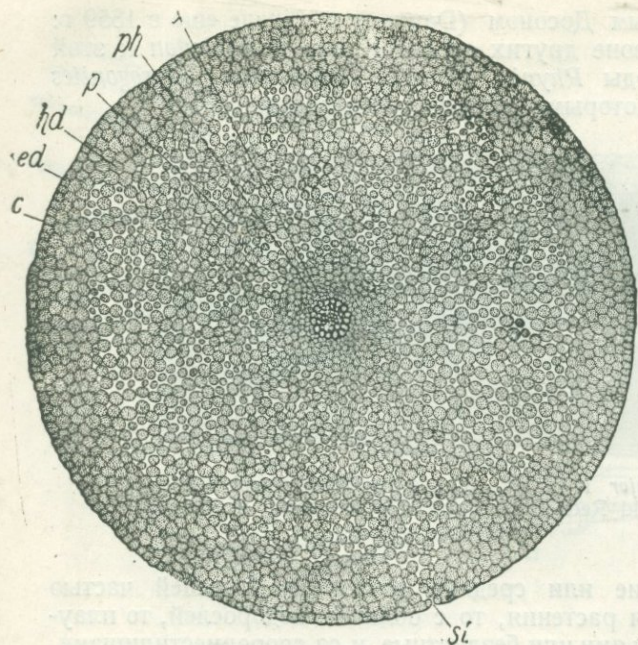


Рис. 113. Поперечный разрез стебля *Rhynia major* Kidst. & Lang.

х — ксилема; ph — флоэма; p — паренхима; ed — кожица; c — кутикула; st — устьице. Old Red. Шотландия. По Кидстону и Лангу. Увел.

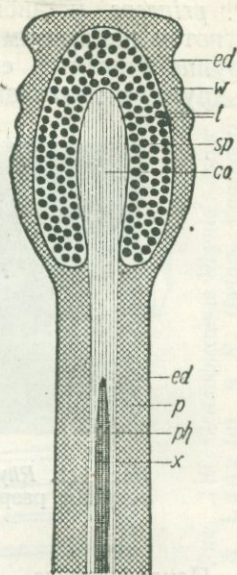


Рис. 114. Продольный разрез спорангия *Hornea Lignieri* Kidst. & Lang. х — ксилема; ph — флоэма; p — паренхима; ed — кожица; co — колумелла; sp — споры; w — стенка спорангия. Old Red. Шотландия. По Кидстону и Лангу. Увел.

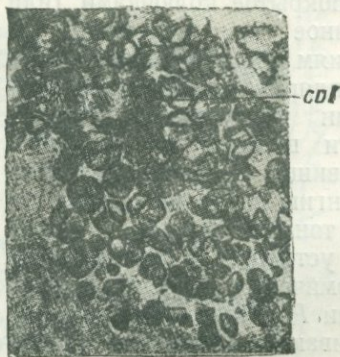
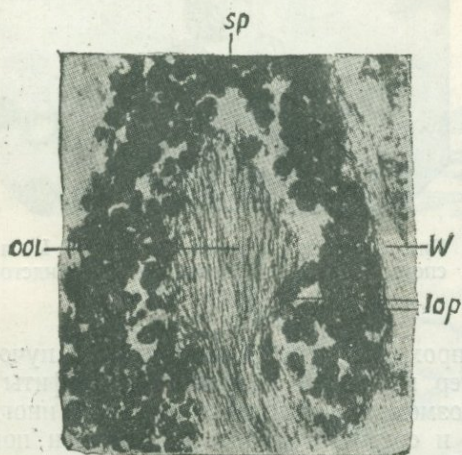


Рис. 115. Продольный разрез спорангия (налево) и споры в тетрадах (направо) *Hornea Lignieri* Kidst. & Lang.

sp — споры; col — колумелла; w — стенка спорангия. Old Red. Шотландия. По Кидстону и Лангу. Увел.

ставляет мелкое растение с цилиндрическими, дихотомически разветвленными и лишенными листьев побегами, несущими на концах ветвей крупные спорангии. Спорангии (рис. 111) длиной до 1 см имеют стенку из нескольких слоев клеток, содержащую споры (рис. 112) с упругими оболочками, развивающиеся в тетрадах. Центральный пучок риний облосточками из древесинной оси из простых трахеид, окруженной флоэмным чехлом (рис. 113). Кожича снабжена устьицами. Оба известные вида *Rhynia*, *R. Gwinne-Vaughanii* и *R. major*, лишены корней, неся на корневищах лишь волоски. У первого вида на стебле заметны особые придаточные побеги, вне дихотомической системы ветвления, и выпуклые эмергенцы, из которых эти побеги повидимому и развивались.

Род *Hornea* (средний девон), имея безлистный дихотомически разветвленный стебель, без устьиц на кожице, снабженный простым центральным пучком (рис. 113), с клубневидным корневищем и конечными спорангиями (рис. 114 и 115), особенно характеризуется развитием в последних особой колонки-колумеллы, не достигающей до верхушки самого спорангия, как у мха *Sphagnum*. Признак этот морфологически сближает споровместилища псилофитов со спорогониями мхов, давая повод заподозревать и филогенетическое родство этих групп.

Род *Asteroxylon* (рис. 109 и 116) имеет побеги до 1 см диаметром, выходящие из ползучего корневища и густо покрытые щетиновидными листьями. Древесинный центральный цилиндр несет пучок древесины, в разрезе звездообразный (рис. 116), окруженный чехлом флоэмы, причём у этого рода от столба отходят и листовые следы, достигающие лишь основания листа и не вступающие в его узкую пластинку. Точно характер спорангиев астероксилона неизвестен, возможно, что ему принадлежат спорангии на концах голых разветвленных побегов, находимые в виде отпечатков, вне связи с облиственными стеблями самого растения. Род найден в Шотландии, в Эльберфельде на Рейне и в Минусинском округе Сибири. Род *Taenioocrada* представляет лентовидные дихотомически разветвленные побеги, с проводящим пучком из трахеид по середине, без устьиц, со спорангиями, сидящими на ножках по 1—2, иногда в виде рыхлой кисти. Он уже давно описывался под именем *Haliserites dechenianus* из нижнего и среднего девона, особенно в Эйфеле, где образует тонкие пропластки угля. Распространен от нижнего девона до

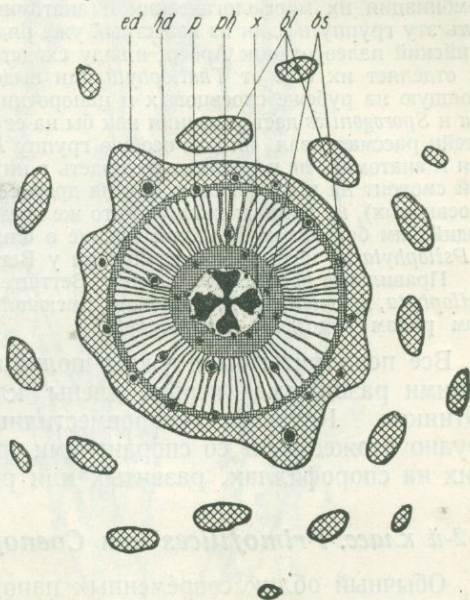


Рис. 116. Поперечный разрез стебля *Asteroxylon Mackiei* K i d s t. & L a n g (схема).

ed — кожица; p — паренхима; ph — флоэма; x — ксилема; tl — листья; bs — листовые следы. Old Red. Шотландия. По Кидстону и Лангу. Увел.

нижнекобленцских слоев среднего. Очень похожи на *Taeniocrada* остатки *Himantaliopsis*, скопления которых образуют в Барзасском районе Кузнецкого бассейна толстые пласты своеобразного горючего сапропелита.

Группа псилофитовых была развита с начала девона, вернее с эпохи не позднее верхнего силура (*P. Hedei* Halle силура Готланда) до конца среднего девона.

Несмотря на значительное сходство ее отдельных представителей, своеобразная комбинация их морфологических и анатомических особенностей затрудняет включить эту группу в один из известных уже рядов системы растительного царства. Английский палеоботаник Арбер, в виду сходства их побега со слоевищем водорослей, не отделяет их еще от *Thallophyta* или выделяет в особую группу *Procormophyta*, стоящую на рубеже слоевцовых и папоротникообразных. Строение спорангиев *Hornea* и *Sporogonites* дает указания как бы на ее родство с мхами; венский ботаник Веттштейн рассматривал их как особую группу *Psilophyta*, на основании черт морфологии и анатомии, не позволяющих видеть в них слоевцовые растения. Наконец Штоллей смотрит на псилофитовые как на древнейшую группу сосудистых растений (не слоевцовых), не принадлежащую в то же время к стволу *Pteridophyta*. Высказанное индийским ботаником Б. Сахни мнение о близких отношениях плаунового *Psilotum* к *Psilophyta* не находит поддержки ни у Веттштейна ни у Штоллея.

Правильнее всего будет, следуя Веттштейну, выделять псилофиты в особый ряд *Psilophyta*, древнейший и, возможно, имеющий очень отдаленные отношения к остальным рядам подотдела *Pteridophyta*.

Все псилофиты были уже в полном развитии, когда начали наряду с ними развиваться первые члены классов хвощей, плаунов и папоротников. Конечные споровместилища псилофитов морфологически трудно отождествить со спорангиями других папоротникообразных, сидящих на спорофиллах, развитых или редуцированных.

2-й класс. *Primofilices* или *Coenopterideae*.¹ Прапапоротники

Обычный облик современных папоротников у них остается еще не выработанным. Вайи их не имеют еще широких перистых пластинок, или таковые представлены лишь у некоторых родов. Иногда растение имеет морфологические формы, совершенно необычные для представителей современной флоры. Строение их ствола еще сохраняет склонность к дихотомии. Побег остается или почти безлистным или мелколистным, причем вайи дихотомируют. Спорангии имеют еще конечное расположение, совершенно необычное для настоящих папоротников. Строение их стелы еще примитивно: она представляет или протостелу (рис. 72) или различные стадии развития актиностелы. Распространение прапапоротников ограничивается палеозоем от среднего девона до нижней перми. Класс прапапоротников делится на три ряда: 1) *Cladoxylales*, 2) *Coenopteridales*, 3) *Archaeopteridales*.

Ряд *Cladoxylales*. Растения повидимому некрупные, дихотомически кустистоветвистые; листья мелкие, неправильно-вилчаторазветвленные, спорангии расположены на концах жилок листьев, несколько отличающихся от стерильных листьев. Побег полистелические, толщиной до 4 см. Единственный род *Cladoxylon* встречается, начиная от верхов среднего девона в виде *C. scoparium* (рис. 117) в Эльберфельде, причем он сохраняет еще многие морфологические черты, общие псилофитам и каламофитам. Другие представители встречаются в кульме.

Ряд *Coenopteridales*. Относительно мелкие растения, мало сходные с современными папоротниками, ползучие или лианы, с тонким стеблем. Листва расположена не в виде плоских вай, а представляет радиально ветвящуюся систему или переходы от нее к обычному листу. Конечные доли вай узкие. Спороношение в конечных изо-

¹ Primus — первый; filix — папоротник; coenos или koinos — общий.

спорангиях с многослойной оболочкой, иногда в виде синангиев. У них из основной актиностелы (см. рис. 72, направо внизу) дифференцируется актиностела и плекто-стела, с сердцевинной или без нее. Часто у них протоксилема расположена ближе не к вогнутому краю листового следа, как у более новых и современных папоротников, а на выпуклом крае, т. е. в обратном положении. Эта группа вообще



Рис. 117. Реконструкция побега *Cladoxylon scoparium* Kr. & We y l.

Слева: вверху (a — f) — листья и внизу — поперечные разрезы стебля (a — d), справа внизу — группа спорангиев. Ср. девон. Рейн. Детали увеличены, реконструкция уменьшена. По Крайзелю и Вейланду.

лучше известна по анатомическому строению, чем по признакам внешней морфологии. Распространены прапапоротники от среднего девона до нижней перми.

Ряд делится на два семейства: *Zygopteridae* и *Botryopteridae*, которые могут быть являются только случайными группами. Хотя в анатомическом отношении эти семейства и кажутся довольно естественными, однако в отношении устройства спорангиев между ними намечается значительная разница. *Zygopteridae* имеют листовый след, в поперечном разрезе напоминающий фигуру песочных часов (у *Cleridropsis*), а чаще буквы X или H (отчего и название, *zygon* — иго). Листья зиготерид имеют крайне своеобразное и не находящее нигде у других растений устройство.

Наиболее просто организованные из них имеют по бокам рахиса два ряда перьев, плоскости которых однако лежат не в плоскости листа, а к ней перпендикулярны. Более сложные имеют по два ряда перьев с каждой стороны, так же ориентированных, в то время как у наиболее сложного, *Stauropteris*, такая четверная организация последовательно повторяется и в дальнейших перистых разветвлениях вай, т. е. крестообразность (отсюда и название, *stauros* — крест) присуща не только самой вайе, но и перьям (рис. 118).

Род *Clepsidropsis*, листовые следы которого в разрезе имели форму песочных часов, кроме стеблей не дал нам достоверных остатков других частей.

Род *Zygopteris* имеет стелу Х-образную до Н-образной или в форме двойного якоря. Перья сидели на рахисе в четырех рядах, спорангии (например у *Zygopteris pinnata*)



Рис. 118. Реконструкция части побега папоротника *Stauropteris oldhamia* В и п. Верхний карбон. По Гирмеру. Уменьш.

были сгруппированы по несколько, на общих ножках, и имели своеобразные меридионально расположенные кольца в несколько клеток шириною. У рода *Stauropteris* вайя (рис. 118) устроена наиболее сложно. Спорангии *Stauropteris* сидели поодиночке на разветвлениях перьев и вовсе не имели кольца. Скотту внутри спорангия *Stauropteris* удалось открыть прорастающие споры. Вид *S. oldhamia* находится в вестфальском ярусе, другой вид в кульме. Повидимому спороношением подобных же папоротников, листва которых описывается как *Alloiopteris*, является *Corynepteris*.

У других родов наблюдается развитие синангиев.

Родственные отношения семейства *Zygopterideae* могут подозреваться с ужовниковыми, чистоустовыми и мараттиевыми папоротниками.

Сем. *Botryopteridae*. Ствол их имеет центральную стелу, экзархную¹ или эндархную, и вообще анатомическое строение и морфология их гораздо проще, чем у предыдущего семейства. Листовой след в разрезе дает фигуру, близкую к омеге (ω), с вогнутостью, направленной кнаружи. Род *Botryopteris* основан на знакомстве с анатомией ствола, рахисов и с устройством спорангиев. Кульмский *B. antiqua* представляет ксилему овальную в сечении, тип которой у других видов в перми усложняется,

¹ Экзархная стела — стела, у которой развитие протоксилемы происходит центростремительно, снаружи внутрь; эндархная — наоборот.

и поэтому он может справедливо считаться одним из простейших по устройству прапапоротников. Маленькие его спорангии имели кольцо, состоящее из двух рядов клеток. В среднем продуктивном карбоне находится *B. hirsuta*, а в пермокарбоне — *B. forensis*, листовые следы которого в разрезе представляли обращенную омегу. Роды *Grammatopteris* и *Tubicaulis* из пермских отложений основаны на анатомическом строении их стволов. В то время как первое семейство было сильно специализировано и могло иметь лишь общее происхождение с некоторыми из указанных групп позднейших папоротников, последнее было еще весьма примитивно и имело перед собой возможность дальнейшей эволюции, почему его можно считать предположительно предком некоторых групп папоротников, хотя данных для установления истинных отношений у нас еще мало.

Ряд *Archaeopteridales*. Растения более сходные по облику с современными папоротниками, крупные, с перистыми вайями и сегментами с вильчатым и веерным жилкованием (рис. 147). Спорангии конечные, на концах жилок, не имеющие кольца. Распространены от верхнего девона до нижнего карбона. Так как некоторыми авторами это семейство относится к птеридоспермам, другими же к папоротникам неопределенного родства, более подробное описание их будет дано ниже, с указанием на возможность принадлежности этой группы к прапапоротникам.

3-й класс. *Filicales*. Папоротники

Растения с простым, реже разветвленным стеблем, иногда в виде корневища, редко — травянистым (у водяных папоротников); листья цельные или чаще сложные, иногда очень крупные, обычно их называют вайями; спорангии располагаются в виде сорусов (кучек) или рассеянно на нижней стороне листьев или на окончаниях жилок; иногда сорусы покрыты особыми покрывальцами или индузиями. Из споры возникает половое поколение или заросток (проталлий) в виде пластинки или клубенька, на котором развиваются архегонии и антеридии. Лишь небольшая часть папоротников имеет споры различного рода, мужские и женские (водяные папоротники — *Hydropterideae*).

Класс папоротников делится на 4* ряда:

1. *Filices leptosporangiatae*.
2. *Hydropterideae*.
3. *Marattiales*.
4. *Ophioglossales*.

1-й ряд. *Filices leptosporangiatae*.

Папоротники, имеющие спорангии, развивающиеся всего из одной клетки кожицы. Стенки спорангиев однослойны, и заростки или проталлии обычно плоски. Среди них различают семейства:

<i>Hymenophyllaceae</i> ,	<i>Dipteridaceae</i> ,
<i>Cyatheaceae</i> ,	<i>Osmundaceae</i> ,
<i>Polypodiaceae</i> ,	<i>Schizaeaceae</i> ,
<i>Matoniaceae</i> ,	<i>Gleicheniaceae</i> .

Сем. *Hymenophyllaceae*. Нежные папоротники, с однослойной пластинкой вайи, без устьиц, со спорангиями, сидящими внутри индюзия на столбиковидном рецептакулуме. Кольцо спорангиев косое или горизонтальное. Присутствие этого семейства несомненно уже в палеозое, так как из продуктивного карбона Сев. Франции, Англии и Германии был описан *Hymenophyllites quadridactylites*, на отпечатках которого видны

типичные рецептакулы и характерные споры. Из юрских слоев *Hu-
menophyllum* с великолепно сохранившимися спорангиями известен
из Кракова, а у нас из Каменки на Северном Донце, как *H. kamen-
kense*.

Сем. *Cyatheaceae*. Большей частью древовидные папоротники,
ныне растущие в тропическом поясе; спорангии с полным, несколько



Рис. 119. Типы спорангиев папоротников
слева направо): *Angiopteris*, *Cyathea*, *Polystichum*,
Schizaea и *Osmunda*, *r* — кольцо; *s* — споры. Увел.

косым кольцом
(рис. 119). Остатки,
близкие к роду *Cyathea*,
у которой сорусы распо-
ложены на спинке жил-
лок, мало известны в ви-
де отпечатков, но остат-
ки окаменелых стволов
из меловых отложений
(*Alsophilina* из Чехии)
несомненны.

Нахождение папо-
ротников, близких к
роду *Dicksonia*, харак-
теризующемуся положе-
нием сорусов на окон-
чаниях жилок с дву-
створчатым индузием, в
палеозое еще сомни-
тельно. Присутствие
двухстворчатого инду-
зия не доказано и у ме-
зозойских форм, многие
из которых впрочем име-
ют паразитальное сход-
ство с представителями
рода *Dicksonia*. Это за-
ставляет относить подоб-
ные остатки к услов-
ному роду *Coniopteris*,
характерному для юр-
ских отложений. Типич-
ные представители —
Coniopteris hymenophylloides
в Западной Европе
пе (рис. 120) и *C. bure-
jensis* на Дальнем Вос-

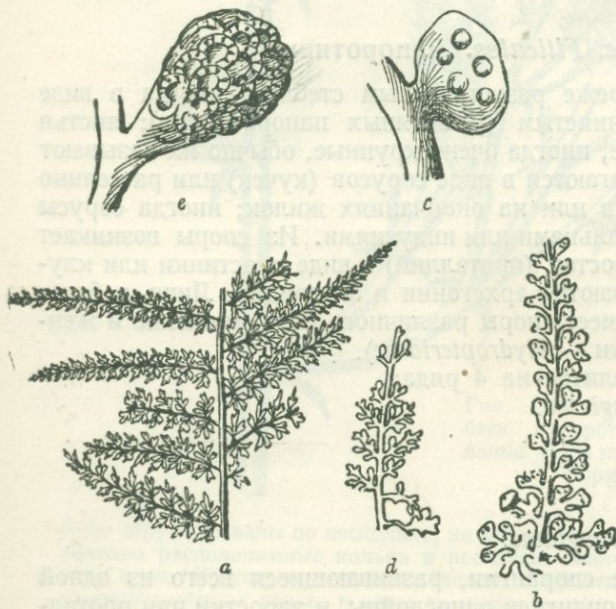


Рис. 120. *Coniopteris hymenophylloides* (В р о н г н.).
a — часть вайи; *b* — спороносное перо; *d* — стериль-
ное перо; *c*, *e* — спорангии. Юра.

токе — имеют сфеноптероидную листву и сорусы, сидящие то по
краю все более и более редуцирующей пластинки, то просто на-
ножке, без признаков пластинки.

Возможно, что часть остатков, сходных с *Coniopteris*, могут относиться
к *Thyrsopteris*, монотипному роду, растущему ныне лишь на о. Хуан-
Фернандес и отличающемся шаровидными бокалами индузиев. Ряд
папоротников, теперь принимаемых за *Coniopteris*, ранее признавался
за *Thyrsopteris*. Присутствие этого рода в ископаемом состоянии твердо

не установлено, но реликтовый характер его вполне говорит за эту возможность, хотя вероятно и не ранее мезозоя.

Сем. *Polypodiaceae*. Кочедыжниковые. Сорусы различного типа и с разнообразной формы индусиями или без них; располагаются по нижней поверхности листьев или по их краю. Спорангии на ножках с неполным вертикально (по меридиану) ориентированным кольцом. Кроме многих папоротников тропиков и субтропиков к этой группе принадлежат почти все папоротники нашего пояса, как обыкновенный орляк (*Pteridium aquilinum*) и др. Они обычно представляют растение, состоящее из пучка вай, кустисто выходящих из подземного корневища. Уже пышное развитие группы в настоящее время в умеренном поясе говорит за малую вероятность ее процветания в далеком прошлом.



Рис. 121. *Laccopteris Göppertii* Schenk. Вайя.

Направо—стерильный и спороносный сегменты, наверху—сорус. Нижний лайас. По Шенку.

В палеозое остатков этих папоротников с достоверностью неизвестно, в мезозое найдены немногочисленные представители, как *Onychiopsis* в верхней юре и вельде Англии, Германии, Японии и Уссурийского края и *Davallia* в нижней юре Кракова. Но и в мезозое их остатки еще очень скудны, в то время как в третичном периоде мы встречаемся главным образом лишь с ними. Интересны находки *Onoclea* в аркто-третичной флоре (ныне — в Сев. Америке и Японии). *Woodwardia*, ныне живущая в атлантической окраине Европы и в юго-восточной Азии, широко была распространена в третичных флорах (Европа, Арктика, о. Хоккайдо). Род *Chrysodium*, теперь распространенный в тропиках, как растение формации мангрове, в Европе был встречен в эоцене Англии, на юге УССР (Вороновка), а также в Мал. Азии. Широким распространением обладал род *Lastraea*. Род *Scolopendrium* найден в четвертичных туфах в Карпатах и в Бессарабии.

Сем. *Matoniaceae*. Семейство, имеющее ныне только один род в тропической Азии, характеризуется двураздельными листьями, присутствием индузия на сорусах и не полного кольца на спорангиях. *Matonia Wiesneri* найдена в моравском ценомане. Вымершие папорот-

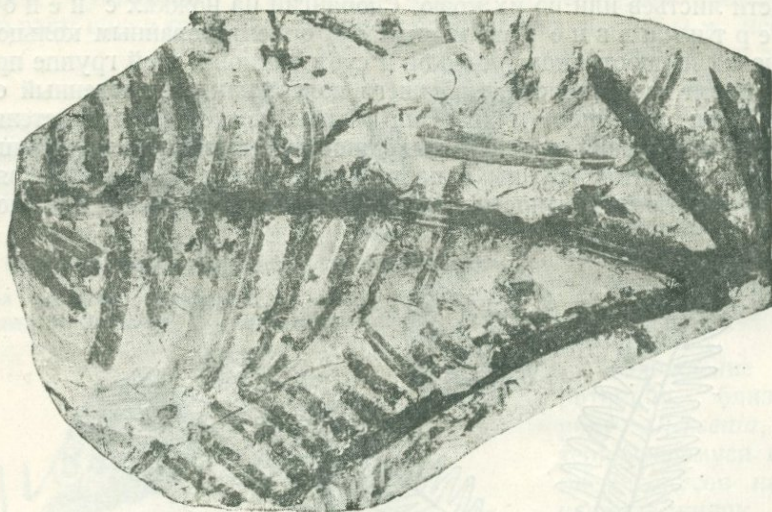


Рис. 123. Основание ветвящейся части вайи *Laccosteris Dilkeri* Schenk. Нижний мел. Никанский ярус. Уссур. край. Уменьш.

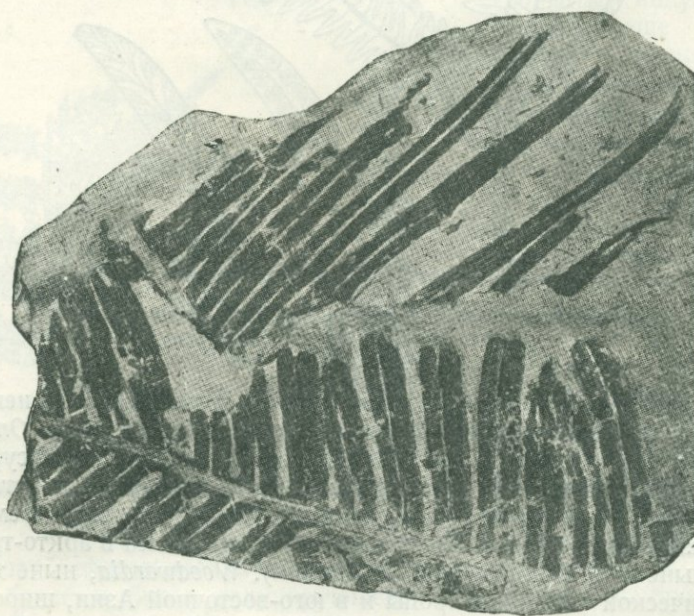


Рис. 122. Участок вайи *Laccosteris Dilkeri* Schenk. Нижний мел. Никанский ярус. Уссур. край Уменьш.

ники, относимые к этому семейству, пока не дали возможности наблюдать присутствие индузия, вследствие ли его отсутствия вообще или плохого сохранения. Род *Laccosteris* имеет сорусы, расположенные в виде черепичатых розеток из немногих спорангиев по сторонам средней жилки сегмента; нервация перистая или сетчатая; вайи перистые или дланевид-

нораздельные. Распространен от рэта до вельда. В лайасе — *L. Göppertii* (рис. 121), *L. Munsteri* и др. В вельде — *L. Dunkeri* (рис. 122, 123), в том числе и у нас на Дальнем Востоке. Сюда же относится *Matonidium*, отличающийся от *Matonia* отсутствием дихотомического деления вайи и многочисленностью сорусов. Общий вид вайи напоминает *Matonia*. Распространен в нижнем мелу (*M. Göppertii*).

Род *Weichselia*, характерный для вельда и неокома, отличается с е т ч а т ы м жилкованием пекоптероидных сегментов, сидящих на перьях,

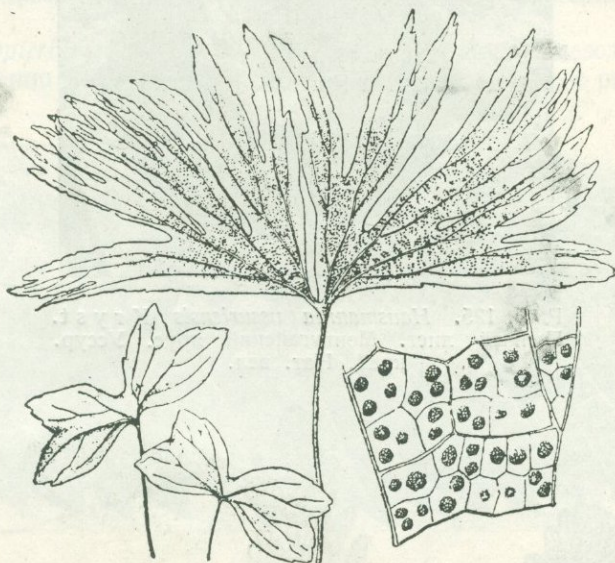


Рис. 124. *Dipteris conjugata* Reinw. Молодые проростки, вайя и участок листа со спорангиями в ячейках сети жилкования. Соврем. Суматра и др. Зондские острова.

выходящих из массивных рахисов, в свою очередь лучисто выходящих из вершины толстого основного рахиса. Предполагают, что растение было ксерофитом прибрежных песков. У нас встречается в песчаниках Суифунского бассейна в Уссурийском крае, в клинском меловом песчанике и вельдских глинах Воронежской области.

Сем. *Dipteridaceae*. Как и предыдущие, это семейство, широко распространенное в периоды мезозоя, в настоящее время представлено лишь одним родом *Dipteris*, живущим в юго-восточной Азии (рис. 124). Отличается голыми спорангиями, что ранее, пока история семейства не была раскрыта исследованием ископаемых типов, давало основание сближать их с *Polypodium*. Мезозойские диптеридеи, как и современный *Dipteris*, средней величины папоротники, имеющие ползучее корневище и вайю, склонную к дихотомическому делению, с радиально от места прикрепления расходящимися крупными жилками, которые соединяются анастомозами, придающими им сходство с листьями двудольных растений, что иногда влечет ошибки в определении. Сорусы во множестве рассеяны в ячейках, образованных анастомозами; спорангии имеют неполное кольцо.

Наиболее напоминает современный род *Dipteris* — род *Hausmannia*. Это мелкие растения, с раздвоенной и затем еще более или менее расчлененной на доли пластинкой вайи, иногда почти цельной, с сорусами, обильно

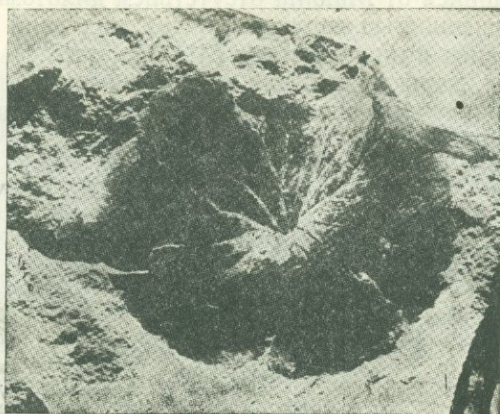


Рис. 125. *Hausmannia ussuriensis* Kryst.
Полный лист. Монгугайский ярус. Уссур.
край. Нат. вел.

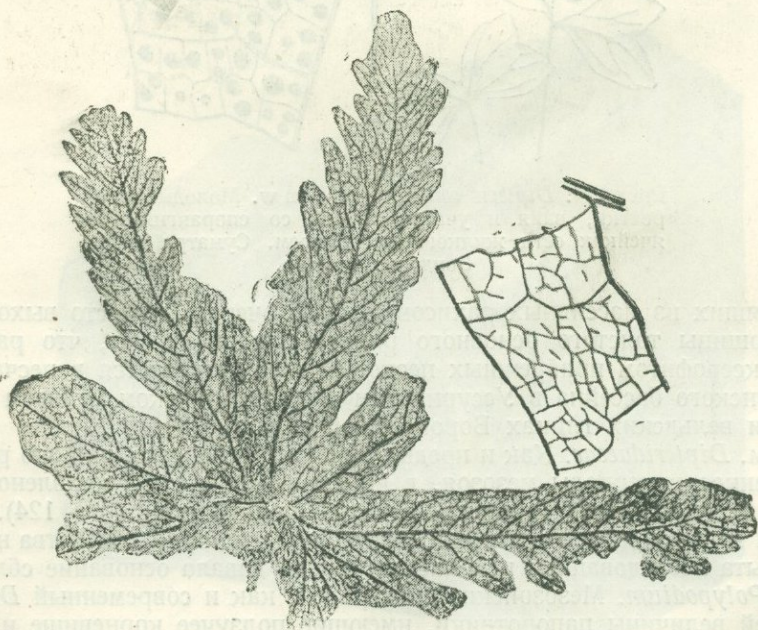


Рис. 126. *Clathropteris meniscioides* (Brongn.). Рэт и лайас.

покрывающими нижнюю поверхность пластинки. Есть верхнеюрские и нижнемеловые виды с сильно расчлененной пластинкой (*H. dichotoma*), тогда как в более низких горизонтах, начиная с рэта, и может быть

еще ранее, в триасе, встречаются лишь формы с почти цельной пластинкой листа, напоминающего лист копытня (*Asarum*), как наша *H. ussuriensis* (рис. 125). Такие формы ранее выделялись в особый род *Protorhipis*. Известны и нижнемеловые виды рода *Hausmannia* с крупной цельной пластинкой (Франция, Амурская область).

Мелкие лопастные листья *Hausmannia* наблюдаются в юрских отложениях Поволжья, Иркутского бассейна и р. Тырмы, в вельдских слоях Приморской области, в нижнемеловых слоях Татарова близ Москвы и пр. Они также дают некоторые указания на тяготение растения к песчаным берегам.

Clathropteris и *Dictyophyllum* являются двумя мезозойскими типами, особенно характерными для нижнеюрских флор, с рэта, хотя оба

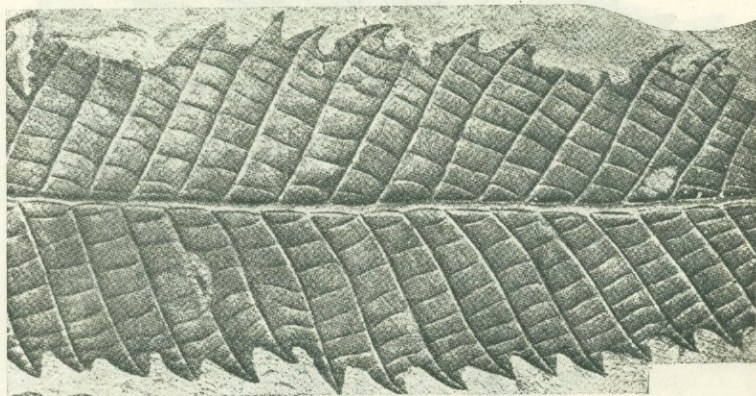


Рис. 127. *Clathropteris meniscioides* (В р о н г н.). Одна лопасть (перо) вайи. Рэт. Сконеи, Швеция. По Натгорсту. Уменьш. 2 : 3.

рода имеют несколько более широкое вертикальное распространение. Вайи *Clathropteris* (рис. 126, 127) представляют лучисто-расходящиеся волнистозубчатые лопасти или перья в виде довольно широкой пластинки со сложным сетчатым жилкованием. Лопасты сливаются в месте своего выхода из верхушки рахиса. *C. meniscioides* распространен почти повсеместно в рэте и лайасе. *Dictyophyllum* (рис. 128 и 129) характеризуется рахисом, разветвленным сверху наподобие ухвата, к ветвям которого спирально прикреплены узкие зубчатые перья, также имеющие сетчатую нервацию. Прикрепляясь спирально, они тем не менее все направлены в одной плоскости в сторону от ветвей рахиса. Род встречается в среднем кейпере (Базель), особенно характерен для рэто-лайаса, у нас — на Донце, в монгугайском ярусе Уссурийского края и др. В рэте Швеции, а также в Уссурийском крае найден крайне своеобразный *Camptopteris*, отличающийся от *Dictyophyllum* тем, что ухватовидные ветви рахиса скручены еще более, а спирально расположенные на них перья не распределены в одной плоскости, а выдерживают положение, какое им дает прикрепление, располагаясь вокруг ветвей рахиса тоже спирально. Род *Thaumatopteris* со стоповидным листом встречается в лайасе Европы (геттангский ярус) и на Донце.

Семейства *Matoniaceae* и *Dipteridaceae* имеют между собой много общего в отношении как морфологического строения, так и распространения. Остатки того и другого живут в Малазии; обе группы имели свой расцвет в мезозое, особенно в начале и конце юры; остатки их до сих пор одинаково не находились в области гондванской суши, в то же время

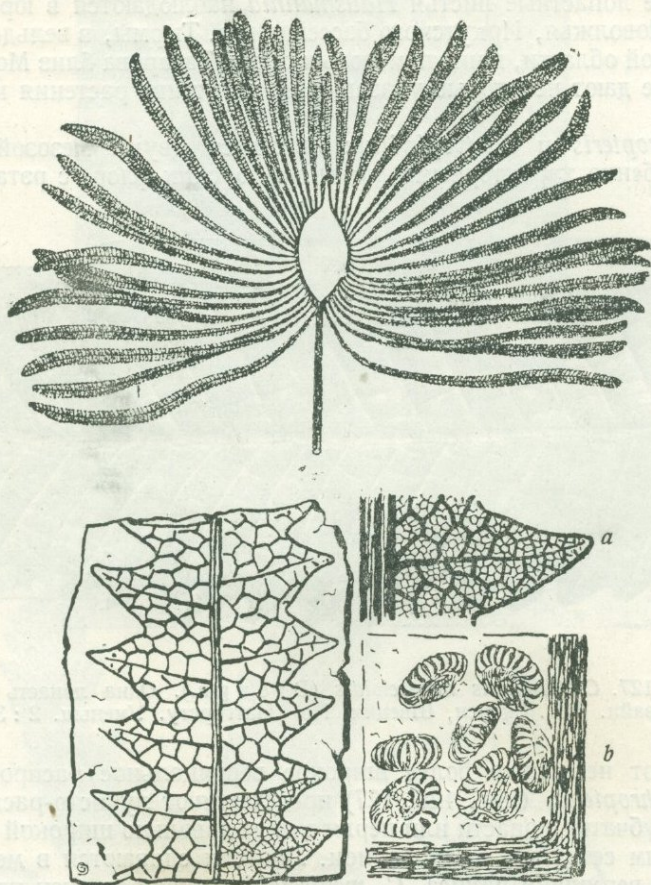


Рис. 128. *Dictyophyllum exile* Br a u n s.

Вверху — реконструкция вайи. Внизу слева — участок вайи, нат. вел.; справа: *a* — участок вайи с жилкованием, увел. 2; *b* — спорангии соруса, увел. Рэт. Сконеи, Швеция. По Натгорсту.

присутствуя в рэтской флоре Китая и Индокитая и в Уссурийском крае, в рэте и вельде, как *Clathropteris* и *Hausmannia*.

Сем. *Osmundaceae*. Чистоустовые. Крупные папоротники с кустисто-выходящими из окончания ствола и корневища вайями, со спорангиями на коротких ножках, расположенными на специальных или обыкновенных вайях. Спорангии открываются боковой щелью при помощи группы клеток с утолщенными стенками, расположенной по одну сторону от верхушки спорангия (рис. 119). Современные роды *Osmun-*

da и *Todea* представляют остатки группы, предки которой существовали может быть в несколько отличной форме еще в палеозое и были широко распространены в мезозое. Виды *Osmunda* встречены были в третичных слоях (*O. lignitum*) с эоцена до миоцена; у нас в третичных отложениях Уссурийского края — *O. Heeri*. Род *Todites* (рис. 130), сходный с современным австралийско-африканским родом *Todea*, был широко распространен в юре и вообще в мезозое; остатки листы этих папоротников



Рис. 129. *Dictyophyllum exile* В г а и н с. Основная часть пластинки большой вайи. Рэт. Сконен, Швеция. По Натгорсту. Уменьш. 2.

описываются в стерильном виде как *Cladophlebis*, с наиболее распространенным видом *C. denticulata* (рис. 131 и 132), *C. haiburnensis* (рис. 133). У плодущих экземпляров *Todites* наблюдается некоторое отличие плодущих перышек от стерильных; они несут спорангии, покрывающие всю нижнюю поверхность сегментов, которые иногда позволяют различать группу клеточек, способствующую вскрытию спорангия. *T. Williamsonii* (рис. 130) является наиболее распространенным юрским видом, другие известны с рэта до конца юры.

Однако спорангии, описанные из Отэна во Франции, пермского возраста, и даже, как *Todeopsis* из кульмских слоев Эно, говорят за присутствие этой группы уже в палеозое, что вполне естественно, принимая во внимание уже широкое распространение ее в мезозое. К тем же вы-

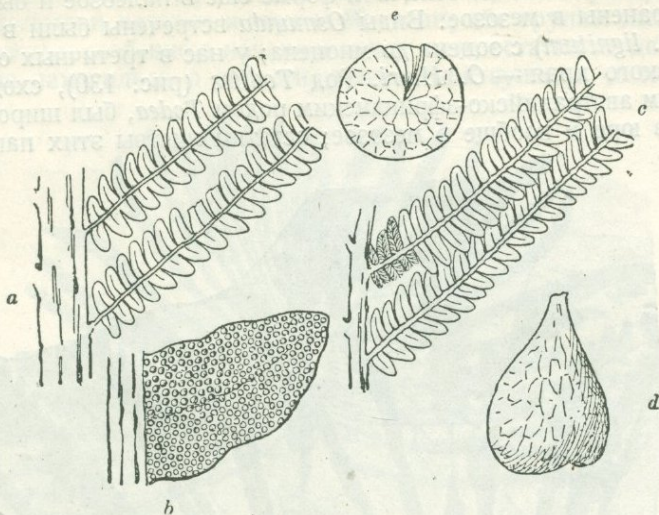


Рис. 130. *Todites (Cladophlebis) Williamsonii* Brongn. sp.
a и *b*^{*} — спороносные перышки и сегмент; *c* — стерильные перышки; *d* и *e* — спорангии, вид сбоку (*d*) и сверху (*e*).
a — *c* — средняя юра. Йоркшир. По Сьюорду. *d* и *e* — нижняя юра. Галиция. По Рациборскому. Детали увелич.

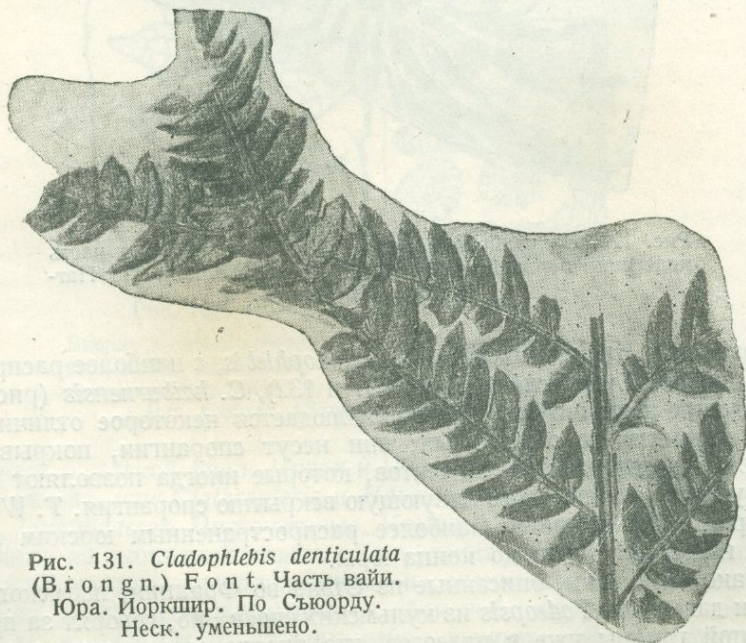


Рис. 131. *Cladophlebis denticulata* (Brongn.) Font. Часть вайи.
 Юра. Йоркшир. По Сьюорду.
 Неск. уменьшено.

водам приводит изучение окаменелых стволов осмундовых папоротников, отличающихся характерной полулунной или подковообразной формой листовых пучков с дугой, обращенной кнаружи. Окаменелые стволы, относимые к самому роду *Osmundites*, известны лишь с юры; более ранние находки, имеющие некоторые анатомические отличия, описываются как *Thamnopteris* и др. Совместное и частое нахождение остатков стволов, листьев и спорангиев, порознь имеющих полное сходство с осмундовыми папоротниками, безусловно говорит в пользу древнего возраста этого семейства.

Сем. *Schizaeaceae*. Разнообразные папоротники этой группы, в настоящее время большей частью локализованные под тропиками, имеют одиночные, не образующие сорусов спорангии, вскрывающиеся продольной трещиной при помощи верхушечной группы клеток в виде колпачка. Современный род *Lygodium*, представляющий характерный папоротник-лиану, с дланевидно расчлененными листьями, существовал уже с мелового периода. В третичных слоях распространен *L. Kaulfussii* (рис. 134) до миоцена. Листва ископаемых *Schizaeaceae* иногда напоминает мелкие *Cladophlebis*. Уже в карбоне известен род *Senftenbergia*, с пекотероидными листьями и спорангиями типа *Osmunda*, лишь с несколько менее резко выраженной группой клеток, разрывающей спорангий. Наилучше и полнее всего описан из этого семейства род *Klukia* (рис. 135), с нижней юры до вельда, частью может быть скрывающийся под другими именами, когда находится только в стерильном со-



Рис. 132. *Cladophlebis denticulata* (Brongn.) Font. Каменка. По Сьюорду.

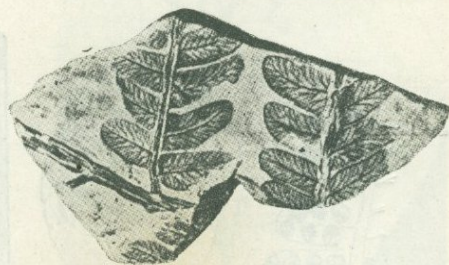


Рис. 133. *Cladophlebis haiburnensis* L. & Н. Юра. Сибирь. По Сьюорду. Нат. вел. и увел.

стоянии (*Cladophlebis Browniana* и др.). *K. exilis* типичен для средней и нижней юры. К этому же семейству может быть отнесен род *Ruffordia* (рис. 136), богато рассеченные перья которой, типичные для вельда, относятся к этому семейству по сходству с *Aneimia*.

Сем. *Gleicheniaceae*. Вайи этих папоротников повторно-вильчаты или веерообразны, с перистосложными частями и пекоптероидными или алетоптероидными сегментами. Спорангии с полным горизонтальным или косым кольцом располагаются группами от двух до четырех, у ископаемых форм группы спорангиев более крупны. Большинство видов — это лазящие лианы тропиков, часто длиной до 6 м.

Из палеозоя находки глейхений остаются достаточно сомнительными. Род *Diplothemema* вообще не является папоротником в тесном смысле слова. Лишь *Oligocarpia* из карбона может с оговорками сравниваться с глейхениями; отличием ее служит все же многочисленность спорангиев в сорусе. Другие по-

добные спорангии были описаны как глейхении с большим основанием из перми, например из Отэна. Впрочем не исключена принадлежность подобных форм и мараттиевым папоротникам. По существу не-



Рис. 134. *Lygodium Kaulfussii* Н г. Вайя. Миоцен. Швейцария. По Гееру.

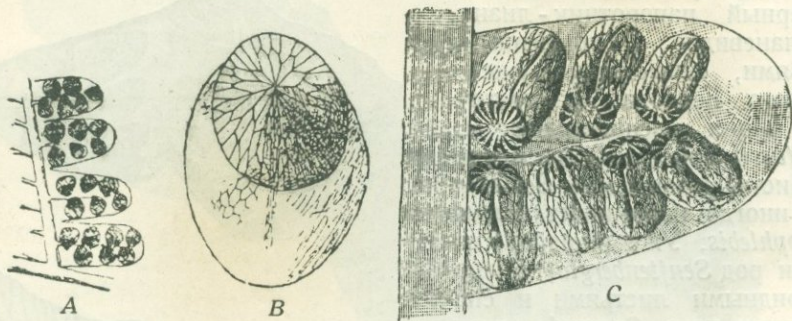


Рис. 135. *Klukia exilis* Ра с и б. С — сегмент пера папоротника со спорангиями, у которых виден колпачок. Нижняя юра. Краков. По Рациборскому. Увел. А и В — *Senftenbergia pennaeformis* Вронгн. Верхний карбон. Франция. Увел.

сомненным представителем семейства в ископаемом состоянии является лишь род *Gleichenia*; как древнейшая находка известен *G. gracilis* из кейпера Базеля. Из лайаса установлена *G. Rostafinskii*, *G. elegans* (рис. 137), но особенным обилием видов этот род отличался в нижнем

меле, откуда многочисленные его представители находятся в гренландской и сахалинской флоре, как *G. Zippii*, *G. sachalinensis* (рис. 138), а также в области нижнего мела среднерусской плиты (Воронежская область), на Урале

2-й ряд. *Hydropteridineae*.

Эта группа папоротников, формально причисляемая часто к ряду лептоспорангиат, существенно отличается от перечисленных выше се-



Рис. 136. *Ruffordia Goepertii* Д и п к. sp. Стерильная вайя. Вельд. Англия. По Сьюорду. Слегка уменьшено.

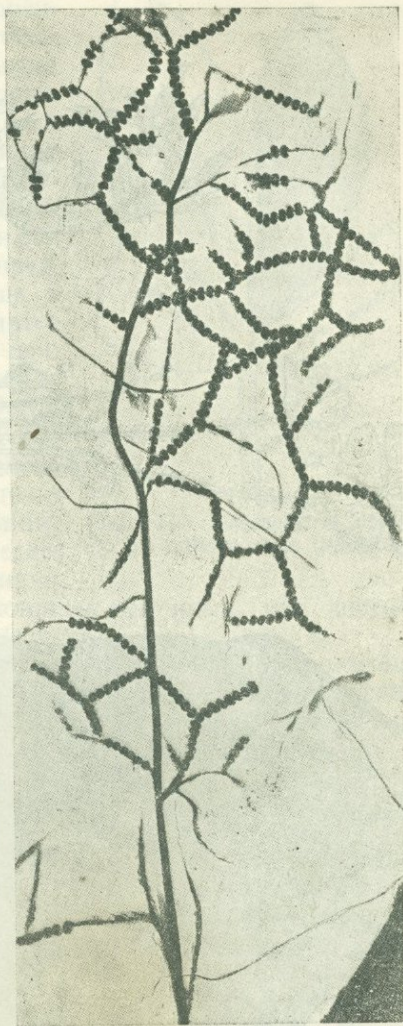


Рис. 137. *Gleichenia elegans* Zigno. Отпечаток лазающего папоротника с мелкими вайями. Лайас. Веронские Альпы. По Циньо. Слегка уменьшено.

мейств наличием спор двух порядков, мужских и женских, причем последние развиваются в мегаспорангиях лишь в единственном числе. Сорусы помещаются лишь на метаморфизованных побегах или заключены в специальные вместилища, напоминающие индузии.

Исключительно мелкие водяные папоротники, резко отличающиеся

т остальных групп. Некоторыми авторами признается родство части их, как например сальвиний, с такими вымершими формами, как клинолистники, сближающие таким образом эту группу папоротников с хвоще-

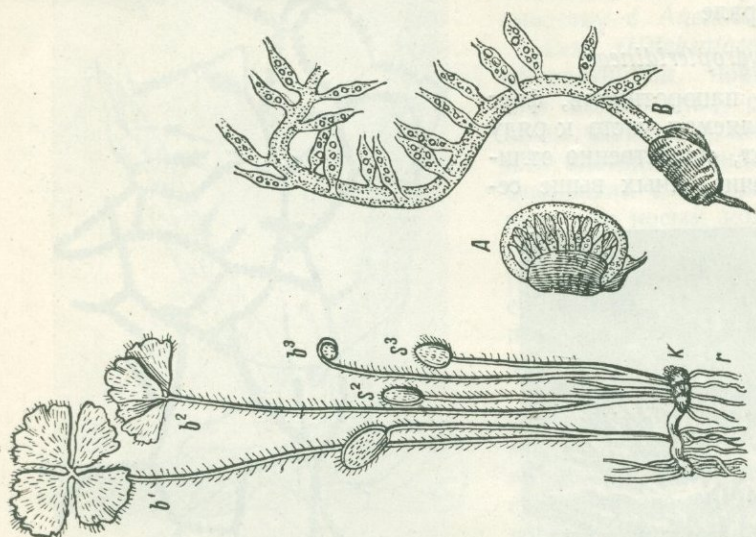


Рис. 139. *Marsitia sabatrix*, водяной папоротник. **b** — вегетативные доли листьев, **s** — спороносные доли листьев. Правая часть: **A** — спорокарпий в стадии начала прорастания, **B** — студенистый тяж вышел из спорокарпия **г** несет сорусы. По Вармингу и Сакеу.



Рис. 138. *Gleichenia sachalinensis* Ktush t. Участок ваши. Мел, гилляцкий ярус. Сахалин, По Криштофовичу.

образными (Потонье и др.). По характеру спороношения, наоборот, они подходят на селлагинелл из плауновых.

Сем. *Marsiliaceae*. Водяной нежный папоротник (*Marsilea*) с двураздельными листьями, одна половина которых несет пластинку, напоминаю-

щую листья клевера, а другая — спорокарпий, внутри которого на веточках особого слизистого кольца, редуцированного из части листа, развиваются сорусы, вмещающие микро- и мегаспорангии (рис. 139). Мужские спорангии развивают заростки лишь с одной вегетативной клеткой и двумя редуцированными антеридиями. Женские заростки имеют лишь один архегоний. Род *Marsilea* приводился из мела; похожие на спорокарпии марсийей крупные спорокарпии под именем *Hydropterangium* описаны из рэто-лайаса Швеции. Самым распространенным является род *Sagenopteris* (рис. 140). Первые его представители (*S. rhoifolia*) известны еще с рэта, другие, как *S. Phillipsii*, находятся в средней юре, мелкие представители появляются в вельде, у нас например в вельде Уссурийского края; а такие, как *S. variabilis*, доходят до ценомана (Чехия, Сахалин). Этот род отличается присутствием четырех листочков, сходящихся к одной точке черешка и имеющих сетчатое жилкование, со средней жилкой или без нее. В последнее время Томас стремится доказать, что листья, определяемые как *Sagenopteris*, являются не чем иным, как листьями примитивных семенных растений *Caytoniales*.

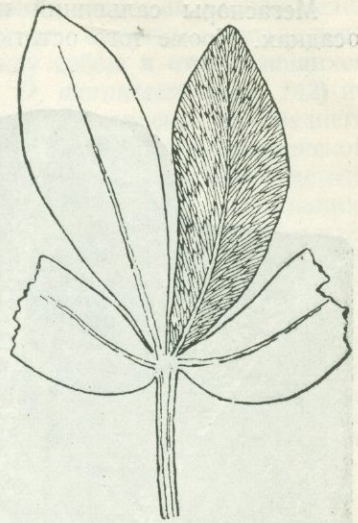


Рис. 140. *Sagenopteris rhoifolia* P r e s l. Рэто-лайас. Франкония.

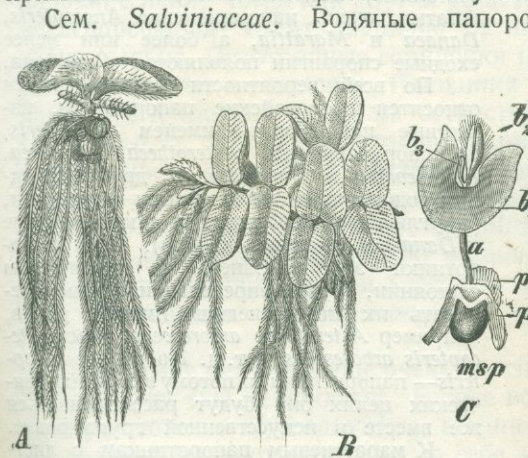


Рис. 141. Водяной папоротник *Salvinia natans*.

А — со стороны, В — сверху. Уменьшено. По Бишофу. С — проросток, *msp* — мегаспора, *p* — заросток, *a* — стебель, *b* — листья. Увел. 15. По Прингсгейму.

Сем. *Salviniaceae*. Водяные папоротники (рис. 141), имеющие горизонтально плавающий стебель, с мутовчато расположенными листьями, из которых в каждой мутовке два верхних зеленых плавающих цельных, а один, погруженный, рассечен на нитевидные дольки, при основании которых (у сальвиний) помещаются спорокарпии; внутри последних развиваются спорангии, в виде сорусов, окруженных индузиями. Из спор развиваются мужские и женские проталлии, из которых последние, едва выступая из оболочки мегаспоры, несут несколько архегониев. Мужские проталлии состоят из одной вегетативной клеточки и двух редуцированных антеридиев.

По исключительно характерной текстуре листьев присутствие сальвиний узнается с нижних третичных отложений; есть они и в верхнем меле. У нас они встречены в аквитанских слоях Тургайской

области, в миоцене на р. Иртыше у Тары и в третичной мгаческой свите на Сахалине.

Мегаспоры сальвиний встречаются в неогеновых и четвертичных осадках. Кроме того остатки другого рода, *Azolla*, также известны по спорам в третичной флоре Бембриджа, во Флоршютце, в Дании, на Волге и в Воронежской области.

3-й ряд. *Marattiales*. Мараттиевые.

Крупные, древовидные или с ползучими корневищем, теперь исключительно тропические папоротники, имеющие толстые заростки с эндодитной микоридзой; спорангии развиваются из многослойной группы клеток и более или менее срastaются между собой. Листья при основании снабжены крупными своеобразными прилистниками. Спорангии вовсе без кольца или с рудиментарным кольцом чаще срastaются в продолговатые или круглые синангии, реже—отдельные (*Angiopteris*, рис. 119).

Ни один из ныне существующих родов не найден с достоверностью в ископаемом состоянии, хотя из мезозоя и известны остатки, очень напоминающие *Angiopteris*, *Danaea* и *Marattia*, а более или менее сходные спорангии появляются с карбона.

По всей вероятности к мараттиевым относятся палеозойские папоротники, известные под сборным именем *Pecopteris*, со спороношением *Asterotheca*, *Acitheca*, *Ptichocarpus* и *Danaeites*. У двух последних родов спорангии соединены в синангии, округлые у *Ptichocarpus* и продолговатые у *Danaeites* (верхний карбон). Если папоротники эти сохранены в спороносном состоянии, то при определении лучше именовать их по последним именам родов, например *Asterotheca arborescens*, вместо *Pecopteris arborescens* и т. д. Но не все *Pecopteris*—папоротники, и потому в стратиграфических целях они будут рассматриваться все вместе в искусственной группировке.

К мараттиевым папоротникам с листовой *Pecopteris* вероятно по большей части относятся окаменелые стволы, описываемые как *Psaronius*, равно в виде отпечатков, как *Megaphyton* и *Caulopteris*.

Вторую группу ископаемых мараттиевых составляют *Danaeoidae* с простыми или простоперистыми вайями плотного сложения. Оба рода, *Marattiopsis* и *Danaeopsis*, характерны для нижнего мезозоя.

Marattiopsis имеет простоперистые вайи с перьями типа *Taeniopteris* и овально-продолговатыми синангиями. *M. Muensteri* характерен для рэта и лайаса, но более мелкие формы встречаются до нижнего мела,

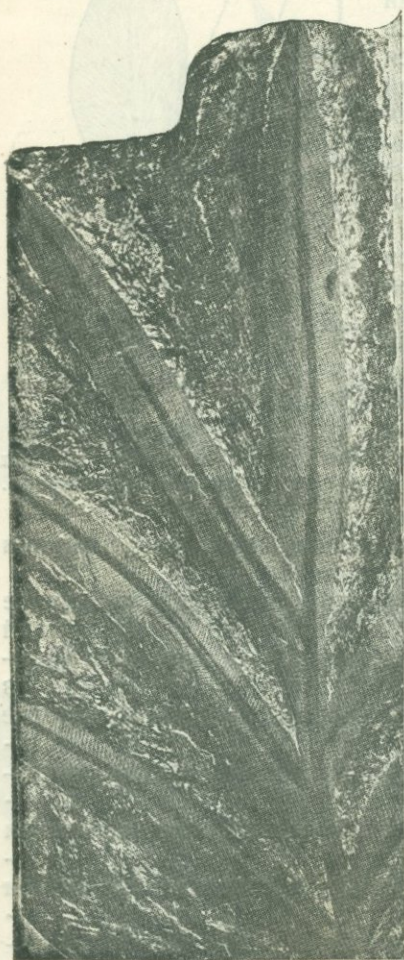


Рис. 142. *Danaeopsis marantacea* Presl. sp. Участок вайи. Кейпер. Штутгарт. По Шимперу. Уменьш. в 3 раза.

тогда как два других вида известны еще с кейпера. Перья перистых листьев *Danaeopsis* отличаются при общем сходстве с теми же *Taeniopteris* избеганием пластинки вайи при основании; синангии расположены по всей нижней поверхности листа, состоя из округлых спорангиев, сидящих в два ряда, не срастающихся между собою и открывающихся не порой, а разрывом. Наилучше известен *D. marantacea* (рис. 142) из нижнего и среднего кейпера; другие виды установлены из среднего кейпера Европы и Сев. Америки и из рэта. Находимый в гондванской флоре *D. Hughesii* теперь не признается за папоротник. Следует отметить род *Nathorstia*, находимый в нижнемеловых и верхнеюрских отложениях, обладающий общим сходством с *Laccopteris*. Тип этот обнаруживает характерные синангии, напоминающие круглые синангии *Kaulfussia*, хотя некоторые авторы (Гирмер) соединяют его с *Laccopteris*.

4-й ряд. *Ophioglossales*.¹ Ужовниковые.

Эта небольшая группа папоротников, по большей части жителей умеренного и тропического поясов, отличается сходным с *Marattiales* происхождением спорангиев из многослойного участка ткани и многослойностью стенок спорангия. Помимо сомнительных форм, описанных из разных систем, достоверным остатком является отпечаток *Ophioglossum eocenicum* из эоцена Италии.

Дополнительный ряд. *Caytoniales*.

Некрупные, вероятно водяные или прибрежноводные растения, по облику напоминающие *Marsiliaceae*. Листья состоят из 4 ланцетных или обратнойцевидных листочков с простой сеточкой нервов на длинном стержне. Возможно, что органы размножения развиваются на плодущей половине вайи, тогда как другая остается стерильной. Завязи (или доли мегаспорофилла) сидят двурядно на ножках (рис. 143a), образуя подобие рыльца. Ортотропные семяпочки по 6 — 8 внутри завязи. Процесс оплодотворения не выяснен. Пыльники или микроспорангии сидят пучками на длинных осях на ветвистых ножках (*Antholithus Arberi*) (рис. 143 d, e). Завязи или мегаспорокарпии известны под двумя родовыми названиями — *Caytonia* и *Gristhorpia* (рис. 143 a и b). Г. Томас считает листовую *Caytoniales* отпечатки листьев, известные как *Sagenopteris* с рэта до ценомана, именно *S. rhoifolia* из рэта-лайаса, *S. Phillipsii* из юры, *S. Mantellii* из вельда *S. variabilis* из ценомана. Эллиптические образования, найденные при *Sagenopteris* в Швеции и рассматривавшиеся как спорокарпии (*Hydropterangium*), могут оказаться плодами *Caytoniales*.

Положение кейтоний еще очень неясно, и самая связь листьев *Sagenopteris* с ними еще не доказана. Ближе всего родственные связи кейтоний усматриваются с *Hydropterideae*, именно с *Marsiliaceae*. Можно думать, что водяные папоротники сами по себе достигли не только стадии развития семенных растений, но даже произвели первые покрытосеменные растения, хотя может быть и не связанные филогенетически с современными *Angiospermeae*, предки которых могли образоваться независимо от кейтоний. Возможно, что кейтонии не дали после себя развитого потомства, и *Marsiliaceae* являются в таком случае даже редуцированной группой, произошедшей от последних. Возможно, что к кейтониевым могут относиться и *Proteaephyllum* слоев Потомака и никана Приморья, иногда

¹ Ophion — змея; glossa — язык.

рассматриваемые как примитивные покрытосеменные (*Proteaephyllum reniforme*). История кейтоний и марсилий требует еще разъяснения. Может быть было бы правильно группу кейтоний, как *Hydropteridospermeae*, ставить параллельно с *Pteridospermeae*.

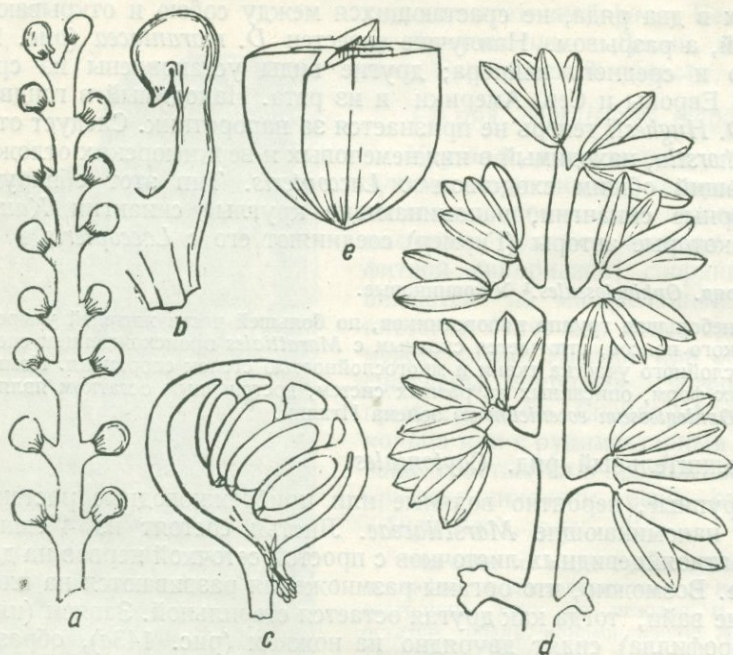


Рис. 143. Различные *Caytoniales*. Мегаспорофилл (а) и молодые завязи с анатропным микропиле (b) *Grithorhopia Nathorstii* T h o m a s. Схематический разрез более старой завязи с рядом семян (с) *Caytonia Howardii* T h o m a s — увел. около 5, *Antholithus Arberi* T h o m. мужское соцветие (группа синангиев) (d) и один микроспорангий синангий (e) — увел. 3. Юра. Англия. По Томасу.

Пример образования семян, т. е. развития зародыша без отделения мегаспоры от мегаспорангия и может быть еще на самом растении, наблюдается также и у лепидофитов (*Lepidocarpon*).

СПОРАНГИИ ПАПОРОТНИКОВ НЕУСТАНОВЛЕННОГО РОДСТВА

Кроме спорангиев и синангиев, относимых к мараттиевым папоротникам, известен еще целый ряд окаменелых или сохранившихся в виде отпечатков спорангиев на разного типа вайях, принадлежность которых к определенным семействам папоротников не может быть установлена вследствие их крайней своеобразности. Кроме форм, сохраняющих подобие кольца, сходного с обычным кольцом папоротников, как например *Sturiella*, существует ряд спорангиев, находимых или в соединении с листовой или отдельно, которые показывают вскрытие при помощи четырех или более створок, как *Zeilleria*, или другие столь же своеобразные и не укладывающиеся в рамки современной морфологии спорангиев папоротников, как *Chorionopteris*, *Corynepteris*.

Мнение авторов английской школы, выдающей в таких формах, как *Zeilleria*, *Callymatotheca*, мужские спорангии (пыльники) птеридосперм, оспаривается другими авторами, например В. Готаном, желающим видеть тут настоящие папоротники.

Такие загадочные типы со спорангиями есть еще из мезозоя, например *Stachypteris*, *Eboracia* (рис. 144).

ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ РАСТЕНИЯ, ГРУППИРУЕМЫЕ В ИСКУССТВЕННЫЕ КОМПЛЕКСЫ

Как мы видели, описанные выше ряды естественной системы папоротников включают лишь весьма небольшую часть папоротниковидных растений из числа известных из палеозоя, при этом лишь формы в вегетативном состоянии или с органами размножения, не могущими определить их истинного систематического положения. Большая часть подобных форм не поддается никакой естественной классификации и издавна группировалась, следуя Броньяру, по ряду искусственных признаков, как форма вайи, сегментов, жилкование и пр. Основы подобной классификации не гарантируют расчленения известных нам форм на естественные группы, и даже более того, несомненно, что иногда родственные близкие формы попадают в удаленные одна от другой группы. Наоборот, совершенно различные по происхождению и систематическому родству типы попадают в один цикл форм или даже в один род, или может быть и вид. Особенно остро положение чувствуется с того момента, когда Г. Потонье в 1900 г., а потом английским палеоботаникам Г. Д. Скотту и другим окончательно удалось доказать, что громадная часть палеозойских «папоротников» является на самом деле настоящими голосеменными растениями, лишь с внешней стороны имеющими сходство с папоротниками.



Рис. 144. *Eboracia lobifolia* (Phill). R. a. c. i. b. Лайас. Польша. Уменьш. в 2 раза.

На самом деле они дают семена и обнаруживают все признаки голосеменных, обладая и соответственными анатомическими чертами строения своих стволов. Этим самым системе Броньяра наносился новый удар, после чего стало необходимым признать, что в условные роды папоротников, различные *Neuropteris* и *Pecopteris*, таким образом иногда вкладывается еще более противоречивое содержание: одни формы могут принадлежать настоящим папоротникам, в то время как другие являются семенными растениями. Однако, не имея иного выхода, все же пока не приходится отказываться от применения искусственной системы, дающей возможность различать формы отпечатков и характеризовать ими те или иные горизонты, что бы ни

скрывалось под этими именами. Применяя принципы искусственной классификации, которых мы сейчас коснемся, мы различаем следующие группы¹ «папоротников»:

Archaeopterides,
Sphenopterides,
Pecopterides,
Alethopterides,
Callipterides,

Odontopterides,
Neuropterides,
Taeniopterides,
Glossopterides,
Gigantopterides.

Кроме того отдельно будут рассмотрены папоротники, которые мы знаем только по анатомическому или внешнему морфологическому строению их стволов, сохранившихся в окаменелом состоянии или в виде отпечатков.

Нужно указать, что, хотя большинство перечисленных групп и является чисто условным, часть их несет и некоторые признаки систематического родства, что с особым правом может быть применено к глоссоптеридиевым. Иногда удается отыскать то тот, то другой род или вид этих проблематических папоротников в соединении с репродуктивными органами, чаще всего с семенами типа птеридосперм, и тогда его можно было бы, исключив из этой группы, выделить в естественную группу. Но это — лишь счастливые исключения, и потому для обычных целей стратиграфии мы должны остаться при прежней системе, не вдаваясь в филогенетические отношения членов этой искусственной группы.

Сборность искусственной системы палеозойских папоротников осложняется еще тем, что среди нее мы с несомненностью узнаем некоторые саговники или беннеттиты, по характеру своих вайй неотличимые от папоротников. На первое место среди них должен быть поставлен род *Taeniopteris*, среди которого есть несомненные беннеттиты, происходящие из мезозоя. Относятся ли к ним же палеозойские, например пермские *Taeniopteris*, мы сказать не можем, и потому всю эту группу мы оставляем в данной группировке. Для того чтобы подчеркнуть ее в значительной степени саговниковый характер, мы помещаем «род» *Taeniopteris* далее и среди искусственной группировки саговников. Это обстоятельство не должно смущать читателя, которому следует помнить, что часть систематических единиц в палеонтологии имеет до поры до времени чисто условное значение, однако вполне соответствующее стратиграфическим задачам.

Рассмотрим те общие принципы, которые кладутся в основу этой классификации. Прежде всего надо отметить наличие особых листовых образований, так называемых афлебиев, встречающихся на вайях этих древних папоротниковидных, которые можно сравнить только с прилистниками некоторых современных тропических папоротников, как *Angiopteris* или *Gleichenia* и др. Афлебии, находясь при основании отдельных перьев вайи, являются уже полно развитыми, когда данный участок вайи находится еще в свернутом неразвившемся состоянии, и следовательно играют функцию защиты неокрепших органов от поранения, высыхания и пр. Такие афлебии имеют форму, существенно отличающуюся от формы обычных перьев данного растения. Другие

¹ Я именно подчеркиваю слово «группы», не считая их рядами, семействами или иными отделами системы.

афлебии, типа *Cyclopteris*, покрывают нижнюю часть рахиса *Neuropteris*; роль их пока мало понятна (рис. 158).

В отношении жилкования сегментов веерное жилкование, чисто дихотомическое, без выделения средней жилки, является древнейшим типом, встречающимся в преобладающем числе случаев в верхнем девоне, кульме и в нижнем продуктивном карбоне, например у археоптеридных форм.

Папоротники более новых систем, с вестфальского века до красного лежня, характеризуются появлением перистого типа жилкования, с выделением главной и боковых жилок. Еще позже появляется сетчатое жилкование; оно выступает лишь с верхнего отдела вестфальского яруса, например у *Lonchopteris*. Высшая форма сетчатого жилкования такая, при которой по толщине намечаются жилки нескольких порядков. У форм, обладающих нервацией этого типа, внутри ячеек, ограниченных более толстыми жилками, образуются ячейки, произведенные более тонкими. Этот тип появляется только с кейпера и рэта (*Dipteridaceae*).

Характерным признаком древних вай папоротников является частое появление промежуточных перышек или сегментов, непосредственно прикрепляющихся к стержню вайи между обычными перьями, как у *Callipteris*, *Neuropteris* и др., что в мезозое выражено слабее и является редким в настоящее время.

Сложение самой вайи также является существенным признаком для классификации. Основным типом является вильчатая или бифуркирующая вайя, которая лишь постепенно вытесняется перистой. Тип жилкования *Pteridium* состоит в том, что стержень или рахис вайи слагается симподиально, поочередно из правых и левых ветвей, дихотомически разветвленных, с той особенностью, что поочередно левая и правая ветви имеют законченное развитие и лишь ее пара дает новое деление. Такой лист (рис. 145 а) по существу совершенно асимметричен и имеет извилистый рахис (*Callipteridium pteridium*). Другие формы дают симметричное вильчатое деление. У одних покрыты перьями как ветви вилки, так и ее основание, как у *Sphenopteris Hoeninghausii*; у других ножка вилки остается голой, причем ветви сами по себе или повторно делятся, симметрически дихотомируя, как у *Pecopteris Pluckenetii* (рис. 145 б), или же покрыты в перистом порядке перистыми же перьями, как *Sphenopteridium Tschermakii*.

Крайне характерным является сложение вайи типа мариоптерис или диплоттема: из дихотомических основных ветвей поочередно одна вытягивается в виде общего рахиса, а другая повторно дихотомирует, давая перья типа обычных повторно дихотомизирующих вайй. Наиболее резко проявляется это у *Mariopteris*.

Особенно характерным признаком, притом легко наблюдаемым даже в мелких сохранившихся отпечатках, чего нельзя сказать относительно сложения вайй, является форма самих основных единиц, из которых построена вайя: перышек или сегментов (рис. 146).

Форма сегментов бывает сфеноптеридная, пекоптеридная и невроптеридная. Сфеноптеридные сегменты или перышки (*sphen* — клин), имея очертания от круглого до линейного, к основанию сужены и перетянуты; к верхушке они могут быть клиновидно расширены, хотя самый конец может быть опять сужен. Часто

сегменты бывают сильно рассечены и представляют самые изящные из ископаемых папоротников. Сегменты пекоптеридной формы бывают прямыми и параллельнокрайними, хотя встречаются и треугольной формы. Они сидят на стерженьке всем своим основанием, напоминая двусторонний гребень (*peko* — чешу); иногда сегменты низбегают своими основаниями по стержням перьев. Временами сегменты могут быть сильно вытянуты, переходя тогда в алетоптеридную разность пекоптеридной формы. Жилкование большей частью перистое, иногда бывает и сетчатым, как у *Lonchopteris*.

Сегменты невроптеридной формы языковидны, у основания перетянуты, часто бывают сердцевидными; жилки располагаются в перистом порядке, но без образования срединной жилки. Иногда боковые жилки, сливаясь друг с другом и снова расходясь, образуют сет-



Рис. 145. *a*—схема верхушки крупной вайи *Callipteridium pteridium* Sch l. sp. Карбон. Коммантри. Франция. Уменьш. По Зейе. *b* — схема строения вайи *Pecopteris Pluckenetii* Sch l o t h sp. Средний и верхний карбон. Уменьш.

чатое жилкование, как у *Linopteris*. Прикреплены они обычно только небольшим участком основания, легко таким образом отделяясь от стержня, благодаря чему чаще находятся в изолированном состоянии.

Обратимся теперь к описанию главнейших форм папоротниковидных растений, классифицируемых по искусственной системе.

Группа 1. *Archaeopterides*.¹ Археоптеридные. Растения с сегментами археоптеридного или сфеноптеридного типа, с веерным жилкованием, по большей части значительной величины. Характерны для верхнего девона и кульма, редко заходят в более высокие горизонты. Большая часть этих растений принадлежит вероятно семенным папоротникам, что подтверждается и обилием находок в кульме окаменелых стволов, имеющих свойства древесины птеридосперм. Возможно, что все же девонский *Archaeopteris*, например *A. hibernica* (рис. 147) и *Rhacopteris*, из кульма и продуктивного карбона, относятся к настоящим папоротникам, хотя действительное отношение их к той или иной группе растений неясно. Вайи *Archaeopteris* построены по чисто-перистому типу, перышки

¹ Archaïos — древний.

от ромбических до круглых, цельнокрайные или рассеченные. Плодущие перышки, совершенно метаморфизованные, находятся обычно у основания вайи и несут спорангии без кольца. *A. hibernica* находится в девоне Ирландии и Шотландии; *A. roemeriana* — на континенте Европы и на Медвежьем острове; оба эти вида имеют цельнокрайные сегменты. *A. fissilis* описан Шмальгаузенем из девона Донецкого бассейна. *Rhacopteris*, преимущественно из нижнего карбона, имеет простоперистые вайи

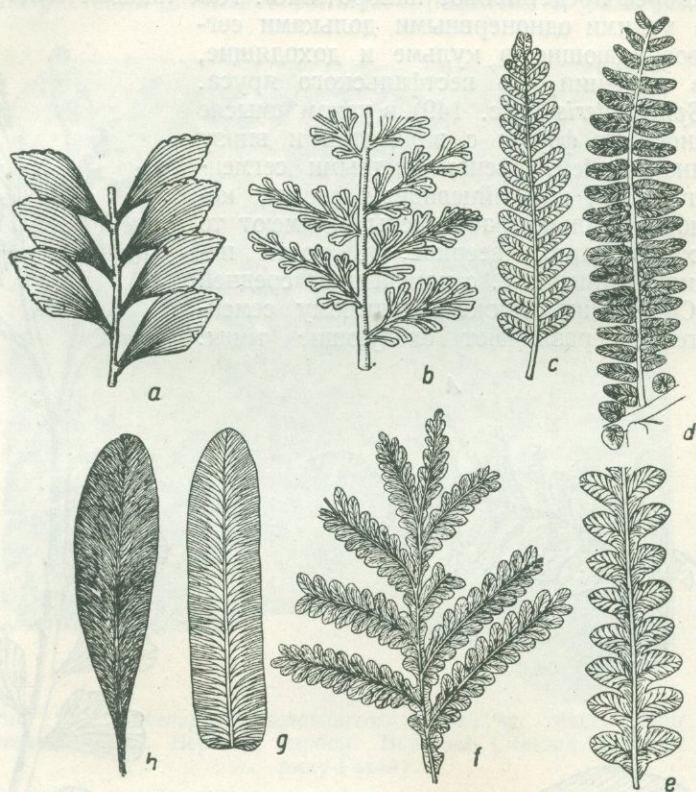


Рис. 146. Типы вайи и сегментов вайи палеозойских (частью и мезозойских) папоротников и птеридосперм. *a* — *Archaeopteris*; *b* — *Sphenopteris*; *c* — *Pecopteris*; *d* — *Neuropteris*; *e* — *Alethopteris*; *f* — *Callipteris*; *g* — *Taeniopteris*; *h* — *Glossopteris*.

с асимметричными рассеченными сегментами (рис. 148). В плодущем состоянии известен например *Rhacopteris paniculifera*, с вильчатым окончанием вайи, превращенным целиком в спороносную ее часть. Другие виды описаны были из вестфальского яруса. Можно еще отметить *Sphenopteridium* с вильчатым стержнем, облиственной основной ножкой и сфеноптеридными сегментами в верхней части вайи. Жилкование его веерное. Известны верхнедевонские и кульмские виды. Палеозойские виды рода *Adiantites* (иначе *Aneimites*), с перистой вайей, клиновидными или ромбически-яйцевидными сегментами с веерным жилкованием,

несомненно относятся к семенным растениям: из Америки известен *Aneimites fertilis* с семенами.

Группа 2. *Sphenopterides*.¹ Сфеноптеридные сегменты их большей частью маленькие, узкие, клиновидные или перетянутые при основании. Жилкование перистое, с более или менее выделяющейся средней жилкой. Они характерны для среднего и верхнего карбона и достигают мезозоя. Часть их несомненно относится к семенным растениям, но мезозойские остатки скорее представляют папоротники. Как таковые надо отметить *Rhodea* с узкими однонервными дольками сегментов, возникающие в кульме и доходящие, убывая в значении, до вестфальского яруса. К роду *Sphenopteris* (рис. 149) в узком смысле слова относятся формы с вильчатой и внизу облиственной вайей, сфеноптеридными сегментами кругловатой или яйцевидной формы, которые иногда сильно расчленены и имеют то почти археоптеридное, веерное, то почти перистое жилкование, т. е. с намеченной средней жилкой. Среди них, также по видимому семенных растений, различают следующие типы:

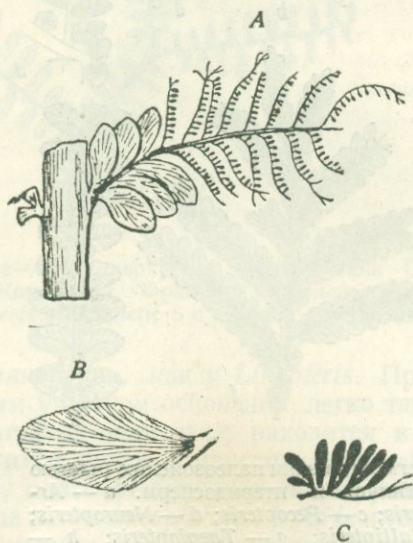


Рис. 147. *Archaeopteris hibernica* Forbes sp. A — часть вайи с пером, несущим плодущие сегменты. Уменьшено. B — стерильное перышко и C — группа спорангиев. Верхний девон. Ирландия.



Рис. 148. *Rhacopteris petiolata* Goerr. sp. Нижний карбон. Великобритания. По Кидстону. Слегка уменьшено.

S. obtusiloba с крупными пластинками, найден в вестфальском ярусе, хотя родственные формы попадают уже в кульме; весьма немногие пережи-

¹ Sphen — клин

вают до верхнего продуктивного карбона. У растений, типа *S. Hoeninghausii* (рис. 150) сегменты обычно малы, вайя часто сильно дифференцирована, но в общем меньшая, чем у предыдущих форм; вильчатое разветвление наблюдается только к верхушке вайи, а нижняя часть облиственна. Листва этого типа находится в соединении со стволами *Lyginodendron* (рис. 222) со структурой типа *Dictyoxylon*. Черешки *Rhachiopteris aspera* и семена *Lagenostoma* принадлежат именно этой форме. Эта группа растений достигает большого развития в намюрском ярусе

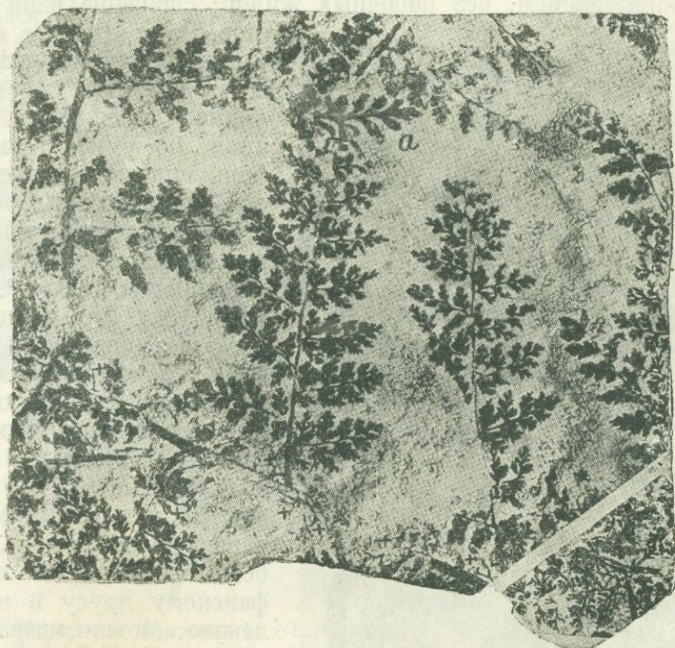


Рис. 149. *Sphenopteris schatzlarenis* Stur sp. Часть вайи птеридосперма. Верхний карбон. Верхняя Силезия. По Гюриху-Готану.

Верхней Силезии. Существуют еще виды *Sphenopteris*, которые отличаются от только что описанных присутствием длинной обнаженной основной ножки вильчатого разветвления вайи как *S. distans*, которые находятся опять-таки в связи со стволами *Lyginodendron*; они происходят из намюрского яруса. К этой же группе относится обширный род *Diplothemata*, который, кроме некоторых отличий в облиственности, допускает расчленение на три группы на основании скульптуры осевых частей. Представителем первой группы, с поперечной ребристостью оси, является *Dipl. adiantoides*, свойственная кульму и чаще — намюрскому ярусу (Малая Азия, Силезия, Великобритания); эта форма находится в связи со стволами *Heterangium*. Другой важнейшей группой этого типа является *Mariopteris* с несколько пекоптеридными, асимметричными сегментами очень характерной формы. Виды *Mariopteris* свойственны особенно среднему карбону, из них обыкновеннейшим является *M. muricata* (рис. 151) из вестфальского яруса.

По типу листы к группе *Sphenopterides* принадлежит и оригинальный *Corynepteris*, известные спорангии которого, сближенные по несколько, обладают многорядным кольцом. Характерная особенность спороношения не позволяет соединять их ни с каким из существующих в настоящее время семейств папоротников, хотя наибольшая связь по видимому может быть усмотрена с ископаемой группой *Zygopterides*. Виды *Corynepteris* свойственны главным образом продуктивному карбону. Есть и еще ряд папоротниковидных растений со сфеноптеридной листвою, присутствие спорангиев на которых позволяет выделить их из сводных родов и поместить в специальные роды, как *Zeilleria*, *Renaultia* и пр.

Группа 3. *Pecopterides*.¹ Сегменты их пекоптеридны по форме, с чисто перистым жилкованием, без побочных жилок; сложение вайи — перистое. Вайи крупные, сегменты часто сидят по отношению к стерженькам перпендикулярно, имея параллельные края, но у некоторых форм прикрепление их косое. При основании разветвлений вайи сидят афлебии, опадающие при вырастании частей, реже остающиеся, как у *P. plumosa* (рис. 152). Большинство *Pecopterides* является папоротниками, ближе стоящими к мараттиевым или к схизеевым, имея спороношения типа *Astrotheca*, *Dactylotheca*, *Scolecopteris*. Очень редко наблюдаются в намюрском ярусе, чаще в вестфальском, но особенно свойственны они стефанскому ярусу и красному лежню. Можно назвать такие наиболее обычные виды, как *P. arborescens* (рис. 153 и 154) из стефанского яруса и низов перми со спороношением *Astrotheca*; *P. Miltonii* со спороношением *Senftenbergia* и *P. plumosa* со спороношением



Рис. 150. *Sphenopteris Hoeninghausii* Brongn. Вильчатая вайя птеридосперма *Lyginodendron oldhamium*. По Потонье.

Dactylotheca. Относившийся сюда же *P. Pluckenettii* находился с семенами и явно не представляет папоротника.

Группа 4. *Alethopterides*.² Алетоптеридные. Строение вайи перистое, вильчатое только иногда у основания: сегменты пекоптеридны, вытянутой формы, сравнительно более узкие, чем у типичных *Pecopteris*, с ясной средней жилкой и перистым жилкованием, причем анастомозирование жилок иногда превращает его в сетчатое. Несомненно, что алетоптериды в большей своей части представляют семенные папоротники, так как вместе с ними, хотя и не в непосредственной связи, часто находятся

¹ Peco — чешу; pecten — гребень.

² Alethos — истинный.

семена родов *Trigonocarpus* и *Rhabdocarpus*, стволы же их представлены типом *Medullosa*, а черешки — *Myeloxylon*.

Из рода *Alethopteris*, с сегментами с перистым жилкованием, можно отметить *A. lonchitica* и *A. decurrens* (рис. 155) из вестфальского яруса; у нас — в Донецком бассейне. *A. parva* является представителем намюрского яруса; в кульме этот род не наблюдался. *Lonchopteris*, как например *L. rugosa*, являющиеся типичными представителями средних горизонтов вестфальского яруса, отличаются, при полном сходстве с *Alethopteris*, присутствием частых анастомозов жилок. *Palaeoweichselia*, монотипный род, встречающийся в верхних горизонтах вестфальского яруса Саарского бассейна, отличается умеренным развитием анастомозов и несколько большей шириной сегментов. По характеру ячеек нервации обнаруживают сходство с *Woodwardia*.



Рис. 151. *Mariopteris muricata* (Schloth.) Zeill. Средний карбон.

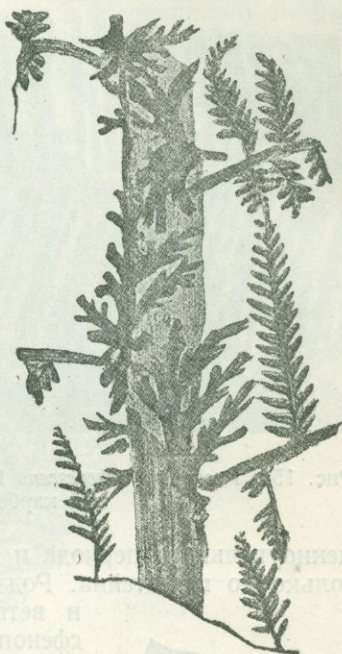


Рис. 152. *Pecopteris plumosa* Brongn. Стержень вайи с афлебиями при основании перьев. Карбон. Саарский басс., Германия.

Группа 5. *Callipterides*. Строение вайй перистое, но на верхушках они могут вильчато делиться; форма сегментов — пекоптеридная или

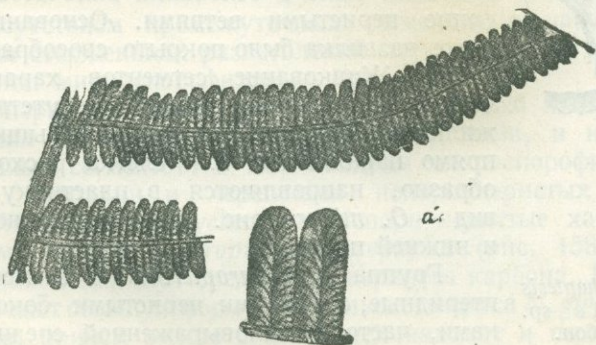


Рис. 153. *Pecopteris arborescens* Brongn. Карбон. Англия. По Кидстону. Несколько уменьшено.

сфеноптеридная. Жилкование густое, перистое, но часть жилок выходит не из средней жилки, а непосредственно поступают в пластинку из стерженька пера. Несомненно — птеридоспермы. Характеризуя конец ка-

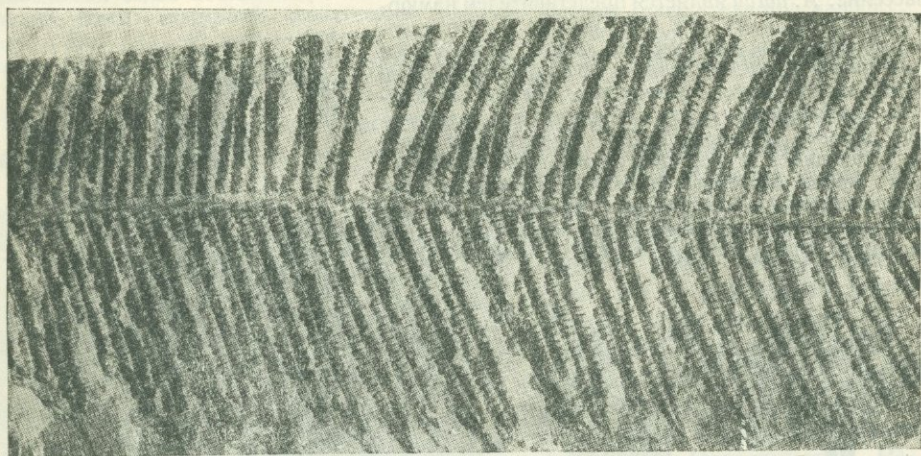


Рис. 154. *Pecopecteris arborescens* Brongn. Отдельные перышки и сегменты. Верхний карбон и красный лежень. Увел.

менноугольного периода и особенно начало пермского, группа доходит только до цехштейна. Род *Callipteris* имеет как перистые, так иногда и ветвящиеся снизу вайи, с алетоптеридными и сфеноптеридными перышками. Руководящим видом красного лежня является *C. conferta* (рис. 156); у нас в кузнецкой флоре — *C. Zeilleri*. Род *Callipteridium* (рис. 145 а) характеризуется очередно бифуркирующими вайями с перисто расположенными на них перьями. Свойствен верхнему карбону и нижней перми.



Рис. 155. *Alethopteris decurrens* Artis sp. Средний карбон.

Группа 6. *Odontopterides*.¹ Растения с пекоптеридными и невроптеридными сегментами. Строение вайи было в основании вильчатое, с односторонне перистыми ветвями. Основание стержня ниже развилка было покрыто своеобразными афлебиями. Жилкование сегментов характерно тем, что средняя жилка вполне отсутствует, и все жилки возникают в стерженьке перышка и оттуда, прямо параллельно или слегка расходясь веерообразно, направляются в пластинку. Типичный вид — *O. minor* (рис. 157) из верхнего карбона и нижней перми.

Группа 7. *Neuropterides*.² Сегменты невроптеридные, с густыми перистыми боковыми жилками, часто с маловыраженной средней жилкой,

¹ Odos — зуб.

² Neuros — жилка.

т. е. иногда почти с веерным жилкованием. Типичным является род *Neuropteris* (рис. 158 и 159). Такие же растения с анастомозами между жилками, т. е. с сетчатым жилкованием, дают род *Linopteris*. Однако, как показали исследования, естественные роды не ложатся в пределах этих условных обозначений. Повидимому виды, разбиваемые в более естественные группы по сложению вайи, ложатся в пределах того и другого родов. Группа парноперистых *Neuropteris* и *Linopteris* характери-



Рис. 156. *Callipteris conferta* Sternb. Руководящий вид красного лежня. Пермь.

зуется присутствием промежуточных сегментов и парных конечных сегментов на стерженьках разветлений вайи. Для них известно также спороношение: микроспорофиллы — *Potonia*.

Непарноперистые невротериды имеют конечный листочек, круглые афлебии типа *Cyclopteris* на основной части вайи, и не показывают промежуточных сегментов. У них найдены микроспорофиллы и семена с плюской. Стволами и черешками непарноперистых невротерид являются *Medullosa* и *Myeloxylon*. Непарноперистые характеризуются обычнейшими видами *Neuropteris heterophylla* (рис. 158) и *Linopteris Münsteri*, типичными для среднего и верхнего карбона. Парноперистые типы включают обычную форму вестфальского яруса *N. gigantea* (рис. 159) и *L. obliqua*, причем вместе с последней находят и пыльники, вполне схожие с таковыми парноперистых *Neuropterides*, что еще раз подтверждает их близкие родственные отношения. Как род *Cyclopteris* ранее



Рис. 157. *Odontopteris minor* Brongn. Вайя с афлебиями на основной части стержня. Верхний карбон. Франция. По Зейе. Уменьш. 3.

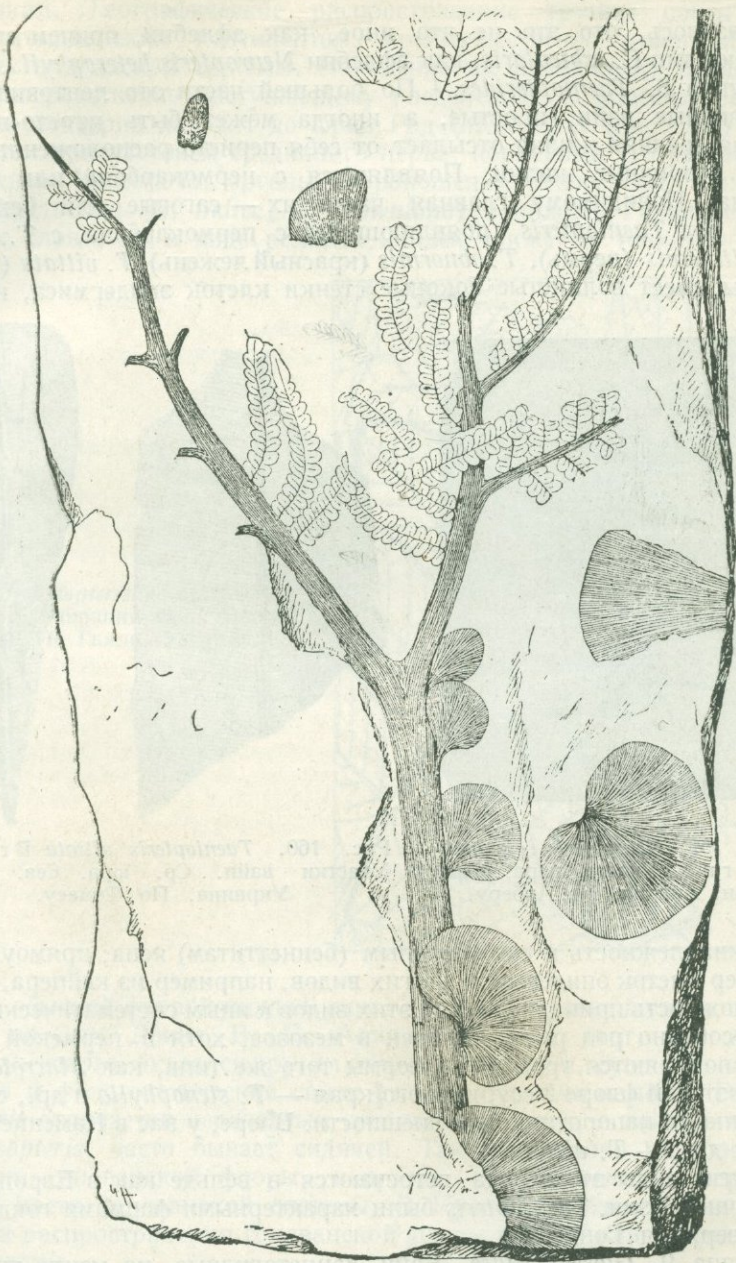


Рис. 158. *Neuropteris heterophylla* Brongn. Вайя с афлебиями («*Cyclopteris*») на основной части стержня. Карбон. Рурский басс. Германия. Уменьш.

обозначались участки ваий с круглыми сегментами с веерным жилкованием.

Оказалось, что это не что иное, как афлебии, причем среди них отличают тип *C. orbicularis*, как афлебии *Neuropteris heterophylla*.

Группа 8. *Taeniopterides*.¹ По большей части это лентовидные или языковидные ваии, простые, а иногда может быть просто-перистые. Толстая средняя жилка отсылает от себя перисто расположенные ветвящиеся вторичные жилки. Появляются с пермокарбона или верхнего карбона. Повидимому главная часть их — саговые или беннеттиты. Важен род *Taeniopteris*, появляющийся с пермокарбона, с *T. jejunata*, *T. multinervis* (пермь), *T. abnormis* (красный лежень). *T. vittata* (рис. 160) из юры имеет волнистые боковые стенки клеток эпидермиса, и потому

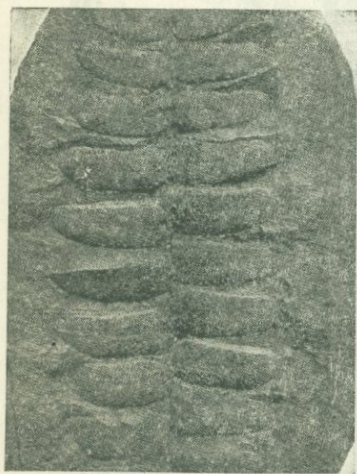


Рис. 159. *Neuropteris gigantea* Sternb. Участок пера. Карбон. Англия. По Арберу.

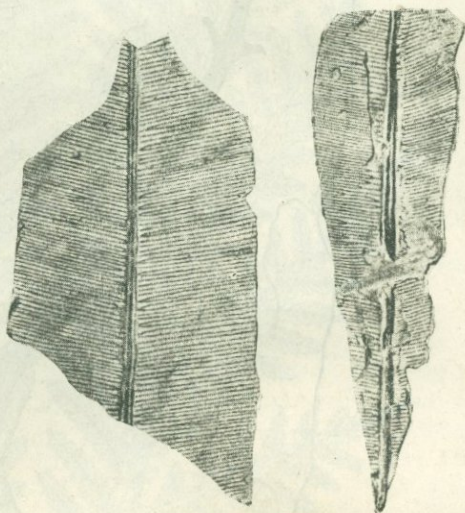


Рис. 160. *Taeniopteris vittata* Brongn. Участки ваий. Ср. юра. Сев. Донец. Украина. По Томасу.

его принадлежность к сагообразным (беннеттитам) ясна; прямоугольный характер клеток эпидермиса других видов, например из кейпера, говорит за возможность принадлежности этих видов к иным систематическим группам. Особенно род распространен в мезозое, хотя в пермской флоре Китая появляются громадные формы того же типа, как *Macrotaeniopteris*, в рэтской флоре Усурийского края — *T. stenophylla* и др., с узкими пластинками папоротниковой внешности. В юре, у нас в Каменке, Туркестане и др., — *T. vittata*.

Другие виды этого рода встречаются в вельде как в Европе, так и в восточной Азии. *Taeniopteris* были характерными формами гондванской юры (верхняя Гондвана).

Группа 9. *Glossopterides*. Ваии ланцетовидные, на конце тупые, со срединной жилкой или без нее, достигают значительной величины, возможно прикреплялись к ползучему корневищу. Жилкование простое сетчатое. Систематическое положение их мало выяснено, хотя имеются

¹ *Tainia* или *taenia* — лента.

основания считать эти растения принадлежащими к семенным папоротникам. Географическое распространение группы почти ограничено гондванским континентом, преимущественно нижними горизонтами гондванской системы. Появление их повидимому предшествовало непосредственно наступающему оледенению. В качестве реликтов роды глоссоптерид доходят до юры. Род *Glossopteris* (рис. 162) характеризуется присутствием срединного нерва, корневища его описывались под именем *Vertebraria*, органы спороношения неизвестны. Находится преимущественно (*G. indica*, *G. browniana*) в нижней Гондване, в дамудских слоях, но в виде реликта найден также в тонкинском рэте



Рис. 16. *Gigantopteris. nicotianaefolia* Shenk Реставрация вайи. Пермь. Китай. По Галле. Уменьш.

вместе с обычной флорой нижней юры. Указанный ранее в слоях с *Theromorpha* на Сев. Двине В. П. Амалицким, род этот, по мнению М. Д. Залесского, оказался другим, именно *Pursongia*, сущность отличий которого и филогенетические связи с глоссоптериями неясны. Род *Gangamopteris* отличается неразвитым срединным нервом, и вайя, в отличие от *Glossopteris*, часто бывает сидячей. Так же широко распространен в области гондванской флоры, например *G. cyclopteroides* пермокарбоневой части гондванской системы. В Кузнецком бассейне и других областях распространения гондванской флоры в СССР найден род *Neurogangamopteris*.

Своеобразный *Belemnopteris* со стреловидными вайями свойствен только триасовым слоям индийской гондваны.

Группа 10. *Gigantopterides*. Вайи с крупными округло-эллиптическими лопастями с перисто-сложносетчатым жилкованием. Единственный род *Gigantopteris* (рис. 161) с главным видом *G. nicotianaefolia* распространен

в нижне- и среднепермских отложениях Китая, Кореи. В последнее время был обнаружен в Усурийском крае и Кузнецком бассейне.



Рис. 162. *Glossopteris browniana* Brongn. Пермск. сист.
Индия. По, Арберу.

Другие виды известны из пермских слоев Америки. Возможно род переходит и в триас (слои Кобосан Кореи).

Спорангии неизвестны; предполагавшаяся ранее связь их с *Dipterideae* теперь возбуждает сомнение.

СТВОЛЫ ПАПОРОТНИКОВИДНЫХ РАСТЕНИЙ, ИЗВЕСТНЫЕ В ВИДЕ ОКАМЕНЕЛОСТЕЙ И ОТПЕЧАТКОВ

В то время как часть папоротниковых стволов, известных нам в ископаемом состоянии, может быть с большей или меньшей вероятностью отнесена к тому или иному семейству, относительно других мы сделать этого не можем. Первые упомянуты были при соответственных семействах осмундовых и цитеевых, последние рассмотрим теперь.

Это будут так называемые *Rhizopteris*, большей частью корневища из рэты, юры и мела, пермские кнорриптерисы и особенно пермокарбонные псаронии, которые однако могли бы трактоваться в группе мараттиевых, как часто связанные с листвою *Pecopteris*. Но так

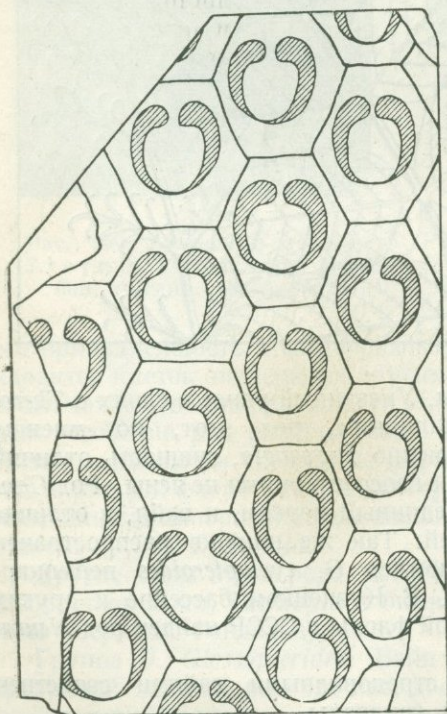


Рис. 163. *Caulopteris Saportae* Zeill.
Верхний карбон. Веттин. По Гюриху-
Готану. Слегка уменьш.

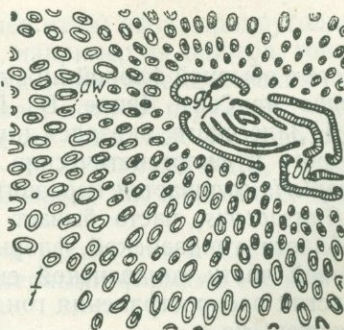


Рис. 164. *Psaronius Gutbieri*
Sorda. Поперечный разрез
части ствола папоротника.
Нижняя пермь. Хемниц,
Саксония.

как нет уверенности, что это бывает так всегда, то и эта группа будет рассмотрена здесь отдельно, тем более, что некоторые из них связаны и с *Pecopteris* типа *P. Pluckenetii*, свойственного скорее птеридоспермам. Стволы, известные только в виде отпечатков, носят имена *Caulopteris*, *Ptychopteris* и *Megaphyton*, соответствуя *Psaronius* окаменелых остатков. Первые (рис. 163) представляют отпечатки стволов со спирально расположенными на их поверхности листовыми рубцами, открывающими поперечный разрез листового следа в виде открытого кверху овала с загнутыми внутрь концами. Иногда овал замкнут, т. е. след образует трубку, и участок, представляющий у других загнутые концы, здесь вовсе отчленяется и расположен внутри следа как особый дополнительный след в виде буквы W или волнистой черты. Стволы, лишённые внешней коры, дают отпечатки этих листовых следов заключёнными еще в один контур, открытый снизу — склеренхимное влагалище — и носят название *Ptychopteris*; эта форма находилась на одних стволах с *Caulopteris*. *Megaphyton* называются отпечатки стволов с листовыми следами, двурядно расположенными в вертикальных рядах, один против другого, причем сами следы напоминают *Caulopteris*. Известные из более древних, именно кульмских отложений, *Megaphyton* вероятно являются скорее отпечатками *Protospitys* — стволов, имеющих вторичную древесину и принадлежащих скорее птеридоспермам.

Psaronius представляют части окремнелых стволов, одетых толстым плащом из воздушных корней, как у современных *Dicksonia*. Псаронии находят почти исключительно в красном лежне и реже в верхнем карбоне, особенно часто в Саксонии, Чехии и Франции (Отэн).

Ствол на разрезе (рис. 164) является выполненным концентрически расположенными лентовидными проводящими пучками, включенными в основную паренхиму, анастомозирующими между собой и указывающими на спиральное, мутовчатое или двурядное листорасположение. Кнаружи между проводящими пучками все в большем числе появляются склеренхимные пучки, а затем следует толстая оболочка из сросшихся при помощи основной паренхимы придаточных корней, показывающих в центре проводящий пучок, затем паренхиму и снаружи склеренхимное влагалище.

Как своеобразные и редкие типы сохранения папоротниковых древесин можно привести *Tietaea* из пермокарбона Бразилии, *Tempskya* из пермокарбона и мела и *Knorripteris* из пермских отложений Франции и Германии (всего два образца). Под именем *Rhizopteris* разумеют ветвящиеся и несущие листовые рубцы с подковообразным листовым следом корневища, которые А. Натгорстом были описаны в связи с такими типами растений, как *Clathropteris*, *Dictyophyllum*, *Thaumatopteris*, из мезозоя, в то время как из палеозоя такие находки крайне редки. Вообще мало говорящие образования, определение которых связано с большими трудностями.

ГРУППА КЛАССОВ *ARTICULATAE* или *ARTHROPHYTA*.¹ ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ.

Существенным отличием всех входящих в эту группу классов, как-то: *Calamophytales*, *Sphenophyllales*, *Cheirostrobales*, *Pseudoborniales*, *Equisetales* и *Calamariales*, является закономерное расчленение их

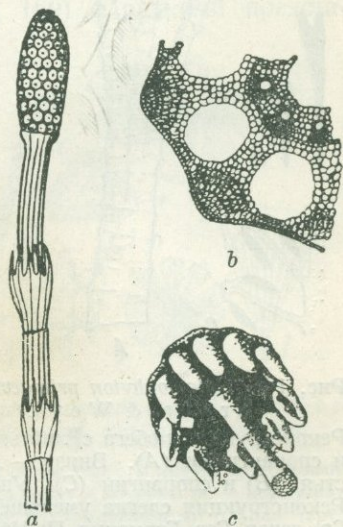


Рис. 165. *Equisetum* sp. Верхушка стебля со спорофильным колоском (а), поперечный разрез стебля (б) и вид с обратной стороны на спорангиофор (с).

¹ *Articulatus* — членистый; *arthron* — член, сустав.

побегов на последовательные междуузлия и мутовчатый характер листовых образований, развитых на узлах, в очередном или последовательном порядке членов один над другим. Характерным признаком, общим для всех, является сосредоточение репродуктивных органов — спорофиллов — в особые образования, обычно составляющие род шишки на конце стебля или ветвей, хотя у примитивных типов эта черта еще не выражена. Листья бывают обычно цельные, иногда почти совершенно редуцированные и лишь изредка у архаических типов раздельные, но во всех случаях

они определенно являются по своим размерам органами, подчиненными по отношению к стеблю, в противоположность папоротникам, где масса листы явно доминирует над побегом. Это обстоятельство дало повод Линне противопоставлять папоротники, как *Macrophylla*, хвощам и плаунам вместе, как *Microphylla*.

Почти все члены группы классов *Arthrophyta* являются вымершими. Частью развитие их произошло еще в начале девона; эпоха их процветания совпадает с каменноугольным периодом, а до настоящего времени дожило всего несколько видов единственного рода *Equisetum* (рис. 165) или хвоща.

4-й класс. *Calamophytales*. Каламофитовые.

При общем членистом строении имеют еще дихотомическое ветвление стволов и ветвей, однажды или более вильчатораздельные листья и ветвистые спорофиллы. К этому классу могут относиться редчайшие роды среднего девона: *Calamophyton* и *Huenia*. *Calamophyton primaevum* (рис. 166), из Эльберфельда на Рейне (средний девон), имеет двураздельные мелкие листья и спорофиллы с двумя спорангиями, рыхло расположенные на концах ветвей. *Huenia*, обнаруженная там же и в Норвегии, откуда она впервые и была описана А. Г. Натгорстом, имеет более ветвистые спорофиллы с несколькими спорангиями и листья из повторно делящихся дихотомически линейных долей. Положение



Рис. 166. *Calamophyton primaevum*
Kräus. & Weyl.

Реконструкция побега с листьями и спорангиями (А). Внизу — листья (В) и спорангии (С). Увел. Реконструкция слегка уменьшена. Ср. девон. Сев. Германия. По Крейзелю и Вейланду.

этих архаических типов в системе еще мало выяснено, возможно, что *Huenia* является прототипом сферофиллов. К еще более примитивному типу артикулят относится нижнедевонский *Climaciophyton trifoliatum* Stei n m., несущий на тонкой оси розетки, в которых слабо намечено

по три широких и коротких сросшихся листочка (рис. 167). Найдены лишь в низах нижнего девона Ванбаха, в Германии.

5-й класс. *Pseudoborniales*.¹

Псевдоборниевые

Несмотря на то, что из этого класса известен всего один род с одним видом *Pseudobornia ursina* (рис. 168) и только из верхнего девона Медвежьего острова, его приходится выделять в особый класс вследствие своеобразного строения. Стебли не ребристы, как у других хвощей, а гладки; тонкие побеги несут в мутовках по четыре листа, дланевидно разделенных, с долями, расщепленными на узкие лопасти. Шишки достигали значительной ширины и как будто имели разные споры (гетероспория).

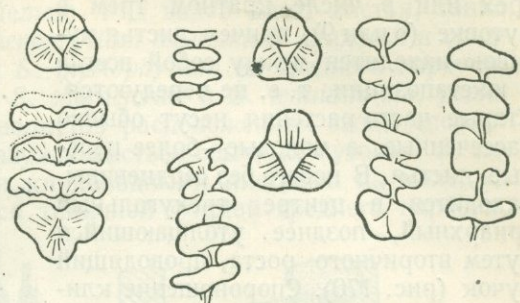


Рис. 167. Части побегов и мутовки листьев *Climacophyton Ste in m*. По Крейзелю. Нижний девон. Германия 5 : 2.

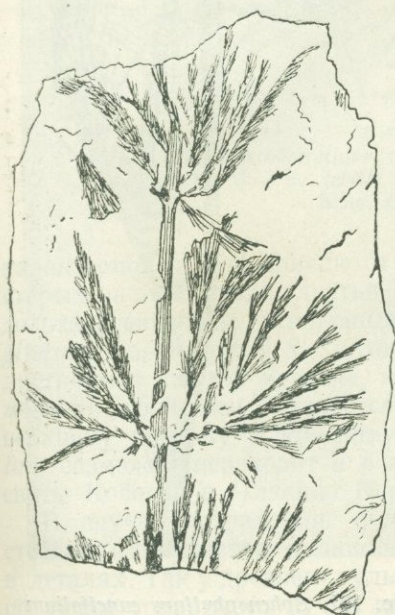


Рис. 168. *Pseudobornia ursina* Nath. Облиственный побег. Верхний девон. Медвежий остров. По Натгорсту.

6-й класс. *Sphenophyllales*.²

Клинолистниковые

Преимущественно палеозойские растения (рис. 169) с редкими предста-

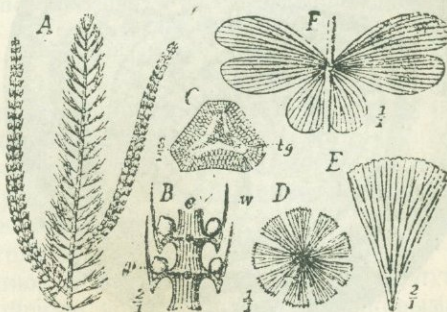


Рис. 169. *Sphenophyllum angustifolium* Ge r m a r. Верхний карбон. Германия.

A — листоносная ветвь с двумя колосьями; B — часть колоса, e — ось, w — верхушка спорофиллов; C — поперечный разрез через узел *S. stephanense* Re n. Верхний карбон. С.-Этьенн. Франция. Листовые следы отходят от треугольного стержня первичной древесины; D — *S. cuneifolium* Stern b. Мувовка листьев сверху; E — жилкование листа *S. Schlotheimii* Brong n.; F — *S. (Trizygia) speciosum* Ro yle. Пермь. Индия.

¹ Pseudos — ложный.

² Sphen — клин.

вителями в более новых отложениях в области распространения гондванской флоры, характеризующиеся присутствием клиновидных листьев на узлах членистого стебля, в числе трех или в числе кратном трем в мутовке (6 или 9), причем листья мутовок находятся между собой всегда в юкстапозиции, т. е. не чередуются. Старые части растения несут обычно рассеченные, а молодые—более цельные листья. В побеге без сердцевины, находится в центре трехугольный триархный, позднее утолщающийся путем вторичного роста, проводящий пучок (рис. 170). Спороношение клинолистников представляет шишку, похожую на шишки каламитов, но отличается тем, что спорангии их сидят на особых ножках, а сами спорофиллы последовательных мутовок противопоставлены, а не чередуются.

Вегетативные части растений дают представление о большом однообра-

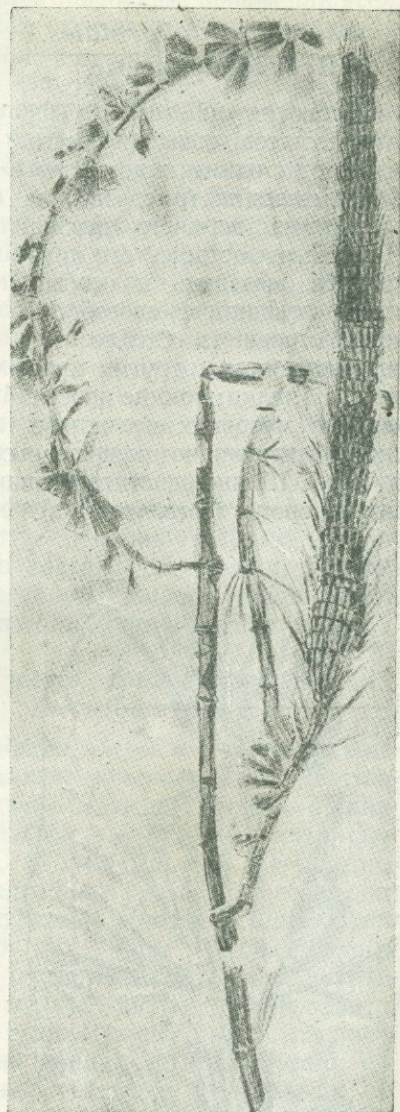


Рис. 171. *Sphenophyllum cuneifolium* Sternb. Верхняя часть побега с клиновидными листьями. Верхний карбон. Нижняя Силезия. По Штуру. Слегка уменьш.



Рис. 170. *Sphenophyllum plurifolium* Will. Нижние Coal measures, Англия. По Вильямсону и Скотту. Увел. около 14. Внутри — первичная древесина с тремя группами протоксилемы на вершинах вокруг треугольника; — вторичная древесина и кольцо камбия, к которому прилегает вторичная флоэма, за которой следует перидерм.

зии представителей класса, но исследование спороношений показывает, что это лишь поверхностное впечатление, обязанное простоте и несложности организации стеблей и листовых образований этих растений.

Остатки клинолистов мы знаем из верхнего девона, кульма и до перми, причем они встречаются в форме отпечатков листьев и побега, а также в окаменелом виде. Многие части до сих пор не соединены одна с другою и рассматриваются отдельно. Ряд видов имеет листья, тонко рассеченные на дольки, как *Sphenophyllum tenerrimum* (нижний и средний карбон), *S. trichomatosum* и *S. myriophyllum* из среднего карбона, от которых надо отличать виды *S. charaeforme* и *S. tenuissimum*, резко обособляющиеся от других клинолистов расположением своих спорангиев не в шишках, а просто в пазухах листьев обычных мутовок. *S. cuneifolium* (рис. 171) с цельными клиновидными листьями на молодых и тонких частях побега является типичной формой среднего карбона,

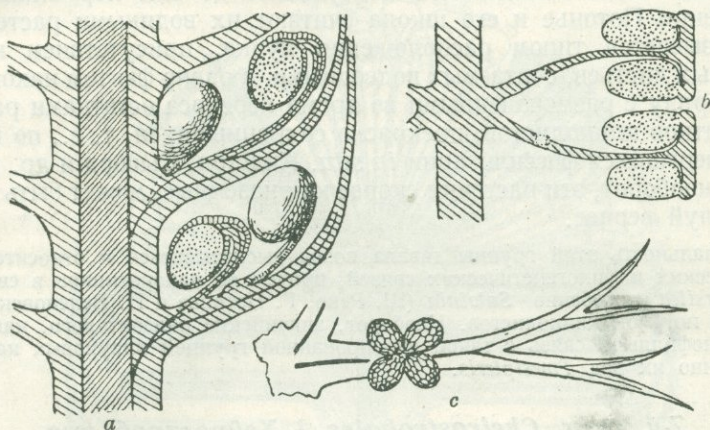


Рис. 172. *Sphenophyllum*, типы спороношения: *a* — *S. cuneifolium* Stern b.; *b* — *S. fertile* Scott; *c* — *S. majus* Brongn. По Зейе, Скотту и Кидстону.

характерной и для Донецкого бассейна. Впрочем и у нее, но лишь на старых частях стебля, листья бывают всех степеней рассечения, вплоть до разделенных на нитевидные дольки, как у *S. cuneifolium* v. *saxifragiforme*. Характерный *S. speciosum* (рис. 169 F) с тремя двухлопастными листьями в каждой мутовке, красиво расположенными в виде листовой мозаики, свойствен нижним слоям гондванской системы, а *S. Thonii* — верхнему карбону и красному лежню. В восточной Азии *Sphenophyllum* возможно переходит и в мезозойскую эру, если считать таковыми свиты Кобосан и Чикандо Кореи, что мало вероятно.

В случае сохранения строения древесины относительно тонких стеблей клинолистов в окаменелом состоянии наблюдаются различия в деталях. Так у древнего кульмского *S. insigne* из Англии мы наблюдаем по углам триархного пучка каналы и утолщения трахеид; кроме того у него наблюдаются правильные сердцевинные лучи. У других клинолистов имеются лишь трахеиды с окаймленными порами; отсутствуют и сердцевинные лучи.

По плодоношению, кроме упомянутых типов, несущих спорангии в пазухах обыкновенных листьев, назовем следующие: *Sphenophyllum cuneifolium*, *S. fertile*, *S. majus*.

Первый тип имеет на спорофиллах, обычно противопоставленных,

спорангии, в числе трех, сидящие на длинном спорангиофоре, имеющем особый проводящий пучок (рис. 172 а).

У *S. fertile* (рис. 172 б) плодущи как верхняя, так и нижняя половина спорофилла, вернее, стерильная часть вовсе исчезает, и мы видим обе части дихотомически разветвленными и несущими на щиткообразно расширенных окончаниях долей спорофилла удлинненные спорангии. Верхняя и нижняя доли были многократно пальчато разветвлены.

У *S. majus* (рис. 172 с) на вильчато ветвящихся спорофиллах, без деления их на брюшную и спинную доли, ниже первого развилка наблюдаются 4 спорангия, сидящие в виде звезды, без ножек. У сфенофиллов наблюдалась гетероспория.

Условия жизни клинолистов возбуждают до сих пор оживленные споры. Генри Потонье и его школа считают их водяными растениями, что доказывается типом расположения пучка, присутствием нижних рассеченных листьев, считаемых подводными, а равно фактом нахождения иногда наряду с размочаленными во время переноса остатками растений суши остатков клинолистов, прекрасно сохранившихся, т. е., по их мнению, подвергшихся фоссиллизации *in situ*. Кидстон, Сьюорд и др. рассматривают, наоборот, эти растения скорее как наземные, может быть лианы, что пожалуй вернее.

Оригинальность этой группы давала повод высказываться и относительно ее систематических и филогенетических связей, причем из папоротников в связь ставились *Marsilea* и особенно *Salvinia* (Ш. Рено, Г. Потонье и И. Веленовский), как возможный потомок клинолистов. Наоборот, английские палеонтологи, как Скотт, ставят сфенофиллы в связь с такой изолированной группой плауновых как *Psilotum*, особенно их род *Tmesipteris*.

7-й класс. *Cheirostrobales*.¹ Хейростробовые

К этому классу относится всего один род с одним видом — *Cheirostrobus pettycurensis* из шотландского кульма, представляющий окаменелую шишку чрезвычайно сложного строения без вегетативных частей (рис. 173).

Чешуи или споролистнки шишки разделены на две половины — верхнюю спорносую и нижнюю стерильную, от которой вверх отходят кроющие «прицветники». Кроме этого деления на два яруса каждый споролистник, как верхняя, так и нижняя половины его, разделен дланевидно на три доли, причем верхние доли, представляющие щиток на ножке, несут горизонтально расположенные два колбасковидных спорангия со спорами одного рода.

Родственные отношения хейростробоных не выяснены.

8-й класс. *Equisetales*.² Хвощевые

Побег имеет скоро разрушающуюся сердцевину, оставляющую после себя дупло или полость, членист и несет на узлах, в мутовках или розетках листья, свободные, срощенные в большей или меньшей степени или совершенно редуцированные. Мутовки то чередующиеся, то, реже, в юкстапозиции (налагающиеся). Спорофиллы собраны в шишки, состоящие или только из плодущих органов или из них вперемежку со стерильными. Ископаемые хвощевые бывают изоспоровыми и гетероспоровыми (рис. 165).

¹ Cheir — рука.

² Equus — лошадь; seta — щетина.

Класс, богатый вымершими родами, относящимися вероятно к разным семействам, был особенно распространен в конце палеозоя и в мезозое. В третичном периоде, как и теперь, сохранился лишь род *Equisetum*, обладающий несложным строением, с совершенно почти редуцированными листьями. К сем. *Equisetaceae* отнесен род *Equisetites*, повидимому, особенно в позднейших типах, не отличимый от нашего хвоща. Побеги без вторичного утолщения, шишки изоспоровые; но мезозойские *Equisetites* могли иметь вторичную древесину. Они также как будто отличаются отсутствием развития элатер, эластичных пружинков, способствующих рассеиванию спор, а также наличием тетрадного сложения спор, следов

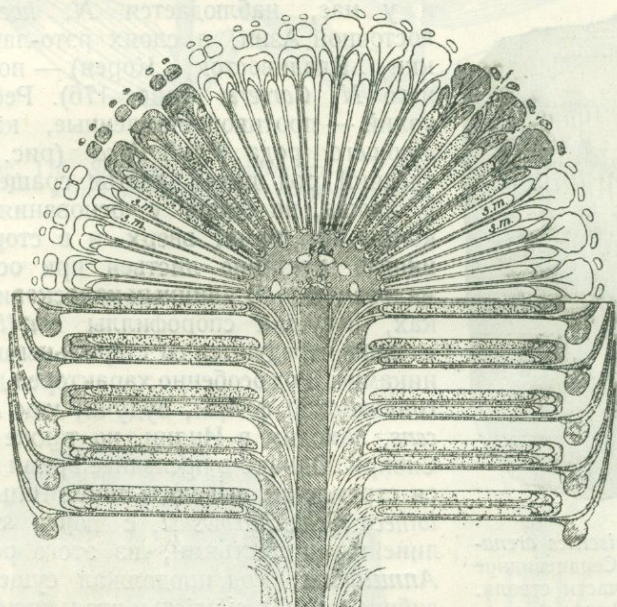


Рис. 173. *Cheirostrobos pettycurensis* Scott. Продольный и поперечный схематические разрезы спороносной шишки. Кульм. Шотландия. В основном по Скотту.

которого на спорах наших хвощей уже нет. Род *Equisetites*, хотя и редко, появляется уже с нижнего продуктивного карбона, становится чаще в пермокарбоне. В триасе, но ранее рэта, распространен крупный хвощ *E. arenaceus* (рис. 174) до 10 м вышины и 25 см в диаметре, более мелкий — *E. columnaris*, жил с кейпера до юры. *E. ferganensis* известен из юры, представляя обычную форму наших юрских бассейнов в Азии. В вельде появляются формы помельче. У некоторых хвощей наблюдаются типичные корневые клубеньки, как например у *E. burefensis* на Дальнем Востоке. К другим семействам нужно отнести некоторые формы, резко отличающиеся от рода *Equisetum*.

Особняком стоит род *Schizoneura*, отличающийся листьями, первоначально срастающимися в широкое общее влагалище, затем разрываю-

щесся на две половинки, каждая со многими жилками и зубчиками на конце, причем каждая из лопастей может расщепиться и повторно, но никогда это деление не наступает правильно. Спороношение схизоневры мало известно. *S. gondwanensis* (рис. 175) встречается в пермо-триасовых отложениях (слои Дамуда и Панчет) Гондваны и появляется у нас в Фергане в Камыш-Баши, как *S. ferganensis*, и перми Уссурийского края, как *Schizoneira striata*. *S. paradoxa* известна из пестрого песчаника и кейпера Европы. Ближе к схизоневрам стоит род *Neocalamites* (рис. 176). Листья у него всегда несросшиеся один с другим и представляют узкие линейные образования. В нижнем кейпере в Европе известен

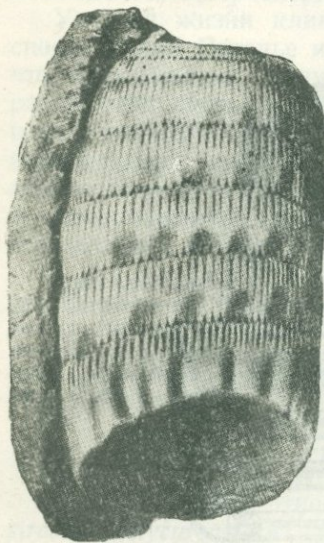


Рис. 174. *Equisetites arenaeus* Jaeger. Сердцевидное ядро верхней части ствола. Кейпер. Вюртемберг. Уменьш. на $\frac{1}{3}$.

N. Merianii; в рэто-лайасе, в том числе и у нас, наблюдается *N. hoerensis*, а в восточной Азии, в слоях рэто-лайаса (Тонкин, Владивосток, Корея) — похожий на него *N. Carrerei* (рис. 176). Ребра междоузлий — противопоставленные, как у следующего рода *Phyllothea* (рис. 177). Последний род имеет листья срощенные, как у хвоща, но лишь у основания. Длинные концы их торчат вверх и в стороны, хотя иногда сростание листьев при основании и малозаметно. В длинных колосковидных шишках, несущих спорофиллы *Phyllothea*, последние чередуются со стерильными «прицветниками». Род особенно характерен для области гондванской флоры, будучи, как *P. deliquescens*, находим в Индии, но также и в перми Сибири. Однако в последнее время наблюдается стремление выделить такие типы, как *Phyllothea Schtschurowskii*, с почти свободными линейными листьями, из этого рода в род *Annularites*. Род продолжал существовать в сибирской (*P. sibirica*) и итальянской (*P. equisetiformis*) юре, но не далее вельда, где он найден еще в Южной Африке.

9-й класс. *Calamariales*.¹ Каламиты

По внешнему виду напоминающие наши хвощи, эти древовидные растения (рис. 178) прежде всего отличаются крупными размерами и обладают вторичным ростом в толщину. Листья их невелики, сидячие, но вполне свободны у основания. Спороношения довольно разнообразны по типу строения спорофильных колосков и резко отличаются от таковых у обыкновенных хвощей.

У сем. *Calamariaceae* ребра междоузлий чередуются в последовательных частях. Споры двоякого рода помещаются в спорангиях спорофиллов, чередующихся в шишке со стерильными листьями, служащими им прикрытием.

Каламиты представляют одну из наиболее развитых групп растений палеозоя. Известны стволы или, чаще, их древесный цилиндр в ока-

¹ *Calamus* — тростник.

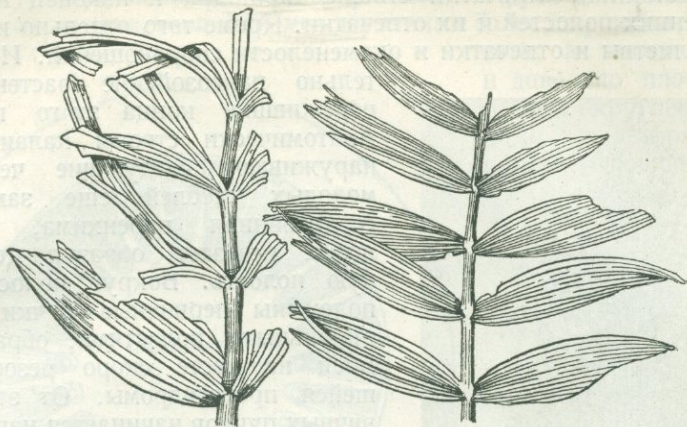


Рис. 175. *Schizoneura gondwanensis* Feist. Пермь (гондванская). Индия. По Фейстмантелю. Уменьш.



Рис. 176. *Neocalamites Carrerei* Zeill. Монгугайский ярус (рэт). Окр. Владивостока. По Криштофовичу.

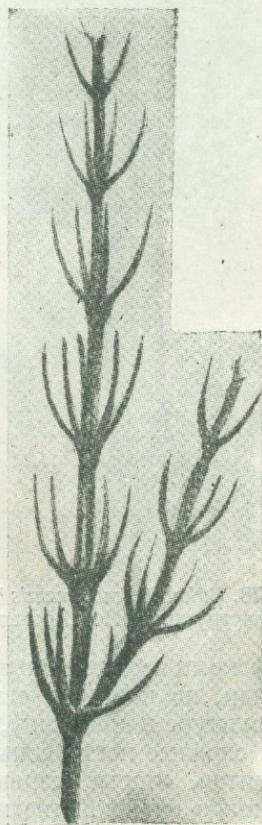


Рис. 177. *Phyllothesca brogniartiana* Zigno. Лайас. Южные Альпы. По Циньо. Увел. 2.

менелом состоянии, отпечатки ствола, цилиндра и наконец выполнения внутренних полостей и их отпечатки. Кроме того отдельно известны отпечатки листы и отпечатки и окаменелости спороношений. Исключительно палеозойские растения, не пережившие конца этого периода.

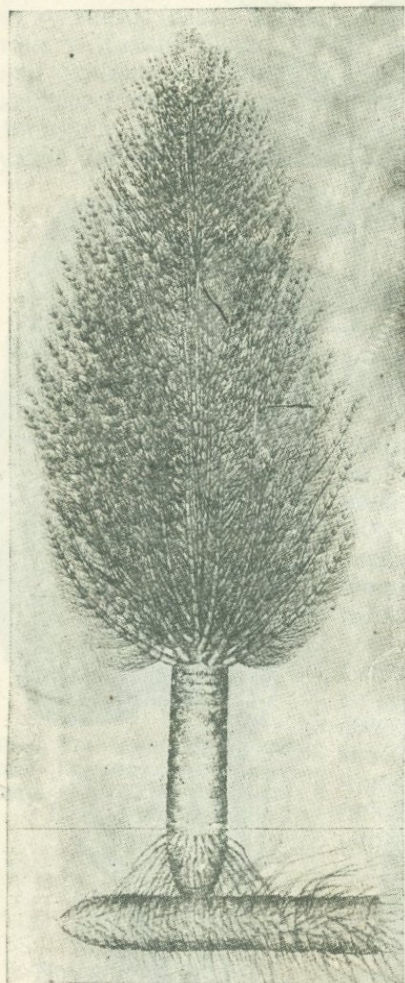


Рис. 178. *Calamites multiramis* Weiss.
Реконструкция. По Циммерману.

Анатомически стволы калаитов обнаруживают следующие черты. У молодых стеблей еще замечается сердцевинная паренхима, которая позже исчезает, образуя центральную полость. Вокруг полости расположены первичные пучки с каринальными полостями, образующимися на месте скоро резорбирующей протогидромы. От этих первичных пучков начинается нарастание вторичной древесины из лестничных трахеид или также трахеид с окаймленными порами, в результате чего получаются как бы древесинные клинья, обращенные острым краем внутрь и до известной степени разделенные сердцевинными лучами от паренхимной ткани, вдающейся между килями (рис. 179, 180). Ребра, часто наблюдаемые на отпечатках каламитов, являются отпечатками именно этих килей, а не поверхности самого ствола, редко дающей отпечатки, которые для некоторых форм вовсе неизвестны, а у некоторых не являются ребристыми, а бывают гладкими. На отпечатках и окаменелых стволах заметны еще инфранодальные каналы, заметные в виде тонкого тяжа, косо проходящего изнутри ствола кнаружи ниже узла и выраженного на отпечатках (ядрах) в виде точечных выпуклостей. По анатомическому строению каламиты позволяют выделить среди себя следующие типы, как главные: *Calami-*

tes с узкими сердцевинными лучами, пронизывающими весь древесинный цилиндр, но кнаружи становящимися малозаметными и переходящими по структуре в древесину, и *Calamodendron*, у которых лучи более широкие и сложнее построенные. Первые обнимают большинство карбоновых каламитов, вторые характеризуют пермские формы.

Однако большинство находок каламитов приходится отмечать лишь по отпечаткам поверхности или внутреннего цилиндра. Так каламиты секции *Stylocalamites* обычно не имеют ветвей, и потому на узлах их отсутствуют или редки рубцы ответвлений. Более обычны: *C. Suckowii*

(рис. 181), встречающийся от вестфальского яруса до красного лежня перми и характеризующийся междуузлиями более широкими, чем их высота, а также широкими и довольно плоскими ребрами с округленными концами. Инфранодальные рубцы его довольно велики. *C. undulatus* (рис. 182)

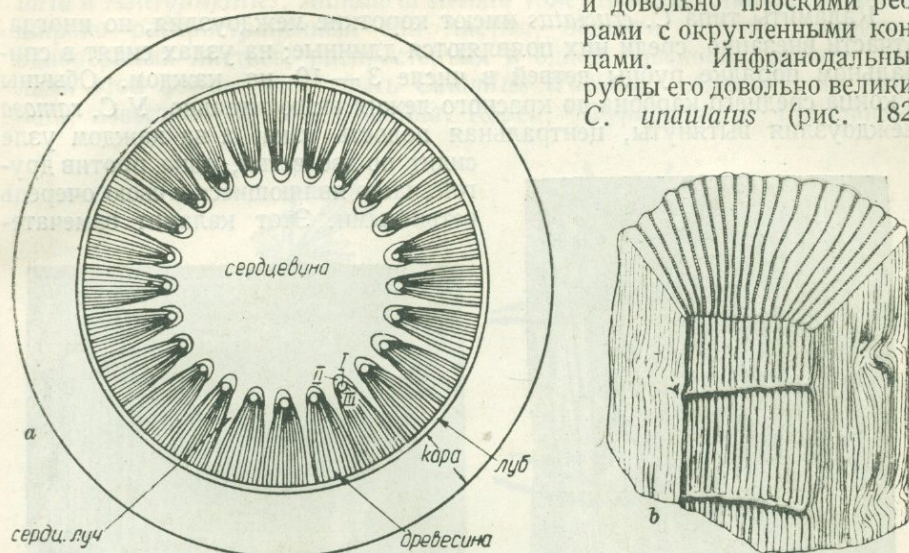


Рис. 179. *a* — схематический разрез через ствол каламита. В древесинной части различаются: *I* — каринальные полости; *II* — метаксилема; *III* — вторичная древесина. По Циммерману. *b* — участок окаменелого ствола каламита. По Готану.

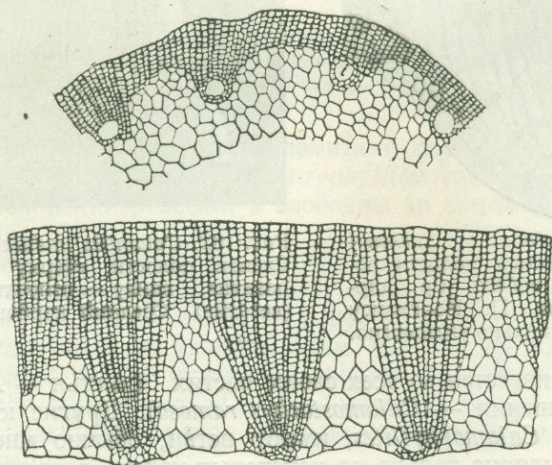


Рис. 180. *Calamites*. Участок поперечного разреза через окаменелый побег.

На верхнем рисунке изображена сохранившаяся еще сердцевина. *i* — каринальные каналы.

имеет заостренные на концах ребра, притом часто волнистые, с мало-заметными инфраподальными рубцами. Характерен для вестфальского яруса. У форм секции *Eucalamites* все или некоторые междуузлия в определенном порядке несут ветви.

Каламиты типа *C. cruciatus* имеют короткие междуузлия, но иногда, отчасти внезапно, среди них появляются длинные; на узлах сидят в спиральном порядке рубцы ветвей в числе 3 — 10 на каждом. Обычны с конца среднего карбона до красного лежня включительно. У *C. ramosa* междуузлия вытянуты, центральная полость узка, а на каждом узле сидит по две ветви, одна против другой, часто являющиеся в свою очередь ветвистыми. Этот каламит замечате-

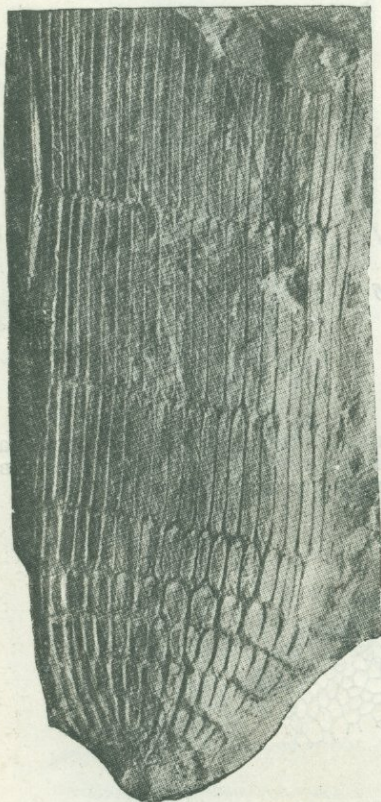


Рис. 181. *Calamites Suckowii* Вгонп. Слпок полости основной части побега. Ср. карбон. Вестфалия. По Ионгмансу и Кукуку. Несколько уменьшено.



Рис. 182. *Calamites undulatus* Sternb. Слпок полости, сверху до излома — позитив, внизу — отпечаток позитива (негатив). Средний карбон. Голландия.

лен тем, что он известен во всех своих частях (листья — *Annularia ramosa*, спороношения — *Calamostachys ramosa*). Другие каламиты, как *Calamitina* или *Calamophyllites*, имеют ветви, обычно многочисленные, выходящие регулярно только на некоторых узлах, в то время как промежуточные узлы не дают побегов. Притом может быть различна и высота междуузлий: ветвящиеся имеют наименьшую длину, а следующие выше междуузлия становятся длиннее, вплоть до последнего перед следующим ветвящимся, который снова резко более короток.

Вместе с отпечатками стеблей находятся таковые и корней, характеризующиеся появлением в них сохраняющейся сердцевинки, отсутствием каринальных каналов и пр. Листья каламитов представлена родами *Annularia* и *Asterophyllites*. *Annularia stellata* (рис. 183) представляет наиболее широко распространенный тип листы, образуя розетки ланцетных однонервных листьев, распростертых в одной плоскости, причем стволы этой формы могут быть *Calamites cruciatus*. *Annulariopsis inopinata*, известная из рета Тонкина, Кореи, ¹ Туркестана и Гренландии,

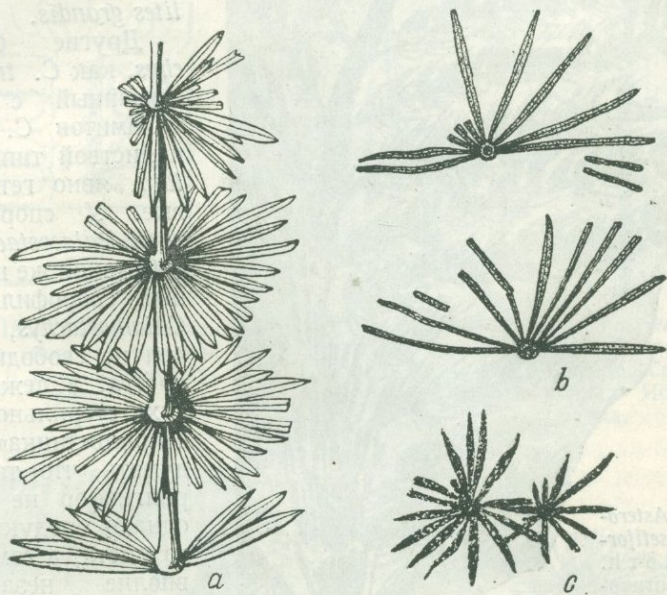


Рис. 183. *a* — *Annularia stellata* Schloth. sp.; *b* — *A. pseudostellata* Pot.; *c* — *A. radiata* Brongn. Каменноуг.
По Готану.

хотя и представляет сходную с каламитами форму листы, возможно, систематически от них далека. У *Asterophyllites* (рис. 184) листья не сливаются при основании розетки, а свободны до конца и направлены несколько вперед. Особенно обычен в среднем карбоне *A. equisetiformis*. Но если листья каламитов так однообразна (листья типа *Asterophyllites* наблюдается даже у класса *Sphenophyllales*), то, наоборот, спороносные шишки каламитов представляют большое разнообразие. Спороносия каламитов отличаются от хвощевых тем, что они прежде всего бывают гетероспоровые, а между мутовками спороносных листьев в шишке наблюдаются часто мутовки стерильных листьев (*bractea*), которые своими окончаниями, загнутыми вверх, нередко чешуевидно одевают снаружи все спороносие.

Из главнейших типов спороносий мы назовем только *Calamostachys*,

¹ По Т. Галле, это — *Annularites ensifolius*, и вообще самостоятельность рода *Annulariopsis* сомнительна. В таком случае род *Annularia* переходит в мезозой по крайней мере до рета.

Palaeostachya и *Cingularia*. У *Calamostachys* в спороносном колосе или шишке сидят мутовками спороносцы, оканчивающиеся щитком, на внутренней, обращенной к стеблю стороне которого прикреплено по четыре слегка продолговатых спорангия (рис. 185). Между мутовками спорофиллов располагаются стерильные листья, которые, загибаясь кверху, одевают шишку своими окончаниями. Наиболее известно спороношение

C. binneana, которое вероятно принадлежит побегам типа *Asterophyllites grandis*.

Другие *Calamostachys*, как *C. tuberculata*, связанный с группой каламитов *C. cruciatus* и листвой типа *A. stellata*, явно гетероспоровые. У спороношения типа *Palaeostachya* (рис. 186) такой же щитковидный спорофилл, как у *Calamostachys*, прикреплен не свободно на оси побега, а лежит в пазухе стерильного листа («прицветника»). Можно думать, что такой спорангиофор не является однако продуктом самого листа, а гомологичен вполне независимому спорофиллу, так как у *P. vera* А. Сьюорду удалось наблюдать, как, после того как от пучка оси отделился проводя-



Рис. 184. *Asterophyllites equisetiformis* Schloth. Ствол с противопоставленными ветвями.

По Шимперу.
Уменьш. в 2 раза.

щий пучок, идущий прямо в стерильный лист, несколько выше ответвляется другой пучок, принадлежащий спорангиофору. Однако, вместо того чтобы тут же войти в спорангиофор, он сначала значительно, до половины длины междоузлия, поднимается вверх, а затем, изгибаясь вниз, входит в ножку спорангиофора (рис. 186). Своёобразным и более сложным устройством отличается спороношение *Cingularia*, находимое в виде отпечатков в Саарском бассейне, в Бельгии и Англии. У *Cingularia* на узлах спороносной шишки сидят две мутовки листьев: верхняя — стерильная, из сросшихся в розетку листьев с зубчатым краем, и нижняя — из двулопастных листьев, на каждой лопасти которых прикреплено по два сидячих спорангия.

Сем. *Protocalamariaceae* отличается от обычных каламитов ребрами и листьями, не чередующимися в соседних междоузлиях, а противопоставленными (в юкта-позиции). Листья их двояковильчатые, а спороношение представляет шишку спорангиофоров, несущих на щитковидном окончании по четыре спорангия, причем иногда между мутовками споран-

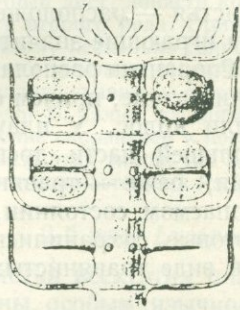


Рис. 185. *Calamostachys*.
Схема спороносного колоса в продольном разрезе.

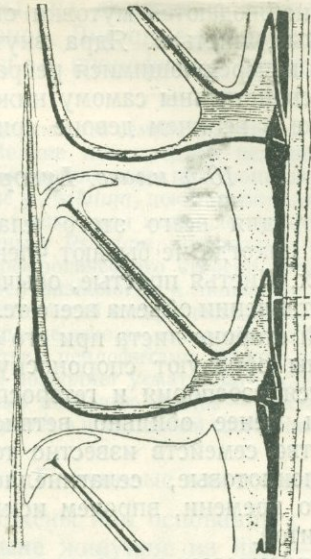
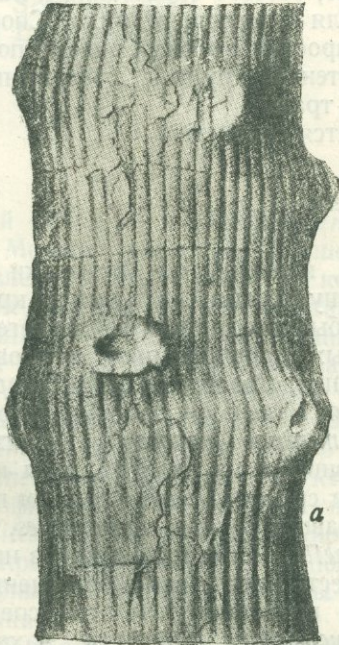
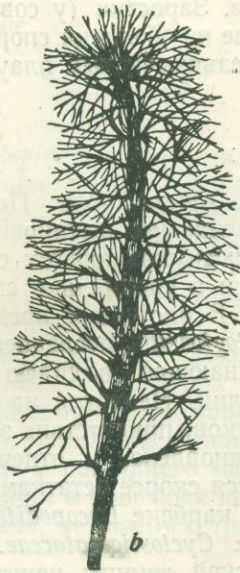


Рис. 186. *Palaeostachya vera* S e w. Схема продольного разреза через спороношение. Спорангии не показаны. Ясно виден изгиб пучка.



a



b

Рис. 187. *Asterocalamites scrobiculatus* Schloth.
a — ствол, b — олиственный стебель. Нижний карбон. Гарц (ствол) и Силезия.

гиофоров наблюдаются мутовки стерильных, рассеченных, как обычные вегетативные, листьев. Ядра внутренней полости, характеризующиеся широкими нечередующимися ребрами, называются *Asterocalamites scrobiculatus* и свойственны самому нижнему карбону и кюльму; встречаются иногда уже в верхнем девоне (рис. 187).

10-й класс. *Lycopodiales*.¹ Плауновые

Общими для всего этого класса являются следующие признаки. Стебли их никогда не бывают членистыми, а листья — расположенными в мутовках. Листья простые, обычно мелкие, не играющие значительной роли в составлении объема всего тела растения. Спорангии располагаются на верхней стороне листа при его основании или пазухе, причем обычно спорофиллы образуют спороносную шишку или колос. У плауновых наблюдается изоспория и гетероспория. По большей части древесные, более или менее обильно ветвистые растения, реже — травянистые. Большинство семейств известно только в ископаемом состоянии, лишь плауны, псилотовые, селлагинеллевые и изеотовые сохранились и до настоящего времени, впрочем исключительно в виде травянистых форм или эпифитов.

Класс плауновых подразделяется на два ряда: *Lycopodiales eligulatae* и *Lycopodiales ligulatae*.

1-й ряд. *Lycopodiales eligulatae*. Плауновые безязычковые

Растения этого ряда отличаются отсутствием при основании листьев, на верхней их поверхности или в пазухе, особого образования, называемого язычком (*ligula*) характерного для следующего ряда. Споры их все одного рода — изоспоры, дающие заростки с обоими видами половых органов. Заростки (у современных растений) крупные, совершенно выходящие из оболочки споры. Деревья и травы.

К безязычковым плауновым относятся семейства:

Lycopodiaceae
Cyclostigmataceae
Psilotaceae.

Сем. *Lycopodiaceae*. Плауны. Травы, имеющие все признаки ряда, с шиловидными щетиновидными или чешуйчатыми листьями на круглых или сплюснутых побегах, спорангии на обычных листьях формы вегетативных или в специально сгруппированных спороношениях колосовидной формы. В настоящее время семейство представлено родами *Lycopodium* и *Phylloglossum*, последнее — своеобразное маленькое растение, по облику напоминающее орхидею вроде *Herminium monorchis*, водится в Австралии. Несмотря на ряд описывавшихся из карбона, юры и мела отпечатков, присутствие этого семейства среди ископаемых форм прочно не установлено, и отпечатки, описывавшиеся как *Lycopodites*, часто являются скорее остатками рода *Selaginella*. Часто находимый в продуктивном карбоне *Lycopodites carbonaceus* есть просто ветка ботродендрона.

Сем. *Cyclostigmataceae*. Главнейшим представителем этой среднепалеозойской группы может служить *Cyclostigma kiltorkense*, находимая в низах карбона и в верхнем девоне. Растения были повидимому гетеро-

¹ Lycos — волк; pous — нога.

споровыми, походили на лепидофиты, но отсутствие лигулы отличало их от близких по виду ботродендронов. Листовые рубцы в парастихах, спороношение не собрано в шишку, а спорофиллы сидят просто на стеблях.

Сем. *Psilotaceae*. Некоторые авторы выделяют это семейство вовсе в особый класс, равнозначный собственно плауновым. Мелкие или средней величины растения, в виде двух родов *Psilotum* и *Tmesipteris*, обитающих ныне под тропиками. Спорангии их, двураздельные у *Tmesipteris* и тройчатые у *Psilotum*, некоторыми авторами принимаемые за синангии, лежат на верхушке черешка, при переходе его в вильчато расщепленный лист, лопасти которого зачаточны у *Psilotum*, но довольно хорошо выражены у второго рода. Оригинальность морфологического строения этих растений, повидимому несколько сапрофитных по своей физиологии и лишенных корней, которые у них заменены микориздой, сожительствующей с корневищем, вызывала едва ли справедливо сравнение с артикулятами, а другие авторы, как особенно индийский палеонтолог Б. Сахни, настаивают на их родстве с псилофитами. Однако резко конечное положение спорангиев у последних едва ли позволяет усматривать какую-либо тесную связь этих типов, так близких по своему названию (*psilos* — лысый). Достоверных остатков настоящих *Psilotum* или *Tmesipteris* в ископаемом состоянии мы не знаем.

2-й ряд. *Lycopodiales ligulatae*. Плауновые язычковые

Листья всех этих плауновых снабжены при основании с их верхней стороны особым язычком, *ligula*. Ныне живущие из них — все травянистые формы; вымершие имели в своих рядах главным образом деревья, часто значительной величины. По большей части — гетероспоровые; ныне живущие из них — все гетероспоровые.

К ним относятся следующие семейства, разделяемые кроме того на два подряда:

- | | |
|-----------------------------|--------------------------|
| 1. <i>Selaginellineae</i> : | <i>Selaginellaceae</i> . |
| 2. <i>Lepidophytineae</i> : | <i>Lepidodendraceae</i> |
| | <i>Ulodendraceae</i> |
| | <i>Bothrodendraceae</i> |
| | <i>Sigillariaceae</i> |
| | <i>Isoëtaceae</i> |
| | <i>Pleuromeiaceae</i> . |

1-й подряд. *Selaginellineae*. Сем. *Selaginellaceae*. Селягинеллевые. Мелкие травы, по большей части несущие дорзивентральное облиствление в четыре ряда, из которых два верхних несут листья более мелкие, чем два нижних. Спорангии находятся в пазухах листьев; мегаспорангии — с четырьмя, а микроспорангии — со многими в них спорами. Те и другие образуют зачаточные проталлии, не выходящие или едва выступающие (женские) из оболочки споры. Остатки растений, принадлежащих достоверно к этому семейству, если не к самому роду *Selaginella*, замечаются уже в каменноугольных отложениях, таковы *Selaginellites elongata* из продуктивного карбона Цвикау, у которого ясна гетерофиллия, т. е. различие листьев верхних и нижних родов, и *Selaginellites Suessii*, из верхов карбона Франции: у последнего мегаспоры и микроспоры находятся в спорангиях, сидящих в конечных колосках. Подобные же растения найдены в юре и в вельде, не говоря о третичных находках.

2-й подряд. *Lepidophytineae*.¹ Чешуйчатоствольные. Будучи по большей части крупными древесными формами, характеризуются тем,

¹ *Lepis* — чешуя.

что ствол их украшен оригинальной скульптурой из листовых подушек и рубцов отпавших листьев, что дает необычайно правильный узорчатый рисунок коры. Листовые подушки разрастаются вместе со стволом,

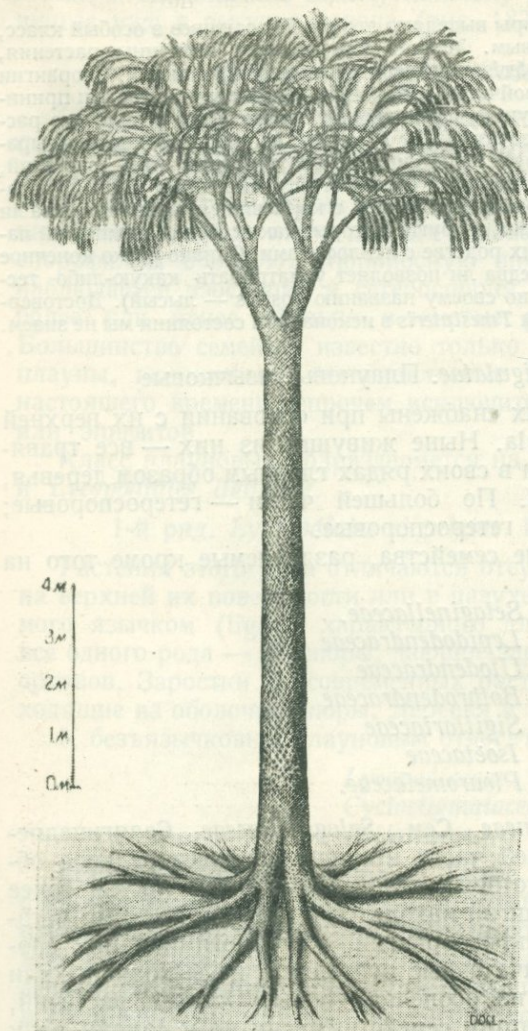


Рис. 188. *Lepidodendron* типа *L. obovatum* Sternb. Реконструкция.

имеющим вторичное утолщение, но не покрываемым коркой. Характеристика отдельных групп, имеющих между собой много общих морфологических черт, будет дана при описании отдельных семейств. Лепидофиты, еще очень ограниченные в числе в верхнем девоне, необычайно пышно развивались в среднем карбоне, но уже в верхах последнего они быстро теряли значение и были уже большой редкостью в красном лангем перми. В области гондванской суши их значение, повидимому было потеряно еще ранее. Лишь триасовая *Pleuromeia* может считаться более или менее вероятным пережитком этого естественного комплекса семейств до мезозоя. Некоторые авторы однако видят в скромных изоэтах наших болот последних потмоков этой могучей типично палеозойской группы.

Сем. *Lepidodendraceae*. Лепидодендровые (рис. 188). Признаки семейства лепидодендронов следующие. Ствол мощный до 30 м вышины и 2 м толщины при основании, со вторичным ростом в толщину, ветвящийся дихотомически, с центральным пучком или сердцевинной. Поверхность стволов и толстых ветвей густо покрыта веретеновидными, спирально рас-

положенными листовыми подушечками, несущими характерные детали, которые будут рассмотрены ниже. Листья линейные или ланцетные, некрупные, но иногда достигающие 1 м в длину, как у *L. dichotomum*, однонервные, спирально расположенные. Спорофиллы собраны в шишки.

Отличают роды *Lepidodendron* и *Lepidophloios*. Первый (рис. 188) известен главным образом в виде отпечатков коры, столь многочисленных

в сланцах, сопровождающих пласты угля. Листовые подушечки лепидодендронов, лежащие то тесно сближенными, то отделяясь одна от другой извилистыми дорожками, имеют следующие признаки (рис. 189). Форма подушечек от ромбической до веретеновидной, причем посредине или чаще ближе к верхнему краю ее находится листовый рубец, образованный отпадением листа. Над листовым рубцом непосредственно виден маленький трехугольный рубчик, соответствующий язычку или лигуле, который и является единственной характерной чертой, присущей верхнему, над листовым рубцом, полю подушечки. На листовом рубце различается выход листового следа, с маленьким точечным рубчиком от проводящего пучка, вступавшего в лист, и расположенными по его сторонам

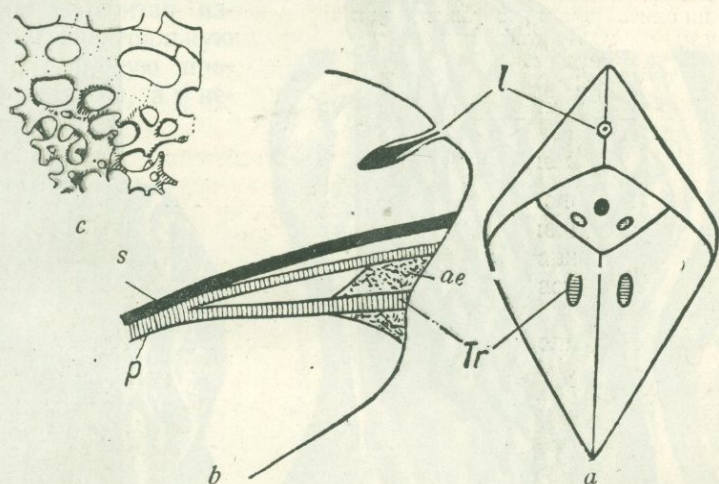


Рис. 189. *Lepidodendron* sp. Схематическое изображение листовых подушек.

a — вид спереди; *b* — продольный разрез; *c* — аэренхима; *l* — лигулярная ямка; *ae* — аэренхима; *Tr* — транспирационные отверстия — парихнии; *s* — пучок листового следа; *p* — тяж к парихнам. По Вейсу и Циммерману.

рубчиками от двух пучков нежной ткани, на некотором протяжении сопровождавших пучок при вступлении его из ствола в лист и повидимому игравших аэрационную роль. Нижнее, находящееся под листовым рубцом поле листовой подушечки разделено бывает килем на левое и правое поле, на которых в верхней части заметны аналогичные боковым рубчикам листового рубца точечные следы, так называемые парихнии: выходы тяжей аэренхимы непосредственно в воздух. Тяжи эти далее вглубь коры соединяются с соответственными тяжами, вступающими по бокам проводящего пучка в лист. Однако не всегда в породе хорошо сохраняются эти характерные черты, и большая или меньшая степень мацерации ствола ранее его фоссилизации имеет следствием совершенно иную внешность отпечатков. Так при отсутствии на стволе ткани кожицы мы наблюдаем отпечатки так называемые *Bergeria* (рис. 190), на которых видны лишь слабо ограниченные листовые подушечки, с рубцом листового следа, расположенным ниже, чем на соответственной подушке самого *Lepidodendron*. Так называемые *Knorria* (рис. 191) представляют

отпечатки или, чаще, каменные ядра стволов, потерявших при переносе водой еще более глубокие слои коры. На них вовсе не видно листовых подушек, а выделяются, в виде прямых, выпуклых, направленных вертикально полосок, листовые следы (с парихнами). Такие стволы находятся обычно в грубом песчанике, например часто в кульме Германии. *Aspidiaria* — это отпечатки обратной стороны поверхностных частей коры, т. е. слепок более глубоких областей ствола,

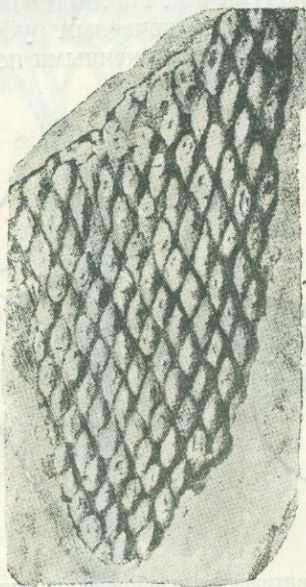


Рис. 190. *Bergeria*. Одно из состояний отпечатков лепидодендрона. Нижний карбон. Гарц. По Потонье.

чем *Bergeria* (у которых отсутствует лишь кожица). Из важнейших лепидодендронов отметим следующие. Для кульма и нижних горизонтов продуктивного карбона типичен *L. Veltheimii* (рис. 192), легко узнаваемый по широким извилистым дорожкам между веретеновидными листовыми подушками, живо напоминающими своей скульптурой человеческое лицо. В вестфальском ярусе наиболее часты в Европе и в Донецком бассейне *L. obovatum* и *L. aculeatum* (рис. 193) с более сближенными овально-ромбическими подушками, у последнего вида вытянутыми вниз в хвостовидное продолжение.

L. oculus felis, без выходов аэренхимы, представляет оригинальную, видимо более позднюю (верхний карбон, пермь) форму лепидодендровых, типичную для восточной Азии (Маньчжурия, Корея). Древнейшие лепидодендроны могут считаться, хотя и под иными названиями, появляющимися со среднего девона, как *Protolepidodendron primarium*

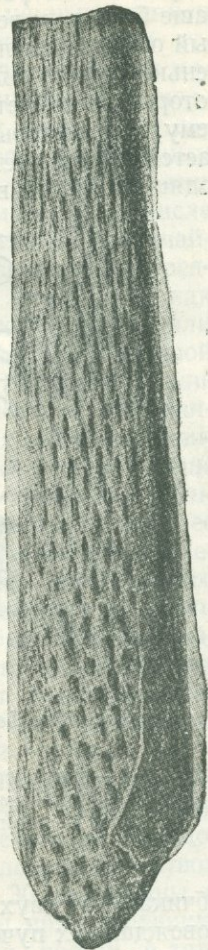


Рис. 191. *Knorria acicularis* Гоерр. (вверху) и *Knorria Selloi* (внизу); формы сохранения ствола лепидодендрона. Нижний карбон. Гарц. По Фишеру. Несколько уменьш.

в Америке (рис. 194), в Чехии, *Leptophleum sibiricum* (на Енисее) и *L. rhombicum* в Сев. Америке. В верхнем девоне появляются настоящие лепидодендроны, а в кульме их уже довольно много. Расцвет их падает на средний карбон и начало верхнего. В самых верхних каменноугольных отложениях (стефанские слои) остатки лепидодендронов уже редки, а в красном лежне Европы они совершенно отсутствуют, равно как нет никакого их следа и в нижнегандванской флоре, хотя в Южн. Америке и известны случаи «смешанной флоры» — лепидодендроновой с глоссоптериевой.

В окаменелых стволах лепидодендронов (рис. 195), сохранивших подробности своего анатомического строения, различают следующие зоны тканей, считая изнутри: 1) центральную стелу, окружающую проводящие элементы, а у не-

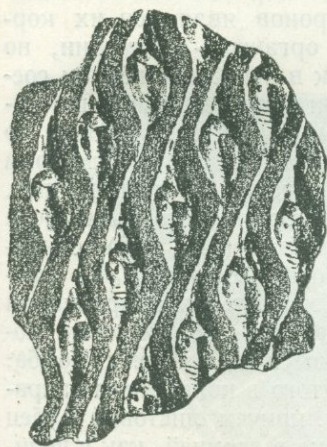


Рис. 192. *Lepidodendron Weltheimii* Sternb. Отпечаток поверхности коры. Кульм. Магдебург в Германии.

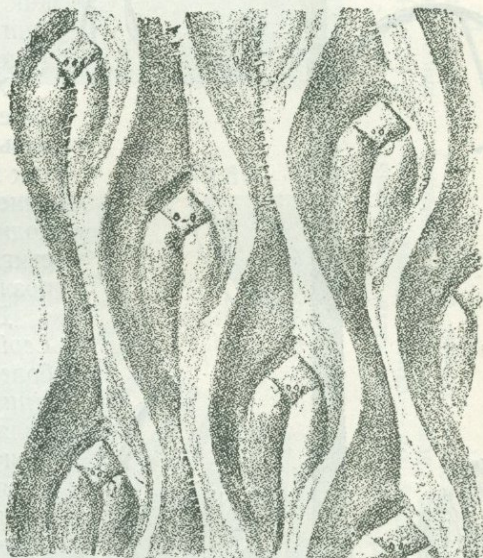


Рис. 193. *Lepidodendron aculeatum* Sternb. Отпечаток коры старого ствола. Средний карбон. Верхняя Силезия.

которых видов еще с сердцевинной (паренхимой) в центре; 2) зону вторичной древесины, образующую солидный цилиндр, но не представленную у всех видов; 3) кору, которая распадается на внутреннюю и внешнюю части; и наконец 4) внешнюю субэпидермальную ткань и кожу.

Помимо того толщину ствола в первоначальном состоянии увеличивали массивные основания листьев.

Надо отметить, что по сравнению с древесинным цилиндром здесь внешняя коровая зона играет весьма видную роль. Как тип строения ствола лепидодендрона, можно принять таковой у *L. Veltheimii* из нижнего карбона, с присутствием сердцевинной. Спороношение лепидодендронов носит название *Lepidostrobus* и представляет шишки, от яйцевидных до вальковатых, достигающие до 30 см в длину (рис. 196). На верхней стороне, нижней, горизонтально расположенной части тесно сидевших спорофиллов, сидели продолговатые спорангии, по одному (рис. 197).

Верхушечная часть спорофилла загибалась вверх и играла роль кроющих чешуй, как у шишек хвойных. Спорангии содержали мегаспоры и микроспоры или же, реже, споры только одного рода. Повидимому шишки лепидодендронов обладали способностью распадаться на части — отдельные спорофиллы с оставшимися на них спорангиями, наподобие шишек пихты. В таком виде спорофиллы именуется *Lepidophyllum*. Некоторые лепидодендроны развивали уже семена как голосеменные растения. Они известны как *Lepidocarpon* (рис. 198).

Характерной частью лепидодендронов являются их корневые органы — стигмарины, но так как в непосредственном соединении с последними чаще находимы были сигиллярии, то стигмарины мы и рассмотрим позже, вместе с сигилляриями.

Для упомянутого выше рода *Lepidophloios* (рис. 199), с наиболее обычным видом *L. laricinus*, характерным признаком является то, что листовые подушечки имеют форму ромба, вытянутого в поперечном направлении, причем листовая рубец лежит не в верхней, как у лепидодендрона, а в нижней части подушечки. Листовой след, как и у лепидодендрона, сопровождается двумя рубцами от пучков аэренхимы, а над рубцом листовой подушечки видна ямка лигулы. Род встречается с карбона, во всем продуктивном карбоне, а на востоке возможно и выше. Встречающиеся остатки,

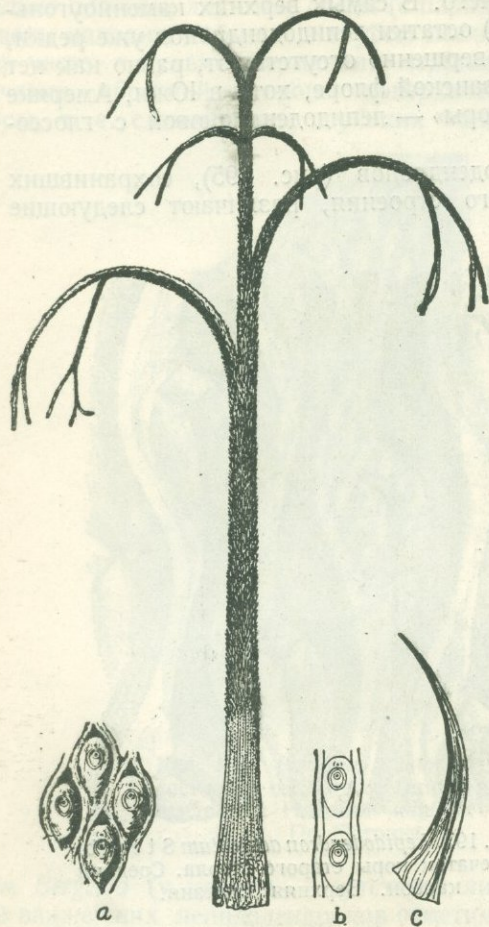


Рис. 194. *Protolpidodendron primarium* Berry. Реконструкция ствола, внизу: *a* — лепидодендровидные и *b* — сигиллярие-видные рубцы; *c* — лист. Верхний девон. Нэпс, Нью-Йорк. По Бэрри.

известные под родовым названием *Halonia* (рис. 200), относятся также к *Lepidophloios*. Это слепки или отпечатки побегов, сохранивших или потерявших следы рубцов *Lepidophloios*, но на которых ясно выступают тесно расположенные в спиральном порядке четырехчленные мутовки бугорков, обычно вытянутых сверху вниз, являющихся следами выхода ножки спороносных шишек *Halonia*. Видовые отличия различных *Halonia* имеют лишь условное значение и соответствуют различной степени сохранности. Род появляется с низов нижнего карбона как *Lepidophloios scoticus* и доходит до середины верхнего.

Рис. 195. *Lepidodendron vasculare* Binney. Схематический разрез ствола.

М — сердцевина; *х* — метаксилема; *prx* — протоксилема; *х²* — вторичная древесина; *cb* — камбий; *ph* — флоэма; *pz* — перицикл; *i.prR* — внутренняя первичная кора с эндодермом внутри; *a.prR* — внешняя первичная кора, просто заштрихованная — паренхиматическая, накрест — механическая ткань; *Pd cnd* — внутренняя часть перидерма; *Phg* — феллоген; *Pd ex* — внешняя часть перидерма; *Вр* — самая внешняя часть первичной коры с листовыми подушечками. Листовые следы, т. е. пронизывающие показанные ткани лучки, не показаны. Схема соответствует стволу около 0,33 м толщины. По Циммерману.

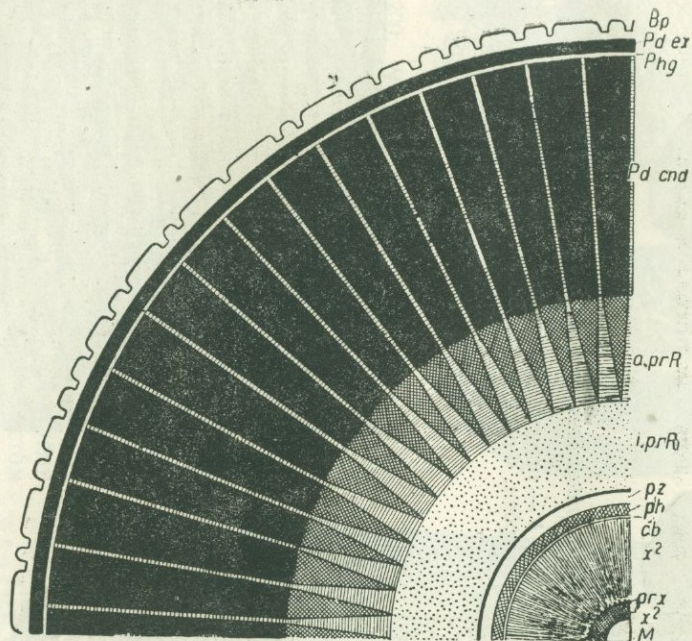


Рис. 196. *Lepidodendron obovatum* Stern b. Молодая ветвь с конечными шишками и частью сохранившимися листьями. Средний карбон. Бельгия. По Ренье. Почти нат. вел.

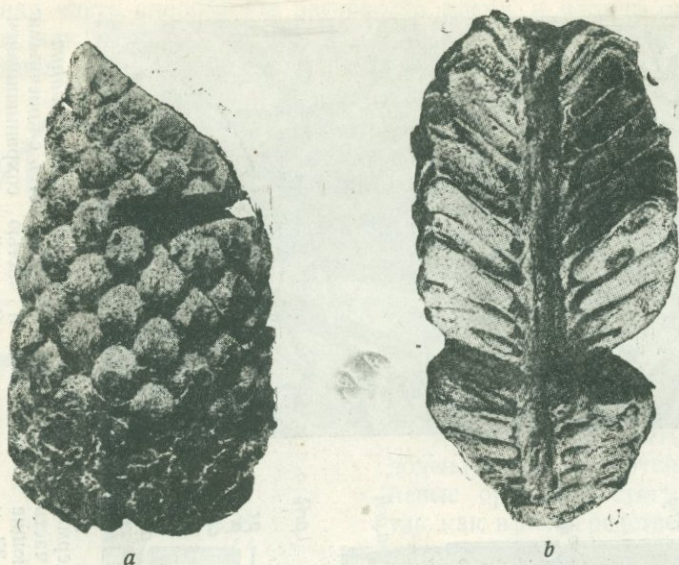


Рис. 197. *Lepidostrobus Brownii* Schimp, sp.

a — поверхность, *b* — продольный разрез шишки. Средний карбон. Франция. По Зейе.

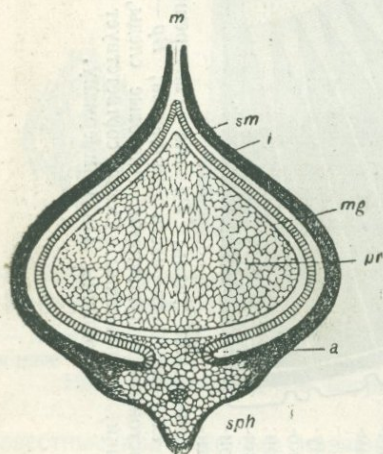


Рис. 198. *Lepidocarpon Lomaxii* Scott. Схематический разрез семени.

sph — спорофил; *i* — интегумент; *m* — микропиле; *sm* — стенка мегаспорангия; *a* — основание мегаспорангия; *mg* — внешняя оболочка мегаспоры; *pr* — проталлий. По Скотту.

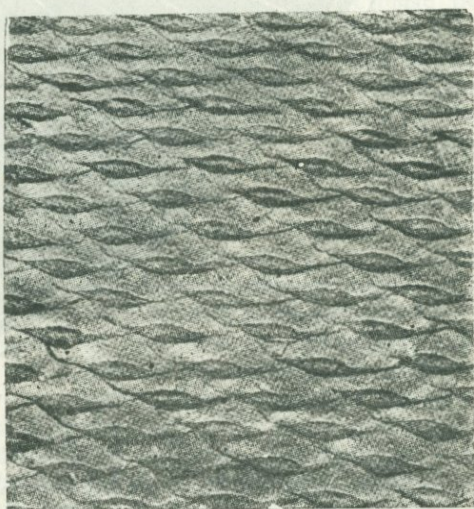


Рис. 199. *Lepidophloios laricinus* Sternb. Кора с листовыми подушками.

Сем. *Ulodendraceae*.¹ Своеобразное и не вполне изученное семейство лепидофитов, которое по анатомическому строению ствола напоминает лепидодендроны, но отличается от них скульптурой ствола. Так как у улодендронов лигула пока не обнаружена, то этим признаком семейство приближается к *Cyclostigma*.

Ствол у улодендронов не ветвист или слабо ветвист, тесно покрыт спирально расположенными ромбическими листовыми рубцами, без особых подушек, так как место отпадения пластинки листа соответ-

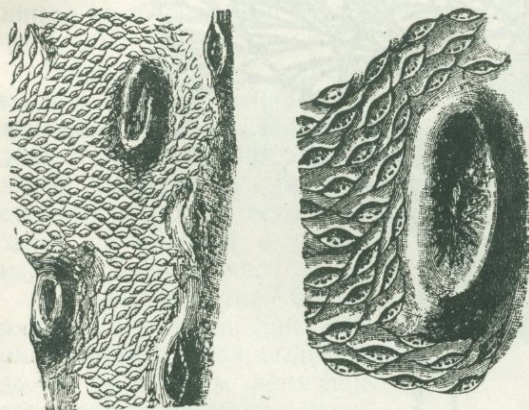


Рис. 200. *Halonia tortuosa* Schimp. Участки ствола *Lepidophloios* со структурой *Lepidophloios* на поверхности и рубцами в спиральном порядке.

ствует целой ромбической клетке. Кроме рубца от листового пучка никаких других следов как парихн, так и лигулы не видно. Своеобразным для улодендронов является расположение, двурядно по сторонам ствола, крупных рубцов (рис. 201), по одним авторам соответствующих местам отпадения шишек, что вероятнее, а по другим — побегов. Гирмер в новейшее время доказывает, что эти рубцы были местом выхода коротких ветвящихся побегов, на которых сидели шишки. Впрочем подобное двурядное расположение известно не только у улодендронов, но и у ботродендронов и некоторых лепидодендронов (как у *L. Veltheimii*). Повидимому этот признак скорее всего является продуктом конвергенции. Типичные представители — *U. majus* и *U. minus* в верхнем карбоне. Листья *U. majus* имели до 25 см длины, второго 1,5 — 3 см.

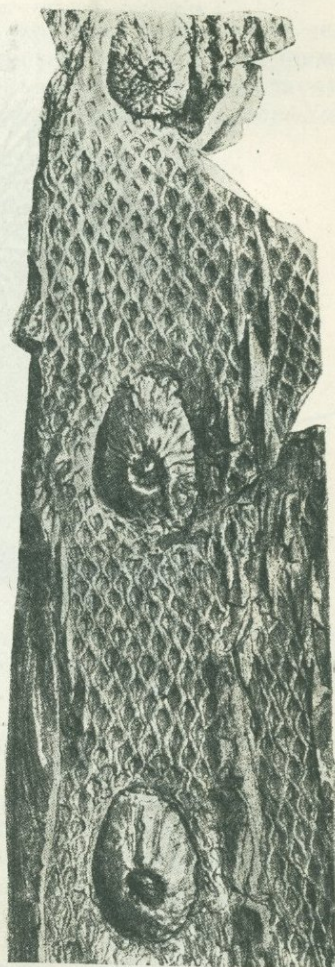


Рис. 201. *Ulodendron*. Ствол *Lepidodendron Veltheimii* Sternb. с тремя улодендронидными рубцами. По Штуру. Средний карбон. Нижняя Силезия. Уменьшение 0,75.

¹ Oule — рубец.

Сем. *Bothrodendraceae*.² Будучи по внешности похожи на лепидодендроны (рис. 202), обильно разветвленные, с несколько более мелкими листьями, ботродендроны существенно отличаются от лепидодендронов

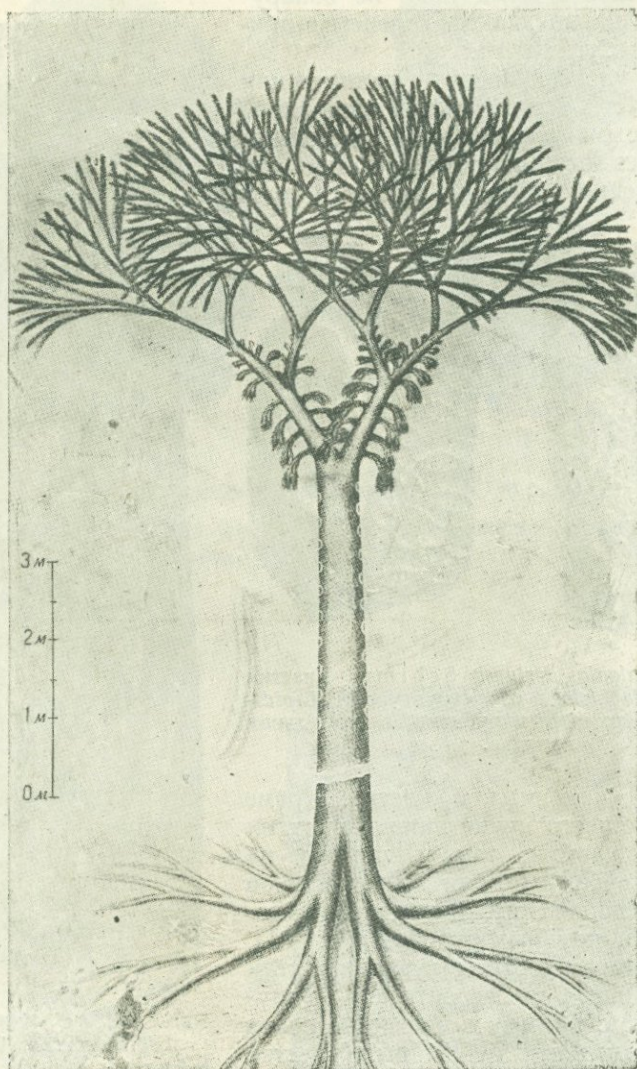


Рис. 202. *Bothrodendron minutifolium* Voblay sp. Средний карбон. Реконструкция по Циммерману. Уменьш.

гладкостью своей коры и отсутствием каких бы то ни было листовых подушек, заметных еще на коре молодых веточек. Вместо этого на гладкой коре их стволов мы видим маленькие, спирально расположенные рубцы. На рубцах заметен рубчик язычка (лигулы).

¹ Botrys — кисть.

Анатомическое строение стволов принадлежащих к этому семейству форм сходно с таковым лепидодендронов. Основание ствола — стигматриевидно. Споронии располагаются двурядно, как у *Ulodendraceae*. Широко распространены в среднем карбоне. Различают два основных вида: *B. minutifolium* и *B. tenerrimum*.

Обескоренные стволы принимают особый характер сохранения, известный как *Knorria acicularis*. Ветки ботродендронов, с мелкими листьями, не длиннее 1 см, поразительно напоминающие побеги плауна, например *Lycopodium clavatum*, известны под названием *Lycopodites carbonaceus*. Известны не только споры двух родов, но и женские проталлии, выпятившиеся из оболочки мегаспоры (рис. 203).

Ботродендроны встречаются в каменноугольных отложениях с кульма. В перми, даже в нижних слоях, сигиллярии повидимому уже не существуют, хотя есть указания на находки в пермокарбоне Трансвааля.

Сем. *Sigillariaceae*.¹ Сигиллярии. Сигиллярии (рис. 204) имеют прямой ствол, вышиной до 30 м, причем ветвление ограничивается обычно лишь дихотомическим разветвлением самой верхушки, покрытой длинными мечевидными листьями. При основании стволы бывают часто конически расширены, как у современных деревьев «гиблых болот» в юго-восточных штатах Сев. Америки. Стволы сигиллярий, подобно стволам лепидодендронов, покрыты своеобразной скульптурой, стоящей в связи со следами опадения листьев. Настоящих листовых подушек у сигиллярий нет или они слабо выражены, но прямо на коре расположены листовые рубцы (рис. 205), которые, имея на себе три рубчика от проводящего пучка и азренхимы по бокам, несут повыше след лигулы. Иногда над листовым рубцом располагаются еще полулунные дужки. Рубцы расположены или непосредственно на совершенно гладкой коре или сидят на вертикальных ребрах, разделенных прямыми или извилистыми желобками. При этом более или менее тесное или, наоборот, удаленное расположение отдельных рубцов создает те или иные типы сигиллярий, на основании которых и построена была Х. Вейсом принятая ныне классификация сигиллярий, которой мы коснемся ниже. Когда поверхность ствола сигиллярии была мацерирована до фоссилизации, поверхность его принимает другой вид, сохраняющийся в виде отпечатков, известных как *Syringodendron*,² на которых особенно выделяются следы парихн.

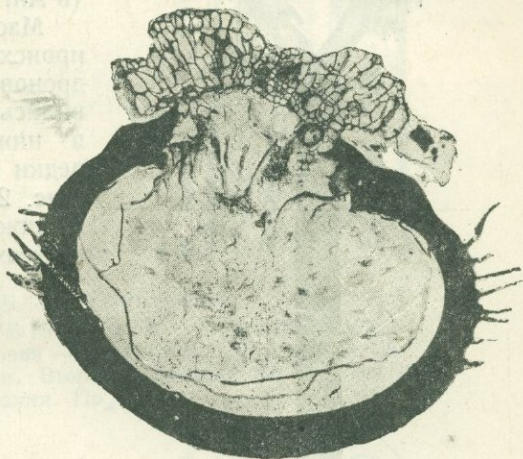


Рис. 203. *Bothrostrobus mundus* Williams o n. Женский заросток. Нижние Coal Measures. Англия. По Мак-Лину. Увел. ок. 50.

¹ *Sigillum* — печать.

² *Syrinx* — пастушья свирель.

Шишки сигиллярий — *Sigillariostrobus* — достигали 15 см в длину и несли спорофиллы в мутовках. Сигиллярии — растения несомненно гетероспоровые. Находились обычно шишки с мегаспорами, вообще же — лишь их отпечатки; сохранившей анатомическую структуру, т. е. окаменелую, мы знаем только шишку *Mazocarpon*, с микроспорами и мегаспорами, со следами заростка (в Англии).

Массовое появление сигиллярий происходило позже, чем лепидодендронов. Хотя *Archaeosigillaria* появились уже в верхнем девоне, но в нижнем карбоне *Sigillaria* еще редки (*S. Schlotheimiana*, *S. Voltzii*) (рис. 206); они изобилуют в среднем и нижней части верхнего карбона, исчезая вместе с красным лежнем.

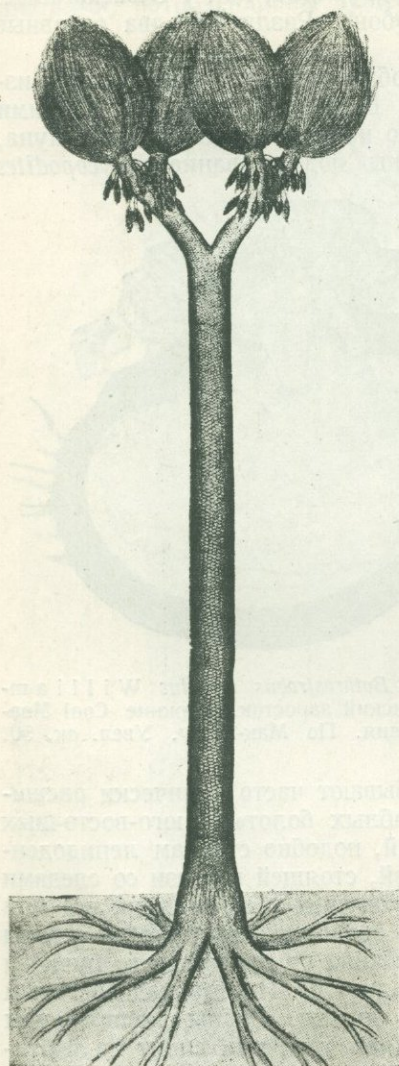


Рис. 204. *Sigillaria elegans* Brongn. Реконструкция ствола; для ясности листовые рубцы показаны увеличенно. Средний карбон. По Циммерману.

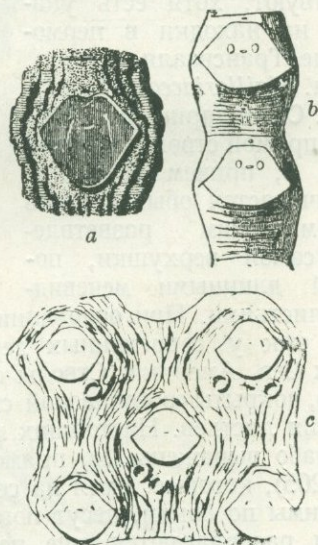
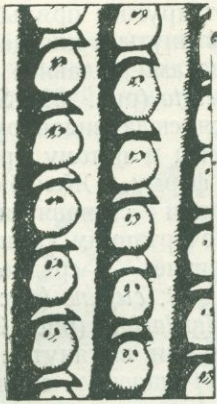


Рис. 205. Листовые рубцы сигиллярий.

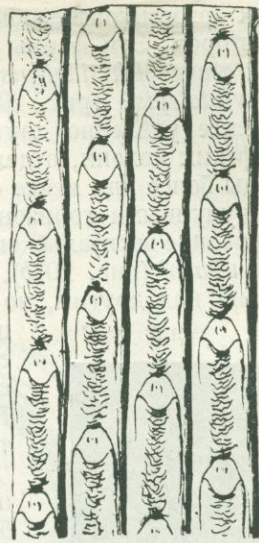
a — *Sigillaria Brardii* Brongn.; *b* — *S. mammillaris* Brongn. (*Rhytidolepis*); *c* — *S. Brardii* Brongn. (*Subsigillaria*).

Род *Sigillaria* разделяется на *Eusigillariae* (рис. 207) и *Subsigillariae* (рис. 208).

Eusigillariae характеризуются тем, что рубцы их сидят в ясных ортостихах, один над другим, сближенно или удаленно, будучи отделены



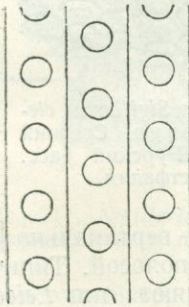
a



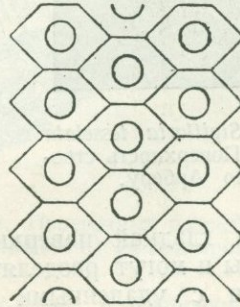
b

Рис. 206. Типы сигиллярий.

a — *Sigillaria Boblayi* В r o n g n., b — *Sigillaria schlotheimiana* В r o n g n. Первая — средний карбон. Верхняя Силезия. Слегка уменьш. Вторая — средний карбон. Вест-фалия. По Кене.

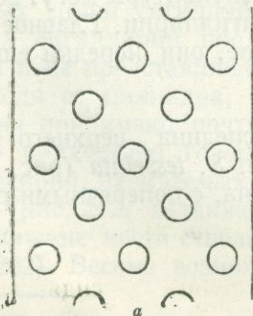


a

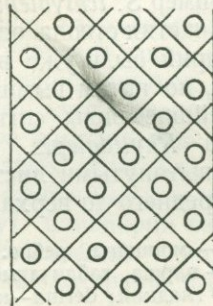


b

Рис. 207. Подрод *Eusigillaria*.
a — *Rhytidolepis*, b — *Favularia*.



a



b

Рис. 208. Подрод *Subsigillaria*.
a — тип *Leiodermaria*, b — *Clathraria*.

от соседних ортостихов желобками, прямыми в первом случае и извилистыми во втором. Эти формы дают главную массу сигиллярий. Группа делится на типы: *Rhytidolepis* и *Favularia*.

Тип *Rhytidolepis*¹ (рис. 207a). У этого типа форм рубцы сидят более или менее удаленно друг от друга, на прямых ребрах, как на ребрах коринфских колонн, отделенных одно от другого прямыми желобками. Рубцы более или менее округлы или вытянуты и иногда еще отделяются полулунными горизонтальными полосками. Главное их развитие — в середине вестфальского яруса: *S. tessellata* (рис. 209), *S. elongata*.

Тип *Favularia*² (рис. 207b). У относящихся сюда видов рубцы хотя и сидят один над другим, но сильно сближены и потому приобретают шестигранную форму. Желобки между соседними ребрами становятся извилистыми, следуя очертаниям самих рубцов. Главное их развитие — в среднем продуктивном карбоне — *S. elegans* (рис. 210).

Подрод *Subsigillariae* (рис. 208). Рубцы ромбические или вытянутые поперек, большей частью удаленно сидящие спи-

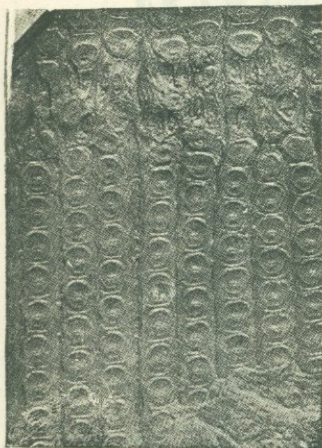


Рис. 209. *Sigillaria tessellata* Brongn. Поверхность ствола. По Арберу.

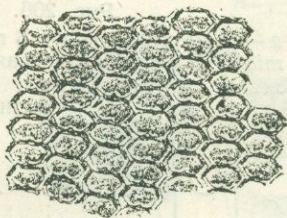


Рис. 210. *Sigillaria elegans* Brongn. Средний карбон. Рурский басс. Вестфалия.

рально на гладкой поверхности ствола, хотя вертикально [намечающиеся ряды и могут разделяться морщинистой полосой. Типичные субсигиллярии с удаленными рубцами составляют тип *Leiodermaria*³, (рис. 208a), гладкокожих, например *S. Brardii*. Большое сближение рубцов создает скульптуру типа *Clathraria*⁴ (рис. 208b), напоминающую фавулярии, без образования однако настоящих желобков между рядами, например *S. ichtyolepis*. Впрочем обе скульптуры могут встречаться на разных частях ствола одной и той же сигиллярии. Главное развитие субсигиллярий было уже в верхнем карбоне, они нередки еще в красном лежне, но потом вымирают.

Главнейшие виды сигиллярий суть:

Группа *Rhytidolepis*. *S. elongata* — середина верхнего карбона, с овально вытянутыми листовыми рубцами. *S. tessellata* (рис. 209) — от середины среднего до верха верхнего карбона, с поперечными рубчиками

¹ Rhytis — морщина, ребро.

² Favus — парша, табличатый лишай.

³ Leios — гладкий; derma — кожа.

⁴ Clathri — решетка.

между один над другим лежащими листовыми рубцами, и *S. mamillaris* (рис. 205b) из средних слоев верхов карбона.

Группа *Subsigillaria*. Упомянем из группы *Leiodermaria S. Brardii* (рис. 205a, c), типичнейшую форму с середины верхнего карбона до красного лежня. *S. ichtyolepis*, из *Clathraria*, свойственна верхнему карбону.

Анатомическое строение сигиллярий (рис. 211) характеризуется еще более тонким древесинным цилиндром, толстой корой и более толстой сердцевинной, чем у лепидодендронов. Оно довольно однообразно

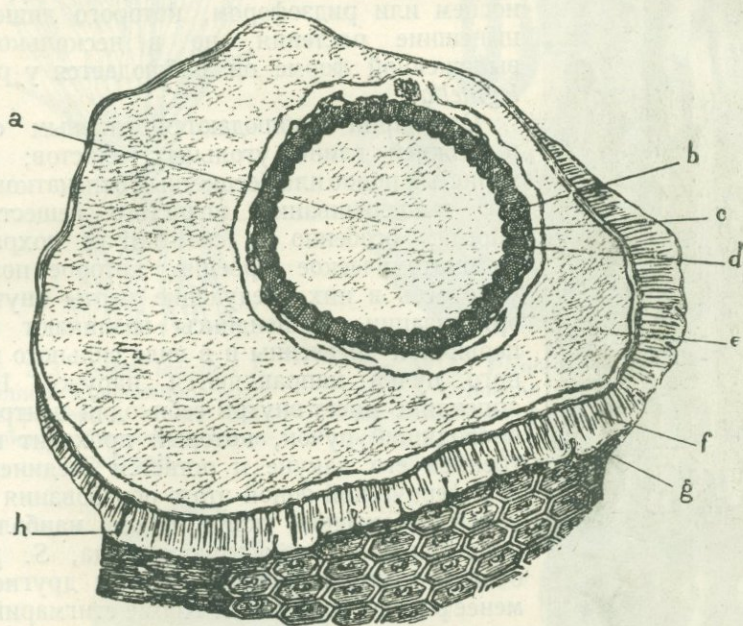


Рис. 211. *Sigillaria Menardii* Brongn. Поперечный разрез и часть отпечаток поверхности ствола (схематич.). ▲ Фавулярная форма.

a — сердцевинная полость; b — протоксилема; c — вторичная древесина; d — флоэма; e — средняя кора (разрушена); f — перидерм; g — листовые рубцы; h — листовые следы. По Броньяру. ▲ Увел. 2.

у различных групп сигиллярий. Присутствует вторичная древесина; у истинных сигиллярий продольные ребра сложены лишь коровыми элементами и не представляют сросшихся оснований листьев. Листовые следы, отходя от цилиндра, сначала проходят косо, но потом ближе к периферии принимают почти горизонтальное направление.

Особо приходится говорить о своеобразных корневых образованиях сигиллярий, называемых стигматиями и относимых к особому роду *Stigmaria*¹ (рис. 212, а также рис. 204 внизу). Стигматии были найдены как нижние части стволов сигиллярий и изредка — ботродендронов (рис. 202). Весьма возможно, что и лепидодендроны имели те же

¹ Stigma — пятно.

морфологические образования. Стигмарины образуются из главной оси побега, книзу разветвленной на четыре отростка, которые затем делились дихотомически и несли на своей слегка сморщенной поверхности своеобразные пупковидные рубцы, которые были местом прикрепления особых радиально расходящихся отсюда отростков, или аппендиксов. Морфологическое значение стигмарий не вполне выяснено, так как они

не являются ни корнями, ни корневищами. Наиболее вероятно, что они являются третьим самостоятельным элементом растения, корне-носцем или ридзофором, которого лишены все нынешние растения, но в несколько более выраженной форме он наблюдается у рода *Se-laginella*.

Стигмарины наблюдаются главным образом в нижней глине угольных пластов, в виде углистых полос или бесцветных отпечатков, в случае выщелачивания углистого вещества. Но иногда, особенно в coal-ball'ах сохраняется их анатомическое строение, которое позволяет усмотреть в них следующие черты внутренней организации. Аппендиксы возникают в зоне первичной древесины и в виде сильного первичного пучка направляются наружу. Каждый аппендикс имеет внутри себя один центральный проводящий пучок, который проходит во внутренней его лакуне и остается соединенным с периферической зоной этого образования только узкой перемычкой ткани. Кроме наиболее распространенного и обычного вида, *S. ficoides*, общего всему карбону, известны другие типы, менее распространенные. Кроме стигмарий, установлен еще род *Stigmariopsis*, отличающийся от предыдущего косо идущими вниз, относительно короткими отростками побега, покрытыми аппендиксами. Род этот главным образом связан с субсигилляриями и распространен исключительно в верхнем карбоне или красном лежне.

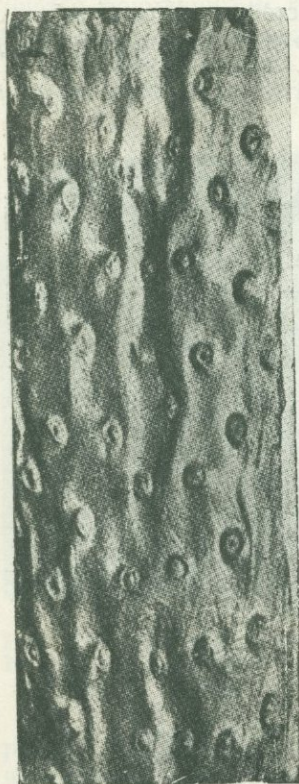


Рис. 212. *Stigmaria ficoides* Brongn. Средний карбон. Бельгия. По Ренье. Слабо уменьшено.

Сем. *Isoëtaceae*. Шилицевые. Представлено одним родом *Isoëtes* (рис. 213); возможно, что оно представляет особый подряд или даже

класс, но по предполагаемому сходству с лепидодендронами мы ставим его здесь же. Насчитывает теперь до 60 видов, распространенных по всему земному шару. Растения с укороченным, клубневидным, растущим в толщину стволом и многочисленными расположенными пучком листьями (рис. 213), на верхней стороне снабженными язычком (лигула) и ямкой; в этой ямке и помещается крупный спорангий, в котором развиваются мегаспоры или микроспоры, те и другие в значительном количестве.

Развитие проталлиев напоминает селягинеллу; сперматозоиды имеют много ресничек. Спорангии сбрасываются [растениями нескрытыми,

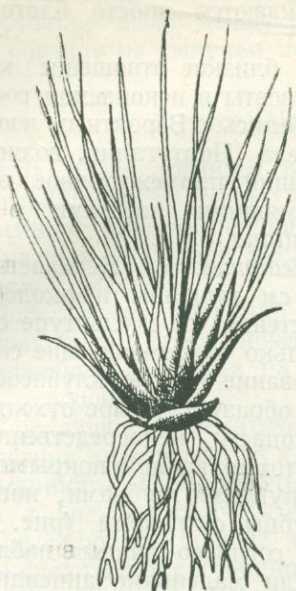


Рис. 213. *Isoetes lacustris* L. Шилца. Современное водяное растение, может быть наиболее близкое к лепидогитам.

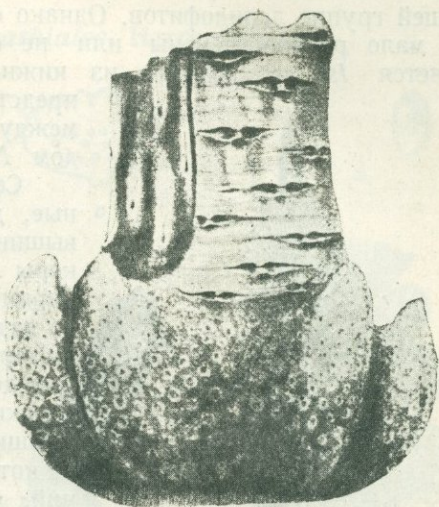


Рис. 214. *Pleuromeia Sternbergii* Миле n's t. Основная часть побега со стигмариевидными разветвлениями корневища и рубцами на них. Пестрые песчаники. Ангальт. По Потонье.



a



b

Рис. 215. *Pleuromeia Sternbergii* Миле n's t. Участок побега с листовыми рубцами (a) и основание спороносного колоса (b). Пестрые песчаники. Ангальт. По Потонье.

вместе со спорофиллами, и споры освобождаются просто благодаря разложению стенок спорангиев.

Незначительные травы имеют возможно близкое отношение к вымершей группе лепидофитов. Однако сами изозты в ископаемом состоянии мало распространены или не сохранились. Вероятным изозотом является *Isoetes Choffatii* из нижнего мела Португалии, возможно представляющий промежуточное звено между настоящими изозтами и родом *Nathorstiana*.

Сем. *Pleuromeiaceae*. Неразветвленные, до 10 см толщины и около 1 м высоты, растения, по скульптуре своей коры несколько напоминающие сигиллярии. Основание побега клубнеобразно вздуто и образует четыре отходящие в стороны лопасти, непосредственно по выходе дихотомирующие и покрытые маленькими круглыми рубцами, напоминающими рубцы стигмариий (рис. 214), от которых, согласно данным наблюдений, отходили маленькие аппендиксы. На поверхности побега в парастихах наблюдаются довольно редко расположенные листовые рубцы, напоминающие таковые субсигиллярий, но лишенные обычных трех рубчиков, соответствующих листовому следу и тяжам азренхимы (рис. 215). Наоборот, листовые рубцы *Pleuromeia* обнаруживают как бы продольную перетяжку или разделение вертикальной линией. Если побеги были перед фоссилизацией мацерированы, то более выделяются вертикально проходящие в стебле проводящие пучки. На конце побега — крупная конечная шишка (рис. 215b) с чешуйчатыми спорофиллами, несущими на своей нижней поверхности крупные лепешковидные спорангии. Вид *P. Sternbergii* наблюдался лишь в триасе в верх-

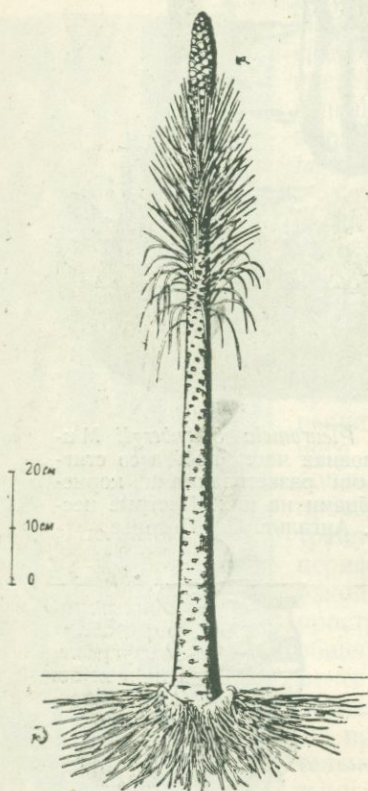


Рис. 216. Реставрация *Pleuromeia Sternbergii* Corda. Нижний триас. Германия. По Гирмеру. Уменьш.

них пестрых песчаниках Германии (Ангальт, Магдебург), в среднем триасе Франции, Испании и в нижнем триасе Русского острова у Владивостока.

Растение производит впечатление ксерофита или галофита (рис. 216), напоминая габитуально современный кактус, что соответствует нахождению его в пестрых песчаниках триаса, для которых вероятны пустынные условия образования.

Из неокомских слоев Кведлинбурга в Гарце известно своеобразное растение *Nathorstiana* с клубнеобразным корневищем и прямым толстым стеблем, усаженным в спиральном порядке теснорасположенными линейными листьями. *Nathorstiana* может рассматриваться как про-

межучточное звено между родом *Pleuromeia* и современными изоэтами. Оно обитало на сыпучем песке приморских дюн.

11-й класс. *Noeggerathiales*. Неггератиевые

Этот класс добавлен в последнее время к ранее установленным классам папоротникообразных благодаря исследованиям Немеца.

Побег несет двурядно или четырехрядно расположенные клиновидные листья, а на конце — спороношение.

Ближайшие систематические отношения подозреваются к клинолистникам (*Sphenophyllales*), хотя с внешней стороны облиственные побеги больше всего напоминают вайи саговниковых. Важнейшие роды *Noeggerathia* (рис. 217) и *Tingia*.

Кроме находок в верхне-силезском и саксонском карбоне, остатки *Noeggerathia* встречаются в пермских слоях, почти исключительно в чешском внутреннем бассейне. Они представляются в виде побегов, которые несут клиновидно-лопастчатые округлые на концах листья с веерным жилкованием. Спорофиллы спороносной части побега более сближены, расширены поперечно и зазубрены на краю. На поверхности их сидят особые тельца, соответствующие спорангиям, в которых можно различить споры.

Сюда же можно отнести роды *Tingia* и *Plagiozamites* верхней части каменноугольной и пермской системы.

Для них характерно расположение листьев по 4 в мутовке. *Tingia* известен только в перми Китая.

Прочие лепидофиты. Ряд обитавших в палеозое и частью в позднейшие периоды плауновых далеко не исчерпывается описанными, более известными формами. Одни из них, как *Archaeosigillaria*, приводятся еще из верхнего девона или нижнего кульма, или, как *Protolipidodendron*, из среднего девона, другие в виде ряда

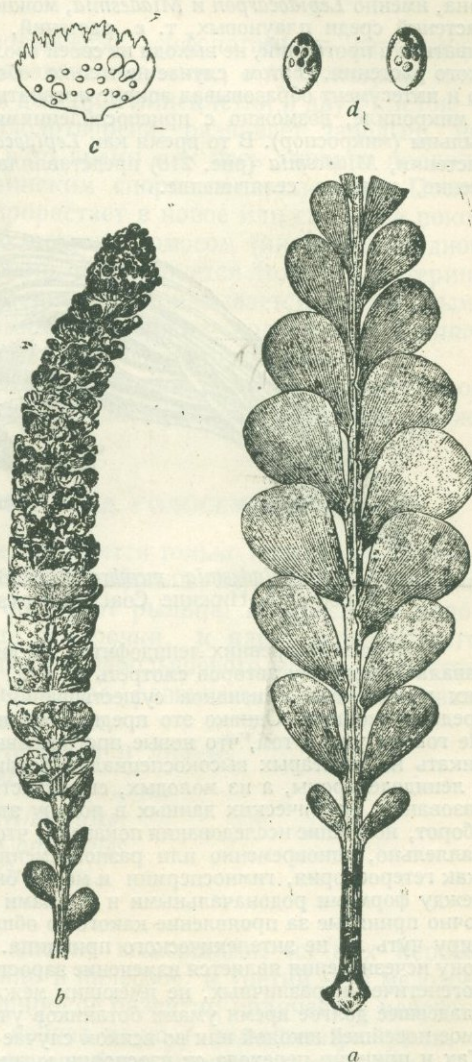


Рис. 217. *Noeggerathia foliosa* Sternb.

a — стерильный побег; *b* — спороносный побег; *c* — спорофилл; *d* — споры. Средний карбон. Ракониц в Чехии. По Штуру.

редких и мало изученных родов наблюдались из слоев продуктивного карбона. Наконец среди внешне не отличающихся по своим основным морфологическим чертам остатков плауновых попадаются образования, которые можно с гораздо большей легкостью считать уже за голосеменные растения. Точно таким образом, как среди растений, имеющих внешний облик папоротников, были установлены голосеменные *Pteridospermatophyta*, по двум родам, обнаруженным в торфдоломитах британского карбона, именно *Lepidocarpon* и *Miadesmia*, можно судить об образовании ветви семенных растений среди плауновых, т. е. растений, у которых мегаспора продолжала развиваться в проталлий, не выходя из своей оболочки и притом не отделяясь от материнского растения. В этом случае не только оболочка спорангия оставалась замкнутой, но и интегумент образовывал вокруг превратившегося в семя проталлия род покрова, с микропиле, возможно с приспособлениями, предназначенными для улавливания пыльцы (микроспор). В то время как *Lepidocarpon* (рис. 198) был семенем древесного растения, *Miadesmia* (рис. 218) представляла маленькое невзрачное травянистое растение, подобно селягинелле.

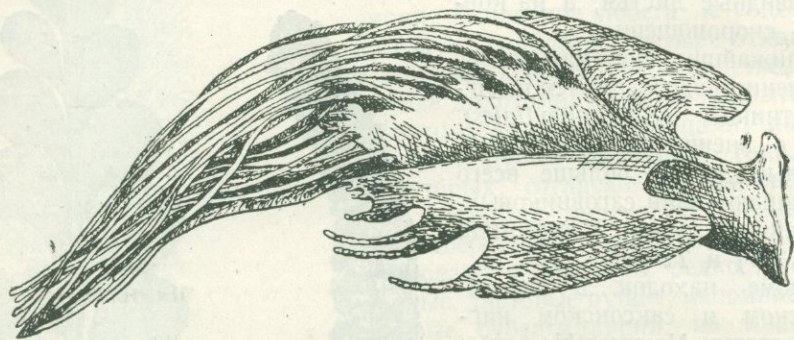


Рис. 218. *Miadesmia membranacea* Bertr. Реконструкция мегаспрофилла. Нижние Coal Measures. Англия. По мисс Бенсон.

Организация древних лепидофитов, не лишенных внешнего сходства с хвойными, давала повод ряду авторов смотреть на них, особенно в связи с обнаружением среди них упомянутых признаков существования примитивных семенных форм, как на предков хвойных. Однако это предположение едва ли имеет достаточно оснований. Не говоря уже о том, что новые прогрессивные группы растений должны были возникать не из старых высокоспециализированных застывших форм, как сигиллярии и лепидодендроны, а из молодых, еще пластических и мало дифференцированных образований, фактических данных в пользу этого предположения слишком мало. Наоборот, новейшие исследования показали, что нарастание признаков проявляется параллельно, одновременно или разновременно у филогенетически различных групп (как гетероспория, гимноспермия и может быть даже ангиоспермия), вследствие чего между формами родоначальными и формами развитыми создавались различия, ошибочно принятые за проявление какого-то общего, свойственного всему растительному миру чуть ли не энтелехического принципа. Прекрасным примером развития в сторону исчезновения является изменение заростка, фазы которого, сопоставляемые у филогенетически различных, не имеющих между собою ничего общего групп, создали владевшее долгое время умами ботаников учение о чередовании поколений, отвергаемое новейшей школой или во всяком случае теперь подвергаемое серьезной критике. Как и принцип перехода от изоспории к гимноспермии (соответственно ангиоспермии), развитие проводящей системы, от центростелии к формам современным, происходило у различных групп растений независимо.

XIV ОТДЕЛ. EMBRYOPHYTA SIPHONOGAMA. ЗАРОДЫШЕВЫЕ СИФНОГАМНЫЕ

Имеющие стебель растения, с сильно замаскированной сменой поколений и проявлением особой стадии покоя в виде семени, несущего покоящийся зародыш на известной степени развития. Мужское половое

поколение, развивающееся из микроспоры или пыльцевого зерна, состоит из вегетативной клетки, развивающейся в виде пыльцевой трубки (сифон) и еще одной или немногих других клеток, из которых одна играет роль антеридия и производит голые генеративные клетки (сперматозоиды), через пыльцевую трубку достигающие женского полового аппарата.

Мегаспора, именуемая у зародышевых сифоногамных зародышевым мешком, развивает женское половое поколение, с несколькими или одним архегонием, редуцированным до одной яйцеклетки и двух клеток — синергид. Яйцеклетка, будучи оплодотворена, развивает зародыш, не выходящий из границ мегаспоры, в то время как весь аппарат продолжает оставаться в связи с материнским споровым поколением. После периода покоя в семени зародыш прорастает в новое или споровое поколение с удвоенным против полового числом хромосом (иначе диплоидное поколение). Это удвоенное число вновь редуцируется только в материнских клетках спор. Половое поколение иначе называется гаплоидным.

Отдел зародышевых сифоногамных содержит подотделы: *Gymnospermae* (голосеменные) и *Angiospermae* (покрытосеменные).

Первый был развит еще с палеозоя, второй получил значительное развитие только в середине мелового периода, появившись вообще в нижнем мелу или не ранее юры.

1-й ПОДОТДЕЛ. *GYMNOSPERMAE*. ГОЛОСЕМЕННЫЕ

Микроспорангии, или пыльники, находятся только на нижней стороне спорофиллов. Плодолистики, или мегаспорофиллы, не срстаются в общее образование (завязь) и не образуют рыльца. Микроспоры непосредственно попадают в микропиле семяпочки, к ядру зародышевого мешка, достигая яйцеклетки архегониев зародышевого мешка. Заросток носит название эндосперма. Микроспора развивает, кроме половых ядер, еще несколько вегетативных клеток.

Деревья, кустарники, полукустарники и лианы.

К подотделу принадлежат классы:

<i>Cycadofilices,</i>	<i>Ginkgoales,</i>
<i>Cordaitales,</i>	<i>Coniferales,</i>
<i>Bennettitales,</i>	<i>Gnetales.</i>
<i>Cycadales,</i>	

Первые три класса являются вполне вымершими; из них первые два распространены преимущественно в палеозое, а третий — в мезозое; предпоследний класс, *Coniferales*, широкое развитие получает с мезозоя, остальные же во всяком случае сейчас играют подчиненную роль, в то время как некоторые из них пышно были развиты в прошлом.

1-й класс. *Cycadofilices*, или *Pteridospermatophyta*. Папоротникообразные семенные

Растения, имеющие внешний вид папоротников, с крупными вайями; их мегаспорангии достигают уровня развития семян, которые, будучи заключены в особой плюске, сидят на вайях мало, или почти не измененных (рис. 219 и 220). Микроспорофиллы или тычинки еще вполне сохраняют

вид спороносных листьев папоротников и неотличимы от последних (рис. 221).

Анатомическое строение ствола показывает вторичное утолщение, типа свойственного цикадовым.

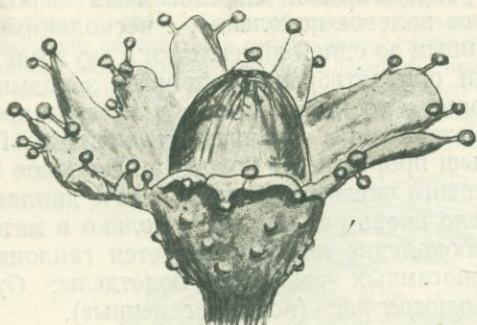


Рис. 219. *Lagenostoma Lomaxii* Will. Реконструкция семени *Lyginodendron*. Изображено по Скотту.



Рис. 220. Схематический разрез семени *Lagenostoma*. Вид на пыльцевая камера. По Олифу.

Обширная группа палеозойских и частью мезозойских растений, среди которых выделяются два главных семейства: *Lyginodendraceae* и *Medullosaceae*.

Уже издавна ряд авторов, например Д. Штур, при изучении палеозойской флоры поражались тем обстоятельством, что некоторые па-

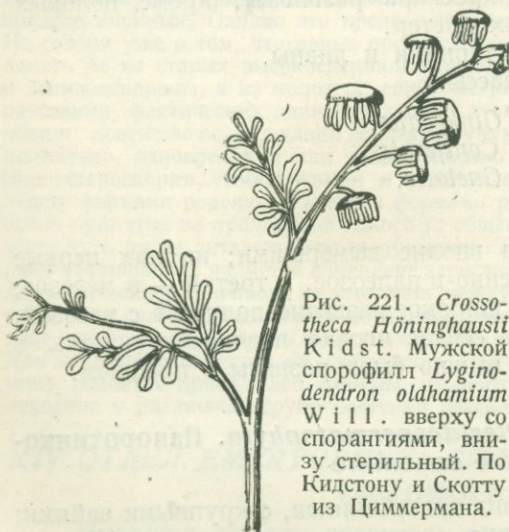


Рис. 221. *Crossotheca Höninghausii* Kidst. Мужской спорофилл *Lyginodendron oldhamium* Will. вверху со спорангиями, внизу стерильный. По Кидстону и Скотту из Циммермана.

ротники находились исключительно в стерильном состоянии, никогда не обнаруживая на своих вайях спорангиев, как например *Alethopteris*, многие *Pecopteris*, *Sphenopteris* и др., вследствие чего уже тот же Штур и Штерцель находили правильным ряд растений с обликом папоротников исключить из этого класса. В то же время по находкам, прежде всего во французском бассейне Отэн, стали известны, как носители папоротниковых вай, характерные стволы, обнаруживающие вторичное утолщение, как у цикадовых, причем как раз их вайи были того

типа, который не был найден со спорангиями. Потонье первый, на основании соображений исключительно анатомического строения, установил

группу *Cycadofilices*, изучение которой было особенно подвинуто в начале настоящего столетия английскими палеоботаниками Г. Д. Скоттом, Ф. Оливером, Р. Кидстоном и др., которым удалось объединить отдельно находимые разрозненные части растений в два более или менее ясно наметившиеся семейства, с рядом дополнительных типов, еще не получивших определенного места в системе растительного мира.

Сем. *Lyginodendraceae*.¹ К этому семейству относятся папоротникообразные семенные, имеющие стволы в виде *Lyginodendron*, черешки —

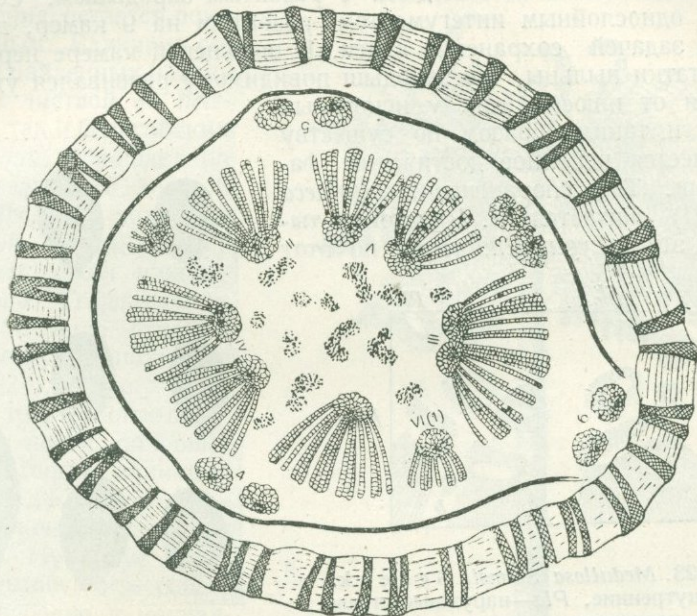


Рис. 222. *Lyginodendron oldhamium* Will. Упрощенный разрез молодого стволика.

I — VI — первичные проводящие пучки; 1 — 6 — листовые следы, из которых шестой пронизывает эндодерму. Средний карбон. По Циммерману. Увел. 5.

Rhachiopteris aspera, корни — *Kaloxylon*, листья — *Sphenopteris Höninghausii*, семена — *Lagenostoma* и микроспорофиллы — *Crossotheca*.

Стволы *Lyginodendron* (рис. 222) показывают центральное сердцевинное ядро, вокруг которого распределено несколько коллатеральных пучков, вокруг которых впоследствии возникает зона вторичной древесины. Первичные пучки однако, в отличие от саговых, обнаруживают развитие центрипетальной древесины. Древесинный цилиндр имеет многочисленные сердцевинные лучи и состоит из клеточек араукаридного типа, т. е. с тесно сближенными окаймленными ямочками. В связи с подобными стволами, имеющими характерную сетчатую скульптуру на поверхности и иногда находимыми с характерным шиповато-железистым покровом, находятся черешки *Rhachiopteris*, с проводящим пучком в виде V или W, вполне папоротникового типа. С этими черешками, также не-

¹ *Lygos* — прут; *dendron* — дерево.

сущими железистый покров, связаны бывают листья *Sphenopteris* (рис. 149), имеющие толстый, вильчатый рахис, несущий перья с тонкорассеченными перышками не только на обеих ветвях, но и на основной части. Семена *Lagenostoma Lomaxii* (рис. 220) показывают свою связь с описанными выше стволами и листвою тем, что и их придатки обильно покрыты шиповато-железистым покровом. Сами семена сравнительно малы (2 — 5 см), эллиптической формы и имеют на конце пыльцевую камеру, как у цикадовых. В семяпочке виден зародышевый мешок, но никогда еще семена не находили с развитым зародышем. Семя было облечено однослойным интегументом, разбитым на 9 камер, возможно имевшим задачей сохранение влаги. В пыльцевой камере нередко находят остатки пыльцы, но зародыш повидимому развивался уже после отделения от плюски, как у некоторых саговых, и таким образом по существу здесь имеется неполное достижение фазы семени. Тип спорангиев *Crossotheca* (рис. 221) считается Р. Кидстоном тычинками этих *Lyginodendraceae*, но этот

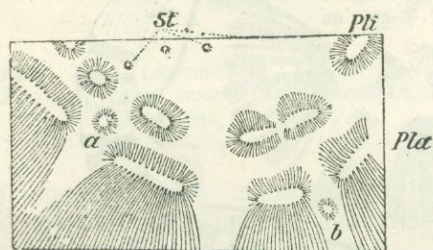


Рис. 223. *Medullosa Solmsii* Schenk. *Pli*—внутренние, *Plae*—наружные стелы ствола медуллозы, последние с сильно развитой вторичной древесиной. По Веберу-Штерцелю.

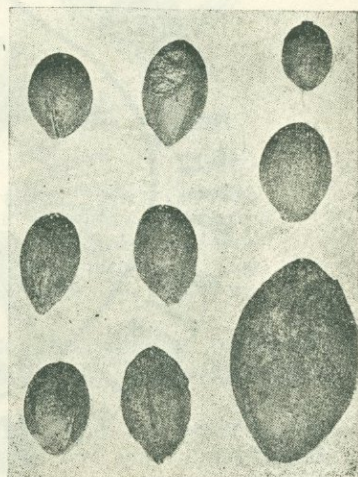


Рис. 224. *Trigonocarpus*. Семена. Карбон. По Арберу.

вопрос еще не решен окончательно. Кроме наиболее полно изученного типа лигинодэндрон, к этому же семейству могут быть отнесены стволы *Heterangium* с листвою *Sphenopteris elegans*, с тонкими побегами, вероятно характера вьющихся растений. Стволы этой группы отличаются присутствием гидромных пучков в сердцевине и особенно развитием в средней коре горизонтальных склеренхимных пластинок, на отпечатках сильно выступающих в виде поперечных углублений. Они известны с кульма до перми.

Сем. *Medullosaceae*.¹ К нему относятся стволы *Medullosa* (рис. 223), снабженные ваями *Alethopteris* или *Neuropteris*, черешками *Myeloxylon* и семенами *Rhabdocarpus* и *Trigonocarpus*.

Medullosa anglica, 7 — 8 см в диаметре, с тонко исчерченной вдоль поверхностью, имеют от трех до нескольких стел, окруженных каждая собственной флоэмой. Каждая из этих стел впоследствии начинает образовывать вторичную древесину.

¹ Медулла — сердцевина.

У пермских медуллоз кроме стел, в разрезе представляющих пластину, появляются многочисленные звездообразные стелы, также наращающие вторичную древесину. Род *Sutcliffia* не имел центральной сердцевины, обладая центральной стелой, у которой образование вторичной древесины было еще слабо намечено. Вокруг ствола *M. anglica* были спирально расположены черешки *Myeloxylon*, очень толстые, в которых проходят многочисленные коллатеральные пучки, с центрипетальной древесиной, что также отличает их от черешков саговых, где наблюдается и центробежная древесина.

В соединении с листвою медуллоз типа *Neuropteris heterophylla* были найдены семена *Rhabdocarpus*, известные только по отпечаткам; внутреннее строение остается пока неизвестным. Величина семян, как найденных в Шотландии с листвою *N. heterophylla*, так и бельгийских с *N. obliqua*, обращает на себя внимание. С листвою типа *Alethopteris*, хотя и не в прямой связи, как у *Neuropteris*, были найдены семена *Trigonocarpus*, обычные в виде отпечатков и ядер выполнения (рис. 224). Это были крупные трехгранные образования, почти половину длины которых занимала микропиле. Крылато-килеватая оболочка охватывала все семя. Нуцеллус сидел внутри интегумента совершенно свободно и кончался вверху пыльцевой камерой. Семена сидят по краю перышек *Pecopteris Pluckenetii*.

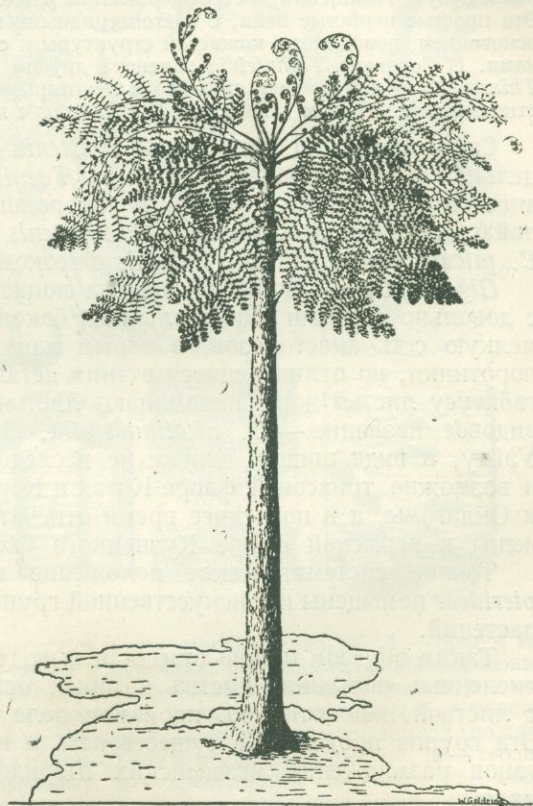


Рис. 225. *Eospermatopteris textilis* Goldr. Реконструкция птеридосперма верхнего девона. Сев. Америка. По Гольдрингу из Нолтона.

Кроме этих семян (рис. 224), принадлежность которых к тем или иным птеридоспермам более или менее установлена, в карбоне и нижнепермских отложениях есть еще целый ряд других, принадлежность которых пока остается неизвестной, хотя например такие семена, как *Pachytesta*, уже Гранд-Эри воссоединял с *Alethopteris*. В то время как мужские органы спороношения лигинодендровых мало отличаются от таковых палеозойских папоротников, микроспорофиллы медуллоз представляют образования крайне своеобразные. Они образуют чашевидные или колоколообразные органы или даже замкнутые капсулы, в стенках которых в виде продольных каналов находятся вместилища микроспор (*Whittleseyia*, *Aulacotheca*). Другие медуллозы имели микроспорофиллы типа *Potonia*, представляющие чашеобразные вместилища, густо покрытые на своей вогнутой поверхности трубчатыми микроспорангиями, образуя таким образом подобие соцветия сложноцветных.

Ряд других остатков растений также ставится в связь с папоротникообразными семенными. Древнейшим типом можно считать *Aneuro-*

phyton germanicum из среднего девона на нижнем Рейне, а также *Eospermatopteris textilis* из верхнего девона штата Нью-Йорк (рис. 225).

Как окаменелая древесина, из палеозоя известны остатки *Protopytis*, *Calamopytis*, *Mesopytis*. Толстые стволы *Protopytis* отличаются появлением лестничного утолщения у трахеид, вместе с окаймленными порами (нижний карбон). Несколько отпечатков спороношей из палеозоя также заставляют предположить их птеридоспермовую природу. Однако немало типов может принадлежать птеридоспермам и из более высоких горизонтов, что частью уже было упомянуто при описании групп папоротникообразных растений в искусственной системе. Так возможно, что семенными будут *Thinnfeldia*, встречающиеся от рэто-лайаса до средней юры, реже выше. Это простые перистые вайи, с алетоптеридными перышками, часто с низбегающим основанием, повидимому кожистой структуры и с многочисленными перистыми жилками. В Гондване *Thinnfeldia* заменена другим родом, *Dicroidium*. По Э. Антвусу, *Thinnfeldia* обнаруживает сходство с некоторыми хвойными; вероятно родственное отношение ее к таким типам, как *Phyllocladus* с листообразными кладодиями.

Сюда же может относиться и *Ctenis* — просто-перистая или почти цельная форма листа типа широкого *Taeniopteris* с относительно редкими анастомозирующими жилками. Спороношение их неизвестно; рэто-лайас, средняя юра, также неокм *Ctenis fallax* в нижней юре Швеции, *C. falcata* в юре Англии и *Ctenis* в неокме Уссурийского края.

Gigantopteris — большие, иногда лопастные и разветвленные листья с довольно тесными параллельными боковыми жилками, развивающими мелкую сеть анастомозов, в общем напоминающие диптеридиевые папоротники, но отличающиеся от них деталями жилкования. По общему габитусу листья живо напоминают листья покрытосеменных, откуда и видовое название — *G. nicotianaeifolia*. Органы размножения, по Д. Уайту, в виде шишек, ближе не исследованы. Находятся в пермской и возможно триасовой флоре Китая и Корен, также в пермской Техаса и Оклагомы, а в последнее время отпечатки *Gigantopteris* были обнаружены в пермской флоре Кузнецкого бассейна и Уссурийского края.

Точное систематическое положение неизвестно, почему *Gigantopteridae* помещены и в искусственной группировке папоротникообразных растений.

Таким образом нужно прийти к выводу, что уже в палеозое многочисленные растения, листва которых оставалась совершенно сходной с листвой папоротников, на самом деле были семенными растениями. Эта группа продолжала существовать и в мезозое, но организация органов размножения мезозойских птеридоспермов известна еще очень мало.

2-й класс. *Cordaitales* ¹. Кордаитовые.

Деревья с мощными стволами, имеющими анатомическую структуру хвойных, с араукаридными трахеидами и значительным развитием сердцевины. Листья крупные, линейные до ланцетных, с параллельными жилками, цветки — в сережчатых соцветиях.

Остатки кордаитов в изобилии находятся в осадках палеозойской эры, как в виде отпечатков листьев, так и в виде окаменелых стволов и соцветий, хотя части многих видов еще не могут быть ассоциированы между собой. Ряд типов отпечатков листьев заставляет предполагать их развитие и позже, во времена мезозоя, когда местами еще бесспорно уцелели реликты палеозойских форм.

¹ От фамилии палеоботаника Корда (*Corda*).

Главнейшим и наилучше изученным типом из группы кордаитовых является род *Cordaites* (рис. 226), строение которого во многих частях изучено детально. Хотя редкое из современных растений известно нам с такой подробностью, однако различные части растения, как стволы, корни

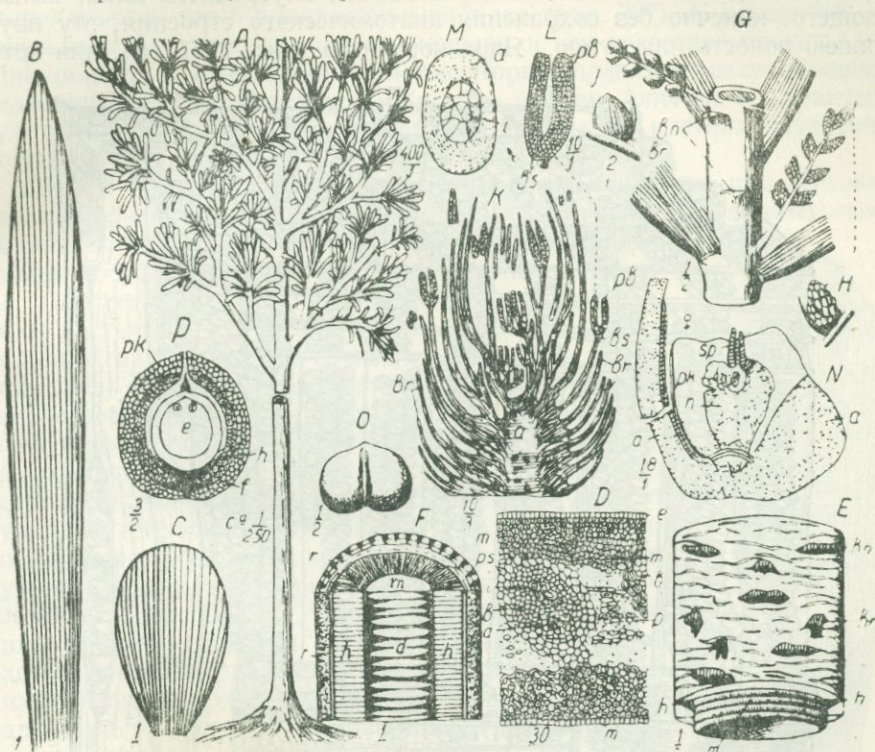


Рис. 226. *Cordaites*, реставрация растения и его отдельные части. А — общий вид растения; В и С — листья; D — участок поперечного разреза листа, показывающий коллатеральный характер проводящего пучка; b — склеренхимные элементы; p — соединительная ткань пучка; m, m — механическая ткань; e — эпидермис; E — участок ствола с листовыми рубцами (bn); h — древесина, выполнение сердцевинной полости (*Artisia*); F — часть ствола кордаита в продольном и поперечном разрезе; m — сердцевидный цилиндр; d — его диафрагмы; h — древесинный цилиндр; r — кора; G — ветвь с мужскими (H) и женскими цветками; br — прицветники; bn — листовые рубцы; K — продольный разрез через мужской цветок; a — ось; br — прицветники; bs — ножка; pb — пылевой мешок (и L); M — зерно пыльцы; a — оболочка; i — внутренние группы клеток; N — продольный разрез через семяпочку; a — наружная оболочка; n — ядрышко; pk — пылевая камера с 2 зернышками пыльцы; sp — ее верхина; O — семя (*Cordaispermum Gutbieri*); P — семя в продольном разрезе (*C. angustodunense*); f — наружная мясистая; h — внутренняя деревянистая оболочка; pk — пылевая камера; e — внутренняя часть семени.

листья и органы размножения, до сих пор иногда приходится рассматривать под различными наименованиями. Заслуга изучения кордаитов принадлежит главным образом французам Б. Рено и Ш. Гранд-Эри, которые имели в своем распоряжении прекрасные по сохранению материалы французского Центрального бассейна и бассейна Отэн, где, по выражению Г. Зольмс-Лаубаха, листья кордаитов залегают послойно в такой же массе, как листья буков в наших лесах.

Кора кордаитов отличалась значительной гладкостью, и лишь на более старых ветвях выделяются листовые поперечные рубцы. Зато, благодаря способности образовывать объемистую сердцевину, стволы кордаитов отличаются частым образованием внутреннего ядра, выполняющего, конечно без сохранения анатомического строения, эту внутреннюю полость или дупло. Ядра кордаитов (рис. 226E, F), или арти-

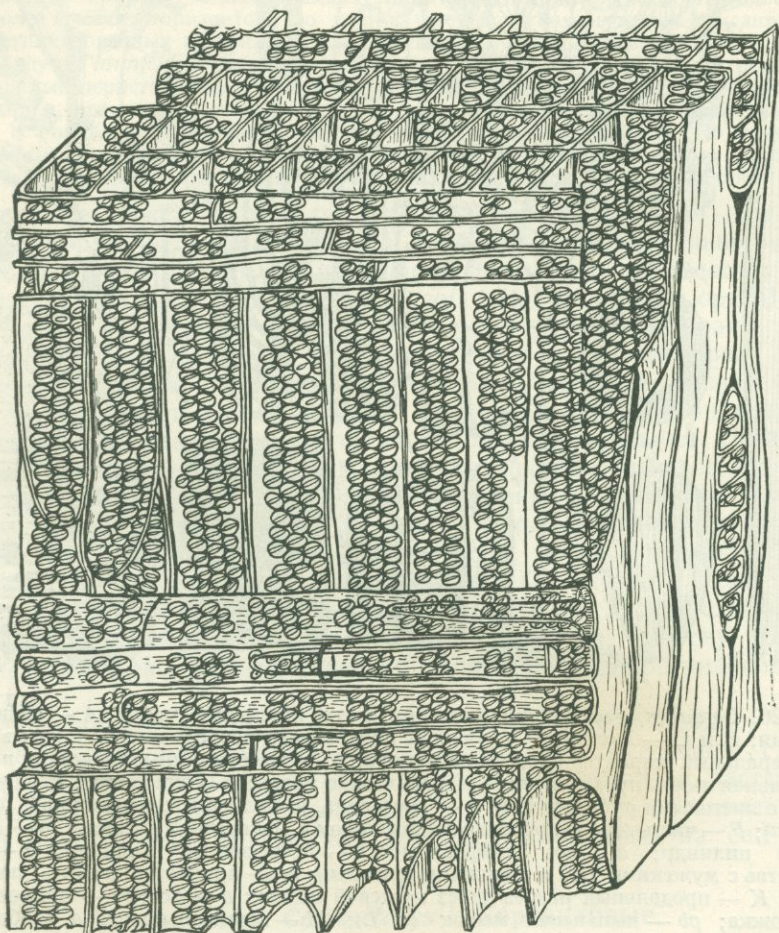


Рис. 227. Блок-диаграмма древесины кордаита, показывающая ход сердцевидных лучей, и расположение окаймленных ямочек на стенках трахеид. По Джеффри.

зии (род *Artisia*), цилиндрической формы, на своей поверхности несут поперечные желобки, представляя как бы стопку попеременно наложенных более крупных и мелких монет, что зависит от выполнения внутреннего дупла с остатками диафрагм по его окружности, которые повлекли на их местах появление периферических желобков или перетяжек на ядре. В зоне древесины, развивающейся исключительно центробежно, а именно в первичной древесине заметны клетки со спиральными и сетчатыми утол-

щениями, но вскоре во всей массе древесины они заменяются трахеидами с окаймленными, тесно расположенными ямочками, сходными с аналогичными трахеидами наших араукарий, единственных сохранивших этот тип анатомического строения древесины, при котором окаймленные ямочки располагаются тесно в шахматном порядке (рис. 227). У кордаитов еще совершенно отсутствуют годовичные кольца, и вся древесина представляет один цилиндр из однообразных клеток. Корни кордаитов с сохранившимся анатомическим строением известны под именем *Amyelon* и характеризуются присутствием эндотрофной микоризды в клетках внутренней коры.

Листья кордаитов представляют линейные ланцетные или лентовидные образования, до 50 и более см длины. Сборный род *Cordaites* может подразделяться на собственно *Cordaites*, свойственный главным образом карбону, с крупными тупыми листьями; *Dorycordaites*, с почти такими же, но заостренными листьями, и *Poacordaites*, с острыми узкими листьями, из которых два последние типа стали играть роль лишь к концу каменноугольного периода. Анатомическое строение толстых листьев кордаитов хорошо сохранилось в торфдоломитах. У некоторых из них хорошо выражена палисадная ткань; у других эта черта не проявляется, но зато наблюдается внепучковый луб, присутствию которого обязано появление ложных жилок между основными жилками листа. Проводящие пучки окружены особыми влагалищами из скелетных элементов (рис. 226 D). Устьица помещаются лишь на нижней стороне листьев. Мужские и женские цветки располагаются в отдельных сережках, в виде маленьких головок. Мужские цветки представляют тесно спирально расположенные прицветники (или брактен), между которыми сидят тычинки с 3—4 и более пыльцевыми мешочками, открывающимися продольной щелью. Пыльцевые зерна от 0,5 мм величины, и внутри их заметно образование проталлия, более организованного, чем у новых типов голосеменных. Женский цветок также состоит из спирально расположенных на толстой оси прицветников; в пазухе некоторых из них заметны ортотропные семяпочки, каждая из которых сидит на собственной ножке, также несущей несколько прицветников, почему этот «цветок» кордаита уже не может считаться простым спиральным образованием, а является скорее соцветием. В семяпочке заметен интегумент, пыльцевая камера, в которой наблюдаются засевающие пылинки а в верхней части зародышевого мешка (нуцеллусе), различаются архегонии. Ни образования пыльцевой трубки ни зародыша не наблюдалось. Возможно, из антеридиев пыльцевого зерна сперматозоиды непосредственно вступали в архегонии нуцеллуса при посредстве капли жидкости. Кордаиты, от кульма через весь каменноугольный период, достигают красного лежня. Наиболее обыкновенный тип — *C. principalis*. Но кроме сборного рода *Cordaites* и уже упомянутых подродов к классу *Cordaitales* относится еще вероятно и ряд других форм.

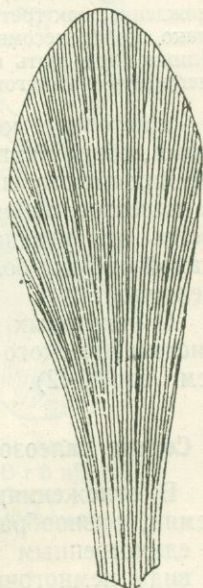


Рис. 228. *Noeggerathioopsis Hislopii* Feist. Лист. Пермь. Гондвана. Уменьшено.

Из палеозойских форм надо особенно отметить род *Noeggerathiopsis*. Он имеет ланцетные или лопатообразные листья, также до 30 см величиною, но в общем более мелкие, чем листья настоящих кордаитов, и отличается большей разветвленностью жилок. Род в виде широкораспространенного *N. Hislopi* (рис. 228) или *N. aequalis* типичен для флоры нижней гондваны и флоры тунгусского яруса Сибири (Кузнецкий бассейн, Уссурийский край). Указанный для рэто-лайасовых слоев Тонкина *N. Hislopii* настолько отличен от типичного нижнегондванского, что наряд ли возможно считать его дожившим до столь поздней эпохи. Органы размножения этого кордаитового неизвестны, но принадлежность остатков к классу *Cordaitales* встречается поддержку в находках семян, напоминающих семена кордаитов. Типичные ядра *Artisia* впрочем никогда не находились в гондванских отложениях, но тип строения древесины *Dadoxylon* вполне тождествен с сибирским *Noeggerathiopsis aequalis*.

Некоторыми авторами с классом кордаитов сближаются роды *Yuccites* и *Pelourdea*, из триаса (пестрый песчаник Вогез и кейпер), *Erethmophyllum* и *Phyllotaenia* из юры и роды *Kranneria* из ценомана и *Eolirion* из нижнекарпатского мела, равно как *Torellia* (*Feildenia*) из юры и мела Арктики (указание на Шпицбергенское местонахождение, как третичное, я считаю ошибкой: это по крайней мере нижний мел). Однако, кроме несомненного отношения их к голосеменным, едва ли возможно пока ближе определить их классовую принадлежность, и для некоторых из них родство например с гинкговыми столь же возможно, как и с кордаитами.

Настоящие кордаиты вероятно имеют общих предков с птеридоспермами, обнаруживая с ними ряд общих черт, но в то же время отличаясь от них некоторыми специфическими признаками. Их пышное развитие в палеозое одновременно с птеридоспермами скорее говорит за то, что ветвь эта угасла без прямых потомков, которые могли произойти из какой-нибудь более ранней специализированной отрасли их, пока не выделенной.

О некоторых родах голосеменных растений еще более сомнительного систематического положения мы скажем в общих словах в конце главы (см. стр. 242).

Семена палеозойских голосеменных: птеридосперм, кордаитов и пр.

В отложениях каменноугольного периода находят много остатков семян, разнообразная форма которых стояла в большом противоречии с единственным известным тогда классом голосеменных — *Cordaitales*, в виду немногочисленности и однообразия форм последних. Открытие птеридосперм выяснило различное происхождение этих семян. Семена находятся в громадном большинстве случаев изолированными, так что истинная природа их определяется нелегко. Помимо того не всегда легко сопоставить семена, окаменевшие с сохранением внутреннего строения, и другие, сохранившиеся лишь в виде отпечатков.

Последние обычно сильно сплющены и потому утратили свою основную форму. Некоторые отпечатки сохраняют формы семян, и пустота, представляющая исчезнувшее семя, выполняется породой, дающей слепок семени. За невозможностью создания для них естественной системы семена до сих пор располагаются в искусственной группировке.

Все известные нам палеозойские семена ортотропны, т. е. место их прикрепления и микропиле расположены на противоположных концах округлого или продолговатого образования. Все они, как и семена саговых и гинкго, имеют пыльцевую камеру; многие из них обнаруживают присутствие мясистой внешней (саркогеста) и кожистой внутренней (склеротеста) оболочек. Нуцеллус у большинства (особенно *Lagenostoma*) свободен внутри интегумента. Все семена делят на две искусственные группы с 1) радиальным и 2) билатеральным строением.

Первые имеют округлое или многоугольное очертание своего поперечника и могут быть разделены более чем двумя осями симметрии. Вторые — более или менее плоские или сплюснутые образования, могущие быть разделенными пополам лишь

в двух направлениях под углом в 90° одно к другому. В каждой из них в свою очередь выделяют несколько более мелких групп.

I. *Radiospermae*. К ней относится прежде всего группа *Lagenostoma*. Это — мелкие семена с ребристым нуцеллусом, свободным лишь в верхней части. Свободная верхняя часть интегумента бывает разделена на лопасти. Семена часто свободно сидят на плоске. Кроме рода *Lagenostoma*, принадлежащего птеридосперму *Lygodendron-Sphenopteris*, сюда относят *Physostoma*. Пыльцевая камера ее окружена 10 — 12 «щупальцами», поверхность семени покрыта волосками. *Conostoma* имеют шестиугольное очертание, вместо волосков семя имеет мясистую оболочку, лопасти их интегумента короче.

Семена *Gnetopsis* из пермокарбона и продуктивного карбона отличаются присутствием папруса (хохолка) из 3 — 4 перистых волосков; семена сидели по 3 — 4 в плосках. Их систематическая принадлежность неясна.

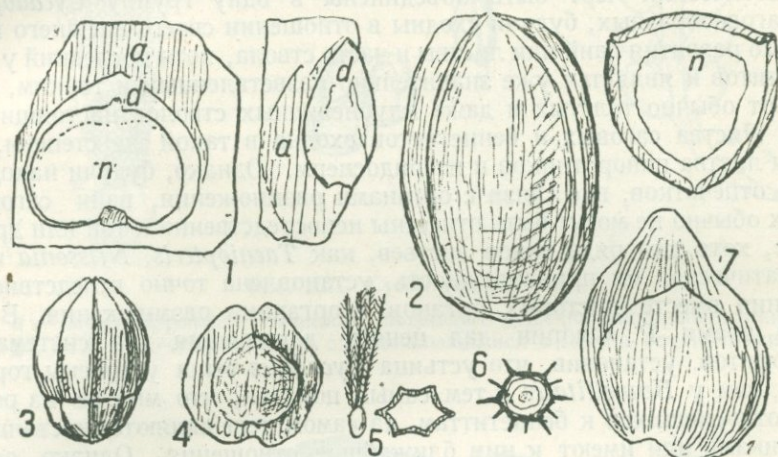


Рис. 229. Различные типы семян и пыльников карбона и перми.
1 — *Cardiocarpus drupaceus* Brongn.; 2 — *Trigonocarpus* Brongn.;
3 — *Codonospermum* Brongn. (пыльник); 4 — *Samaropsis* Goep.; 5 —
Gnetopsis Re n.; 6 — *Polypterosperrum* Brongn.; 7 — *Rhabdocarpus*
Goerr. По Броньяру, Гепперту и др.*

Следующую группу *Radiospermae* составляют семена рода *Trigonocarpus*, имеющие три резко выдающиеся ребра и почти трехгранные, или имеющие эти признаки в числе кратном 3. Ребрышки принадлежат склеротесте и выступают сквозь саркотесту. Нуцеллус у них свободен, прикреплен лишь при основании; интегумент образует над микропиле удлиненную трубку. Семена собственно *Trigonocarpus* (рис. 229, 2) довольно крупны, доходят до величины фасоли, принадлежит *Medullosa* и *Alethopteris* («*Tri-med-alethopteris*»). Семена этой же группы *Pachytesta* достигают величины гусяного яйца, до 10 см. Семена имели также свободный нуцеллус и сидели на одной оси по несколько штук. Семена *Codonospermum* были восьмиугольными, разделены перетяжкой на верхнюю — большую и нижнюю — меньшую части (рис. 229, 3). Семена *Polypterosperrum* имели 6 очень выпуклых продольных ребер в виде килей или крылышек. Последние семена были найдены во французском пермокарбоне; большинство из них также принадлежит птеридоспермам, причем *Pachytesta* может быть относится прямо к *Alethopteris*.

II. *Platyspermae*. При сплюснутой форме они в общем соответствуют тригонокарповым и имеют свободный нуцеллус, пыльцевую камеру, саркотесту и склеротесту.

В то время как *Radiospermae* в большинстве несомненные *Pteridospermae*, эти могут в значительной степени относиться к кордаитам, тем более что многие из них были найдены в органической связи с последними. На отпечатках все семена кажутся крылатыми, часть вероятно вследствие расплющивания мясистой саркотесты. К ним принадлежат: *Cardiocarpus* — сердцевидное семя с заостренной верхушкой (рис. 229, 1), *Rhabdocarpus* — более вытянутой формы (рис. 229, 7), первые — семена кордаитов, вторые — птеридосперм и прежде всего — *Neuropteris*. Плоские и маленькие *Sa-*

maropsis — исключительно отпечатки. У них всегда имеется широкое крыло — лутчка, возможно часто сводящаяся на саркотесту.

Некоторые семена не включены в две названные группы. Таковы например *Lepidocarpon*, семена некоторых лепидодендронов, как *L. Lomaxii* из нижних coalmeasures Англии и *L. westfalicum* из средних. У первых развившийся из мегаспоры проталлий еще вполне заключен в вырост спорофилла, у вторых сидящие на оси уже выросшие семена прорвали интегумент и облечены лишь стенкой мегаспорангия. У *Miadesmia* интегумент имел пучок волосовидных выростов (рис. 218).

3-й класс. *Bennettiales*. Беннеттитовые

Этот класс и следующий за ним класс саговых могут по ряду своих морфологических черт быть объединены в одну группу *Cycadophyta* или саговообразных, будучи сходны в отношении своего внешнего вида, сильного развития вайи или листвы и часто ствола, хотя последний у ряда беннеттитов и является уже значительно разветвленным и тонким, в отличие от обычно толстых и даже клубневидных стволов настоящих саговых. Листва саговых и беннеттитов сходна в такой же степени, как сходна листва папоротников и птеридосперм. Однако, будучи находимы в виде отпечатков, вне связи с органами размножения, вайи саговообразных обычно не могут быть отнесены непосредственно к той или другой группе, хотя для ряда типов листьев, как *Taeniopteris*, *Nilssonia* и пр. систематическая их принадлежность установлена точно вследствие нахождения вместе листовых органов с органами размножения. В последнее время Р. Флорин дал ценные дополнения для систематики цикадофитов, установив, что устьица *Cycadales* были устроены гораздо проще, чем у *Bennettitales* и тем самым показал, что многие из родов, ранее относившихся к беннеттитам, на самом деле являются настоящими саговниками или имеют к ним ближайшие отношения. Однако, основная масса листовых органов находится в природе далеко не в таком состоянии, чтобы быть всегда безошибочно отнесенной к тому или иному классу цикадофитов, и поэтому будет здесь рассматриваться далее в порядке искусственной классификации, как трактуются листья палеозойских папоротникообразных растений, после того как мы рассмотрим известные нам основные черты морфологии той и другой группы, главным образом их органов размножения.

Лишь недавно получив строго установленное систематическое положение, эта группа заняла столь важное место среди системы растительного царства, что она требует особо внимательного рассмотрения.

Принадлежащие к этой группе растения облика саговых, иногда папоротников с малорасчлененными простыми или простоперистыми вайями, простым приземистым или разветвленным стволом. Спороносный аппарат в некоторых отношениях напоминает цветок покрытосеменных; женские цветки — в виде ортотропных семяпочек (рис. 230 и 232) в центральной части; мужские цветки — спирально расположенные микроспорофиллы, мало редуцированы и папоротникового вида (рис. 233 и 234) или же сведены к форме, близкой к тычинке покрытосеменных. В виду разнообразия строения последнее лучше выяснится на отдельных типах этой группы.

Будучи сходной с саговыми по строению ствола и листве, эта группа особенно резко отличается от нее спороношением. Наиболее широко распространены роды *Bennettites* и *Cycadeoidea*, трудно разграничиваемые между собой. Стволы их представляют овальные или почти шаровидные

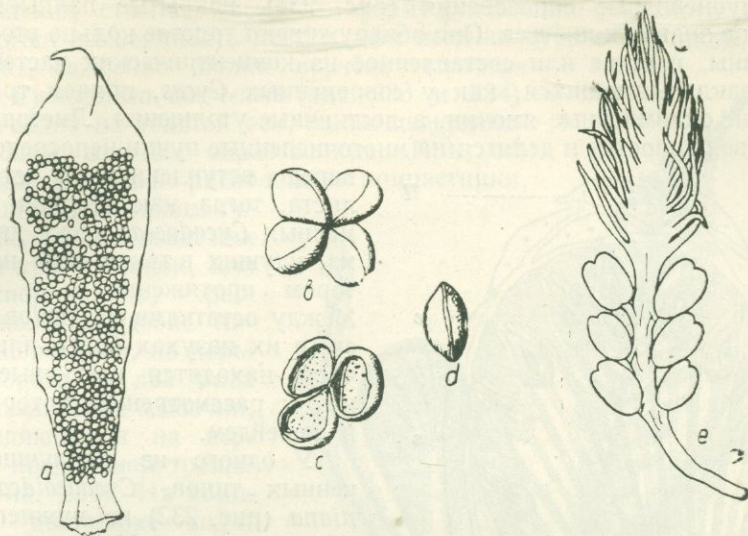


Рис. 230. *Cycas revoluta* L.

a — микроспорофилл (тычинка); пыльцевые мешочки (микроспорганы);
b, c, d e — мегаспорофилл с развивающимися в семена семечками;

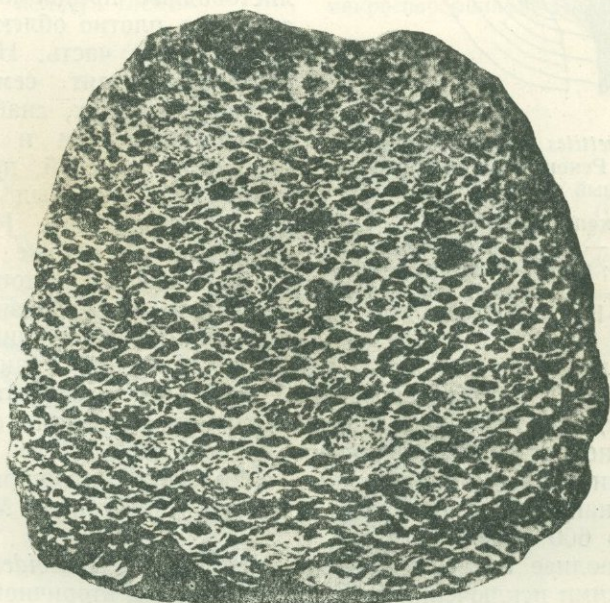


Рис. 231. *Cycadeoidea marylandica* Font. Окаменелый ствол беннеттита. Между основаниями листьев видны неправильно расположенные цветочные почки. Нижний мел. Сев. Америка.

или клубневидные образования (рис. 231), покрытые панцырями от черешков опавших листьев. Они обнаруживают толстое кольцо вторичной древесины, простое или составленное из concentрических частей, повторно закладывающихся, как у современных *Cycas*, причем трахеиды имеют не окаймленные ямки, а лестничные утолщения. Листовые следы в стволе простые и делятся на многочисленные пучки непосредственно

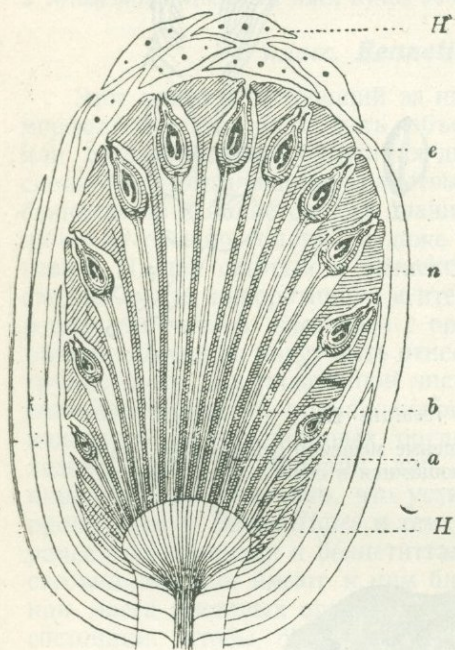


Рис. 232. *Bennettites (Cycadeoidea) gibsoniana* Сагг. Реконструкция, продольный разрез.

H — листья около цветника; *e* — зародыш семени; *b* — ножки апофизов, вздутых на концах; *n* — воронковидная основа семени; *a* — его ножка. По Зольмсу Лаубаху. В половину нат. вел.

перед вступлением в стержень листа, тогда как стержни современных *Cycadaceae* несут два пучка, идущих в таком виде на некотором протяжении и в стволе. Между остатками черешков листьев, в их пазухах более или менее часто находятся цветковые органы, к рассмотрению которых мы и перейдем.

У одного из наилучше изученных типов, *Cycadeoidea gibsoniana* (рис. 232) из нижнего мела (Greensand) о-ва Уайта, от которой впрочем известны только стволы с женскими цветками, без признака мужских, женский цветок имеет вид кочана капусты до 4 — 5 см длины. На толстой оси сидят листовидные прицветники, до созревания плотно облегающие внутреннюю его часть. На мясистом цветоложе сидят семяпочки на длинных ножках, снабженные одним интегументом и с заметной пыльцевой камерой, причем в них обнаружен уже был зародыш с двумя семядолями. Кроме семяпочек на цветоложе еще сидят особые апофизы с тонкими стерженьками и булавовидными расширениями окончаний, которые

тесно соприкасаются между собой и образуют род панцыря, причем выходы трубок пыльцевых камер семяпочек располагаются в углах при схождении трех апофизов, защищающих эти нежные образования своими сильно кутинизированными частями. У других *Bennettites* впрочем были найдены признаки мужских спорофиллов при основании цветка, как например в альбском *B. albianus*, в котором М. Стопс обнаружила до 600 семян.

Гораздо полнее изучены остатки настоящих *Cycadeoidea*, обладающих, за редкими исключениями, простым кольцом вторичной древесины в стволе. Их структура стала известна главным образом благодаря изучению богатых материалов из нижнего мела Америки (Мерилэнд, Виргиния) американским палеоботаником Д. Уиландом. И здесь цветки оказались погруженными в пазухах листьев, и, чтобы добыть их без

повреждения ствола, имеющего форму удлиненно-округлого клубня, приходится высверливать цветки, при помощи бура с коронкой, в виде колонок. Особенно полно изучено строение цветка *Cycadeoidea dacotensis* (рис. 233 и 234). Цветок сидит на толстой оси, заканчивающейся коническим вздутым образованием. При его основании спирально расположены прицветники, снабженные по краям густыми волосками, выше них следует круг тычинок, или микроспорофиллов, расчлененных наподобие листа папоротника, на перьях которого в два ряда сидят пыльцевые мешочки, расщепляющиеся на верхушке продольной трещиной (рис. 234). На коническом цветоложе сидят женские спорофиллы, сведенные по существу к семязпочке, здесь лишённые длинной ножки, как у *B. gibsoniana*, но так же окруженные тесно сплоченными апофизами, между члени-



Рис. 233. *Cycadeoidea dacotensis* Wiel. Цветок с одним распустившимся и одним свернутым микроспорофиллом. По Виланду.

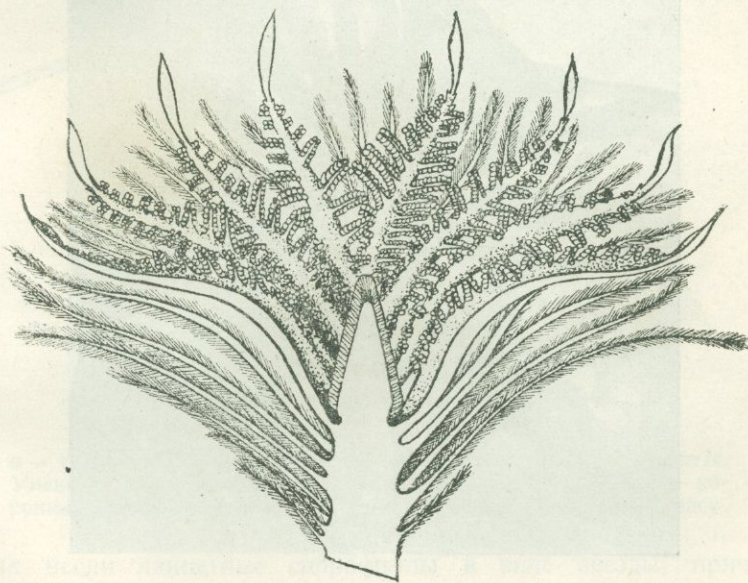


Рис. 234. *Cycadeoidea ingens* W a r d. Совершенно распустившийся обоеполюй цветок. Нижний мел. Сев. Америка.

ками панцыря которых высовываются микропилярные трубки семяпочек. Надо обратить внимание, что уже у этих примитивных предков покрытосеменных была широко развита протандрия: пыльники вскрывались, пока семяпочки данного цветка были еще незрелы, а когда последние достигали зрелости, тычинки или микроспорофиллы уже сбрасывались, высеявши очевидно всю пыльцу для опыления цветков других индивидуумов. Со стволами, на верхушке их, были находимы лишь листья в молодом состоянии, напоминавшие *Zamites*. Этот тип беннеттитовых наиболее характерен для нижнего мела, от неокома до апта, хотя находки были и в альбе; однако и в верхней юре тоже встречались аналогичные остатки.



Рис. 235. *Zamites feneonis* Brongn. Лист. (вайя). Верхняя юра. Франция.

Род *Williamsonia*. Цветки этого рода сидели частью свободно, на конечных побегах, или, если находились в пазухах листьев, то сидели на цветоножках и достигали значительной величины. Известны главным образом разнополые цветки, хотя возможно существовали и обоеполые. Сохранение тех и дру-



Рис. 236. *Williamsonia pacifica* Krush. Цветок. Никанские (верхнемеловые) отложения. Окрестности Владивостока. По Криштофовичу. Уменьш. около 2 раз.

гих, главным образом в виде отпечатков, а не окаменелостей, не дает такого богатого материала по роду *Williamsonia*, какой мы имеем по родам *Cycadeoidea* и *Bennettites*. Мужские цветки *Wil-*

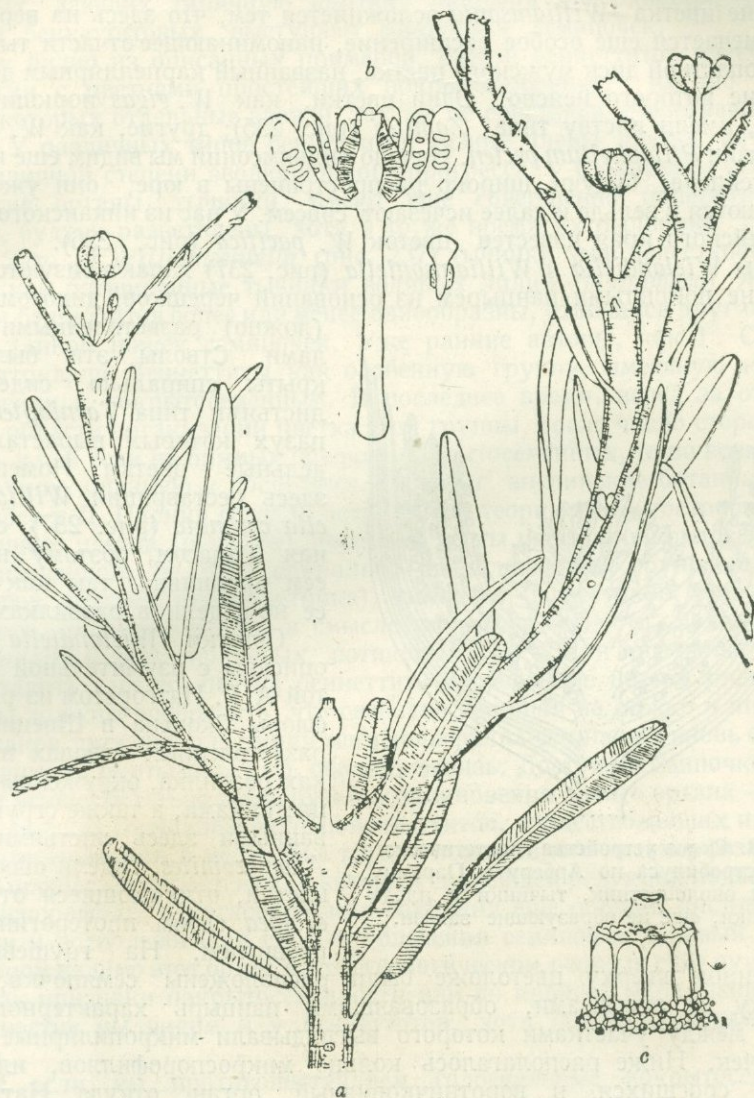


Рис. 237. *Williamsoniella coronata* Thom.

a — реконструкция всего растения с листьями типа *Taeniopteris*. Уменьш. вдвое; *b* — реконструкция цветка в нат. вел.; *c* — коронка гинецея с заметными микропиларными входами. По Томасу.

Williamsonia несли ланцетные спорофиллы в виде звезды, причем на верхней поверхности их были прикреплены пыльцевые мешочки, расположенные в два ряда по бокам средней линии спорофилла. Женские цветки имели при основании покров из прицветников, хотя, возможно,

существовали и голые формы, а выше на конически-грушевидной оси, как и у *Cycadeoidea dacotensis*, сидели вперемежку семязпочки и апофизы, образующие с поверхности панцырь, дающий характерные отпечатки. Строение цветка *Williamsonia* осложняется тем, что здесь на верхушке оси замечается еще особое расширение, напоминающее отчасти тычиночный лопастной диск мужского цветка, названный карпеллярным диском, значение которого неясно. Одни цветки, как *W. gigas* иоркширского оолита, имели листву типа *Zamites* (рис. 235); другие, как *W. pecten*, несли вайи *Ptilophyllum pecten*. Начало вильямсоний мы видим еще в лундском кейпере; будучи широко распространены в юре, они уже реже встречаются в вельде и далее исчезают совсем. У нас из никанского яруса Уссурийского края известен цветок *W. pacifica* (рис. 236).

Роды *Wielandiella* и *Williamsoniella* (рис. 237) характеризуются тонкими, не покрытыми панцырем из оснований черешков, дихотомически (ложно) разветвленными стволами. Стволы эти были покрыты спирально сидевшими листьями типа *Taeniopteris*, из пазух которых вырастали отдельные цветки. Помещаемая здесь реставрация *Williamsoniella coronata* (рис. 237), сделанная Томасом, поэтому не совсем правильна, так как цветы ее не сидели в развилках.

Остатки *Wielandiella* были описаны с изумительной полнотой А. Г. Натгорстом из рэтской флоры Сконена в Швеции. На разветвленных стволах в пазухах развилка, окруженные прицветниками, а также сгруппированными здесь листьями типа *Anomozamites*, сидели обоеполые цветки, отличающиеся от *Cycadeoidea* своим протерогиничным развитием. На грушевидном, утолщенном вверху цветоложе были расположены семязпочки, вперемежку с апофизами, образовавшими панцырь характерного рисунка, между участками которого выглядывали микропиллярные части семязпочек. Ниже располагалось кольцо микроспорофиллов, или тычинок, сросшихся в воротничковидный орган, откуда Натгорсту удалось извлечь, для доказательства его природы, ряд пыльцевых зерен. Редуцированный характер микроспорофиллов показывает специализированный тип и значительный геологически возраст этого типа.

Находимые в средней юре Иоркшира в Англии остатки *Williamsoniella* показывают довольно сходный вегетативно тип. Здесь слабо дихотомически разветвленный ствол, облиственный вайями типа *Taeniopteris*, расположенными спирально, несет в пазухах листьев на довольно длинной ножке двуполоые цветки. Микроспорофиллы или тычинки их представляют лепестковидные образования, с внутренней стороны которых

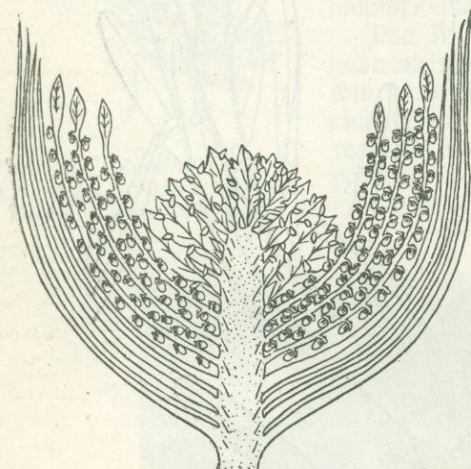


Рис. 238. Схема устройства гипотетического проангостробилуса по Арберу и Паркину. Показан околоцветник, тычинки и плодolistики, еще не образующие завязи.

видны сидячие пыльцевые мешочки, расположенные в два ряда, по три мешочка в каждом. На выдающейся вверх оси цветоложа расположены семязпочки, окруженные апофизами, между расширениями верхушек которых, дающих типичную картину панцыря поверхности женского цветка беннеттитовых, выступают микропиле семязпочек.

Как видно из описанных примеров, цветки беннеттитов имеет много аналогии с цветками простейших покрытосеменных, именно *Ranales*, у которых отдельные завязи, так же не срастаясь, покрывают цветоложе. У различных типов беннеттитов разные члены цветка находятся на различной степени эволюционного прогресса: у *Cycadeoidea* (рис. 233) мужские органы, тычинки, имеют еще совершенно папоротниковый облик, будучи разветвлены, хотя в то же время их пыльники сагового типа. Зато у *Williamsoniella* (рис. 237) тычинки уже лепесткообразны, почти как расширенные тычинки водяных лилий (*Nymphaea*). Женские цветки беннеттитов более или менее однообразны, отличаясь друг от друга лишь длиной ножек семязпочек. Уже ранние авторы, как Г. Сапорта, рассматривали беннеттиты как особенную группу, имеющую какие-то отношения к покрытосеменным. В последнее время, вслед за открытиями в области организации цветка этой группы, росло число сторонников видеть в ней если не прямых предков покрытосеменных, то во всяком случае группу, близкую к последним. В 1907 г. английские ботаники Э. А. Н. Арбер и Д. Паркин создали остроумную теорию проантостробилуса — первичного цветка (рис. 238), носящего черты цветков покрытосеменных, организованного по типу спирально расположенных групп цветковых покровов (листки околоцветника), тычинок и пестиков, выражением которого, видоизмененного в смысле покрытосеменности, является цветок *Ranales* (как магнолиевых, лютиковых и пр.). Для того однако, чтобы представить себе из цветка беннеттита образование цветка ряда *Ranales*, мы должны вообразить, что свободно сидящая на ножке и лишенная признаков листовой пластинки мегаспорофилла-семязпочка вновь обретает последнюю и окутывается ею, образуя завязь. Доступ к семязпочке теперь может осуществляться лишь путем возникновения нового органа — рыльца. От высших специализированных беннеттитов, существовавших наряду с покрытосеменными в мелу, уже трудно ждать такого метаморфоза, но его могли осуществить растения, у которых скорейшей редукции подвергается микроспорофилл, а мегаспорофилл сохранил еще остатки листовой пластинки и воспользовался ею для облечения семязпочки в новый покров, в котором видимо этот орган в этом геологическом периоде стал нуждаться, так как признаки покрытосеменности или по крайней мере «защищенносеменности» мы видим и у беннеттитов, хотя осуществленными иным путем.

И если мы противопоставляем голосеменные покрытосеменным, не можем ли мы противопоставить тем и другим, сближая по задаче нового образования — с последними, а по морфологической сущности — с первыми, новый ряд — ряд «защищенносеменных», где панцырь апофизов играл роль плода.

4-й класс. *Cycadales*. Саговые

Ствол клубневидный или цилиндрический, разветвления обычно отсутствуют. Листья напоминают перистые пальмы или папоротники; вайи простоперистые, реже — двоякоперистые; цветки двудомные; муж-

ские цветки в простых шишках, с пыльцевыми мешочками на нижней стороне тычинок (рис. 230a); женские цветки от мало превращенного вегетативного побега (рис. 230b), с появлением семязпочек вместо сегментов листа, до шишек, с сильно модифицированными мегаспорофиллами. Покровы в цветке отсутствуют. В коре разветвленные камедевые ходы. Вообще считались существовавшими с рэа до настоящего времени, но по устройству устьиц очевидно, что некоторые палеозойские представители цикадофитов были наиболее близки именно к классу *Succadales*.

Современные цикадовые или саговые представляют деревья пальмового или папоротникового облика, с перистыми, редко двоякоперистыми листьями, в почкосложении свернутыми спирально. Доли листа имеют или одну жилку, как у *Sucas*, или ряд одинаковых, идущих продольно, как у *Zamia* и *Encephalartos*. Лишь у своеобразной *Stangeria paradoxa* жилкование долей вайи перистое. Ствол клубневидный или цилиндрический, обычно покрытый панцырем из оставшихся оснований черешков. Вторичный рост в толщину происходит (например у *Sucas*) путем заложения рядом с лубом последовательно все новых и новых камбиальных колец. Саговые в настоящее время являются жителями тропиков и субтропиков. Хотя и обитая во влажном климате, они имеют ксерофитный габитус, что нужно отнести на счет унаследованных ими часто-органических свойств, связанных с анатомическими признаками этих растений. Иными словами, ассоциация их анатомических, физиологических и морфологических свойств дает лишь кажущиеся свойства ксерофита. Другие формы, например живущие в Мексике, являются как морфологическими, так и биологическими ксерофитами, обитая в сухом климате. Из этого примера ясно, как опасно брать для характеристики растения лишь его внешние морфологические свойства, не зная его биологии. Только хорошо известные нам растения могут быть надежными указателями климатических условий.

Несмотря на то что многие из остатков мезозоя могут быть цикадовыми, с достоверностью к этому классу могут быть отнесены лишь те остатки, которые дают возможность наблюдать мужские и женские цветки соответственной организации, тогда как вайи с равным правом могут быть часто относимы и к цикадовым и к беннеттитовым, почему их и придется рассмотреть отдельно, в порядке искусственной системы, подобной той, в какую сгруппированы отпечатки папоротникообразных листьев палеозоя, частью лишь принадлежащих настоящим папоротникам, а в большинстве вероятно являющихся птеридоспермами.

Остатки мужских цветков или шишек цикадовых известны с базельского кейпера-лучше и обильнее остатки из юры и вельда. Им дано имя *Androstrobus*, под чем подразумеваются рыхло образованные шишки при основании спорофиллов которых заметны отпечатки, вероятно являющиеся микроспорангиями (пыльцевыми мешочками). Женские цветки цикадовых обнаружены пока лишь с рэа, частью в виде спорофиллов, напоминающих спорофиллы нашей *Suca*, как *Sucadospadix Hennoqueii* из лайаса. Примером ископаемых цикадовых с шишками является *Beania* из средней юры Англии, которая, напоминая шишку типа замий, имеет гораздо более рыхлое расположение спорофиллов в шишке. Впрочем возможно, что предполагаемые семена *Beania* в действительности являются лишь пыльцевыми мешочками. Гораздо более достоверны остатки замий из меловых отложений Чехии, *Microzamia gibba*, в виде продолговатых шишек с двумя семенами на каждом спорофилле. Однако и эти остатки по видимому на самом деле далеки от настоящих замий, так как шишки сидят на разветвленных побегах, чего никогда нет у *Zamia*.

Саговые принимали некоторое участие в составе третичной флоры вплоть до миоцена Леобена. Голлик указывает их и из третичных пластов Аляски, но едва ли эти данные не относятся к меловым слоям. Количество саговых, приводимых из третичной системы, по Крейзелю, доходит до 21 вида, причем видное положение занимают *Zamiae*.

Искусственная классификация листовых органов *Cycadophyta* (саговообразных)

Остатки листовых органов беннеттитов и собственно саговых имеют настолько малые отличия, что в ископаемом состоянии являются неразличимыми. Поэтому для целей стратиграфии приходится все их объединять в виде искусственной группировки, куда входят все листья, относительно которых наиболее вероятно их принадлежность к цикадофитам. Однако сюда же частью могут попасть даже некоторые птеридоспермы и папоротники.

Наиболее многочисленными и важными в стратиграфическом отношении являются отпечатки листьев (вай) цикадофитов, рассматриваемые ниже.

Pterophyllum. Отпечатки их представляют мелкие или крупные вайи, с удлинёнными сегментами, сидящими по сторонам толстого рахиса, снабженные несколькими продольными жилками, в то время как рахис может иметь продольную или поперечную исчерченность. Это один из древнейших типов листьев цикадофитов, так как вместе с *Stenis* отпечатки их появляются уже в верхней части среднего продуктивного карбона и пермо-карбона (*P. blechnoides* в Шварцвальде), встречаются и в тунгусском ярусе Сибири. Будучи многочисленны в рэте и лайасе, остатки *Pterophyllum* быстро убывают в числе в средней юре и совсем единичны у вельде, выше которого не идут. Наиболее известны *P. braunianum* (рис. 239) из триаса Силезии, *P. aequale* из рэто-лайаса, *P. lyellianum* из вельда, в том числе из Уссурийского края.

Часть описанных листьев *Pterophyllum* с волнистыми стенками клеток эпидермиса вероятно являются беннеттитами.

Anomozamites. Листья этого рода отличаются тем, что боковые лопасти, или сегменты, прикрепленные к рахису, неравномерной ширины и относительно гораздо шире, чем у *Pterophyllum*, причем даже ширина их бывает часто более их длины. Жилки часто дихотомируют вскоре после выхода из рахиса. Встречаются с рэто до вельда. Листья *Anomozamites* являются листвою беннеттитов, например *Wielandiella angustifolia*.

Taeniopteris. Длинные лентовидные листья, снабженные более или менее толстым рахисом, отличающиеся от *Pterophyllum* и *Anomozamites* тем, что у них нет совершенно деления пластинки листа на сегменты или лопасти (наблюдаются чисто случайные разрывы). Пластинка прикреплена к бокам рахиса, и потому на отпечатках и нижней и верхней его поверхности рахис виден одинаково хорошо. Жилки часто ветвятся при основании. Отпечатки *Taeniopteris* находятся с карбона: в верхнем карбоне *T. jejunata*, в нижней перми—*T. multinervis* (Европа и Китай) и *T. abnormis* (Европа). В то время как древние *Taeniopteris* являются повидимому листвою птеридосперм, например *T. jejunata*, новейшие типы безусловно принадлежат беннеттитам. Так наиболее распространенный *T. vittata* является листвою *Williamsoniella*. *T. vittata*

характерен для средней юры. Многочисленные *Taeniopteris* наблюдаются в верхнегондванских слоях. В рэтской флоре Уссурийского края *T. spathulata* и *T. stenophylla*. Очень крупные листья типа *Taeniopteris* называются *Macrotaeniopteris* и свойственны большей частью пермским отложениям (в Китае), рэто-лайасу, а также индийской верхней Гондвине.

Nilssonia. Листья *Nilssonia* (рис. 240) по внешнему виду живо напоминает *Taeniopteris* в случае, если пластинка не является разделенной на сегменты, *Anomozamites* и *Pterophyllum*, если пластинка более или менее сегментирована. Отличием от указанных выше родов служит прикрепление пластинки вайи непосредственно к верхней стороне рахиса, в противоположность обычному у других типов прикреплению к бокам его. Поэтому у нильсоний рахис виден только на отпечатках нижней стороны вайи и вовсе скрыт на отпечатках, показывающих верхнюю поверхность ее. Жилки нильсоний тесно расположены и мало ветвятся или совсем простые. Первые нильсонии появляются в кейпере Лунца и в рэте.

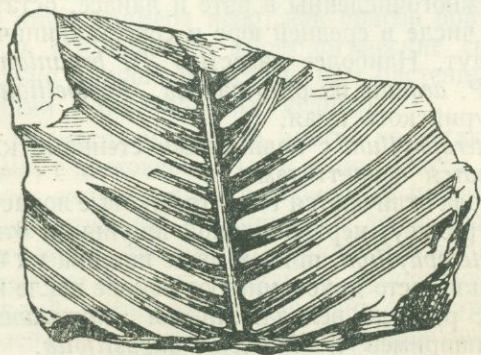


Рис. 239. *Pterophyllum Braunianum* Гоерр.
Часть вайи. Триас. Верхняя Силезия.

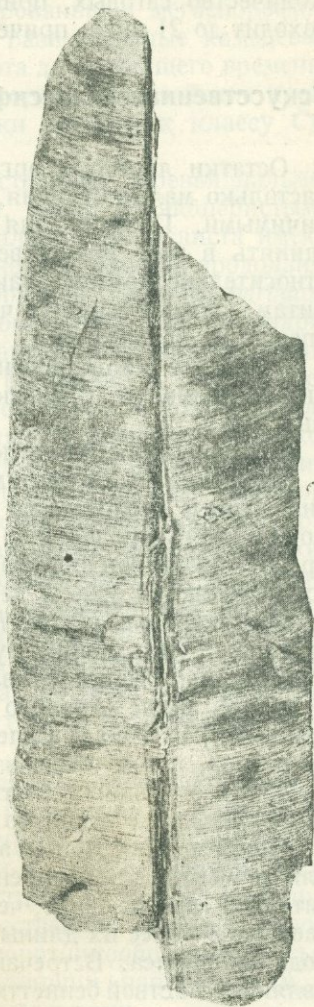


Рис. 240. *Nilssonia orientalis*
Неег. Лист. Юра. Каменка.
По Томасу.

Е юре представлены наиболее многочисленные типы: *N. polymorpha*, *N. compta*, а также особенно частая у нас в Сибири *N. orientalis* (рис. 240). В верхнемеловых отложениях Сахалина (и Хоккайдо) находится последняя нильсония — *N. serotina*, ранее ошибочно принимавшаяся даже за члена третичной флоры. С остатками листьев этого рода находились в разных местах своеобразные семена (но не мужские цветки), которые вместе с другими признаками дают основание считать, что, представляя цикадофиты, нильсонии могли не принадлежать ни к саго-

вым ни к беннеттитовым, но составляли особую группу, восстановить которую во всех подробностях пока является невозможным.

Dioonites. Вайи относящихся сюда растений по прикреплению пластинки к верхней поверхности рахиса напоминают *Nilssonia*, но имеют узкие сегменты однообразной ширины, с несколькими продольными жилками. Род был более распространен в вельде, чем в юре: появляется с пермского периода; распространен в ангарской свите Сибири и Китая (Шихэцзы в Шаньси).

Zamites. Вайи крупные; на рахисе, на его верхней поверхности или несколько сбоку (но не на боках его!), сидят на мозолистых утолщениях кинжаловидные сегменты, несколько искривленные кверху, округленно перетянутые при основании (рис. 235). Жилки проходят вдоль сегмен-

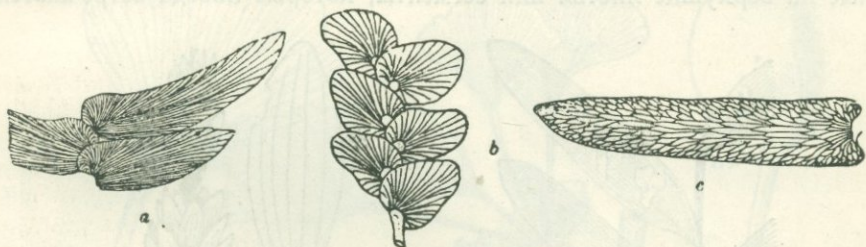


Рис. 241. *a* — *Otozamites brevifolius* В г а и п. Рэто-лайас. Франкония; *b* — *O. Trevisanii* Z i g n o. Лайас. Италия; *c* — *Dictyozamites indicus* F e i s t. Юра. Индостан. По Сапорта, Зиньё и Фейстмантелю.

тов, но часть их не доходит до окончания сегмента, выходя в края его. Листва находится с юры до нижнего мела, причем например *Z. gigas* несомненно является вайями беннеттита *Williamsonia gigas*, другие — вероятно других беннеттитов. В юре Каменки — *Z. gigas*.

Ptilophyllum — маленькие вайи, часто с серповидно изогнутыми сегментами, прикрепленными строго к верхней поверхности рахиса. Верхний край нижней пары сегментов налегает на нижний край вышеследующей, из жилок, продольно и несколько веерообразно распространяющихся по сегменту, часть выходит сразу в верхний край сегмента при основании. Листва очень распространена в верхней гондване, находится и в других странах, у нас в юре Каменки и в Крыму. Вайи несомненно относятся к беннеттитам типа *Williamsonia*.

Otozamites. Вайи их отличаются присутствием сегментов (циклоптеридного или невроптеридного типа) с более или менее сердцевидным основанием, прикрепленных к рахису таким образом, что частично обхватывают его; характеризуются хорошо выраженным верхним правым ушком. Жилки расходятся веерообразно и, частью выходя в край сегмента, особенно в основных ушках, частью идут далее (рис. 241*a, b*). По всей видимости также относятся к беннеттитам; распространены от рэта до вельда. У нас в юре Каменки *O. iziumensis*. В нижнем мелу самый крупный вид — *O. Klipsteinii*.

Plagiozamites. Сегменты вайи языковидные или ромбические, несколько объемлющие стержень вайи и по краю зазубренные, жилки лучевидно расходящиеся от основания и выходящие в края, не сближаясь у верхушки сегмента. Встречается в пермо-карбоне и перми, в том числе в Ки-

тае. От него надо еще отличать своеобразный род *Tingia*, у которого сегменты прикреплены к стержню не попарно, а по четыре в дорзивентральном порядке. Вероятно относится к особому классу папоротникообразных.

Dictyozamites. Сегменты этого, в общем очень сходного с *Otozamites* рода отличаются от последнего сетчатым жилкованием. Отпечатки листьев *Dictyozamites* находятся в Индии, Англии, Борнгольме, также вельде Японии и Уссурийского края (рис. 241с).

Podozamites. Отпечатки «листьев» *Podozamites* (рис. 242, а) являются наиболее частыми во всех почти мезозойских отложениях, но до сих пор не только их систематическое положение, но даже морфологическое значение находимых частей не установлено с уверенностью. Чаще всего находятся ланцетные с параллельными жилками, то острые, то притупленные на верхушке листья или сегменты, которые иногда встречаются

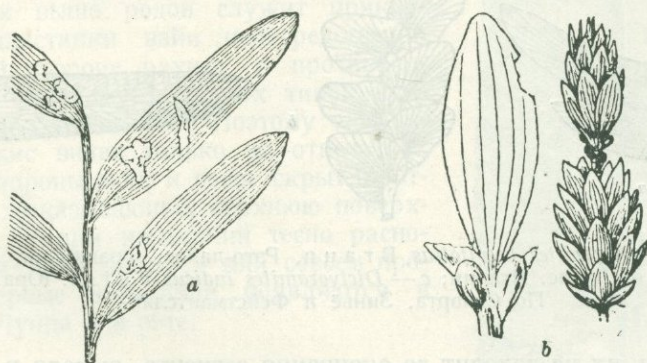


Рис. 242. а — *Podozamites lanceolatus* L. & Н. Лист (вайя) и предполагаемые органы размножения подозамитов; б — *Cycadocarpidium*, один спорофилл и составленная им шишка.

двурядно расположенными поочередно на тонких стержнях, являющихся не то рахисами вайи, не то просто ветвями с простыми листьями. Натгорст доказал как будто, что растение *Podozamites* имело диморфные ветви: наравне с тонкими двурядно облиственными веточками на толстых побегах листья располагались спирально, что совершенно не соответствует организации цикадофитов и более отвечает хвойным. Находимые местами шишки и спорофиллы *Cycadocarpidium* (рис. 242, б) характеризуются присутствием двух семян на чешуях, которые, будучи схожи с спорофиллами замий, в то же время вместо вздутия имеют на конце листообразное расширение. Сьюорд считает *Podozamites* промежуточным типом между саговыми и хвойными. Во всяком случае едва ли их легко отождествить с настоящими цикадофитами, хотя пока они и трактуются часто с ними из-за отсутствия представления об их действительном положении в системе. Наиболее распространен в юрских флорах *P. lanceolatus*; в мелу также еще находятся сходные отпечатки, может быть систематически не имеющие с ними ничего общего.

Упомянем еще о двух типах вайи цикадообразных. Это будут *Sucadites*, вайи с узкими сегментами, снабженными одной толстой жилкой, встречающиеся с рэта до вельда: например *S. rectangularis* из юрской флоры Кавказа. Второй тип — *Pseudocycas*; его вайи отличаются от пер-

вых тем, что в сегментах проходят рядом две, а не одна жилка. Это — род как нижнего, так и верхнего мела, например Гренландии, где установлен *P. insignis*.

5-й класс. *Ginkgoales*. ГИНКГОВЫЕ

Деревья с мощным ветвистым стволом с нормальным строением хвойной древесины. Листья имеют веерообразную или ланцетно-линейную пластинку, от цельных до тонко расщепленных; жилкование листьев веерное, без анастомозов. Цветки двудомные; тычинки в сережках с 2 — 5

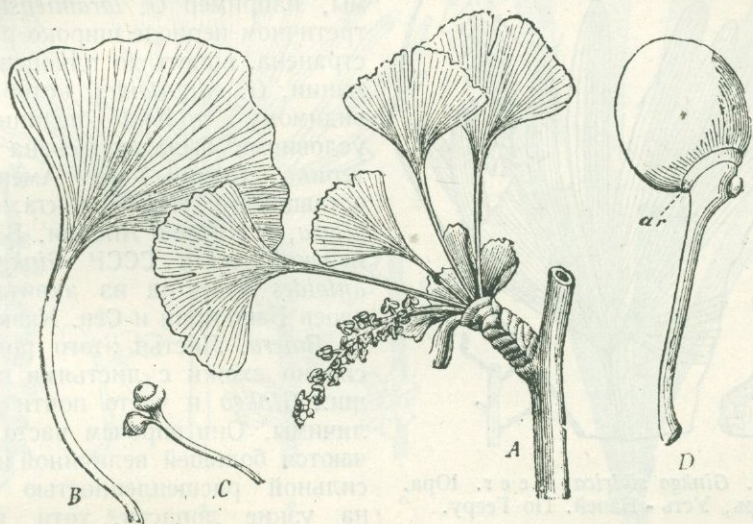


Рис. 243. *Ginkgo biloba* L.

A — веточка с листьями и соцветием; B — один лист; C — женский цветок; D — спорофилл с выросшим уже семенем.

пыльниками; женские цветки несут от одной до многих ортотропных семяпочек на одной оси. Сперматозоиды подвижные.

В настоящее время представителем группы является лишь *Ginkgo biloba* (рис. 243) Восточной Азии, сохранившаяся повидимому только в культуре. При общих признаках класса гинкго имеет на тычинках два пыльника и на мегаспорофилле две семяпочки, из которых развивается только одна. Кроме таких близко сходных ископаемых типов, как *Ginkgo* и *Baiera*, существует еще ряд других форм, которые несут черты сходства как с гинкго, так и с кордаитами, почему А. Натгорст только часть их выделял в класс *Ginkgoales*, включая естальные лишь в более широкую группу *Ginkgophyta*, как еще мало изученные формы, вероятно не совмещающие всех признаков собственно класса *Ginkgoales*.

Начало гинкговых заложено было вероятно еще в девоне, и их представителями являются палеозойские *Psygmyphyllum* (верхний девон — пермь); временем наибольшего расцвета была юра, а в нижнем мелу число их сильно сокращается, тогда как в третичном периоде повидимому остается, как и теперь, лишь один тип — гинкго, *Ginkgo adiantoides*,

непосредственный преемник верхнемеловых видов. Коснемся главнейших родов этой группы.

Ginkgo. Формы, ближе всего напоминающие листья современного гинкго с мало или несколько более раздельной пластинкой. В юре наиболее распространены *G. digitata*, с более цельной пластинкой, и *G. sibirica* (рис. 244), широко распространенные вместе с другими близкими формами в сибирских байкальских отложениях; они характеризуются большей рассеченностью листовой пластинки.

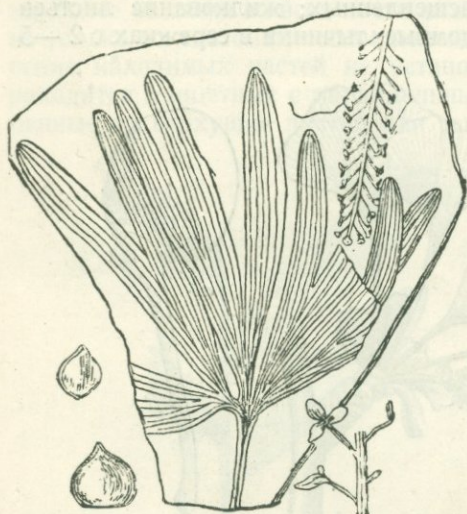


Рис. 244. *Ginkgo sibirica* Неег. Юра. Сибирь, Усть - Балей. По Гееру.

В мелу есть и те и другие формы, например *G. laramiensis*, а в третичном периоде широко распространена, вплоть до плиоцена Германии, *G. adiantoides*, которая по видимому только ледниковыми условиями была вытеснена с материка Европы (и Америки?), оставшись в виде реликта, *Ginkgo biloba*, в Китае и Японии. В Европейской части СССР *Ginkgo adiantoides* известна из аквитанских слоев Башкирии и Сев. Кавказа.

Baiera. Листья этого рода еще сильно схожи с листьями настоящих *Ginkgo* и часто почти неразличимы. Они впрочем часто отличаются большей величиной и более сильной расщепленностью долей на узкие лопасти, хотя иногда под этим же именем разумеются

мало рассеченные вытянутые узкие веерно-клиновидные листья. Как число семяпочек на плодолистике, так и число пыльцевых мешочков на тычинках у них однако было гораздо большее, чем у современных гинкго. Распространены с нижней перми до вельда. *B. muensteriana* (рис. 245) представляет сильно рассеченную многолопастную форму рета и лайаса; юрская *B. pulchella* имеет двухлопастные листья лентовидной, слегка клиновидной формы.

Роль этих двух типов в азиатско-европейской юре была значительно больше, чем в верхней гондване, где, наоборот, появлялись другие формы растений. К типам *Ginkgophyta*, возможно не относясь собственно к классу *Ginkgoales*, принадлежит *Czekanowskia*, *Gynkgodium*, *Phoenicopsis*, *Rhipidopsis* и *Psygmodphyllum*.

Czekanowskia. Дихотомически разветвленные под острым углом листья, лопасти которых очень узки, почти шиловидны. Листья сидят пучками на укороченных побегах, при основании одетых верхушечными листьями. *C. rigida* является наиболее распространенным, особенно в Сибири, юрским типом.

Gynkgodium. По форме напоминающие гинкго, но более узкие листья с параллельными жилками, как бы возникающими из двух основных, проходящих вдоль края. Еще мало изученный тип, найденный пока в юре Японии и на Сев. Донце; может быть ближе других к роду *Ginkgo*.

Phoenicopsis. Простые длинные лентовидно-линейные листья (рис. 246), тупые спереди и постепенно суженные к основанию, прикрепленные

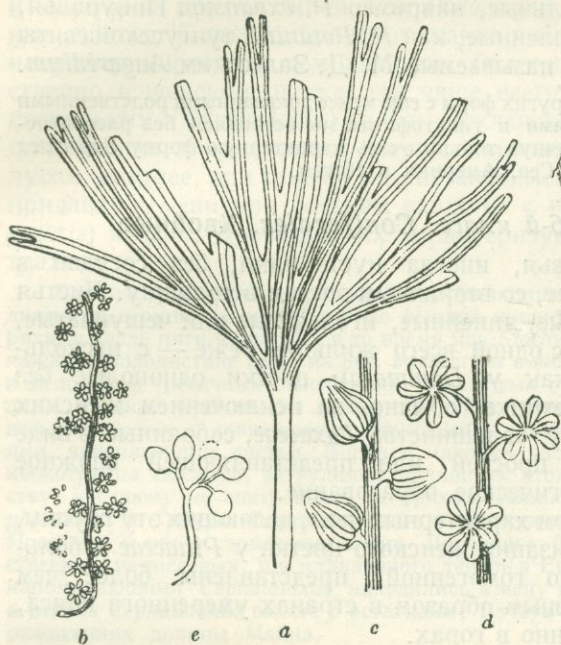


Рис. 245. *Baiera muensteriana* Presl.
 a — лист; b — мужские цветки с пыльниками; c — сложенные пыльники; d — открытые пыльники; e — семечки.

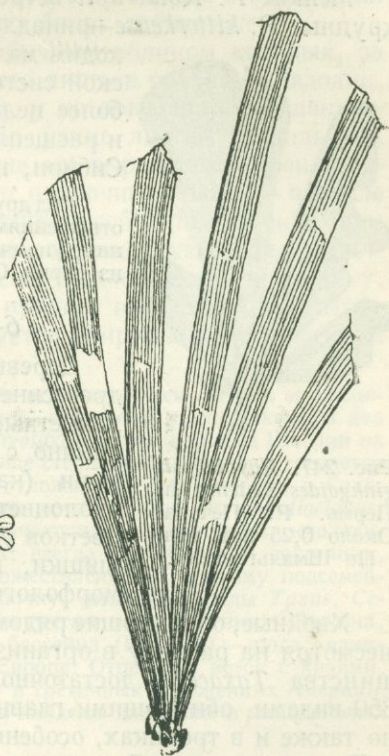


Рис. 246. *Phoenicopsis speciosa* Heeg.
 Юра. Сибирь. По Гееру. Уменьшено.

пучком в одной точке на укороченном побеге и при основании окруженные рядом чешуек.

Виды *Phoenicopsis* распространены главным образом в юре, появляясь еще ранее; указания для нижнего мела довольно сомнительны; особенно они многочисленны в некоторых флорах Сибири и Туркестана, отсутствуя в Гондване.

Rhipidopsis. Большие листья, напоминающие в общем типичные листья гинкго, но отличающиеся от них тем, что средние лопасти пластинки очень крупны по сравнению с боковыми, которые как бы являются придаточными. Тип этот найден только в нижнегондванской флоре, причем одни, как *R. ginkgoides* (рис. 247), известны с Печоры, очень крупны, тогда как другие, как *R. gondwanensis*, размерами гораздо меньше.

Psymphyllum. Крупные дланевидно раздельные или же клиновидные листья, с верным жилкованием, более или менее разделенные на отдельные на концах тупые лопасти. Род несколько раз по-разному понимается различными авторами, и весьма возможно, что под этим именем подразумеваются типы, имеющие мало общего в систематическом отношении.

Листья сидели спирально на вытянутых побегах и этим отличаются от других гинкгофитов, у которых листья сближены.

Мелкие *P. Kolderupii* встречаются уже в верхах среднего девона; крупные *P. kiltorkense* принадлежат верхнему девону. В карбоне мы находим мало расчлененный *P. flabellatum*. В пермской системе находятся многочисленные листья их более цельные, например *P. expansum* Приуралья, и расщепленные, как *P. Potaninii* тунгусской свиты Сибири, называемые М. Д. Залесским *Augaridium*.



Рис. 247. *Rhytidopsis ginkgooides* Schmalh. Пермь. Р. Печора. Около 0,25 nat. вел. По Шмальгаузену.

Ряд других форм с еще менее доказанными родственными отношениями к гинкгофитам мы оставляем без рассмотрения, упомянув только очень характерную форму *Saportaea* из перми Сев. Америки и Китая.

6-й класс. *Coniferales*. Хвойные

Деревья, иногда кустарники, без сосудов в древесине, со вторичным ростом в толщину. Листья ланцетные, линейные, игольчатые или чешуйчатые, обычно с одной всего жилкой, реже — с несколькими (как у *Dalmanara*); цветки однополые без околоцветника, обычно, за исключением женских цветков у большинства *Taxaceae*, собранные в виде шишки, простой или представляющей сложное морфологическое образование.

Хвойные, обладающие рядом характерных черт, делающих эту группу, несмотря на разницу в организации женского цветка у *Pinaceae* и большинства *Taxaceae*, достаточно гомогенной, представлены более чем 350 видами, обитающими главным образом в странах умеренного пояса, но также и в тропиках, особенно в горах.

Такое же разнообразие представляют хвойные и в осадках земной коры, начиная с пермского возраста, причем первое достоверно известное хвойное, *Walchia*, появляется с красного лежня и в исключительных случаях в верхах каменноугольной системы. Остатки их находятся в виде отпечатков хвой (листьев), шишек, шишечных чешуй, семян и окаменелой древесины. Нередко попадаются ветки с прикрепленными к ним цветками, хотя мужские цветки представляют относительно большую редкость.

Класс разделяется на семейства: *Taxaceae* и *Pinaceae*, причем последнее включает подсемейства: *Araucarieae*, *Taxodiaceae*, *Cupressineae*, *Abietineae*.

Происхождение хвойных еще не выяснено с достаточной степенью достоверности. В то время как такие группы голосеменных, как кордаиты, цикадофиты и гинкговые, показывают много общего с птеридоспермами и через них связываются с паноротниками, хотя бы и архаического типа, хвойные стоят несколько уединенно, причем в их среде резко выделяется группа араукарий по морфологическим особенностям женской шишки с простыми чешуями, несущими по одной семязпочке, и по типу утолщений трахеид, сходных с таковыми у древних *Dadoxylon*. Это дало повод к большим разногласиям и даже побуждало некоторых производить араукарии от лепидофитов. Надо отметить, что ряд авторов, как Линье, Потонье и Сьюорд, склонны вообще сближать хвойные с ле-

пидофитами. Все группы хвойных несомненно различны по происхождению и обладают лишь конвергентным сходством, часто по существу обнаруживая резкие различия. Некоторые более детальные соображения о родстве отдельных семейств и подсемейств будут даны ниже.

Сем. *Taxaceae*. Тиссовые. Растения с обычным обликом хвойных, за исключением *Phyllocladus*, у которого вместо листьев развиты кладодии, и некоторых других типов, как *Podocarpus*, у которых широкие ланцетные листья более напоминают какие-либо узкие листья двудольных, например миртовых, чем хвойные. Отличие их выражается преимущественно в женском цветке, где чаще всего одиночные, реже — в числе нескольких (*Phyllocladus*), а как исключение — собранные в виде простой шишки плодолистики несут семяпочку, окруженную особым ариллусом, позднее, при семени, разрастающимся в ягодообразную кровельку, придавая семени или семенам сходство с простой или сложной (*Microcachris*) ягодой. Древесина их характеризуется спиральным утолщением трахеид.

Palissya sphenolepis из эоно-лайаса Франконии отличается тем, что на ее плодолистиках, сгруппированных в виде рыхлой шишки, семяпочки расположены в два ряда, в числе пяти в каждом, в то время как *Stachyotaxus* из тех же слоев Швеции на каждом плодолистике несет их две. *Podocarpus* в виде стерильных побегов встречается в меловых и третичных отложениях. В меловых отложениях Сев. Америки и Сахалина, а также Гренландии находятся характерные остатки рода *Protophyllocladus*, весьма сходные с современным *Phyllocladus*, отличающимся кожистыми кладодиями, заменяющими листья. Впрочем находки их, всегда в стерильном состоянии, несмотря на сходство, затрудняют полное их отождествление. К другому подсемейству, несущему не анатропную, а прямую семяпочку, относятся роды *Taxus*, *Cephalotaxus* и *Torreya*. Остатки первого находятся в третичных отложениях Тонкина, Японии и у нас в сарматских слоях Донецкого бассейна (Крынка) — рода, единственного из тиссовых, представленного теперь в Европе. Отпечатки веток с хвоями, напоминающими *Cephalotaxus*, находились в мелу и третичных отложениях Америки, а семена *Cephalotaxus* вместе с остатками *Torreya* найдены даже еще в плиоценовых отложениях долины Майна.

Достоверные остатки тиссовых впервые появляются в верхнем триасе. В то время как одни авторы предками тиссовых считают группу кордаитов, другие склонны рассматривать их как продукт редукции. Рассеянный и разорванный характер ареалов родов и видов этой группы достаточно говорит за ее древность.

Сем. *Pinaceae*. Сосновые. Это семейство представляет *Coniferae* в самом узком смысле слова, так как его представители несут женское соцветие в виде шишки с плодолистиками, сидящими на центральной оси. Впрочем и здесь у подсемейства *Cupressineae* шишка состоит из малого числа чешуй и, благодаря мясистости последних и тесному соприкосновению их краев, получает иногда подобие ягоды.

Pinaceae, в одном из своих подсемейств, араукариевых, являются древнейшими хвойными.

У араукариевых, имеющих характерное облиствление в виде спирально расположенных шиловидных и широко ланцетных хвой, спирально расположенные чешуи шишки несут только одну анатропную семяпочку. Чешуи шишки простые, не разделенные на кроющую и плодущую части и потому ближе сходные с шишками цикадовых и кордаитовых, а морфологически и плауновых. Древесинные трахеиды имеют тесно расположенные окаймленные ямочки, встречаясь в ископаемом состоянии с перми; такая древесина несет название *Araucarioxylon* и может быть смешиваема с кордаитовыми.

Распространение подсемейства, теперь ограниченное южным полушарием, в мезозое и частью еще в третичном периоде было гораздо шире.

Присутствие рода *Araucaria* доказано еще для красного лежня, где в бассейне, Бланзи и Крззо найден *Araucarites Delafondii*. Из нижней юры мы знаем *A. Brodiei* (Англия), из верхней — *A. microphylla*, из гондванской системы Кэч — *A. cutchensis*. Остатки (такие шишки) известны и из мела, где к этому роду может относиться часть отпечатков, описанных в виде веток без шишек, как *Pagiophyllum*. Из третичных находок надо отметить нахождение *A. imponens* в Антарктике, в области, занятой теперь вечными льдами, равно как древесина этого же рода известна с Кержуэлен. Род *Dammara* (*Agathis*) в виде характерных чешуй был найден в меловых отложениях (Америка, Сахалин, Чехия), а также в палеогене Волыни, именно *D. Armaschewskii*. Род *Dammara* обладает наиболее широкими у хвойных ланцетными листьями, несущими притом ряд параллельных жилок, как у *Podozamites*. Сюда же может относиться и *Albertia* пестрых песчаников Вогез (нижний триас).

К араукариевым приходится относить и род *Walchia*. Остатки ее представляют перисто усаженные веточками более толстые ветви: короткие и тонкие шиловидные хвои спирально расположены на веточках. Различают несколько видов, из которых главные *W. piniiformis* (рис. 248) и *W. filiciformis*. Это руководящий вид нижней перми (красного лежня), хотя первая появляется еще в стефанском ярусе Франции. Географическое распространение вальхий довольно своеобразно; так до сих пор они не были найдены в Гондване и в восточных штатах Сев. Америки. Повидимому наблюдаются в перми Уссурийского края, но отсутствуют даже в богатой пермской флоре Китая (Шаньси).

Узловатые, как бы черепичато-полосатые ядра *Tyloedendron* представляют слепки сердцевинной полости вальхий.

Своеобразная морфология араукарий возможно ставит их далеко от других членов сем. *Pinaceae* и хвойных вообще, хотя те же черты строения отмечались например у *Brachyphyllum*, не принадлежащего по другим признакам к этой группе, и потому возможно и нет оснований для такой изоляции ее.

У подсемейства *Taxodiaceae* листья сидят на веточках спирально, хотя видимо и могут быть расположены двурядно; плодолистики расчленены на кроющую и плодущую чешую, из которых последняя несет до 8 семян (2 — 8). Семейство в прошлом было разнообразнее и шире распространено, а сейчас находится в явном состоянии вымирания, что доказывается ареалами таких типичных деревьев, как гигантские веллингтонии, или мамонтовы деревья Сиерра-Невады.

Древнейшим родом *Taxodiaceae* является *Voltzia* с диморфными двурядно расположенными листьями, длинными цилиндрическими рыхлыми шишками, несущими чешуи, разделенные на 3 — 5 долей, с двумя-тремя семенами. Род существовал с перми до триаса (цехштейн — *V. liebenana*, триас — *V. heterophylla*). Открытие у вальхий двух чешуй, кроющей и плодущей, делает невозможным ее отнесение к араукариям, как предполагали ранее.

К этому семейству могут относиться *Cheirolepis* из рэто-лайаса, с лопастными чешуями, и *Leptostrobus*, из юры Сибири, также с надрезанными чешуями и чешуйчатými листьями на оси шишки, однако принадлежность их, начиная с *Voltzia* (рис. 249), к этому семейству еще не вполне доказана.

Особенно интересно прошлое родов секвойя и таксодиум. *Sequoia* (рис. 250) появляется с портландского века (определение рода *Sequoia* О. Геером в иркутской юре малодостоверно). Она представлена в меловой

флоре рядом видов, например *S. Reichenbachii*, с шиловидными спирально расположенными листьями, в третичной флоре представлена широко распространенной *S. Couttsiae*, характеризующей палеогеновые слои Европы, у нас — песчаники Волины, и *S. Langsdorfii*, которая находится с эоцена до плиоцена (долина Майна) и повидимому пережила в Европе *S. Couttsiae*. *S. Langsdorfii* является чрезвычайно типичным видом аркто-третичной флоры, причем ее прототипы появляются уже с верхнего мела. Это — дерево, на веточках которого листья, прикрепленные спирально, располагаются дорзивентрально, в одной плоскости, двумя рядами. Известны находки шишек как той, так и другой группы. У нас,



Рис. 248. *Walchia piniformis* Sternb. Красный лежень. Германия.

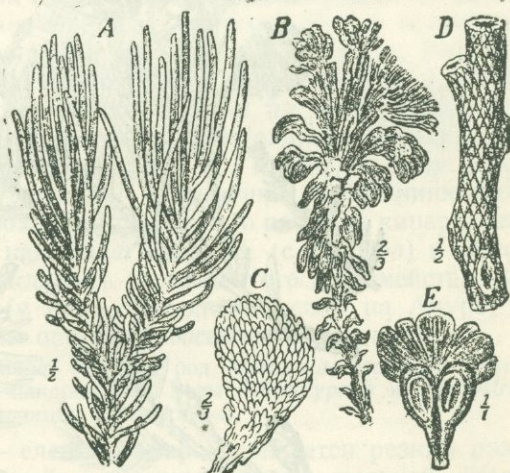


Рис. 249. *Voltzia heterophylla* Brongn. Триас. Эльзас. А — побег с длинными и короткими листьями; В — раскрывшаяся шишка на конце побега; С — мужской цветок; D — ветвь с рубцами от опавших листьев; E — одна чешуя.

кроме палеогена Уссурийского края и Сахалина, известна в виде весьма сходной, если не идентичной формы в верхнемеловых слоях Амура и Буреи (цагайский ярус), также с Анадыря.

На Волины в эоценовых песчаниках находятся веточки с изогнутыми более длинными, чем у *S. Couttsiae*, хвоей, определяемые как *S. Sternbergii*. Во Франции в тех же слоях на ветках *S. Sternbergii* наблюдаются шишки *Doliosstobus* с шиповидным окончанием чешуй, которые относят к араукариевым, что позволяет подозревать отношение и наших *S. Sternbergii* также к араукариям.

Род *Taxodium* (рис. 251) обладал в прошлом (с эоцена) необыкновенно широким распространением по всему северному полушарию, ограничиваясь теперь изолированным нахождением в юго-восточных штатах Америки. Находясь в условиях болотистого леса (dismal swamps), это дерево обладает характерной особенностью — сбрасывать не только хвои, но и молодые конечные веточки. Внешне сходные веточки *Taxodium* и *S. Langsdorfii* можно отличить по гладкому, без косых линий низбеанияг хвой, стержню веточки, свойственному *Taxodium*. Из Европы

Taxodium исчез только в плиоцене или позже. Многие древесины залежей лигнита принадлежат именно этому таксодиуму. У нас таксодиум найден



Рис. 250. *Sequoia sempervirens* Е n d l. Побеги с шишками и мужскими цветами современного растения, близкого к *S. Langsdorfii* (В r o n g n.) Неег из третичных отложений.

в сармате Донецкого бассейна, в миоцене Стерлитамакского района и в палеогеновой флоре Дальнего Востока. Из этой группы можно

упомануть еще о роде *Glyptostrobus*, ныне находимом в Китае в виде кустарника, иногда сближаемом с *Taxodium*, который в виде *G. Ungerii* и *G. europaeus* широко распространен в эоцена по плиоцен, а также о роде *Geinitzia* из верхнего мела, отличающемся длинными цилиндрическими шишками, несколько напоминающими шишки *Sequoia*.

К этому же подсемейству можно с некоторым колебанием отнести роды: *Cunningamites* (мел), *Echinostrobus* (верхняя юра), *Cerato-strobus* (верхний мел Чехии) и *Microlepidium* (чешский ценоман), шишки которого соответствуют *Taxodium*.

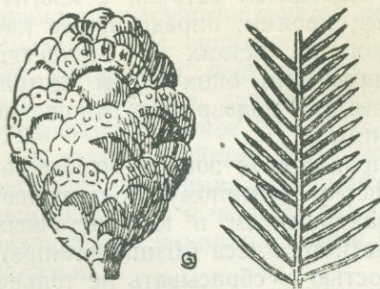


Рис. 251. *Taxodium distichum miocenum* Неег. Миоцен. Швейцария. По О. Гееру.

Подсемейство *Cypressineae* отличается тем, что листья и плодолистики у него противопоставлены, а не в спиральном расположении. Современные роды: *Cypressus*, *Juniperus*, *Thuja*, *Callitris* и пр.

Шишки кипарисовых невелики, тверды или мясисты. Геологическая история их довольно длинна, и это ясно подтверждается характером распространения отдельных родов этой группы. Некоторые авторы пытаются сблизить по происхождению эту группу с *Abietineae*, но вопрос этот недостаточно ясен.

Коснемся сначала геологической истории ныне живущих родов. Остатки *Thuja* попадают с юры, находятся в мелу, например *T. cretacea*, и даже в нижнеледниковых слоях Веймара еще наблюдаются остатки *T. occidentalis*. Остатки можжевельника *Juniperus*, хотя и приводимые из третичных отложений Европы, не играют заметной роли. Род *Callitris*, характеризующийся «шишкой» с числом чешуй от 8 до 4, причем в последнем случае шишка становится похожа на четырехстворчатую коробочку (*C. quadrivalvis*), ныне живущий в Австралии и Африке и достигающий юга Испании, находится, как *C. Reichii*, в мелу, между прочим в Чехии, и как *C. Brongniartii*, в третичных отложениях Западной Европы. Мел является эпохой максимального расцвета кипарисовых, так как более древние типы, как *Widdringtonites* (с кейпера) и *Brachyphyllum* трудно определенно включить в рамки этого подсемейства. Зато несомненно с верхнего мела (у нас — цагаянские слои на Амуре) и в третичных отложениях Европы остатки *Libocedrus salicornioides*.

Своеобразную форму представляет меловой род *Moriconia*, отпечатки веточек которой сначала принимались за папоротники. Роды *Palaeocyparis* и *Phyllostrobus* появляются уже в верхней юре Франции (киммеридж).

Подсемейство *Abietineae* — еловые — характеризуется резким различием в шишечной чешуе кроющей и плодущей части, пыльцой, обычно снабженной летательными мешками, частым присутствием укороченных побегов, игольчатыми листьями, типичностью формы шишек и пр. В настоящее время семейство находится несомненно в периоде максимального развития, хотя отдельные роды испытывают этот расцвет несомненно еще с третичного периода. Так как шишка их является наиболее сложным морфологическим образованием, то естественно рассматривать эту группу как новейшую, хотя некоторые авторы и пытаются от нее производить как араукарии и тиссовые, так и таксодиевые с кипарисовыми путем редукции, что едва ли справедливо. Повидимому и в прежние века, как и теперь, распространение этого подсемейства ограничено было северным полушарием. Первые следы *Abietineae* мы находим уже в эрте и юре, в виде крылатых семян, пыльцы, укороченных побегов с сохранившимися листьями и пр. (*Pityospermum* и др.). Благодаря позднему возникновению эта группа имеет мало вымерших родов. Различаются две группы родов: 1) несущие хвой лишь на обыкновенных побегах и 2) такие, которые несут хвои преимущественно на укороченных побегах (как сосна).

Picea, ель, характеризующаяся своими удлиненными шишками с тонкими плодущими чешуями и игольчатыми гранеными или несколько уплощенными, спирально сидящими на побеге хвоей, появляется уже в нижнем мелу, откуда известны шишки и отдельные чешуи, равно как и окаменелые древесины. Остатки продолжают встречаться в верхнем мелу (*P. protopicea*) и эоцене. *P. excelsa*, наша обыкновенная ель в широком

смысле, известна уже с миоцена. Палеогеновая *P. Engleri*, напоминающая восточно-азиатскую *P. yezoensis*, была вероятно янтареносным видом. Растущий теперь на Балканах вид *P. omorica* является также третичным реликтом и близок к *P. omoricoides* саксонских доледниковых отложений. Последняя также принадлежит к пихтовидным елям с плоскими хвоями, как наша *P. yezoensis* (*P. ajanensis*). Весь северо-восток Сибири в конце третичного — начале четвертичного периода был охарактеризован насаждениями елей американского типа — *P. Wollosowiczii* и *P. anadyrensis*.

Abies, или пихта, характеризуется распадающимися шишками (что делает их находки в зрелом состоянии крайне редкими) и плоскими хвоями. Ранние находки (вельд, мел) едва ли достоверны. *A. pectinata* появляется в Германии уже с плиоцена (Франкфурт-на-Майне), где также найдены были шишки ныне китайского рода *Keteleeria*.

Tsuga несомненно распространена была в миоцене в Европе (*T. europaea*); теперь находится лишь в Вост. Азии и Сев. Америке.

Pseudotsuga, или дугласия северо-запада Сев. Америки, с одним видом в Японии, в третичном периоде встречалась и в Европе.

Из родов, несущих листву преимущественно на укороченных побегах, упомянем *Pinus*, *Larix* и *Cedrus*. Род *Pinus* характеризуется особенностями анатомического строения древесины, утолщенными деревянистыми чешуями шишек и расположением хвой по 2, 3 или 5 на укороченных побегах. Уже в нижнем мелу находятся такие сосны, как *P. Fittonii* и *P. Coemansii*, близкие к *P. laricio* и *P. strobus*, так что разделение секций рода *Pinus* началось несомненно еще в юре. Однако настоящая древесина сосен встречена только с верхнего мела (*P. Nathorstii*). Кроме сосен ныне существующих секций, выделено несколько видов, принадлежащих по видимому секциям более не существующим. Описано вообще очень много видов сосен, множество из них весьма близко соответствует настоящим видам. Известны также находки мужских цветков, пыльники и пр. Сосны также были в числе янтареносных хвойных, как *P. succinifera*. Обозначения *Pinites* стерильных отпечатков из юрских отложений должны считаться чисто-условными, пока строение их древесины или шишки не подтвердят принадлежности остатка к этому роду. Сосна вместе с березой явились первыми деревьями, которые в Европе стали покрывать пространство, освободившиеся от ледникового покрова.

Кроме упомянутых родов в ископаемом состоянии известны еще другие роды, принадлежность которых к *Abietineae* стоит несколько под вопросом. Таковы: *Schizolepis*, известные из юры и возможно низов мела, с рыхлыми длинными шишками, несущими расщепленные на две лопасти чешуи, а на укороченных веточках — листья типа сосновых хвой; *Plutonia*, описанная из мела Чехии, от которой известны мелкие шишечки с округлыми чешуями.

Остатки *Larix*, в виду крайней нежности хвой, трудно сохраняющихся, обычно являются в виде шишек. Обыкновенная *L. decidua* известна в Европе с плиоцена, а *L. sibirica fossilis* — с миоцена Франции, что указывает на то, что, несмотря на общий почти еще субтропический характер флоры Европы в то время, лиственница уже находила для себя место в европейском ландшафте даже во Франции, по всей вероятности будучи приурочена к более высоким поясам. Из олигоценовых слоев Камчатки описана была лиственница *Larix Preobrajenskyi*, имеющая типичный пучок хвой, похожих на хвой *L. leptolepis*.

Род *Cedrus* впервые обнаруживается уже в меловых отложениях; это — древесина и шишки, например *Cedrostrobus Cornetii* из бельгийского вельда, *C. Leei* из северо-американского мела, *C. Lopatinii* из верхнего мела р. Чулым (Симонова). Несомненно присутствие кедра в третичном периоде и в Европе: *C. miocenica*. Современное распространение рода — Атлас, Гималаи и Ливан, — достаточно говорит за его древность.

Несколько родов, часто весьма важного стратиграфического значения, как *Ullmannia*, *Pagiophyllum*, *Brachyphyllum*, *Elatides* и *Elatocladus*, осторожнее рассматривать вне систематических рамок в виду еще не установленного их положения в систематике и возможности иных комбинаций признаков у вымерших хвойных, чем это имеется в настоящее время.



Рис. 252. *a, b* — *Cyparissidium* *gracile* Heer. Мел. Гренландия; *c, d* — *Sphenolepidium kurriatum* Schenk. Вельд. Германия; *e* — *Pagiophyllum peregrinum* Lindl. & Hutt. Лайас. Англия.

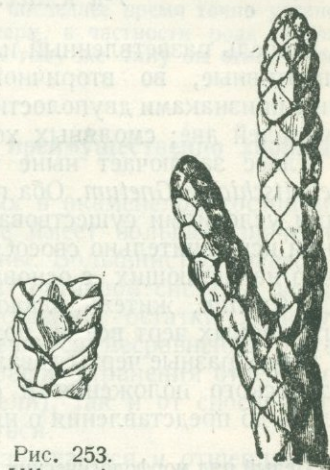


Рис. 253. *Ullmannia Bronnii* Гоерр. Участок побега. Пермь. Германия.

Рис. 254. *Brachyphyllum nepos* Sap. Мальм. Сирэн, Франция. По Сапорта.

Cyparissidium — тонкие веточки со спирально расположенными чешуевидными хвоей и спиральной шишкой, повидному с одним семенем на чешуе; род присущ нижней юре до верхней юры и нижнего мела (Гренландия, никанский ярус Уссурийского края, Япония) (рис. 252 *a, b*).

Ullmannia (рис. 253) — очень характерный род верхне-пермских слоев как Германии, так и других стран Европы. Веточки несут спирально расположенные короткие, но очень широкие хвои; шишек не найдено. Древесина обнаруживает черты строения араукариевых, но этой особенности недостаточно для отнесения рода к этому подсемейству.

Pagiophyllum (рис. 252 *e*) — представляет формы юры и мела, в виде побегов, напоминающих *Ullmannia*, несущих толстые шиловидные, изогнутые верху хвои. Обычен *P. peregrinum* из лайаса (например Англия).

Brachyphyllum (рис. 254) отличается совершенно короткими чешуевидными, спирально расположенными на толстоватых побегах хвоей. Наиболее обычен *B. mammilare* из средней юры. Другие виды указываются с лайаса, но главное значение род получает в верхней юре и нижнем мелу.

Elatides представляет побеги, спирально несущие шиловидные хвои, сильно напоминающие побеги *Araucaria excelsa*; и шишки яйцевидно-цилиндрической формы с тонкими чешуями, черепичато покрывающими одна другую. Так как детали строения шишек не выяснены, то прямое отнесение к араукариевым едва ли допустимо. Встречаются от рэты до вельда: *E. sibirica* — в иркутской юре; *E. curvifolia* — в германском вельде.

Elatocladus. Этим именем обозначаются вообще стерильные побеги хвойных, в случае невозможности точно установить их родовое положение. Особенно принято теперь называть так побеги с двурядно или спирально расположенными более или менее плоскими хвоями и часть прежних искусственных родов, как *Palissya*, *Taxites*, предпочтительно называть именно так. Преимущественно формы мезозоя.

7-й класс. *Gnetales*. Хвойниковые

Стебель разветвленный или клубневидный, иногда вьющийся; листья супротивные, во вторичной древесине — сосуды; цветки однополые или с признаками двуполости, с околоцветником; семяпочки ортотропные, семядолей две; смоляных ходов нет.

Класс включает ныне только три рода — *Ephedra*, *Tumboa* (или *Welwitschia*) и *Gnetum*. Оба первые рода резко специализованы ксерофитными условиями существования, что у вельвичии доходит до возникновения исключительно своеобразных признаков в виде двух лентовидных, вечно нарастающих с основания и отмирающих с конца листьев; третий род, *Gnetum*, житель влажных субтропиков и тропиков. Однако ряд характерных черт все же позволяет сблизить эти роды в один класс.

Своеобразные черты давали повод многим спорам относительно систематического положения и филогенетической ценности этих растений, вплоть до представления о них как о «последних цикадеоидеях».

Целый ряд морфологических особенностей, как показали в последнее время Ланг и Томсон, не позволяют отделять их от голосеменных, но и не дают оснований сблизить их в каком-либо недалеком прошлом с той или иной определенной группой. Правильнее видеть в них таких же потомков какой-нибудь группы птеридосперм или других первичных голосеменных, как и каждая другая резко отличающаяся группа *Gymnospermae*. Ранние указания на хвойниковые мало достоверны; напр. определения, как *Gnetopsis*, который вероятно является просто одним из цикадофиликов верхнего карбона; *Ephedrites*, определенный из юры, мела и пр., мало доказателен, хотя бы по той морфологической бедности характерными чертами, какая присуща этим отпечаткам. Листья, похожие на *Gnetum*, были указаны уже из нижнего мела Виргинии, в то время как присутствие этого рода уже достаточно достоверно выяснено в плиocene Голландии по семенам.

Как палеонтологические находки, так и дальнейшие сравнительно-морфологические исследования этой группы могут дать большие результаты для филогенетики голосеменных и покрытосеменных. Так например организация *Gnetum* позволяет представить какое-либо, неизвестное пока, сходное с ним растение из сем. *Gnetaceae*, как предка двудольных, из примитивных семейств — сережкоцветных, в то время как предков двудольных, имеющих корни в узле *Ranales*, мы скорее будем искать среди беннеттитов.

Некоторые голосеменные неопределенного систематического положения

Из многочисленных остатков этого рода мы назовем лишь важнейшие, как *Dolerophyllum*, *Dicranophyllum* и *Whittleseya*.

Dolerophyllum. Плотные листья, очень сходные с *Cyclopteris*, находимые в пермских отложениях Урала и восточной Франции (Отэн и Эпинак), у которых в продолговатых карманчиках мезофилла наблюдаются продольно-перегородчатые «пыльцевые зерна» в радиально-лучистом расположении. Природа этих образований пока не ясна.

Dicranophyllum. Представляет дихотомические, разделенные на линейные доли, как у *Baiera*, листья, сидящие спирально на оси. Иногда, по Рено, по краям нижней части листа насажены яйцевидные семена, но при этом еще не установлено, плодоносят ли все листья, или плодущие органы сидят в пазухах стерильных. Род встречается с каменноугольного периода, особенно в перми, например в красном лезне. Допустимо их близкое отношение к *Ginkgoales*.

Whittleseya. Отпечатки этих крайне оригинальных образований найдены в Сев. Америке, затем в нижней и восточной Силезии и Англии. По первоначальным представлениям это были клиновидно-лопчатые листья, зубчатые по переднему краю, которые сближались с гинкговыми. Теперь выяснено, по находке в Англии, что плодущие *Whittleseya* представляют колоколообразное сооружение из двух плотно прижатых пластинок, причем споры обнаруживают сходство с таковыми *Dolerophyllum*, густо покрывая поверхность одной пластинки. Кидстон видел в них больше сходства с *Cycadophyta*, чем с *Ginkgoales*, но Галле в последнее время точно установил их природу, как микроспорофиллов птеридосперм, в частности рода *Alethopteris* и некоторых *Neuropteris* (непарноперистых). К тому же типу он отнес *Codonothea*, принимавшуюся за семена, и *Dolerotheca*.

Главнейшие черты анатомии голосеменных, преимущественно хвойных

Кроме изучения отпечатков и сохранных в окаменелом состоянии различных частей растений в палеоботанике имеет большое значение изучение окаменелой или обугленной древесины. Большинство древесин, сохранившихся со строением тканей даже из третичной системы, когда уже господствовали покрытосеменные, представляет остатки хвойных деревьев. Древесина покрытосеменных встречается несравненно реже, что зависит как от преобладания массового распространения отдельных видов хвойных (аналогично нашим сосне, ели), так и от способности смолистых хвойных древесины лучше сохраняться.

Так как элементы коры и луба легче разрушаются и отщепляются от ствола, то обычно в ископаемых стволах сохраняются лишь элементы древесины, изучением которой преимущественно и занимаются. Мы не будем здесь останавливаться на изложении основных черт анатомии хвойных вообще, кроме сказанного выше, отсылая читателей к специальным курсам ботаники и анатомии растений в частности, и посвятив немного места лишь анатомии древесин исключительно ископаемых, элементы которых впрочем мало отличаются от древесин современных. Несмотря на то, что изучение анатомического строения древесины начато сто лет тому назад, в 1831 г., Уисэм оф Лэртингтоном, эта отрасль находится еще в довольно беспорядочном состоянии, так как случайные определения многих авторов чаще лишь увеличивали образовавшийся тут хаос.

Надо иметь в виду, что элементы древесины хвойных настолько однообразны, мало дифференцированы и представляют сравнительно так мало признаков для отличия одних родов и видов от других даже у ныне живущих форм, что понятие «вида» для ископаемой древесины (и отчасти для древесины вообще) нужно понимать в совершенно ином объеме, чем для современных растений, определяемых по иным признакам, или даже для отпечатков ископаемых форм. Один тип древесины охватывает обычно не только группу видов, но ряд родов и иногда даже представителей различных семейств. Конечно, чем больше в древесине изучаются подробности, чем лучше ее сохранение, тем точнее будет определение и тем уже будет группа, к которой окончательно может быть отнесен изучаемый объект. Если руководиться лишь расположением окаймленных ямочек, то

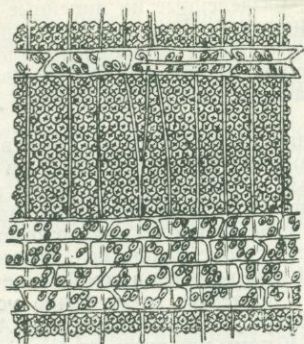


Рис. 255. Радиальный шлиф через древесину корданта *Dadoxylon Brandlingii* Lindl. et Hutt. из красного лежня по Шенку.

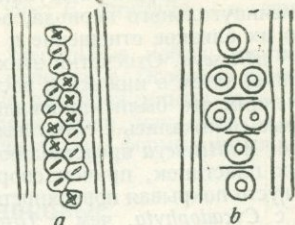


Рис. 256. Древесина хвойных с окаймленными порами на стенках трахеид араукарного (a) и современного (b) типа. По Готану.

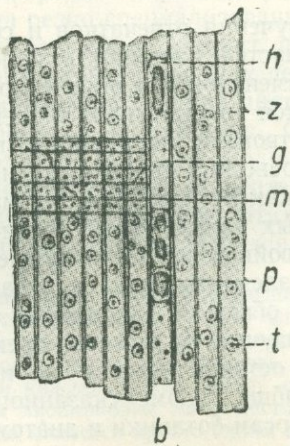
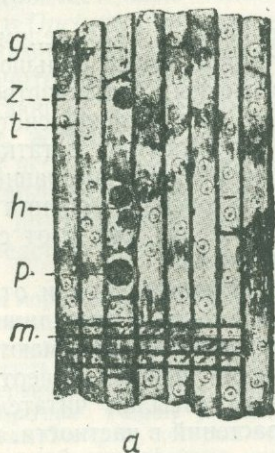


Рис. 257. *Cupressinoxylon* sp. a — радиальный шлиф древесины. Миоцен. Бранденбург; b — для сравнения древесина современного кипариса; g — смоляной ход; m — сердцевинный луч; t — окаймленные ямочки.

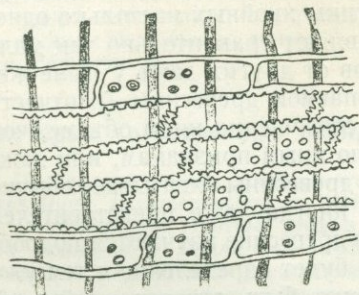


Рис. 258. *Piceoxylon laricinum* Kräusel. Радиальный разрез. Типичные окаймленные поры типа ели. По Крейзелю.

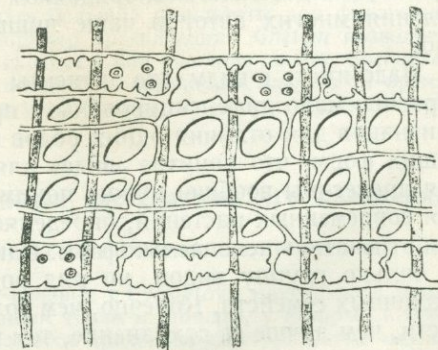


Рис. 259. *Pinuxylon Paxii* Goth. Радиальный разрез древесины, показывающий строение сердцевинных лучей. Миоцен. Силезия. По Крейзелю.

даже древесина кордаитов и араукарий должна бы описываться под именем одного рода. В расположении окаймленных ямочек с палеозоя вообще произошли такие изменения. Все палеозойские древесины имеют тесно и плотно расположенные ямочки на трахеидах (рис. 227, 255, 256 а); расположение ямочек современного типа (рис. 256 б, 257 — 260) является лишь с мезозоя, причем намечаются также и смешанные типы. Ныне лишь араукарии имеют архаические тесно расположенные, характерные «араукароидные ямочки». У последнего типа ямочки многогранные и расположены в шахматном порядке; у современного типа

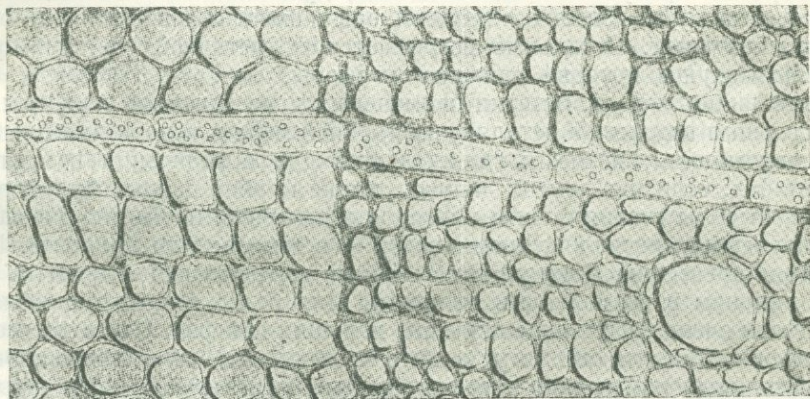


Рис. 260. *Piceoxylonclaricinum* К р ä u s e l. Поперечный разрез древесины с сердцевинным лучом и смоляным ходом. По Крейзелю.

они округлы, более или менее разделены одна от другой и, если их много, в рядах располагаются они противоположащими.

Для предварительного разделения главных типов, по В. Готану, можно предложить такую схему:

- А. Ямочки лишь араукароидные с сотовидным расположением — *Dadoxylon* E n d l. (*Araucarioxylon* К р ä u s) (рис. 255).
- В. Ямочки иного типа, рассеянные, в мезозое редко смешанные — I.
 - I. Все трахеиды со спиральными утолщениями — *Taxoxylon* Ung.
 - II. Спиральных утолщений нет или нечто подобное наблюдается только у некоторых типов, имеющих смоляные ходы: *Abietineae* — а.
 - а. Окаймленные ямочки находятся на радиальных стенках сердцевинных лучей типа *Abietineae*; отсутствуют лишь у видов *Pinus* с крупными порами на стенках лучей — I.
 - 1. Нормально лишь вертикальные смоляные ходы, в остальном — как прочие — *Protopiceoxylon* G o t h.
 - 2. Нормально горизонтальные и вертикальные смоляные ходы — *Pityoxylon* К р ä u s.
 - а. Эпителий смоляных ходов толстостенный, имеются поперечные трахеиды — *Piceoxylon* G o t h. (охватывает теперь роды *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga* с самого нижнего мела, рис. 258).
 - б. Эпителий смоляных ходов тонкостенный; поперечные трахеиды часто утолщены зазубренно — *Pinuxylon* G o t h (рис. 259).
 - 3. Смоляные ходы обычно отсутствуют или появляются вследствие ранения; иногда встречаются поперечные трахеиды; у некоторых типов смоляная паренхима в конце колец годовых — *Cedroxylon* К р ä u s.
 - б. Тип окаймленных ямочек *Abietineae* на сердцевинных лучах отсутствует, стенки лучей гладкие или почти гладкие — *Cupressinoxylon* G o e r p.

(рис. 257) (отчасти *Glyptostroboxylon* С о п в., *Taxodioxyton* G o t h., *Podocarpoxyton* G o t h., *Phyllocladoxyton* G o t h., отличающиеся различными деталями).

Dadoxyton, или *Araucarioxyton*, встречается с палеозоя; в верхней юре в нижнем меле встречаются древесины смешанного типа. Араукароидный тип свойствен равно *Cordaites*, *Voltzia*, *Walchia* и нынешним араукариям, южного полушария. *Taxoxyton* встречается в миоцене и до постплиоцена. *Protopiceoxyton* лишь в Арктике и Англии, *Piceoxyton* известен с нижнего мела, *Pinuxyton* — с верхнего, причем странным образом в нижнем меле, несмотря на присутствие шишек *Pinus*, древесина ее типа еще отсутствует. *Cedroxylon* известен с верхней юры и имеет смешанный тип окаймленных ямочек. Остальные встречаются в третичной системе, кроме *Phyllocladoxyton*, которые попадают с юры.

Как видно отсюда, остатки окаменелых древесин мало надежны для определения возраста в деталях, по крайней мере в условиях их нынешней изученности, хотя их свидетельства для определения в крупных масштабах, если нет других данных, также крайне ценны. Араукароидные древесины говорят почти наверное о палеозое; наоборот, древесины с современным расположением ямочек — о мезозое или кайнозое. Присутствие древесины *Angiospermae* говорит за третичный возраст со слабым уклоном в возможность мелового. Для более точных определений требуется очень тщательное изучение хороших шлифов. Часто древесины не надежны тем, что они могут лежать во вторичном залегании, например в постплиоценовом гравии одесского района встречается много древесин вероятно третичного или еще более древнего возраста. Для определения ископаемых древесин существует определитель на немецком языке: W. Göthan. Anatomie der lebenden und fossilen Gymnospermenhölzer. 1905.

Надо добавить, что в палеозое, кроме кордаитов, и лишь с красного лежня вальхий, также некоторые другие древесины имели сотовое араукароидное расположение окаймленных ямочек на трахеидах, характеризовались центрипетальной древесиной или присутствием пучков в сердцевине. Здесь следует указать на *Archaeoxyton* из докембрийских отложений Чехии — древесину, напоминающую строение араукароидных хвойных. По мнению Крейзеля она все же скорее всего принадлежит какому-либо роду псилофитовых. Род *Callixyton* со среднего девона.

Об изучении древесин см. также первую часть главы о методике изготовления шлифов.

2-й ПОДОТДЕЛ. ANGIOSPERMAE. ¹ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ.

Микроспорангии, или пыльцевые мешки, большей частью на передней или задней стороне тычинки. Мегаспора, или зародышевый мешок, возникшая вместе с другими клетками из одной клетки археспория, впоследствии вытесняет их. Микроспора, или пыльца, попадая на рыльце завязи (пестика), производит сифонную трубку, по которой ядро пыльцы достигает зародышевого мешка семязпочки, находящейся в полости завязи. Женский проталлий, или эндосперм, развивается после оплодотворения яйцеклетки, мужской состоит всего из двух клеток — одной репродуктивной и одной вегетативной. Доли завязи, или плодо-

¹ Angion — сосуд, вместилище; sperma — семя.

листки, сращены своими краями, вследствие чего семяпочки лежат в полости, а не открыто, как у голосеменных.

Многие покрытосеменные имеют ярко окрашенный околоцветник; опыление происходит путем анемофилии, энтомофилии и другими способами. Форма и листорасположение различны. Травы, полукустарники, кустарники и деревья. Составляют главную массу растительности всех стран, во всяком случае в отношении числа видов.

Определение ископаемых покрытосеменных основано преимущественно на изучении остатков (отпечатков и пр.) их листьев, и потому морфология их была описана более подробно выше.

Иногда можно, отделив часть углистой пленки, сохраняющейся на отпечатке листа, и просветлив ее, исследовать под микроскопом и выявить свойства кутикулы, где можно отличить форму или очертание клеток кожицы, характер их стенок, отличить выросты (папиллы, волоски и пр.), устьица (см. работы Бандульской в библиографическом указателе). Способ Уолтона, описанный выше, сулит еще большие возможности на этом пути.

Хотя каждый данный признак не является решающим, однако комбинация наблюдений в разных направлениях, т. е. возможность установить одновременно например форму листа, его расчлененность, характер основания, верхушки и края и пр., позволяет по этим признакам определять принадлежность листьев к различным родам и отождествлять их с ныне живущими. Чем больше признаков комбинируется, тем увереннее можно быть в правильности определения. Наименее определенными являются листья, мало характерные в своем морфологическом выражении, например мелкие овальные или ланцетные, с цельными краями, с малохарактерным перистым жилкованием, каких сотни. Наоборот, причудливые листья с мало повторяющимися признаками и сильной расчлененностью не дают повода сомневаться в точности их определения, как *Liriodendron* или *Acer* (клены). Находка плодов и семян, при наличии листьев в том же слое, делает наше определение неизбежным и столь же точным, как и для ныне живущих форм.

Многие ошибки в определениях ископаемых форм зависят от желания определять отпечатки, по существу не имеющие достаточно данных для установления их природы.

Происхождение и родственные отношения покрытосеменных, а равно взаимоотношения однодольных и двудольных и относительная древность этих групп далеко не могут считаться выясненными. В то время как такие ботаники, как Р. Вегтштейн и А. Энглер, производят двудольные (и покрытосеменные вообще) от высших голосеменных в виде таких первичных групп, как сережкоцветные (*Amentiflorae*), Г. Галлир позднее не без основания настаивал на происхождении покрытосеменных от беннеттитовых (*Bennettitales*) в виде группы *Ranales*, что развито им в ряде работ и как будто бы подтверждается палеоботаническими данными (теория антостробилуса Арбера и Паркина, 1907 г.). Согласно последней теории, крупный спирально построенный цветок с неопределенным и большим числом микроспорофиллов (тычинок) и мегаспорофиллов (завязей), вроде цветка магнолии или нашего лютика, является примитивным цветком, от которого произошли более высокоразвитые формы, главным образом, путем редукции, специализации, уменьшения числа частей, образования кругов вместо спиралей и пр. Наконец повидимому

в борьбе за развитие группы сыграла роль экономия материала на таких органах цветка, как семена, где крупность немногочисленных семян постепенно заменялась мелкими, но многими семенами, лучше защищенными, причем, как правило, мы можем проследить постепенное облучение зародыша все большим и большим числом оболочек (от оболочки плодика у лютика до невскрывающихся плодов-семянок у подсолнуха, защищенных кроме того чешуйками ложа корзинки), что осуществляется срастанием завязей, образованием нижней завязи и погружением их вглубь общей цветочной корзинки (у сложноцветных). В последнее время Гетчинсон (1926) и Мец (1926) дали новые схемы происхождения покрытосеменных. Первый автор доказывает, что основным родословным стволом была группа древесных *Banales*. От нее ранее отщепились травянистые *Ranales*, от которых произошли *Monocotyledones* и травянистые *Dicotyledones*. Позже от древеснистых *Ranales* развились из одного корня *Apetalae* и остальные древесные *Dicotyledones*.

Мец основным филогенетическим стволом считает *Monocotyledones*, которые ответвили *Ranales*, из которых развились остальные группы. Интересно, что в этих построениях вновь придается систематическое значение понятию «травы», «древесные растения», выдвигавшемуся еще Теофрастом и Аристотелем. Обзор идей эволюции покрытосеменных, как и других групп, в последнее время полно изложил В. Циммерман.

Однодольные вообще можно признать боковой веткой ранней группы *Polycarpicae*.

Однако, если с достаточной уверенностью можно говорить о беннеттитовых как об общей родоначальной группе покрытосеменных, мы в то же время не можем указать среди них на какую-либо более высоко организованную группу, которая могла бы, будучи находима в ископаемом состоянии, рассматриваться как непосредственная родоначальная группа самих покрытосеменных. Находки тополя (*Populus*) в меловых отложениях Гренландии, долгое время приводившиеся в пользу древности группы сережкоцветных, более не могут рассматриваться как таковые, в виду, во-первых, отсутствия данных о столь древнем возрасте этих отложений, чтобы они могли считаться именно слоями, содержащими первые покрытосеменные, а во-вторых и определение *Populus* еще не может рассматриваться окончательным; не лишено возможности, что какая-либо группа растений могла на низкой стадии развития иметь листья, похожие на тополевые (напр. *Cercidiphyllum*).

В последнее время Г. Томасом (1925) выдвинут взгляд, что первые покрытосеменные появились еще в юре, и как таковые должны рассматриваться остатки класса *Caytoniales* — кейтониевых, имеющие листья, известные под именем *Sagenopteris* (рис. 141). Однако, если кейтониевые и являются действительно семенными растениями, их естественнее рассматривать как высоко эволюционировавшую группу водяных папоротников, под именем *Hydropteridospermae*, гидроптеридосперм, видя в них не предков нынешних семенных растений, но скорее слепую группу водяных папоротников. Эти папоротники дали было ветвь, получившую способность развивать мегаспору до стадии зародыша непосредственно на растении, подобно тому как это имеет место у лепидофитов (*Lepidocarpon*), но затем вымерли, не оставив после себя потомства, способного к дальнейшему развитию.

Примеры образования «семенных» и даже «покрытосеменных» веро-

ятно были [не однажды за время эволюции растительного царства, но лишь немногие из них оказались плодотворными; также не оказались удачными, на ранних стадиях развития, попытки развивать крупные одноклеточные растения (*Siphoneae*), которые даже имитировали формы побегов развившихся впоследствии высших растений. Заслуживает при этом внимания факт, что из ряда вымерших группы мы имеем реликты их не в виде высоко организованных, а скорее в виде довольно примитивных форм. Обязано ли это явление редукции или сохранению форм более простых?

Таким образом, если мы в общей последовательности находок той или иной группы растений и намечаем некоторый путь развития, то пока в отношении уловления первых звеньев покрытосеменных мы стоим на крайне шатком основании, и может быть теоретические построения и изучение современной морфологии при учете палеонтологических фактов пока нам дает больше, чем прямое следование постепенности появления тех или иных групп, как они были находимы. Кроме находок в Гренландии, первые покрытосеменные мела были найдены в Сев. Америке (рис. 261), Португалии и также на Дальнем Востоке, в Усурийском крае. Есть и юрские находки листьев, принимаемых за покрытосеменные, но они недостоверны.]

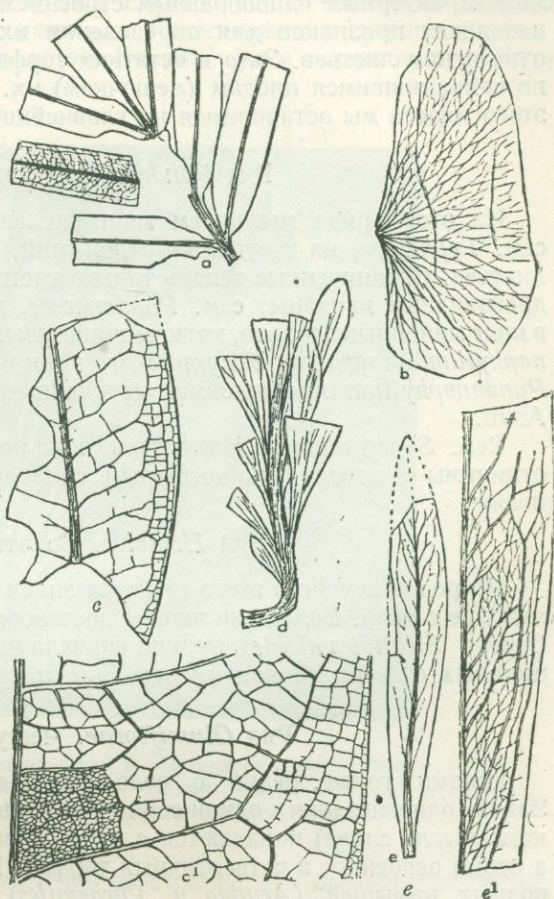


Рис. 261. a — *Sapindopsis variabilis* Font.; b — *Proteaephyllum reniforme* Font.; c — *Ficus virginiensis* Font.; d — *Acaciaephyllum spathulatum* Font.; e — *Rogersia angustifolia* Font. Нижний мел. Свита Потомак. Сев. Америка. По Фонтену и Нолтону.

1-й класс. *Monocotyledones*. Односеменодольные

Зародыш с одной семенодолью, побег с отдельными замкнутыми проводящими пучками, листья дугонервные или параллельнонервные, реже развивается перистонервность. Цветки часто состоят из пяти трехчленных мутовок, но обычно или выпадают целые мутовки, или редуцируются отдельные их члены.

От однодольных сохранились остатки как от древесных растений, так и от водяных, легко попадавших в условия, благоприятные для фоссиллизации, и затем остатки злаков, как форм, дававших массу материала, часть которого так или иначе попадала в те же условия. Кроме пальм со столь характерными листьями и древесиной и некоторых характерных групп водяных и наземных растений, большинство однодольных с их малохарактерным однообразным строением вегетативных частей не дает надежных признаков для определения их в ископаемом состоянии по отпечаткам листьев. Зато в остатках торфа хорошо определяются осоки по сохранившимся плодам (мешочкам) их. Из многочисленных семейств этого класса мы остановимся на главнейших.

Ряд *Pandanales*. Пандановые

Из этого ряда мы знаем многочисленные остатки *Typha* (рогоза) сем. *Typhaceae*, из третичных отложений, в виде семян и характерных листьев. Ограниченные теперь только тропическим поясом Старого света древовидные панданы, сем. *Pandanaceae*, известны с мелового периода в виде линейных листьев, колюче-шиповатых по краям, именно как *Pandaphyllum* из неокома Уссурийского края и *Pandanus* из сенона Австрии. *Pandaphyllum* представляет древнейшее односеменодольное растение Азии.

Сем. *Sparganiaceae*. Находятся, как род *Sparganium*, будучи легко отличимы благодаря характерным соплодиям, с мела (Гренландия) и позже.

Ряд *Helobiae*. Болотниковые

Из родов семейств этого ряда мы знаем многочисленных представителей еще с мела. Более или вполне достоверны: *Posidonia*, *Zostera*, *Alisma*. Семена *Stratiotes aloides*, будучи сначала не узнаны, приводились из ледниковых отложений под именем *Folliculites carinatus*.

Ряд *Glumiflorae*. Чешуецветные

Цветки голые, редко с волосковидными частями околоцветника. Завязь одногнездная с одной семяпочкой. Остатки злаков и осок (в широком смысле слова) попадают с мела и часты в третичных отложениях, а осоки особенно в четвертичных торфах. Из злаков, кроме прибрежно-водных камышей (*Arundo* и *Phragmites*), можно различать бамбуки (*Bambusa*), найденные в плиоцене Франции вне пределов современного распространения и в странах, где они растут и теперь. Из осокообразных, кроме нехарактерных отпечатков *Carex*, надо отметить *Dulichium* из межледниковых отложений сев. Германии, Дании, Литвы и плиоцена Воронежской обл. в СССР, а также древовидную осоку *Rhizocaulon* из олигоцена южной Франции.

Ряд *Principes*. Пальмоцветные

Цветки состоят из трехчленных циклов, листочки околоцветника чешуевидные, невзрачные; тычинок 6 или 3, плодолистика 3. Ствол неветвящийся (кроме *Huphaene*), без роста в толщину, листья перистые или веерные, крупные, цветки в сережках или початках.

Пальмы являются одними из типичнейших и легко узнаваемых по своей характерной внешности растительных отпечатков с мелового периода, будучи кроме того, в виду своего определенного отношения к климатическим условиям, яркими указателями палеоклимата.

Встречаются с верхнего мела (Гренландия, Сев. Америка, Египет и средняя Европа). Остатки их часты в палеогене Сев. Америки, Японии, на Украине (Волинь) и в Зап. Европе; еще в олигоцене пальмы достигали Англии, а в миоцене они еще существовали в Средней Европе. С плиоцена находятся только на юге Европы, где и теперь произрастает род *Chamaerops*.

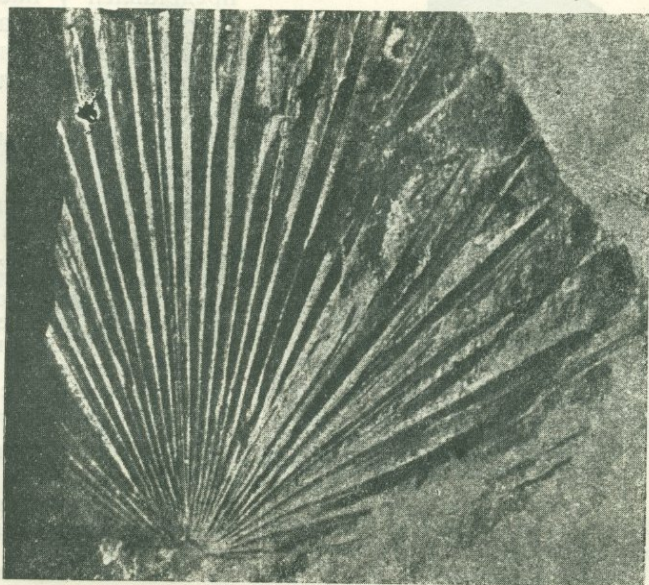


Рис. 262. *Sabal haeringiana* U n g. Отпечаток листа. Полтавский ярус (нижний олигоцен — эоцен). Аджамка. Украина. По Криштофовичу. Уменьш.

Из веерных пальм наиболее распространен род *Sabal*, известный, кроме местонахождений от эоцена до миоцена Европы, Америки и Азии, также и у нас, на Волини (*S. haeringiana*) и в Аджамке близ Зиновьевска (рис. 262), а также в Закавказье.

Листья перистых пальм менее известны; финиковая пальма, *Phoenix*, найдена в среднем миоцене Италии, а также в эоценом Техаса, что опять-таки указывает на общность тропических флор Старого и Нового света. Очень распространены плоды *Nipa*, известные из эоцена Западной Европы и Украины, из-под Киева, Вознесенска и Калиновки; они приписываются прибрежноводной пальме *Nipa*.

Эти плоды известны еще с о. Борнео, из Египта и Сев. Америки, указывая общность древнетропической флоры земного шара.

Кроме отпечатков листьев и плодов пальм известны также их окаменелая древесина и отпечатки соцветий.

Ряд *Liliiflorae*. Лилиецветные

Цветки циклические, из пяти трехчленных кругов, околоцветник чешуевидный или крупный и ярко окрашенный; к семейству принадлежат как травянистые растения, так и лианы и древесные; последние, кроме прибрежноводных, как ситник (*Juncus*), и дали большей частью дошедшие до нас остатки. Из семейства лилейных находятся в ископаемом состоянии драцены (*Dracaena*), а особенно сассапарили (*Smilax*), распространенные от верхнего мела до четвертичного периода. Род *Smilax*,

находясь теперь в живом состоянии лишь на Кавказе, представлен у нас в третичных отложениях на р. Крынке (рис. 263). Из ирисовых известны корневища и листья ирисов (*Iris*) из третичных отложений Европы, Сев. Америки и др.

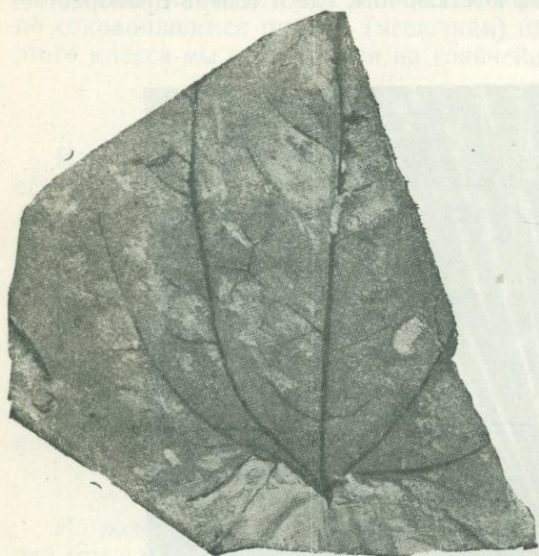


Рис. 263. *Smilax grandifolia* U p g. Отпечаток листа лианы. Сармат. Крынка близ Таганрога. По Криштофовичу.

Ряд *Scitamineae*. Бананоцветные

За присутствие в Европе этого тропического ряда, в частности семейства банановых (*Musaceae*), говорят находки родов *Musophyllum* и *Musa* из палеогена и миоцена Европы и Сев. Америки. Из нашей арктиотретичной флоры известны *Cannaephyllum* с Камчатки и *Zingiberites* с Сахалина.

Ряд *Microspermae*. Мелко-семенные

Находки орхидных, к которым причислены отпечатки клубней из эоцена Монте-Болка в Италии, не являются несомненными, так как и вообще характер и условия

существования этой группы не способствуют сохранению ее остатков в ископаемом состоянии.

2-й класс. *Dicotyledones*. Двусеменодольные

Зародыш с двумя семенодолями; проводящие пучки образуют замкнутое кольцо, обуславливающее вторичное утолщение стебля, у многолетних растений, особенно у деревьев с периодическим ростом, выраженным в появлении годичных колец. Листья по большей части перистонервные. Цветки большею частью с пятью пятичленными циклами, но бывают и спиральные, а кроме того с совершенно другим числом как циклов, так и членов в них. У высших групп появляется уменьшение числа членов цикла, а также сильная редукция. Правильные лучистые или актиноморфные цветки (с несколькими осями симметрии) у специализованных семейств переходят в зигоморфные, т. е. имеющие только одну ось симметрии (напр. у мотыльковых, губоцветных и пр.).

1-й подкласс. *Archichlamideae*. Первичнопокровные

Ряд *Verticillatae*. Муточчатые

Описанные из Европы остатки казуарин мало достоверны; более вероятными являются остатки из нижнего мела Америки, третичных отложений Суматры и Ав-

стралии. Предполагаемая древность группы палеонтологическим путем достоверно не подтверждается.

Ряд *Piperales*. Перечные

Остатки семейства перечных достоверны только из области их нынешнего обширного распространения, т. е. из третичных отложений Ю. Америки и Зондских островов. Впрочем их остатки описаны и из миоцена Гессена (*Piper*).

Ряд *Salicales*. Ивоцветные

Роды *Populus* и *Salix* принадлежат к древнейшим родам покрытосеменных растений. *Populus* известен из нижнего мела Гренландии, чаще

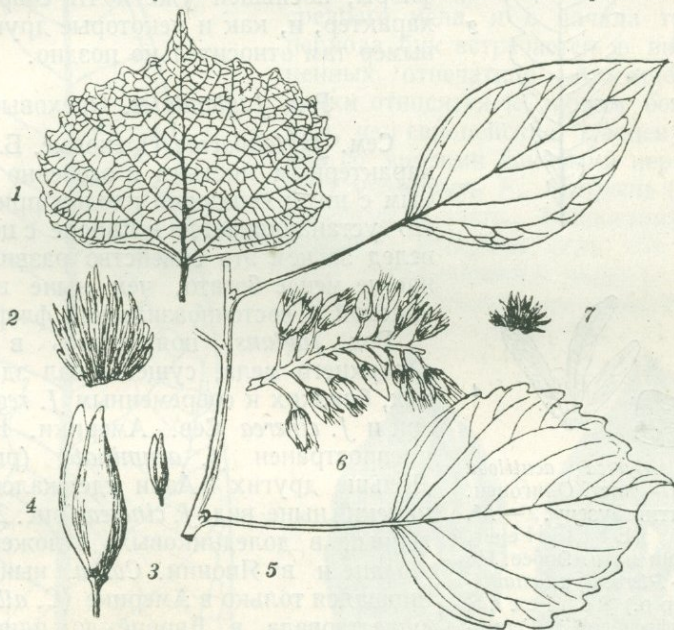


Рис. 264. *Populus latior* A. В г. 1 — лист; 2 — кроющая чешуя; 3, 4 — плод. Миоцен. Швейцария. Увел. и нат. вел. *P. mutabilis* He e r. 5 — побег с листьями; 6 — соцветие; 7 — чешуя. Миоцен. Швейцария. По Гееру.

встречается с верхнего мела и широко распространен в третичных отложениях. Предполагается, что он возник в высоких широтах и распространился к югу. *P. arctica* типичен для самых верхов мела Арктики, Сахалина, переходит в виде близких групп в третичный период, откуда из Арктики известны *P. Zaddachii*, а из Европы кроме того *P. latior* (рис. 264, 1—4) и др. Род *Salix*, в форме видов с полным числом тычинок, рассматривается как возникший в низких широтах и распространившийся далее к северу; позже возникли группы неполночленных в мужском цветке ив и полярные ивы. *S. polaris*, *S. reticulata* (рис. 269) и *S. herbacea* характерны для ледниковых отложений.

Ряд *Myricales*. Мириковые, восковниковые

Известны с нижнего мела (*Myrica* в Сев. Америке); ныне в Европе лишь род *Myrica*, а в Сев. Америке до высоких относительно широт до-

ходит характерная *Comptonia aspleniifolia*, напоминающая многие формы третичной флоры Европы и Азии. Отпечатки листьев этого семейства принимались часто за протейные по своему внешнему сходству, хотя присутствие протейных в Европе тоже является несомненным (см. ниже).

Семейство было обильно представлено (род *Myrica*, рис. 265, 1—2) в Европе с олигоцена до среднего миоцена. В Японии род *Comptonia* сохранялся в составе флоры, носившей уже почти современный характер, и, как и некоторые другие роды вымер там относительно поздно.

Ряд *Juglandales*. Ореховые

Сем. *Juglandaceae*. Ореховые. Благодаря характерным листьям и особенно находимым с ними типичным плодам присутствие его устанавливается в Европе с ценомана, вслед за чем это семейство развивается у нас не менее богато, чем ныне в американской и восточноазиатской флоре.

Род *Juglans*, появившись в Европе с верхнего мела, существовал здесь в типах, близких к современным *J. regia* Евразии и *J. cinerea* Сев. Америки. Наиболее распространен *J. acuminata* (рис. 266). Дольше других в Азии удержался американский ныне вид *J. cinerea* (рис. 267), найденный в доледниковых отложениях на Алдане и в Японии. *Carya*, ныне сохранившаяся только в Америке (*C. alba* и др.), существовала в Европе до плиоцена: в сармате побережья Азовского моря — *C. (Hicoria) bitinica* (Крынка). Ныне закавказский и восточноазиатский род *Pterocarya* (рис. 265, 3) и юго-восточноазиатский

Рис. 265. *Myrica acutiloba* Brongn. 1—лист. Олигоцен. Чехия. По Эттинггаузену. 2—*M. vindaobonensis* (Ett.) Neer. Миоцен. Куми на о. Эвбее. По Унгеру. 3—*Pterocarya castaneifolia* (Goerr.) Schlecht. Миоцен. Зенфтенберг в Германии. 4—*Engelhardtia Brongniartii* Sap. Верхн. олигоцен. Чехия. По Эттинггаузену и Унгеру.

сский *Engelhardtia* (рис. 265, 4) были широко распространены в европейских, азиатских (Иртыш) и североамериканских флорах; первый дожил на юге Франции до плиоцена.

По Галлиру, семейство является одним из древнейших.

Ряд *Fagales*. Букообразные

Сем. *Betulaceae*. Березовые. Отнесенные к этому семейству остатки из мела Америки мало достоверны; роды *Alnus* и *Betula* впервые появляются достоверно с эоцена (Европа). Ископаемые остатки, кроме листьев, представлены также плодами; роды: *Betula*, *Alnus*, *Carpinus*, *Corylus*.

Представители последних, появившиеся в Европе лишь с олигоцена, широко распространены были в арктическом эоцене (Гренландия, Исландия, Аляска). Наиболее обычны: *Carpinus grandis* (граб), *Alnus Kefersteinii* (ольха), *Corylus Mac Quarrii* (лещина), *Betula prisca* (береза). Для

арктической флоры четвертичного периода характерны мелкие округлые, городчатые листья полярной березы *Betula nana* (рис. 268, 269, 5—7).

Сем. *Fagaceae*. Буковые. Род бук — *Fagus* представлен ныне во флоре земного шара собственно буком (*Fagus*) в северном и родом *Nothofagus*—в южном полушарии. Былое распространение первого в северном (и южном) полушарии было много обширнее настоящего. Род (рис. 270) появляется со среднего мела, и с начала третичного периода бук встречается в виде несомненных отпечатков. Арктические находки относятся к эпохам более древним, чем европейские, к эоцену. Из буков со многими боковыми нервами следует упомянуть *F. Antipovii* (Арктика, Киргизская степь, Башкирия) и более новый *F. ferruginea* (рис. 270 а, б), теперь сохранившийся лишь в Сев. Америке, но в Европе еще существовавший

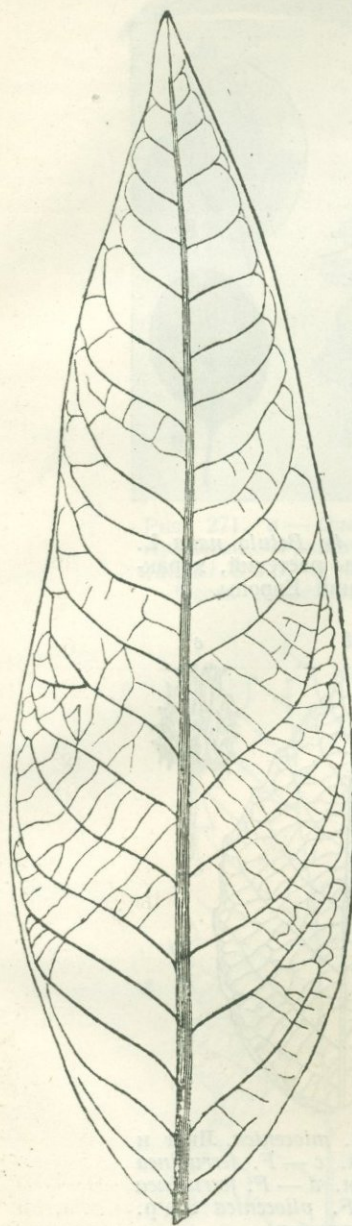


Рис. 266. *Juglans acuminata* A. В г. Миоцен. Швейцария. По Гееру.

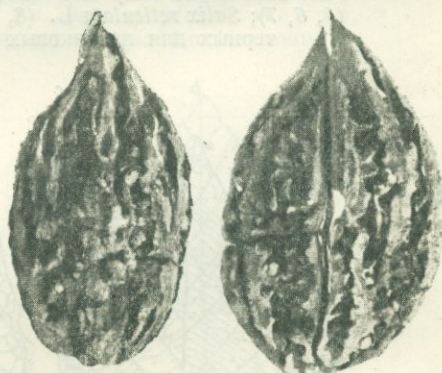


Рис. 267. *Juglans cinerea fossilis* L. Постплиоцен (?). Сибирь, р. Алдан. По Криштофовичу.



Рис. 268. *Betula nana* L. Из ледниковых отложений Германии. По Веберу.

в миоцене и доживший в Японии до постплиоцена. Из буков с меньшим количеством боковых жилок упомянем виды *F. Deucalionis* и *F. Fero-*

niae (рис. 270 d), более близкие к современному буку *F. silvatica* и особенно кавказскому реликту *F. orientalis*, а также *F. japonica*.

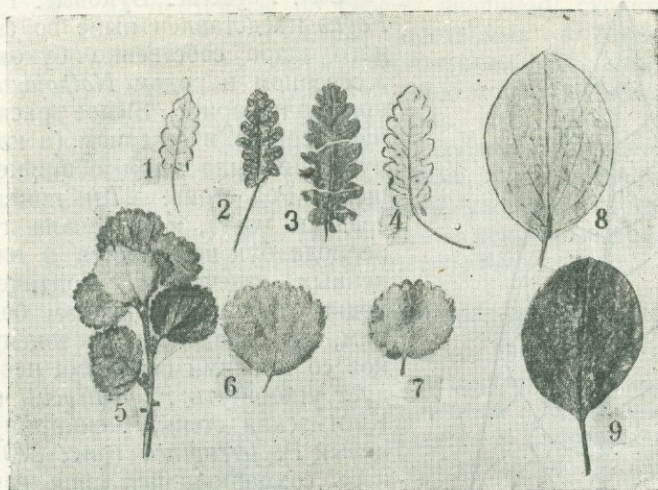


Рис. 269. *Dryas octopetala* L. (1, 2, 3, 4); *Betula nana* L. (5, 6, 7); *Salix reticulata* L. (8, 9). Типы растений, характерных для ледниковых отложений Европы.

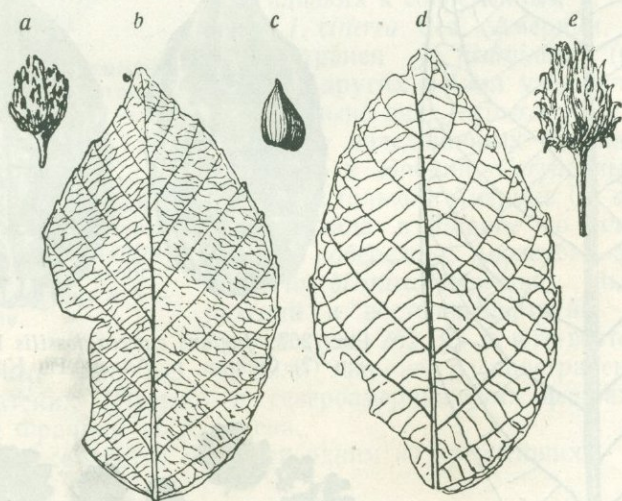


Рис. 270. a, b — *Fagus ferruginea* Ait. *miocenica*. Лист и плод. Миоцен. Зенфенберг в Германии. c — *F. ferruginea intermedia* E t t. Семя. Алумбей. Англия. d — *F. ferruginea Feroniae* U n g. Миоцен. Чехия. e — *F. pliocenica* S a r. Плод. Плиоцен. Кантал, Франция.

Род *Quercus* — дуб — появляется в Америке и Европе с нижнего и вполне достоверно с верхнего мела, соответствуя богатству этого рода видами в южных широтах. Меловые и эоценовые виды дуба в Европе соответствуют нынешним тропическим формам, живущим в юго-восточной

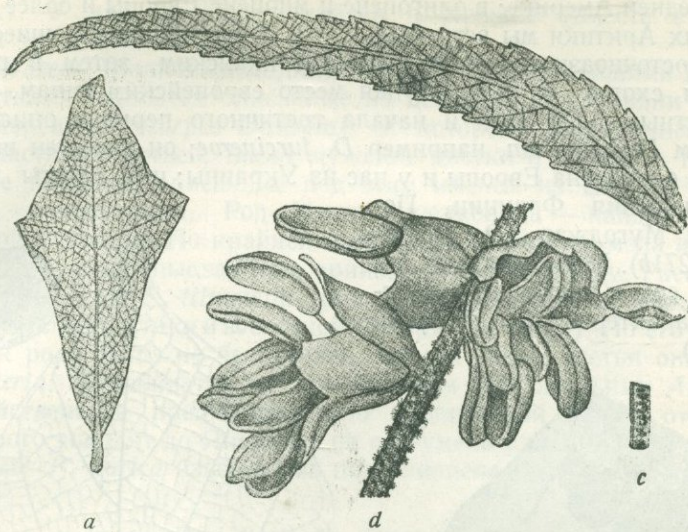


Рис. 271. *a* — *Quercus oligodonta* S a p. Верхн. олигоцен. Армиссан, Франция. По Сапорта. *b* — *Dryophyllum Dewalquei* S a p. & M a r. *c*, *d* — *Quercus piligera* G o e r r. Часть соцветия. Балтийский янтарь. По Конвенцу.

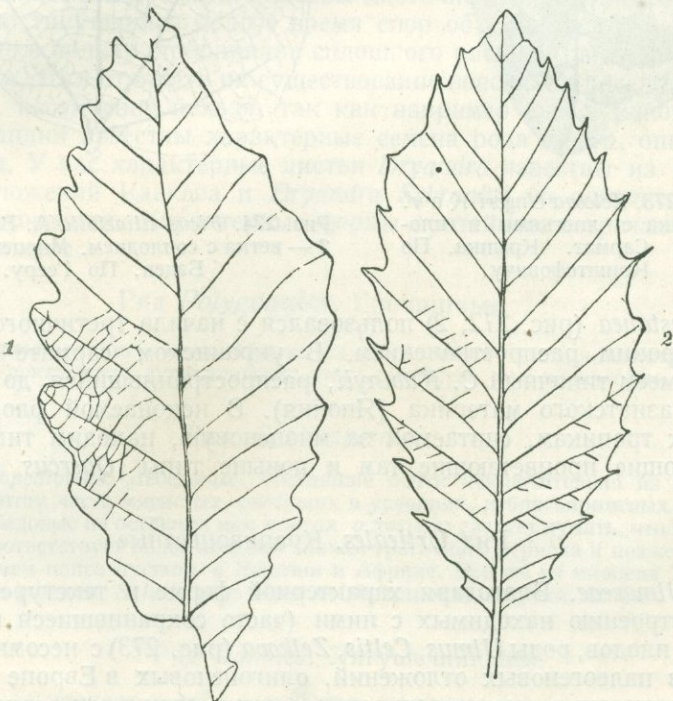


Рис. 272. 1 — *Quercus pseudocastanea* G o e r r. 2 — *Castanea atavia* U n g. Мюцен.

Азии и Средней Америке; в олигоцене и миоцене Европы и более древних отложениях Арктики мы встречаем дубы, более приближающиеся к нынешним восточноазиатским и североамериканским, затем в плиоцене эти формы сходят на-нет, уступая место европейским типам. Узко- и длиннолистные дубы мела и начала третичного периода описываются под именем *Dryophyllum*, например *D. furcinerve*; он известен из эоцена и нижнего олигоцена Европы и у нас из Украины; ими богаты палеоценовые отложения Франции, Поволжья и Мугоджар (*D. Dewalquei*, рис. 271b). Возможно, что они относятся еще к каштанам—р. *Castanea*. Характерен *Q. neriifolia* (олигоцен).

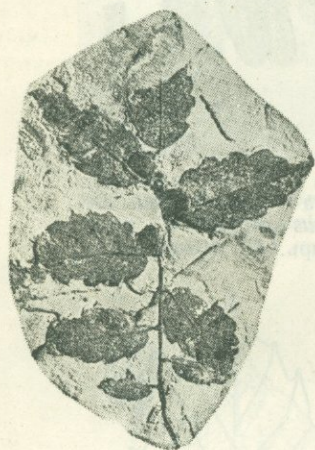


Рис. 273. *Zelkova Ungerii* К о в. Веточка с листьями и плодами. Сармат. Крынка. По Криштофовичу.

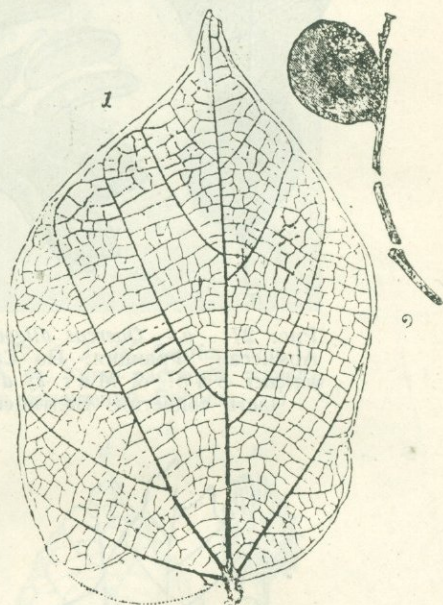


Рис. 274. *Ficus tiliaefolia* A. Br. 1 — лист; 2 — ветка с соплодием. Миоцен. Энинген, Баден. По Гееру.

Род *Castanea* (рис. 272, 2) пользовался с начала третичного времени очень широким распространением. В украинском сармате (Жрынка, Орехов) имеет типичный *C. Kubinyii*, распространяющийся до крайних пределов азиатского материка (Япония). В ископаемой флоре стран, близких к тропикам, считаемой за миоценовую, находим типы дубов, напоминающие процветающие там и поныне типы *Quercus* (*Chrysobalanus*).

Ряд *Urticales*. Крапивоцветные

Сем. *Ulmaceae*. Благодаря характерной форме и текстуре листьев, а также строению находимых с ними (часто сохранившихся в связи с листьями) плодов, роды *Ulmus*, *Celtis*, *Zelkova* (рис. 273) с несомненностью узнаны из палеогеновых отложений, олигоценовых в Европе и вероятно еще эоценовых в высоких широтах; миоцен отличался разнообразием их видов. Род *Zelkova*, распространенный в Евразии и Америке, теперь уцелел лишь в Японии, на Кавказе и в Средиземноморской области

как реликт. У нас *Z. Ungeri* найден в Крынке (вместе с *Celtis*), у Орехова.

Сем. *Moraceae*. Шелковичные, или тутовые. Интереснейшими ископаемыми остатками являются описанные из ценомана Гренландии остатки хлебного дерева *Artocarpus Dicksonii*, от которого сохранились кроме перистолопастных листьев, также мужские цветки и плоды, в то время как другие находки, описанные под этим именем из Европы (миоцен Энингена), сомнительны. Род *Morus* — шелковица — найден в плиоцене Южной Франции. По крайней мере часть листьев из мела и третичных отложений, описанные за *Ficus*, принадлежат этому роду. Распространеннейшим является *F. tiliaefolia* (рис. 274), известный из миоцена Европы и палеогена Арктики и восточной Сибири (Сахалин). Но его принадлежность к роду *Ficus* не безусловна, иногда такие листья описывают как *Buettneria*. Не являются ли они на самом деле листьями *Alangium*, рода, свойственного преимущественно тропической Азии, отдельные виды которого доходят до Японии и на р. Тумень-ула до нашей границы в Приморьи? *F. carica* известен из постплиоцена южной Европы.

Ряд *Proteales*. Протейные

Сем. *Proteaceae*. Протейные. Это семейство ныне распространено преимущественно в Австралии и Капланде, хотя немногие его представители имеются в юго-восточной тропической Азии. Ранее из Европы под именем *Banksia* и др. были описаны многочисленные отпечатки этого семейства, но тянувшийся долгое время спор об «Австралии в Европе» решен был не в пользу сторонников сплошного распространения в Европе этих форм, хотя отрицать их существование вовсе, как делают некоторые авторы, несомненно нельзя, так как например еще в плиоценовой флоре Голландии известны характерные семена рода *Hakea*, описанные К. и М. Рид. У нас характерные листья *Dryandra* известны из верхнемеловых отложений Кавказа и *Dryandra Schrankii* из олигоцена близ Кушки в Туркмении. Характерные формы протейных встречаются и в вольтинском эоцене.

Ряд *Polygonales*. Гречишные

Сем. *Polygonaceae*. Гречишные. Цветки из олигоценового янтаря, отпечатки плодов и листьев доказывают существование этого семейства уже в палеогене.

Ряд *Centrospermae*

Сем. *Chenopodiaceae*. Лебедовые. Состоящие почти исключительно из травянистых форм, притом часто мясистых, растущих в условиях, неблагоприятных для фоссилизации, лебедовые не оставили нам многих остатков; следует думать, что и вообще их развитие соответствует более поздним эпохам третичного периода и позже, в связи с возникновением пояса пустынь в Евразии и Африке. Все же из миоцена Энингена описаны плоды солянки *Salsola* и из Мэна во Франции — летучки *Atriplex*.

Ряд *Ranales*. Лягушечниковые

Этот ряд включает в себе семейства, носящие многие черты примитивного строения, как-то множественность и спиральное строение частей цветка, раздельность завязей; у некоторых, как у родов *Trocho-*

dendron из сем. магнолиевых, в древесине даже отсутствуют настоящие сосуды, заменяемые здесь, как у хвойных, трахеидами.

Сем. *Nymphaeaceae*. Кувшинковые. Характерные части, корневище, плоды и семена этих водяных растений дают возможность легко узнавать их в виде отпечатков, встречаемых с мела; в новейших отложениях их части сохраняются и в лигнитизированной форме.

Водяной лотос, или *Nelumbo*, встречается с мела в Сев. Америке, Арктике и на Амуре, в олигоцене и миоцене Европы и на востоке Азии (Сахалин, Япония). *Brasenia*, находимая еще в мелу Сев. Америки, особенно часто встречается в плиоценовых и межледниковых отложениях Европы, в том числе и СССР, а затем исчезает из всей Евразии, за исключением крайнего востока. Колючая водяная кувшинка *Euryale ferox*, с гигантскими листьями, напоминающими листья южноамериканской *Victoria*, ныне живущая тоже в крайней восточной Азии (у нас — в бассейне озера Ханки), также была членом европейской флоры в плиоцене и позднее.

Ныне распространенный у нас род *Nymphaea*, с характерными корневищами, находился уже в палеогене арктических стран, в Европе — с олигоцена.

Сем. *Ceratophyllaceae*. Роголистниковые. Остатки встречаются в Европе с олигоцена, в виде облиственных побегов и семян. У нас *C. Siatkovi* в сармате Крынки. Характерно, что описанный А. А. Сапегиним реликтовый *C. tanaiticum* стал вскоре известен в ископаемом виде из четвертичных слоев.

Сем. *Magnoliaceae*. Магнолиевые. Семейство несомненно является одним из древнейших среди покрытосеменных, обладая архаическими признаками. Крупные цветки. Плодики, при несросшихся завязях, в большом числе спирально расположены на коническом цветоложе, как и тычинки; архаично и их анатомическое строение (*Drimys*, *Trochodendron* и *Tetracentron*), характеризующееся развитием в древесине трахеид вместо сосудов.

Семейство, насчитывающее 9 родов и до 100 видов, имеет ряд монотипных родов (или с малым числом видов), распространение которых явно указывает на их реликтовую природу (например обособленный род *Cercidiphyllum* в Японии, виды *Liriodendron* в Сев. Америке и Китае). Остатки их находились в среднемеловых отложениях Сев. Америки и Арктики, также в Европе, в том числе рода *Magnolia*, именно близкие виды к современному *M. grandiflora*; но особенно характерны ископаемые представители рода *Liriodendron*, найденные в меловых отложениях Арктики, Сев. Америки, Европы и у нас на Сахалине. *L. Procaccinii* известен из третичных отложений Европы, в том числе из сармата Крынки; в Европе сохраняется до плиоцена:

Род *Cercidiphyllum* и *Eucommia*,¹ которые могут быть причисленными и к особым семействам, также находятся в ископаемом состоянии: первый — в плиоцене Японии, где этот род распространен как реликт и теперь, а второй — в сарматских слоях Крынки, тогда как теперь *Eucommia* растет лишь в одном ограниченном районе юго-западного Китая (провинции Хубей и Сычуань).

¹ Род *Eucommia* является гуттаперченосом; состав флоры, находимой с ним близ Таганрога, указывает, в какого рода формации обитало это растение, и дает указания, где возможна его культура.

Сем. *Ranunculaceae*. Лютиковые. В большинстве случаев травянистые растения этого семейства не дают много материала для сохранения в ископаемом состоянии; плодики рода *Ranunculus* (лютик) известны с миоцена Европы и особенно обильны в плиоценовых и четвертичных отложениях. Часто с родом *Helleborus* сближается характерное растение *Dewalquea*, имеющее стоповидно-сложные листья, найденное в меловых отложениях Гренландии, Чехии, Аахена, в бельгийском палеоцене, а также в палеоценовых отложениях Поволжья и Мугуджар.

Сем. *Menispermaceae*. Мениспермовые. Из меловых отложений описаны роды *Cocculites* и *Menispermites*. Характерный род *Macclintockia*, из меловых и третичных отложений Гренландии, мела Сахалина и третичных Сев. Урала, некоторыми авторами также относится к этому семейству, хотя систематическое его положение остается неясным.

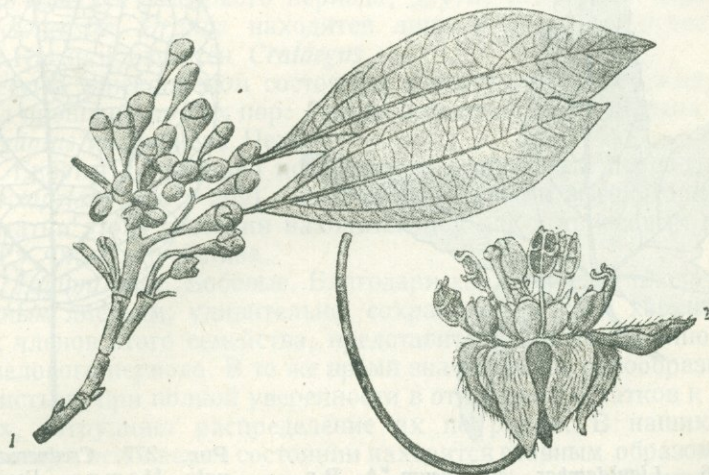


Рис. 275. *Cinnamomum Scheuchzeri* Heer.

1 — участок побега с листьями и цветками; 2 — *C. prototypum* С о п в. Увел. 7. Из янтаря Балтики. По Гееру и Конвенцу.

Сем. *Lauraceae*. Лавровые. Обширное семейство с 39 родами (в том числе 11 монотипных), ныне представленными исключительно в субтропических и тропических странах, прежде было гораздо обширнее распространено по земному шару. Род *Sassafras* находится уже в потомакских отложениях, а в более верхних слоях мела к нему присоединяются представители родов *Laurus*, *Oreodaphne* и *Cinnamomum*.

Обращает внимание, что в арктической зоне, в третичных отложениях, мы встречаем мало лавровых, главным образом *Sassafras*, тогда как в Европе в аналогичных по возрасту слоях они появляются в громадном разнообразии. Многочисленные в третичных отложениях Европы представители рода *Cinnamomum* родственны главным образом современным видам *C. camphora* и *C. pedunculata*. От них, как в олигоценовых янтарях Балтики, сохранились листья и цветки (рис. 275, 2), где своеобразное устройство тычинок, открывающихся клапанами, сразу говорит о их систематической принадлежности. Наиболее распространен *C. Scheuchzeri* (рис. 275, 1); как он, так и другие виды определенно указы-

вают на характер климата нижнетретичной Европы. Род *Sassafras* доходит до плиоцена южной Европы. Род *Oreodaphne*, изобиловавший в третичных отложениях Европы, доходит до постплиоцена южной Европы.

Прочие семейства первичнопокровных.

Сем. *Cruciferae*. Крестоцветные. Известны лишь отпечатки плодов и семян из третичных отложений Энингена и Веттерау.

Сем. *Rosaceae*. Розоцветные. Не будем останавливаться на несомненных остатках ныне не живущих в Европе представителей родов *Deutzia*,

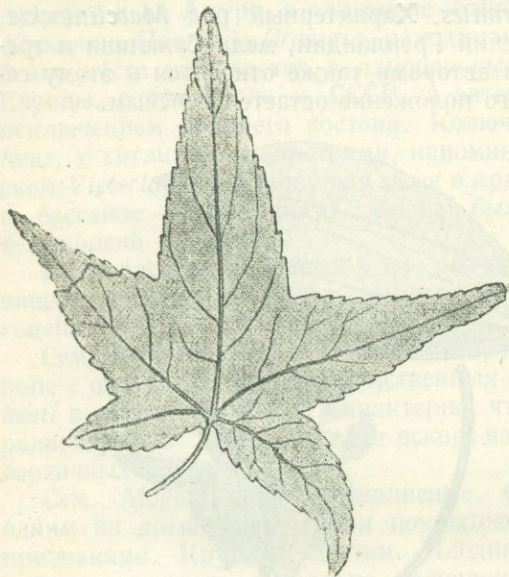


Рис. 276. *Liquidambar europaeum* А. В. Г.
Лист. Миоцен. Швейцария. По Гееру!

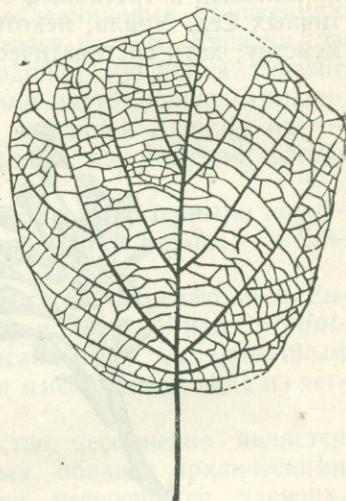


Рис. 277. *Credneria triacuminata* Напре. Сенон. Гарц.
 $\frac{2}{3}$ нат. вел. По Потонье.

Billiardierites (*Pittosporaceae*), а перейдем к тем семействам этого порядка, которые имеют более обширное распространение и более поучительны благодаря своему широкому распространению. Таковы:

Сем. *Hamamelidaceae*. Гамамелидовые. Несомненно также одно из древнейших семейств. Уже в меловых отложениях встречается род *Liquidambar*, который, будучи широко распространен также в третичных отложениях всего света и доходя до постплиоцена в Италии, теперь ограничен в своем распространении атлантическими штатами Америки, Малой Азией и юго-восточной Азией.

L. europaeum (рис. 276) — одно из распространеннейших растений миоцена Европы и более древних ярусов северных областей. *Parrotia*, ограниченная теперь узкими географическими пределами, была широко распространена в третичных отложениях Европы (до Свальбарда), в том числе находится у нас в сарматских слоях Крынки, как *Parrotia pristina*, причем ближайшее ее современное произрастание известно в восточном Закавказьи и Персии.

Сем. *Platanaceae*. Платановые. Существование семейства доказано уже для мелового периода, так как помимо отпечатков листьев с характерным

жилкованием, как *Platanus primaeva*, в меловых слоях Сев. Америки, известны и соцветия, например *P. laevis* из чешского мела. Будучи широко распространен еще в третичном периоде — *P. aceroides*, в миоцене платан после ледникового периода был ограничен двумя ареалами — восточным Средиземноморьем и Сев. Америкой. К платановым причисляют также характерный род *Credneria*, очень типичный для верхне-меловой эпохи (рис. 277). *P. velenovskyana* известен из ценомана Эмбы. Иногда к платановым причисляют из американских меловых отложений род *Protophyllum*, характеризующийся неопределенностью формы листовой пластинки.

Сем. *Rosaceae*. Розовые. Известно довольно много остатков, принадлежащих большей частью к ныне живущим родам, но ископаемые представители мало дают для филогении семейства. Лишь *Crataegus* достоверно известен с мелового периода; другие роды, как *Rosa*, *Amelanchier*, *Cotoneaster*, *Prunus* находятся лишь в третичных слоях. У нас в сармате Крынки известен *Crataegus*.

Известны в ископаемом состоянии и некоторые виды, живущие как реликты прошлого до сих пор: *Prunus laurocerasus* из плиоцена Франции, *P. amygdalus* из миоцена Чехии.

Для Европы характерно появление в ледниковый период дриады — *Dryas octopetala* (рис. 269), ныне арктического и высокогорного растения; остатки этого растения находятся и у нас в дриасовых слоях, например у Финского залива.

Сем. *Leguminosae*. Бобовые. Благодаря характерному плоду — бобу — и сложным листьям, удивительно сохраняющим свой характер у различных членов этого семейства, представители его несомненно известны уже с мелового периода. В то же время значительное однообразие их плодов и листьев, при полной уверенности в отношении остатков к семейству бобовых, затрудняет распределение их по родам. В наших широтах повидимому в ископаемом состоянии находятся главным образом те роды, которые теперь распространены в гюларктической области, включая Средиземноморье и Восточную Азию, в то время как роды, главным образом свойственные тропикам, пока не узнали, и потому мы можем считать их в значительной части продуктом нового развития. Из цезальпиновых наилучше обоснован род *Cercis*, остатки которого встречаются с нижнего олигоцена и миоцена Франции, в сармате Крынки и в миоцене Японии. Теперь род этот в числе немногих видов уцелел в Сев. Америке, Средиземноморьи и в восточной Азии. Из подсемейства мотыльковых лишь немногие могут считаться определенными с достоверностью, таковы *Dalbergia* из мела Гренландии и третичных отложений всего Старого Света; далее *Cytisus*, *Caragana*, *Robinia* из третичных слоев той же области.

Сем. *Geraniaceae*. Гераниевые. От травянистых представителей семейства мы имеем хорошо сохранившиеся плоды *Geraniaceae* в балтийском янтаре.

Сем. *Rutaceae*. Рутовые. Остатки *Xanthoxylon* описаны из третичных отложений Старого и Нового света. В плиоцене Франции находится *Dictamnus*, а типичные плоды *Ptelea* узнаны для третичных слоев Европы, Гренландии и Сев. Америки.

Сем. *Simarubaceae*. Симиарубовые. Заслуживает упоминания находка остатков крайне характерных плодов-летучек *Ailanthus* в третичных отложениях Сев. Америки и Европы. У нас *A. Confucii* найден в сармате Крынки. Ныне область распространения айланты — Восточная Азия (Китай). Возможность легкой акклиматизации этого дерева в Европе подтверждает, что лишь суровые условия ледникового периода вытеснили его из обширного района его прежнего обитания.

Сем. *Malpighiaceae*. Мальпигиевые. На несомненное некогда нахождение в Европе представителей этого тропического семейства указывает присутствие в силезском миоцене своеобразных летучек *Banisteria*, напоминающих летучки гигантских кленов (*Acer*).

Сем. *Euphorbiaceae*. Молочайные. Кроме остатков (семян) *Euphorbia* типа молочаев, встречающихся у нас и теперь (те же виды), определенных из плиоценовых и плейстоценовых отложений, остатки различных родов этого семейства, определяемые по остаткам других частей растения, мало достоверны. Зато прекрасно узнаются цветки рода *Antidesma*, сохранившиеся только в балтийском янтаре.

Сем. *Buxaceae*. Самшитовые. Остатки самшита, *Buxus*, ныне встречающегося у нас только на Кавказе, а затем в южной Европе, Гималаях и Восточной Азии, известны из плиоцена Франции и подольского сармата, равно как из четвертичных отложений южной Европы.

Сем. *Coriariaceae*. Кориариевые. Остатки *Coriaria* по отпечаткам листьев и целых плодов, еще сохранившихся на разветвлениях соцветия, известны начиная от олигоцена Франции и выше. Теперь род живет в Восточной Азии.

Сем. *Anacardiaceae*. Анакардиевые. С олигоцена в Европе известны представители родов *Pistacia* и *Rhus*. Как несомненные образцы *Rhus* восточноазиатского и североамериканского типа, родственного и почти идентичного *R. toxicodendron*, в сармате Крынки и Силезии находится *R. quercifolia*.

На Украине, в Святых горах, находится несомненный остров древнего обитания *R. cotinus*, теперь находимого еще в Крыму, на Кавказе и юге Европы, а также в Западной Азии.

Сем. *Aquifoliaceae*. Падубовые. На обширное прошлое распространение семейства, теперь в Европе ограниченного видом *Ilex aquifolium*, но имеющего много представителей во флоре Восточной Азии и Южной Америки, указывает несомненные находки цветков падубовых в балтийском янтаре. Отпечатки листьев известны из североамериканского мела (также из третичных отложений Чили и Колумбии). В третичных отложениях Европы находим предков нынешних *Ilex aquifolium*, *I. canariensis* и *I. balearica*. Прежнее и современное распространение родов *Ilex* и *Buxus* имеют много общего. Тот и другой остались как реликты в более умеренных частях Европы. Два вида *Ilex*, сохраняющих вечнозеленость, но зимою покрываемых под снегом, остались на северном Сахалине до нашего времени.

Сем. *Celastraceae*. Бересклетовые. Начиная с мела, описаны многочисленные остатки листьев, под именем *Celastrorphyllum*, конечно лишь отчасти отвечающие этому роду или даже семейству вообще. Более достоверны характерные плоды *Euonymus* из третичных отложений Гренландии и Европы, тогда как в четвертичных отложениях Европы находятся и ныне живущие виды.

Сем. *Staphyleaceae*. Клекачковые. Остатки рода *Staphylea* находятся в третичных отложениях Сев. Америки и Европы; у нас на Крынке в сарматских слоях — остатки плодов.

Сем. *Aceraceae*. Кленовые. Характерная форма листьев и еще более характерный облик часто находимых в ископаемом состоянии плодов-летучек представителей этого рода, а равно прекрасная монография Пакса, который подверг критическому рассмотрению ископаемые виды кленов в своей монографии этого рода и распределил ископаемые виды по секциям, принятым и для ныне живущих, делают этот род наилучше изученным из всех родов, известных в ископаемом состоянии. Пакс разделил ископаемые виды на 8 секций, соответствующих секциям ныне живущих, установив гораздо более обширное распространение для всех их в третичном периоде. Из мела Сев. Америки известны лишь сомнитель-

ные следы кленов; вероятнее присутствие кленов в арктическом мелу (Гренландия). *Acer trilobatum* (рис. 278) является типичнейшей формой европейского миоцена, встречаясь после палеогена Арктики, в Европе до плиоцена и даже плейстоцена (Италия).

Ряд видов известен из донского сармата: *A. subcampestre*, *A. sanctae crucis*.

Сем. *Hippocastanaceae*. Конскокаштановые. Представитель этого семейства, конский каштан, легко акклиматизируется у нас, особенно

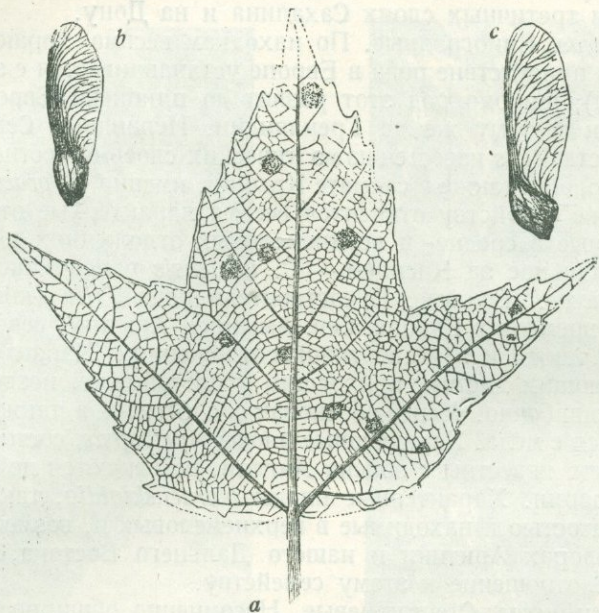


Рис. 278. *Acer trilobatum* A. Br. a — лист; b, c — летучки плода. Миоцен, Швейцария. По Гееру.

в западной Украине, и до ледникового периода, довольствуясь лишь мягким климатом, хотя бы и с морозами; достигал еще Франкфурта-на-Майне.

Сем. *Sapindaceae*. Сапиндовые. Описано множество отпечатков листьев и плодов этого обширного семейства, распространенного в тропической Азии и Америке, однако многие из них не могут считаться достоверными. Считают, что древнейшие находки происходят начиная с потомакских слоев Америки и среднего мела Чехии. Зато несомненны находки в третичных слоях Европы *Sapindus*, например в сарматских слоях Крынки: *S. Hazslinszkyi*, близкого к *S. mukordshi* Японии. *Cupania* из английского эоцена (плоды), *Koelreuteria* из гренландских третичных слоев и миоцена Швейцарии, а также *Dodonaea*, в виде характерной крылатой коробочки, из третичных отложений Старого и Нового света, являются вполне достоверными указаниями на достаточно обширное распространение этого семейства в прошлом.

Сем. *Rhamnaceae*. Крушиновые. Имеющее и теперь в Европе ряд представителей, часто олиготипных, семейство пользовалось обширным рас-

пространением с верхнего мела, хотя не все находки, описанные как *Rhamnus*, могут считаться несомненными.

Зато с безошибочностью узнаются такие своеобразные плоды, как *Paliurus* — держи-дерево — даже в тех случаях, когда листовые отпечатки могут быть сомнительны. Начало рода возможно относится еще к потомакским слоям Америки; у нас в сармате севера Таврии известен *P. zaporogensis*.

Род *Zizyphus*, как и *Berchemia*, известен с эоцена Франции до третичных слоев Европы и Америки. *Zizyphus* найден у нас в ценомане южного Урала и третичных слоях Сахалина и на Дону.

Сем. *Vitaceae*. Виноградные. По находкам весьма характерных листьев и семян присутствие рода в Европе устанавливается с эоцена (Южная Франция); широко род этот развит до плиоцена Европы, будучи распространен к тому же до Гренландии, Исландии, Сев. Америки. Отпечаток листа *Vitis* известен из мезотических слоев окрестностей Аккермана в Бессарабии, также в сармате Крынки, именно *V. praevinifera* Sap.

К этому же семейству относятся весьма характерные отпечатки *Cissites*, находимые в средне- и верхнемеловых отложениях в Сев. Америке, Европе и у нас за Каспием — *C. uralensis* в ценоманских глинах.

Сем. *Tiliaceae*. Липовые. Представители рода *Tilia* (липа) известны с третичного времени в Европе, Сев. Америке, Арктике, северной и средней Азии, а также и в четвертичных отложениях. Характерная форма плодов с кроющим листом, приросшим к цветоножке, позволяет узнать этот род безошибочно. Менее обоснован род *Grewia*, а также *Grewiopsis*, встречающийся с мела. Характерные плоды *Apeibopsis*, состоящие из продольных долек, известны с эоцена Англии, встречаются до миоцена Чехии и Швейцарии. Характерные плоды *Nordenskioldia*, также отличающиеся дольчатостью и находямые в верхнемеловых и, возможно, нижнетретичных флорах Арктики и нашего Дальнего Востока, имеют лишь сомнительное отношение к этому семейству.

Сем. *Sterculiaceae*. Стеркулиевые. Несомненно обширное распространение этого, теперь по преимуществу тропического семейства в Европе и Сев. Америке, где уже в меловых отложениях установлено присутствие рода *Sterculia*, который затем констатирован также в третичных отложениях Европы.

Род *Pterospermites* обильно распространен в азиатском и американском меле, например в цагайских отложениях по Амуру (*P. Tschernyschewii*) и в Сев. Америке.

Крупные листья третичного *Dombeyopsis* сравниваются с *Dombeya*; из третичных отложений описывались также листья *Buettneria*, например из силезского миоцена.

Сем. *Theaceae*. Камелиевые (чайные). Присутствие этого семейства в третичном периоде в Европе установлено с несомненностью по находкам цветков в янтаре.

Сем. *Dipterocarpaceae*. Диптерокарповые. Остатки характерных плодов этого семейства, вместе с листьями, найдены в третичных отложениях только на Суматре и Борнео. Характерно, что вне предела Малайской области, и теперь являющейся преимущественной областью распространения этого семейства, его представители не были найдены.

Сем. *Rhizophoraceae*. Ридзофоровые. Деревья формации мангрове тропической зоны, преимущественно Старого света и Австралии. Их

представители приводились из олигоцена Австрии и верхнетретичных отложений Италии. С несомненностью найдены они в штате Джорджии в Сев. Америке. Весьма вероятно их присутствие в эоцене Киева и на Волыни, хотя непосредственных указаний на это и не имеется. Бэрри подозревает в отпечатке *Quercus chlorophylla* представителя ридзофор, а присутствие в аналогичных флорах, в том числе и Украины, папоротника *Chrysodium* и плодов пальмы *Nipa* говорит за развитие в отдаленном прошлом на Украине формации мангрове.



Рис. 279. *Trapa borealis*. Неег. Отпечатки орехов. Верхне-дуйская (олигоцен?) свита Сахалина. По Криштофовичу.

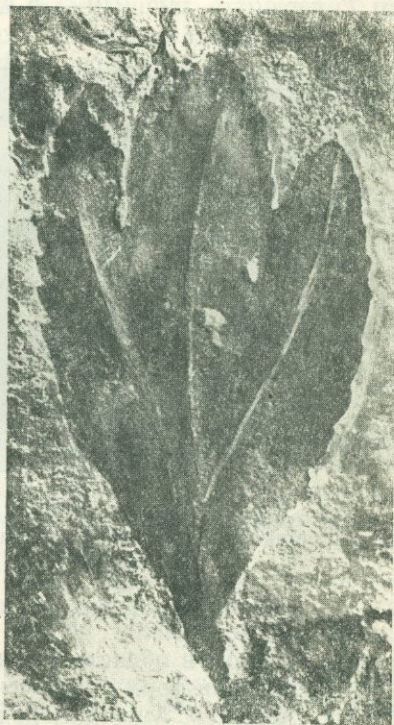


Рис. 280. *Aralia lucifera* K r y s h t. Отпечаток листа. Нижнемеловая (никанская) свита. Сучанский басс. По Криштофовичу. Увел.

Сем. *Combretaceae*. Комбретовые. Интересно указать, что представители этого семейства, преимущественно охватывающего растения мангровых болот тропиков, были указаны для третичной флоры Европы, как роды *Terminalia* и *Combretum*, хотя остатки, так определяемые, допускают и иные толкования. Некоторые остатки плодов, как *Conocarpus* из нижнерейнского миоцена, не оставляют сомнений в присутствии этой группы в Европе.

Сем. *Myrtaceae*. Миртовые. Распространение этого семейства, ныне являющегося членом тропических, субтропических и средиземноморской флоры, с полной вероятностью установлено для Европы и даже Арктики. Так характерные виды эвкалипта — *Eucalyptus* — установлены в меловых отложениях Зап. Европы, Гренландии и у нас близ Ачинска,

причем достоверность последних остатков подтверждается одновременным нахождением плодов и листьев. Ряд остатков плодов также описывался как плоды миртовых, например *Leptospermites* из олигоценовых песчаников Волыни.

Сем. *Hydrocaryaceae*. Остатки этого характерного водяного плавающего растения *Trapa*, сохранившегося, как это ни странно, теперь лишь в Европе, Азии и Африке, исчезнув вовсе в Америке, впервые появляются в меловых слоях Сев. Америки и широко развиты в третичных отложениях всех стран. Первоначально преобладали трапы с двумя шипами (тип *T. borealis* — рис. 279 — в Аляске, на Байкале, Сахалине, в Алтае)

с удлиненной шейкой; на смену им пришли растения, имеющие орехи с четырьмя шипами, зато часто укороченными, как *T. Yokoyamai* и *T. Heerii*, из которых в свою очередь выработались современные формы, включая также *T. natans*, в изобилии находимую в четвертичных отложениях Швеции, Англии, Германии и СССР.



Рис. 281. *Aralia Polevovi* Kr y s h t. Отпечаток листа. Гиляцкая (ценоман-турон) свита Сахалина. По Криштофовичу.

Сем. *Araliaceae*. Аралиевые. Заслуживает внимания распространение этого семейства, которое в ряду зонтичноцветных несомненно сохранило многие древние черты и в настоящее время распространено главным образом в области развития реликтовых флор на юго-востоке Азии. Древнейшие формы под именем *Araliaephyllum* описаны уже из поттомаскских слоев Сев. Америки; под именем *Aralia* описано много остатков, частью возможно и не принадлежащих этому семейству. Вероятно его представители описаны также в рамках других родов и семейств. Но многие виды рода *Aralia*, найденные в третичных отложениях Старого и Нового света, несомненно относятся к этому семейству. Как *Aralia lucifera* описано древнейшее двусеменодольное растение Азии, из аптского яруса Уссурийского края (рис. 280); под названием *Aralia Polevovi* описаны отпечатки листьев из ценомана Сахалина (рис. 281). Отпечатки листьев типа *Hedera* (плющ) встречаются, начиная с мела, но лишь с эоцена эти остатки не возбуждают сомнения. Возможно, к этому же семейству относятся отпечатки из верхнего мела и эоцена (палеоцена), одними определяемые как *Dewalquea*, другими относимые к *Ranunculaceae*.

Сем. *Umbelliferae*. Зонтичные. Достоверно определяются остатки зонтичных (плоды *Chaerophyllum*) лишь с олигоцена, из янтаря; более древние находки, из мела Гренландии и третичных отложений Арктики, подвергаются еще сомнению. Отсутствие в семействе древесных растений делает его вообще мало приспособленным

к сохранению в ископаемом состоянии, поэтому трудно решить, насколько древним является это весьма гомогенное семейство. Остатки его в виде плодов (семян) очень часты в четвертичных и плиоценовых отложениях Европы.

2-й подкласс. *Sympetalae*. Сростнолепестные

Сем. *Ericaceae*. Вересковые. Листья обычно кожистые, ланцетноовальной формы. Относимые к родам этого семейства формы часто могут принадлежать и другим растениям; наиболее достоверно нахождение современных родов *Vaccinium*, *Andromeda* в четвертичных отложениях; *Cassiope*, *Andromeda* и др. в виде хорошо сохранившихся плодов обнаружены уже в олигоцене янтаре. *Rhododendron ponticum* найден в четвертичных отложениях Зап. Европы. Ныне семейство широко распространено в тропической, капской и средиземноморской областях. В тропиках оно дает много растений высокогорной области, откуда понятно, что в среде этого именно семейства существует ряд вечнозеленых форм, как клюква, брусника и др.; одни из них приспособились к арктическому и альпийскому климатам, тогда как другие посредством процесса ксерофитизации образовали группы видов, широко заселивших страны с малым количеством осадков.

Сем. *Ebenaceae*. Эбеновые. Остатки характерны, помимо довольно типичных отпечатков листьев, своей четырехчленной чашечкой, остающейся при плоде. Род *Diospyrus* известен уже из меловых отложений Ливии, Сев. Америки, Гренландии, позже широко был распространен по всему северному полушарию, именно *D. brachysepala*. Для французского плиоцена указывается лотос, близкий к *D. lotus*.

Сем. *Oleaceae*. Ясеньевые. Род *Fraxinus* выступает уже в верхнем мелу Гренландии, будучи в третичном периоде широко распространенным по всему северному полушарию (Сев. Америка, Европа, Гренландия, Сибирь) в формах, близких к секциям *Ornus* и *Fraxinaster*. Европейский ясень, *F. ornus*, впервые встречается в европейском плиоцене. Остатки рода хорошо узнаются по плодам.

Сем. *Aprocynaceae*. Наиболее характерен и достоверен род *Nerium*, остатки которого обнаружены с верхнего мела Вестфалии, появляясь потом в эоцене Франции и Англии, а затем продолжая существовать в третичном периоде в Европе, причем с плиоцена уже наблюдается современный *N. oleander*.

Сем. *Convolvulaceae*. Вьюнковые. Наиболее достоверен, как принадлежащий этому семейству, род *Porana*. Встречающийся ныне лишь в южной Азии и Африке род *Porana*, отличающийся присутствием разрастающейся чашечки, найден в третичных слоях Сев. Америки и олигоцене и миоцене Европы, а у нас — в третичных слоях побережья Японского моря (р. Амагу).

Сем. *Labiatae*. Губоцветные. Достоверных остатков этого ныне столь распространенного, но по большей части имеющего травянистых представителей семейства из третичных отложений неизвестно; остатки родов *Lycopus* и *Stachys* найдены в четвертичных отложениях.

Сем. *Scrophulariaceae*. Норичниковые. Достоверных остатков травянистых представителей из третичных слоев мы почти не знаем, но из чешского миоцена, французского, а также нашего закавказского плиоцена известен род *Paulownia* с широкими характерными листьями, ныне обитающий в Японии.

Сем. *Plantaginaceae*. Подорожниковые. Сомнительные, но во всяком случае весьма своеобразные остатки, как *Plantaginopsis*, описаны из потомакских слоев нижнего мела Сев. Америки.

Сем. *Rubiaceae*. Подмаренниковые. Это семейство, имеющее многочисленных древовидных представителей в тропиках Старого и Нового света, а у нас исключительно немногие травы, известно в ископаемом состоянии

в виде несомненных цветков и соплодий немногих родов; большинство относимых к нему отпечатков мало надежно.

Сем. *Caprifoliaceae*. Жимолостные. Уже с мела Арктики, Северной Америки и Сахалина мы имеем многочисленных представителей рода *Viburnum*, которые в большом количестве продолжают попадаться и в американских третичных отложениях, встречаясь в гораздо меньшем числе видов в Европе, в бельгийском и французском эоцене, в миоцене средней Европы, равно в плиоцене Франции. В постплиоцене найдена ныне живущая *V. tinus*. Род наиболее распространен в настоящее время в Сев. Америке, частью в восточной Азии.

Сем. *Compositae*. Сложноцветные. Ныне необычайно широко распространенное семейство, почти исключительно представленное травами (многолетниками) и полукустарниками, хотя в тропических областях и имеет несколько древесных представителей, поздно замечается среди ископаемой флоры. Остатки листы, которая под именем *Parthenites priscus* могла бы относиться к сложноцветным из *Liguliflorae*, найдена не ранее олигоцена, во Франции. Характерные плодики с хохолками, правда, встречаются в тонкозернистых осадках довольно часто, но преимущественно с миоцена (например Энинген).

ИСКОПАЕМЫЕ ФЛОРЫ. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗЕМНОГО ШАРА

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

История развития растительного мира земного шара требует освещения этой проблемы с трех точек зрения: морфологической, систематической и географической. История развития в растениях морфологических признаков, как например стелы, листа, спорангия, цветка, плода, наиболее связана с филогенией растений и развертывает перед нами развитие растительных форм от наиболее примитивных к формам конечным — обычно наиболее совершенным биологически или же приспособленным к специальным условиям.

Последовательное развитие морфологических структур в определенных формах и различных комбинациях как внутри каждой систематической единицы, так и во взаимоотношениях последних между собой, их проявление в генетически связанных между собой фазах составляет предмет систематической палеоботаники.

Наконец географическое распределение членов растительного царства в течение отдельных периодов, их распространение и миграция составляют предметы палеоботанической географии. Отличие всех этих отдельных ветвей от наук, рассматривающих современный животный или растительный мир, состоит в том, что в то время как последние имеют дело с одним моментом развития — настоящим, отделы палеоботаники освещают те же вопросы во все периоды далекого прошлого, от начала жизни на земном шаре. Таким же точно образом, как познание растений может быть сужено для настоящего, оно может быть приурочено в стационарном состоянии к каждому периоду прошлого или его отдельным фазам, характеризуя их морфологическими, систематическими и ботанико-географическими данными. Отрасль палеоботаники, специально разработанная в этом направлении, возможно более точная ботаническая характеристика каждой системы, яруса или горизонта может быть названа стратиграфической палеоботаникой.

Это последнее направление наиболее тесно связано с геологией, в том числе и с прикладной, особенно с изучением и разведкой угленосных бассейнов.

Здесь мы ограничимся изложением лишь некоторых отделов этой обширной темы, именно применительно к задачам геологии, давая в последовательном порядке обзор систематического состава флоры каждого геологического периода или их отдельных эпох. При этом будут затронуты как генетические отношения этих флор, так и вопросы развития древних ботанико-географических областей, поскольку это отразилось на различном составе флор одного и того же периода в различных областях земного шара.

Как мы увидим далее, местные особенности ископаемой флоры проявляются тем резче, чем эта флора моложе и детальнее изучена. Например присутствие ассоциации *Calamites*, *Sigillaria* и *Stigmaria* в любой точке земного шара указывает на каменноугольный возраст этих слоев. Наоборот, сообщество *Ginkgo*, *Fagus*, *Castanea*, *Liquidambar* и *Trapa* в Европе определенно указывает на миоцен, а в Сибири или Арктике—на олигоцен или даже эоцен.

В то же время мы тщетно стали бы искать в северной Азии ископаемых остатков сообщества *Sabal*, *Quercus periiifolia* и *Cinnamomum*, типичного для европейского олигоцена.

Общепринятое в геологии подразделение прошлого на эры и периоды, в основе построенное на изменениях животного мира, не соответствует фазам развития растительного мира в том отношении, что последовательные изменения флор наблюдаются не на границах отдельных периодов, одновременно с изменениями животного мира, а всегда более или менее предваряют последние и проходят в течение самых периодов (Готан, 1921).

Этот факт преимущественно основывается на том, что изменения организации и состава растительного мира обычно следуют за фазами тех или других геологических процессов первостепенной важности (орогенезис, оледенение, ксеротермизация), которые как сами по себе вызывают изменение растительных форм, так и освобождают площади для мигрантов, приспособленных ко вновь наступившим здесь условиям.

В свою очередь животный мир реагирует на изменение как состава, так и геологического распределения мира растительного. Морская же фауна, не будучи связана непосредственно с миром суши, конечно гораздо медленнее реагирует на все подобные явления. Нижеприводимая таблица выражает эти соотношения развития растительного и животного миров в течение геологического прошлого. Из нее мы видим, как развитие кайнофитной и мезофитной эр предваряют наступление эры мезозойской и кайнозойской. Наоборот, до выхода растений на сушу с девона или вероятно, точнее, с верхнего силура развитие морской флоры, водорослей и грибов шло медленным темпом, соотношение фаз которого с развитием животного мира пока неуловимо хотя несомненно, что вообще первая фаза растительной жизни наступила ранее, чем животной. Выход растений на сушу с девона конечно послужил толчком к развитию животной жизни и на суше.

Образование полупустынь и степей было причиной появления многочисленных быстроногих травоядных. Вообще громадную роль в развитии последних сыграло появление покрытосеменных, являющихся преимущественно пищей травоядных, вообще избегающих хвойных, папоротников и т. п. (Голенкин, 1925).

В. Циммерман (1930) в своем труде о филогении растений делит все геологическое прошлое с точки зрения развития растительного мира на шесть эр:

- | | |
|--|------------------|
| A) Эра нитчатых водорослей с протерозоя | } фикомикофитная |
| B) .. слоевых водорослей до начала верхнего силура | |
| C) Эра псилофитов с верхнего силура до среднего девона | псилофитная |

- D) Эра папоротникообразных — до красного
 лежня антракофитная
 E) Эра голосеменных с цехштейна до нижнего
 мела мезофитная
 F) Эра покрытосеменных с конца нижнего
 мела кайнофитная

Однако если такая самостоятельная геологическая хронология в применении к развитию растительного мира была бы и правильной, для целей стратиграфических нам гораздо более практически интересной является увязка с общегеологической скалой, по которой мы в дальнейшем и будем вести описание ископаемых флор. Для наглядности мы приводим таблицы геологической хронологии в том виде, в каком они применяются в дальнейшем изложении как в сокращенном виде (см. табл. 1), так и более детально разработанную (табл. 2).

Таблица 1

Основная геологическая шкала и главнейшие эры развития растений

Эры общепринятой шкалы	Периоды	Флоры	Эры развития растений
Кайнозойская	Четвертичный	Неокайнофитовая	Кайнофитная
	Третичный		
Мезозойская	Меловой	Палеокайнофитовая	Мезофитная
	Юрский	Неомезофитовая	
	Триасовый	Палеомезофитовая	
	* Пермский		
Палеозойская	Каменноугольный	Антракофитовая	Палеофитная
	Девонский	Псилофитовая	
	Силурийский		
Протерозойская	Кембрийский		Талассофитная
		Фикомикофитовая	
Археозойская			

Таблица 2

Основные подразделения времени образования осадочных отложений земной коры

Эры	Периоды	Эпохи	Развитие растительности	
Кайнозойская	Четвертичный	Современная	Географическое распределение современной флоры	
		Плейстоцена		
	Третичный	Плиоцена	Постепенное систематическое развитие современной флоры	
		Миоцена		
		Олигоцен		
		Эоцена		
		Палеоцена		
		Датская		
	Мезозойская	Меловой	Сенонская	Появление первых покрытосеменных в начале периода и их распространение до конца
			Туронская	
Ценоманская				
Альбская и аптская				
Вельда (баррем-неоком)				
Юрский			Мальма	
		Доггера		
	Лайаса			
Триасовый	Рэтская	Широкое установление к концу периода распространение „юрской флоры“. Исчезновение: птеридосперм		
	Кейпера			
	Раковистого известняка			
	Пестрого песчаника			

Продолжение

Эры	Периоды	Эпохи	Развитие растительности
Палеозойская	Пермский	Цехштейна	Распространение глоссоптериевой флоры и первое появление типов мезозойской флоры. Появление хвойных
		Красного лежня	
	Каменноугольный	Стефанская	Развитие однообразной флоры споровых и птеридосперм, крушение ее и развитие глоссоптериевой флоры в Гондване
		Вестфальская	
		Намюрская	
	Девонский	Кульмская	Вымирание псилофитовой флоры и развитие археоптериевой флоры. Развитие псилофитовой флоры
		В.-девонская	
	Силурийский	Н.-девонская	Первые псилофиты в конце периода
		Кембрийский	
	Протерозойская	Кьюино	
Водоросли (<i>Camasia</i>) Кьюино			
Анимики		Бактерии и водоросли в шт. Мичиган, верхнегуронского возраста	
Гуронская			
Сэдбери			
Эозойская	Киветин		<i>Micrococcus</i> в шт. Монтана
	Грэнвиль		
Азойская			Отсутствие и сомнительные признаки остатков организмов (<i>Archaeothrix</i>); известняки, может быть бактериального происхождения

В настоящее время, когда теория А. Вегенера скольжения материковых масс заняла в геологии прочное место среди важнейших доктрин, нельзя, описывая развитие и особенно распространение флор, остаться нейтральным в этом вопросе. Эти вопросы здесь определенно трактуются на почве теории Вегенера, и во всяком случае категорически придерживаясь теории движения полюсов, брошенной в область палеоботаники еще А. Натгорстом (1888). Создается нелегкое положение, так как такие крупные ученые, как В. Готан, Э. Берри, Т. Галле, отрицают эту возможность, но ряд других авторов-ботаников как раз приходит к противоположным выводам, как например Ирмшер (1922) и Циммерман (1930). В настоящее время и Сьюорд занял по отношению к этим теориям гораздо более примирительную позицию. Что касается смещения полюсов и географических широт, то с этой теорией приходится серьезно считаться со времени появления книги Зимрота *Pendulationstheorie* (1907), почему-то теперь забытой.

Мысль о подвижности материков и перемещении точек полюсов, в некоторой степени неизбежных даже при процессах складкообразования, при повторении которого получаются уже заметные цифры тангентального смещения, в общем несомненно является более приемлемой, чем принятие материков как нерушимых фундаментов, к которым приходилось пристраивать тысячеверстные эфемерные мосты для миграции лошадей, слонов, растений и т. д.

Довольно трудно установить число известных нам ископаемых видов. Вообще было описано всего до 5000 родов и 40 000 видов ископаемых растений, но мы знаем, что некоторые различные имена могут принадлежать одному и тому же растению.

В Сев. Америке, по подсчету Нолтона (1927), известно лишь из мезозоя и кайнозоя 4600 видов, принадлежащих к 843 родам. В то же время в СССР из всех систем было приведено всего около 1000 видов.

Уиланд считает, что количество видов возросло приблизительно таким образом: в девоне существовало 12 000 видов, в каменноугольном периоде—27 000, в пермо-триасе — 43 000, в юре — 60 000 и в третичном периоде—100 000. Число видов в современной флоре можно определить приблизительно в 300 000, из них около 150 000 цветковых покрытосеменных.

НАЧАЛО ЖИЗНИ И ДОКЕМБРИЙСКАЯ ФЛОРА

Раньше вопроса о составе и развитии растительности отдельных эр естественно возникает вопрос о первичном происхождении на земле жизни, прежде всего растительной.

Примитивные представления периода наивного естествознания о первичном зарождении блох, червей и мышей, несмотря на свою грубость, на первый взгляд гораздо лучше согласовались с постулатами органического развития на почве минеральных соединений и неорганизованного вещества, чем строго установленный Л. Пастером (1822—1895) принцип невозможности на земле самопроизвольного самозарождения (*generatio spontanea sive aequivoca*). Клеточное строение ныне живущих и известных нам ископаемых растений (и животных) заставляет нас считать клетку необходимым атрибутом растения и таким образом мыслить, при допущении первичного зарождения, возникновение из неорганизованной материи клетки, что, при существующих теперь на земле усло-

виях, можно считать неосуществимым. Чтобы как-нибудь перешагнуть пропасть, отделяющую растительный мир от минерального, выдвигалась возможность существования органического, но не организованного белка, наподобие геккелевского батибия, существование которого теперь-де немислимо в виду немедленно разрушивших бы его бактерий. В последнее время выдвигалось существование некоторых инфраклеточных существ, ультрабактерий, фильтрующихся вирусов, бактериофагов, пока остающееся недоказанным. Возникновение белка или, вернее, его прототипов мыслилось Фехнером и Пфлюгером в виде образования цианистых соединений еще во время огнежидкого состояния земного шара.

Как на пример еще более несдержанной фантазии можно указать на теорию о существовании особых *Purozoa*—«детей огня», у которых ядром их органической основы служит не углерод, а силиций и которые зародились еще в огне первичной магмы. Этот роковой круг заставил гениального физика Сванте Аррениуса построить в 1908 г. свою теорию панспермии. По этому учению мелкие зачатки, так и или иначе выйдя из сферы притяжения какой-либо планеты в междузвездном пространстве, путешествуют затем в нем под давлением световых лучей и, дойдя до пределов земной атмосферы, совершают в ней дальнейший путь, пристав к какому-либо метеориту. Однако если даже устранить губительное влияние ультрафиолетовых лучей, которому, по Милликэну, споры подвергаются в междузвездном пространстве и опасность сгорания вместе с метеоритом при прохождении земной атмосферы, то все же перенесение зачатков откуда-то на земной шар не решает вопроса в корне, и собственно происхождение первых организмов этим несколько не объясняется. В последнее время Липман даже сделал сообщение о находке в метеоритах бактерий, однако оно требует еще самой тщательной проверки.

Оставаясь последовательными материалистами, мы должны допустить рано или поздно, на нашей Земле или вне ее, возникновение белка, живой протоплазмы и наконец растительных организмов, как наиболее отвечающих принципу автотрофии. Мы не можем удовлетвориться признанием жизни постоянной, не имеющей начала, так как это резко противоречит самому принципу диалектического развития. Правда, мы не в состоянии ответить теперь на вопрос, как и в каком виде образовались первые зачатки жизни. Несомненно клеточная форма жизненных образований явилась одним из последующих приобретений, может быть многократных повторений появления живых существ. Биологи держатся того мнения, что в образовании первых организмов прежде всего имели значение металлы как катализаторы, затем диастазы; с другой стороны, существенным фактором являлось вероятно и образование коллоидов. Допускают, что соли железа, в присутствии углекислоты и воды, при действии солнечной энергии, произвели первый синтез формальдегида. Затем в процесс вступили азот, новые катализаторы, диастазы, и мало-по-малу из организованной материи возникли первые организмы. Произошло ли это образование жизни в океане или вне его, также нет единодушных мнений. Американский палеонтолог Г. Ф. Осборн скорее допускает, что это явление произошло во влажных местах на суше или в континентальных водах, где азот был доступнее, чем в морской воде. Эта картина возникновения жизни однако никоим образом не должна приниматься как конкретно нами установленная; она есть лишь аналогия

одной из многих возможностей, с трудом нами представляемых при нынешних условиях земного шара и современном уровне наших знаний. Интересные соображения о возможных условиях начала жизни мы находим в работе В. И. Вернадского. Согласно принципам Л. Пастера и П. Кюри, жизнь могла создаться только в условиях своеобразной диссимметрии, отличной от обычной среды биосферы. Как известно, диссимметрический характер организмов выражается в правом вращении плоскости поляризации света основными кристаллическими соединениями, что не свойственно неорганическим соединениям. Р. Швиннер и В. И. Вернадский связывают возможный момент возникновения биосферы на земле с моментом гипотетического отрыва массы луны от земли (предположительно в лаврентьевскую эру), создавшего величайшее потрясение в жизни нашей планеты, которое могло явиться и причиной возникновения условий, в результате процессов в которых и произошла жизнь.

Вопрос о наиболее примитивных организмах из ныне существующих и известных нам в ископаемом виде, т. е. вероятных первичных формах жизни из нам известных, решается гораздо легче. Нет сомнения, что к таковым должны быть отнесены дробянки (*Schizophyta*), т. е. сине-зеленые водоросли (*Schizophyceae* или *Cyanophyceae*) и бактерии (*Schizomycetes*), протоплазма которых еще не дифференцирована на ядро и цитоплазму и—у бактерий—еще не имеет хроматофор. К первичным признакам сине-зеленых иногда относят еще то обстоятельство, что они, преимущественно например перед диатомовыми, распространены в тропических морях, где, как представляется, условия более соответствуют обстановке жизни первичных эр земного шара. Из дробянок одного *Schizophyceae* устроены более сложно, имея хроматофоры. Организация бактерий проще (хотя им некоторыми авторами и приписывается наличие ядра, снабженного лишь тонкой цитоплазматической оболочкой), но зато большинство их являются паразитами или сапрофитами, требуя таким образом предварительного существования или других живых существ или хотя бы органических соединений. Однако существование группы автотрофных бактерий, или бактерий минерального питания, не нуждающихся в органическом углероде, решает дело и позволяет смотреть на них как на наиболее примитивную группу растений, которая могла бы дать и начало развитию более сложно устроенных организмов. Однако даже возможность существования автотрофных бактерий в чисто-минеральной обстановке не остается бесспорной, так как некоторые авторы указывали, что все углекислые соединения, которые могут потребляться бактериями, в свою очередь для своего возникновения требуют участия других бактерий, и таким образом они выдвигают бактерии лишь в качестве боковой ветви от вполне автотрофных, но цитологически более сложных сине-зеленых водорослей. Таким образом и здесь вопрос не является вполне разрешенным. Те первые бактерии, которые мы находим в докембрийских толщах, железобактерии и образователи известняков, являются уже аналогами современных форм, и таким образом для истории бактерий палеонтология сама по себе не дает других данных, кроме свидетельства в пользу древности их существования. Таким образом мы узнаем, что в ископаемом состоянии на земле нет никаких организмов, более примитивных, чем некоторые современные, хотя в течение несомненно десятков, если не сотен миллионов лет земля была обитаема лишь формами, напоминающими наиболее примитивные из современных организмов.

Весь промежуток времени существования земного шара до палеозоя, с уже затвердевшей корой, делится на три эры: азойскую, эозойскую и протерозойскую.

В азойскую эру мы еще не знаем никаких достоверных ископаемых остатков растений, но уже в то время существовали известняки, образование которых объясняется ролью бактерий (см. табл. 2).

Впрочем и в этих древнейших отложениях Голи (Hawley) обнаружил особые трубочки без перегородок, похожие на девонские *Archaeothrix*. Некоторые авторы (Гирмер) согласны признать их за остатки водорослей, скорее всего *Cyanophyceae*.

В отложениях эозойской и протерозойской эры, кроме немногих остатков организмов, в больших количествах встречаются горные породы, в органическом происхождении которых убеждены многие геологи, именно известняки и графиты, а также железные руды. В одном из эозойских известняков, в штате Монтана, проф. Ч. Уолкотт обнаружил одни из древнейших известных на земле несомненных растительных остатков— *Micrococcus*.

Беспорными уже являются остатки бактерий и водорослей, открытые в верхнегуронских отложениях протерозойской эры в штате Мичиган, в толще железных руд. Их присутствие было предсказано раньше, чем сами остатки были там действительно найдены. Их крайне ничтожная величина, требующая больших увеличений под микроскопом, была причиной, что они были найдены не сразу. Среди них встречены сине-зеленые водоросли, в виде тонких, иногда разветвленных нитей, повидимому окруженных слизистым чехлом, какой наблюдается у современных форм (рис. 81 а) в роде *Microcoleus* или *Mactis*. Верхнегуронские бактерии представляют палочковидные формы, вроде *Chlamidothrix*, выделявшие железо на дне тех бассейнов, где они обитали (рис. 81b).

Снова проходит длинный период времени, анимикийский, из которого мы не знаем непосредственных остатков растительных организмов. Они были обнаружены Ч. Уолкоттом выше, в кьюинонской системе штата Монтаны. Здесь растительные остатки представляют особые известняковые образования (около 12 различных типов), которые видимо являются рифовыми отложениями сине-зеленых водорослей. Среди них известны роды *Newlandia* (рис. 82), *Camasia*, *Collenia* и др. Род *Camasia* при увеличении в 350 и 1400 раз показывает четкообразные нити, видимо состоящие из коротких широких клеток. Водоросли этой же группы найдены у нас в Сибири, в бассейне р. Кызыр в Минусинской котловине, а несколько видов *Collenia* — в синийской системе Китая.

Таким образом в течение колоссального промежутка времени, более 50% (55%) всего геологического летоисчисления, растительная жизнь не шагнула далее образования дробянок. Конечно шаг от неорганического вещества до дробянок представляется гораздо более крупным, чем от дробянок до сложноцветных или даже до приматов. Но весьма вероятно, что более высокие формы растений стали образовываться несколько раньше, чем они получили более широкое распространение. В докембрийских отложениях Чехии была найдена древесина *Archaeoxylon* с признаками структуры голосеменных, которую Крейзель считает принадлежащей вероятно к группе *Psilophytales*, которые однако обнаруживают более или менее повсеместное распространение лишь в слоях нижнего девона.

КЕМБРИЙСКАЯ ФЛОРА

Многокилометровые толщи кембрийских морских осадков не представляют благоприятных условий для сохранения ископаемых растений, с другой стороны нам неизвестны какие-либо пресноводные отложения того времени. Кембрийские ископаемые растения не выходят из пределов групп бактерий и водорослей, но количество последних, известных нам, больше, чем в более ранних отложениях (см. табл. 2). По Гюмбелю, из кембрия уже известны простейшие формы кокколитофитов, т. е. жгутиковых кокколитофитов, но факт этот до настоящего времени не проверен. Конечно продолжали свое существование те группы, присутствие которых было установлено уже в более древних отложениях, как например сине-зеленая *Collenia*.

Но наиболее ценной для кембрия находкой являются водоросли среднекембрийских сланцев Бюргесс в Британской Колумбии. Небольшой участок сланцев оказался необычайно богатым остатками животных и водорослей; последние сохранились, как и животные, в виде тонкой блестящей черной, похожей на уголь, пленки, в действительности кремнистой. Исключительно по внешним очертаниям отпечатков Уолкотт описал оттуда 20 видов водорослей, отнеся их к семи родам, среди которых ему казались участвующими как *Cyanophyceae*, так и *Chlorophyceae* и *Rhodophyceae*, в чем конечно трудно быть уверенным. Из них весьма вероятно к сине-зеленым принадлежит *Marpolia* (рис. 82), к красным (багрянкам) — *Dalya racemosa*.

Кроме них там установлены роды: *Morania*, *Yuknessia*, *Waputikia*, *Wabpica*, *Bosworthia*. В последнее время А. Г. Вологдиным из кембрийских археоциатовых известняков Сибири описан целый ряд водорослей, как то: *Epiphyton fasciculatum*, *E. grande*, *Renalcis*, *Osagia*, *Edelsteinia*, *Clathrodictyon* и др., которые являются весьма ценными указателями для стратиграфического распознавания известняков.

Из китайского кембрия были описаны известь-выделяющие водоросли *Ascosoma* и *Mitscherlichia*; наконец под сборным именем *Confervites*, установленным еще Броньяром и часто применяемым к посторонним образованиям, из кембрия же было описано несколько видов. Из разных стран приводились и другие кембрийские сине-зеленые водоросли: *Girvanella incrustans* и *G. antiqua*, *Epiphyton flabellatum*. Как формы нарастающих сине-зеленых известны водоросли *Collenia*, *Weedia*, уже отмеченные в протерозойскую эру. Ранее как древнейшая водоросль из кембрия часто приводилась *Oldhamia*, повидимому чисто неорганическое образование.

СИЛУРИЙСКАЯ ФЛОРА

До самого конца силурийского периода продолжалось еще господство водорослей и бактерий (см. табл. 2). Однако в составе водорослей наблюдается уже большее разнообразие, и часть их становится доступной точному определению. При этом среди них появляются несомненные муточчатые сифонные, бурые водоросли и багрянки. Силурийские водоросли находились преимущественно в Сев. Америке и в балтийском силуре. Из сине-зеленых водорослей известны: *Girvanella*, *Sphaerocodium gothlandicum* и *Glaeocapsomorpha prisca*, образующая балтийский кукерсит. Впрочем последняя может быть и зеленой *Chlorophyceae*. Из сифоней-артикулятов в силуре известны: *Palaeoporella*, *Rhabdoporella*, *Vermiporella*, *Dasy-*

porella, *Coelosphaeridium*, *Cyclocrinus*, *Mastopora*, *Apidium*, *Primicorallina*. Как вероятную бурую водоросль гигантских размеров рассматривают *Nematophyton*, с двумя видами в силуре. Багрянки представлены родом *Deleserites* в виде *D. salicifolius*, отпечатки его происходят из нижнего силура. Кроме того из Сев. Америки известны роды *Chaetocladus*, *Corematocladus*. Из верхнего силура Норвегии было приведено Т. Галле первое наземное растение — *Psilophyton Hedei* с о. Готланда, для некоторых палеоботаников еще сомнительное. Но так как в нижнем девоне находится уже довольно обильная псилофитовая флора, то появление этих растений в силуре вполне вероятно, если мы припомним, что окаменелая древесина *Archaeoxylon* была признана Крейзелем найденной еще в докембрийских слоях.

В силуре впервые появляются толщи горючих ископаемых, образованных скоплениями растений, именно эстонские и наши ленинградские кукерситы с *Gloeocapsomorpha*. Вероятности появления на суше растений соответствует появление первых насельников суши, животных — скорпионов верхнего силура.

ДЕВОНСКАЯ ФЛОРА

Общая характеристика

С начала девонского периода уже твердо устанавливается существование наземной флоры (см. табл. 2). Одновременно продолжала конечно развиваться и флора морей, также обогащаясь появлением некоторых новых типов, как например харовых водорослей (*Characeae*). Главными представителями девонских водорослей, известных нам из прибалтийских отложений, Канады и США, являются из сине-зеленых: *Archaeothrix oscillato riaeformis* из Шотландии, *Girvanella*, *Sphaerocodium Zimmermannii*; из харовых *Palaeonitella* (средний девон Шотландии), *Trochiliscus bulbiformis* и др. из балтийского девона, а также *Sycidium*, принадлежность которых к харовым впрочем еще не окончательно установлена. Из бурых водорослей (рис. 102) значительного развития достигает *Nematophyton (Prototaxites)*, стволы которого достигали метра в поперечнике; их остатки найдены, в количестве семи видов, из девона США, Канады и Европы, причем длина слоевищ должна была достигать многих десятков метров. В ленинградском девоне, кроме гигантских стволов *Nematophyton*, обнаруженных у Луги, известны еще не крупные *Aulacophycus* с ребристым стелеобразным слоевищем. Сохранившееся анатомическое строение (рис. 102) обнаруживает сходство с ламинариями, но некоторые их находки вдали от морских бассейнов делают их природу, а также условия существования неясными. Из водорослей неизвестного систематического положения для девона указываются: *Thamnocladus* (штат Нью-Йорк), своеобразная *Parca decipiens* из девона Англии и наконец *Foerstia furcata* из Сев. Америки (Огайо), обнаруживающая в разветвлениях таллома тетраспоры. Существуют указания на развитие в девоне, кроме бактерий, также сумчатых грибов, именно *Hystericites anemimitis* на листе папоротника и др. В связи с бактериями девона стоит крайне интересная находка проф. Бэстинса живых бактерий в нефтяных водах из девонской толщи с глубины до 450 метров. Хотя одни видят в этом явление проникновения организмов с поверхности, другие

считают, что бактерии остались там в деятельном состоянии с того времени, когда миллионы лет назад были отложены соответственные слои. Там они разлагают сульфаты и выделяют сернистый газ. Находки наземной девонской флоры, особенно в основании системы, являются довольно редкими. Больше известно местонахождений верхнедевонской флоры, однако преимущественно из самого верхнего отдела верхнего девона, а не из слоев переходных к среднему, откуда лишь в последнее время из Нижн. Силезии была изучена флора франского яруса, наряду с представителями археоптериевой, содержащая еще такие древние типы, как *Aneurophyton*. Первые известны из Канады, шт. Нью-Йорка, Райни в Шотландии, Норвегии, Рейнской области (Эльберфельд), Чехии, а у нас — с Урала, Казакстана и Минусинского края.

Флора нижнего и среднего девона

Девонская флора является по существу первой флорой суши земного шара нам известной, так как остатки из силура еще очень проблематичны и крайне скудны.¹ Суша, до этого времени бывшая безотрадной пустыней, мало-по-малу начинает покрываться сосудистыми споровыми растениями (рис. 282), и таким образом выход растений на сушу, может быть еще и во влажных условиях берегов водоемов, болот, сопровождался возникновением нового систематического типа, признаки которого, правда, были обнаружены в гораздо более древних отложениях (*Archaeoxylon*).

Впервые появляются растения, образующие настоящий торф, а с половины девона уже начинают развиваться деревья или кустарники в несколько метров вышины. С того же времени появляются примитивные формы папоротникообразных и даже семенных растений, и к концу периода земной шар одевает флора, по существу уже мало отличающаяся от каменноугольной, именно кульмской. Флора нижнего и среднего девона по морфологическим признакам и систематическому составу резко отличается от более поздней девонской и получила название *псилофитовой* по имени одного из своих типичных представителей, в то время как флора верхнего девона называется *археоптериевой* по имени характерного ее представителя — папоротника *Archaeopteris* (рис. 147).

Однако не все согласны в признании такого резкого различия между флорами древнего и нового девона. Выражалось мнение, что эти различия связаны с условиями обитания и показывают нам лишь фитоэкологические различия в пределах одной и той же флоры, что псилофитовые сообщества представляют лишь растительность болотистых участков, причем сами по себе псилофиты даже не являются первичными формами, а представляют типы, редуцированные вследствие условий своего обитания. Трудно разделить эту точку зрения, так как мы в строгой хронологической последовательности сначала находим первые признаки псилофитовых форм в силуре, ее широкое развитие в нижнем и среднем девоне, когда появляются первичные представители более развитых форм, и ее отсутствие в верхнем девоне и далее, несмотря на то, что обычно все остатки флоры являются членами сообществ, развивавшихся близко от воды. Малое число местонахо-

¹ Ранее описанная за силурийскую флора Гарца в действительности оказалась каменноугольной — кульмской.

ждений псилофитовой флоры, бывших известными из Сев. Америки и Зап. Европы, затрудняло решение вопроса, но после того как и в Азии в отложениях нижнего и среднего девона была найдена псилофитовая, а в верхнедевонских — археоптериевая флора, повидимому не остается сомнений о самостоятельности псилофитовой фазы развития растительности суши.

Открытие своеобразной нижнедевонской флоры было сделано уже довольно давно (Досон, 1859), но особенный толчок ее изучению дали Р. Кидстон (1917) и Р. Крейзель (1923). Исследования Кидстона явились результатом открытия в Шотландии в нижней части среднедевон-

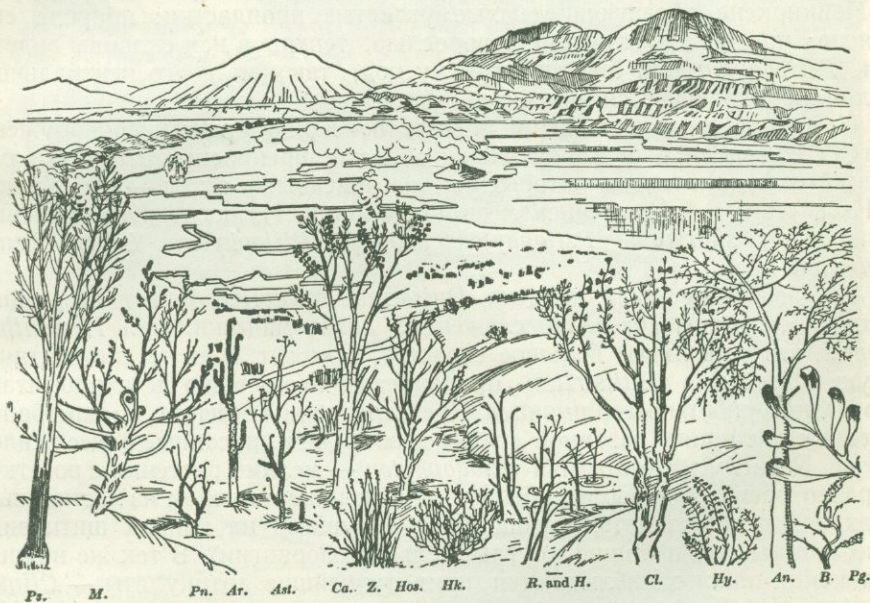


Рис. 282. Ландшафт растительности среднего девона. *Ps* — *Pseudosporochnus*; *M* — *Milleria*; *Pn* — *Psilophyton*; *Ar* — *Arthrostigma*; *Ast* — *Asteroxylon*; *Ca* — *Calamophyton*; *Z* — *Zosterophyllum*; *Hos* — *Hostimella*; *Hk* — *Hicklingia*; *R. and H.* — *Rhynia et Hornea*; *Cl* — *Cladoxylon*; *Hy* — *Hyenia*; *An* — *Aneurophyton*; *B* — *Broeggeria*; *Pg* — *Psymophyllum*.

ских отложений (Middle Old Red) целого окремненного девонского болота, со стеблями, частью находящимися еще в своем естественном положении. Эти стебли окаменели со всеми мельчайшими деталями своего строения — спорами, устьицами — и являются теперь одними из наиболее полно изученных ископаемых растений. Кроме различных травянистых форм псилофитовых, там же сохранились еще водоросли, в том числе харовые — *Palaeonitella*, грибы, и наконец были даже найдены неизвестно как сюда попавшие окаменелые стволы *Nematophyton*. Главнейшими растениями этого удивительного болота в Райни являлись: *Rhynia major*, *R. Gwinne-Vaughanii*, *Hornea Lignieri*, *Asteroxylon Mackiei* и др. В свое время богатая девонская флора того же типа была описана Потонье и Барнардом из Чехии, хотя теперь это описание уже не соответствует нынешнему уровню знаний, и наконец с 1923 г. Крей-

зель и Вейланд описывают богатейшую флору среднедевонских слоев Эльберфельда на Рейне, где встречены такие же формы, в числе их: *Asteroxylon elberfeldense*, *Psilophyton*, *Calamophyton primaevum*, *Hyenia elegans*, *Duisbergia mirabilis*, *Cladoxylon scoparium*, *Aneurophyton germanicum*.

В Чехии кроме некоторых других были еще найдены *Pseudosporochnus Krejci*; *Barrandina*, *Protolepidodendron*. Кроме того в слоях среднего девона обнаружена была древесина типа голосеменных — *Palaeoptis Milleri*. Канадские местонахождения, где были сделаны первые находки, до сих пор еще не изучены заново. Кроме того интерес представляют отпечатки *Haliserites dechenianus*, в области Эйфеля близ Дауна и Нейкирхена образующие целые углистые пропластки; природа его неясна; прежде его считали водорослью, теперь в нем склонны видеть или *Psilophyton* или близкий к нему род, так как в его центральном цилиндре наблюдаются признаки лестничных трахеид.

Несколько местонахождений древнедевонской флоры было обнаружено и в СССР. Первое — в Воронежской области, прекрасные отпечатки растений со спорангиями, которые еще не описаны, а затем — на Урале, в Казакстане и в Минусинском округе Сибири. Из последнего описаны: *Asteroxylon sibiricum*, *Psilophyton princeps*, *Ptilophyton*, *Leptophloeum sibiricum*.

В Казакстане была найдена *Duisbergia mirabilis*. Пласт сапромиксита в Кузнецком бассейне сложен из дихотомических тел *Himantaliopsis*, которые имеют большое сходство, а может быть и систематическую близость с *Haliserites*, принадлежат несомненно к псилофитам. Последние работы Штейнмана и Крейзеля дали сведения о еще более древних растениях наземной флоры девона, чем описанные ранее псилофиты. К числу их относится *Sciadophyton* — мелкие растения с розеткообразно расположенными побегами, снабженными пучком из лестничных трахеид, редко дихотомирующими и несущими на концах щитковидные органы, содержащие круглые тельца (спорангии). В тех же нижнедевонских пластах наблюдаются примитивнейшие артикуляты — *Climaciophyton*. Кроме того в них же находятся водоросли: *Taeniocrada* (*Haliserites*), *Prototaxites* и *Drepanophycus*.

Местонахождений флоры верхнего девона известно много больше: в восточных штатах Сев. Америки, в Ирландии, Шотландии, на Свальбарде и Медвежьем острове, в Донецком бассейне, Норвегии, Чехии, Германии, на Урале, по р. Енисею у с. Батени, а также в Китае. Везде в этих местонахождениях псилофиты уже отсутствуют, и начинают играть роль папоротники, плауновые, хвощевые и птеридоспермы (рис. 283), примитивные представители которых появились уже в среднем девоне, в виде *Calamophyton*, *Protolepidodendron* и др. Многие растения верхнего девона представляют уже крупные деревья, часто с развитыми вайями, толстыми побегами. Дихотомическое ветвление первых *Articulatae* здесь сменяется уже мутовчатым расположением органов, но листья их остаются еще разветвленными, что наблюдается также у *Lycopside*. Особенно широко распространенным является роскошно развитый папоротник *Archaeopteris*, от имени которого и флора получила имя археоптериевой.

Флора среднего и верхнего девона отличалась большим однообразием на обширных пространствах, так как одни и те же роды и даже виды



Рис. 283. Верхнедевонский ландшафт. По Ф. Г. Нолтону, по изображению группы в музее в г. Олоэни, шт. Нью-Йорк. Среди других — птеридосперм *Eospermatopteris extilis* Goldr.]

развиты от Аппалахских гор и южной Европы до Свальбарда (Шпицбергена) и Земли Эллесмира.

Очень редки флоры, занимающие переходное положение между верхними слоями среднего девона и верхними же верхнего, характеризующие моменты возникновения самой археоптериевой флоры.

Флора верхнего девона

Флора верхнего девона, не отличаясь разнообразием, была уже высоко организована.

Характерной ее особенностью является слабое развитие листовой поверхности, что Д. Уайт приписывает возможному большому содержанию углекислоты в воздухе. Так как и современные хвощи, *Juncus*, *Spartium* и др. вовсе не имеют листьев или имеют их крайне ограниченную площадь, необходимость этого допущения падает.

Защитные образования семяпочек, развивающиеся с верхнего девона, говорят нам о наступлении временами сухих периодов.

Из девонских отложений Донецкого бассейна были описаны: *Archaeopteris archaetypus*, *A. fissilis*, *Dimeripteris fasciculata*, *D. gracilis*, *Sphenopteris Lebedevii*, *Lepidodendron karakubense*.

Недавно в составе палеозойской толщи восточного Урала была установлена Л. С. Либровичем полоса верхнедевонских пород, охарактеризованных остатками флоры, в том числе *Sphenophyllum subtenerrium*, *Archaeosigillaria primaeva*.

Главными составными элементами наземной флоры верхнего девона являются: *Archaeopteris archaetypus*, *A. fissilis*, *A. roemeriana*, *Sphenopteridium*, *Rhacophyllum*, *Clepsidropsis*, *Cephalotheca*, *Leptophloeum rhombicum*, *Protolpidodendron*, *Cyclostigma kiltorkense*, *Archaeosigillaria primaeva* (Сев. Америка и Южн. Урал), *Porodendron*, *Eucyclostigma Sphenophyllum subtenerrium*, *Asterocalamites scrobiculatus*, *Pseudobornia ursina* (лишь на Медвежьем острове — рис. 168), *Eospermatopteris* (рис. 225), *Psygmpophyllum*.

Общее заключение

Как мы видим, в девоне продолжает закладываться группа лепидофитов, но еще не появляется настоящих *Lepidodendron* и *Sigillaria*, нахождение которых, как и настоящих *Calamites*, таким образом является указанием каменноугольного возраста свиты. Из *Calamites* здесь встречается еще только род *Asterocalamites*; папоротники и птеридоспермы представлены весьма характерными типами, резко отличающимися еще от каменноугольных, в особенности же от форм продуктивного карбона.

Возможно, что девонские *Psygmpophyllum* являются родоначальниками *Ginkgoales*, но что касается древнейших находок первых, то Крейзель считает их водорослями, соединяя с *Nematophyton* под общим именем *Prototaxites*.

КАМЕННОУГОЛЬНАЯ ФЛОРА

Общая характеристика

Все докарбоновые флоры дают нам лишь общее представление о растительности этих периодов, без всяких намеков на ее различия в географическом распространении по земному шару. Только начиная с ка-

менноугольного периода мы имеем большую или меньшую возможность проследить и географическое распространение отдельных флор. Однако при этом приходится отметить, что каменноугольный период, за исключением его позднейшей эпохи, отличается большим однообразием растительности по всей суше, причем многие виды распространены положительно космополитически. Богатство растительных форм, описанных из каменноугольной системы, особенно обязано разработке залежей каменного угля, подчиненных ей. При этом однако в глаза бросается то обстоятельство, что возраст скоплений каменного угля палеозоя повидимому становится моложе по направлению от северного полюса к экватору. Так на Свальбарде, Медвежьем острове известны пласты углей девонского и нижнекаменноугольного возраста; главнейшие угленосные бассейны Сев. Америки и Европы подчинены среднему, частью верхнему карбону; важнейшие месторождения Китая — пермского возраста, причем к югу даже как бы наблюдается тенденция его поднятия. В Сев. Америке условия начала нижнекаменноугольной эпохи были более благоприятны для развития растений и углеобразования, но к концу нижнего карбона резко выступают ксероморфные признаки растений, что хорошо увязывается с развитием там толщ ангидрита, гипса и каменной соли. В конце нижнего карбона резкие климатические перемены сильно отозвались на составе флоры и ходе развития растительности, в том числе и ледниковые явления, признаки которых наблюдаются в слоях, отложенных непосредственно вслед за миссисипским поднятием.

Несмотря на указанное однообразие флоры карбона, именно в этот период происходит резкий перелом в составе и распространении растительности суши. Это явление органически тесно связано с оледенением гондванского материка и следствием этого — развитием пермской флоры. Наоборот, начало каменноугольного периода и первая его половина являют пример одного из наибольших однообразий в составе флоры известной нам суши, остатки которой в типичных комплексах сохранились в Пенсильванском бассейне США, в Coal-Measures Британии, во Франции, в Рурском, Саарском и Силезском бассейнах Германии и у нас в Донецком бассейне и на Кубани, а также в Гераклеюском бассейне Малой Азии. Нашей задачей здесь будет описание состава флоры в течение трех главных отделов каменноугольного периода: кульма, среднего карбона и стефанского яруса, отмечая их некоторые особенности в отдельных странах и бассейнах. Количество местонахождений каменноугольной флоры настолько велико, что мы лишь ограничимся указанием главнейших районов их распространения, не останавливаясь на отдельных. В Европе кульмскую флору мы знаем в Шотландии и Англии, Франции, Саксонии, Моравии и Силезии, в Гарце, а также у нас в Подмосковном бассейне. Флору среднего карбона — в английских Coal-Measures, в ряде бельгийских и французских местонахождений, в Вестфальском и Силезском бассейнах, в Донецком бассейне и на Кубани. Стефанская флора находится в восточной Франции (Отэн и Эпинак), в Англии, в Силезии и у нас в Донецком бассейне и др. В Арктике кульмская флора в числе 51 вида описана со Свальбарда, известна с северо-востока Гренландии, Медвежьего острова, Новой Земли и Сев. Урала. За Уралом в Азии остатки нижнекаменноугольной флоры известны из Киргизской степи, Минусинского бассейна, р. Огур в бассейне Енисея, Урянхайского края и Монголии; в Африке — с. г. Синай. Средне-, а частью верхнекаменно-

угольная флора встречается в Малой Азии (Гераклея), в Туркестане, в Джунгарском Алатау, в Терской-Алатау, близ Урумчи, в Кузнецком бассейне и Китае. В Сев. Америке известны остатки среднекаменноугольной флоры в США и Канаде; в Южной — лишь кульмской флоры в Аргентине, Перу, тогда как настоящая среднекарбоновая там уже не встречена. В Африке среднекарбоновая флора имеется в Алжире, в Оране (29° сев. шир.).

В каменноугольном периоде в морях продолжали свое развитие группы водорослей, появившиеся уже ранее, т. е. сине-зеленые, жгутиковые, зеленые — в частности род *Pila*, скопления которых в значительной степени обязаны своим существованием многие богхеды (например *Pila Karpinskii* Московского бассейна), харовые (*Palaeochara*, но трохилисков уже не находится), багряные — *Solenopora*. Кроме них найдены были остатки водорослей, систематическое положение которых пока неясно, например *Aphralisia*. Кроме того с карбона намечается существование главных групп грибов, как *Phycomycetes*, *Ascomycetes*, *Basidiomycetes* и др.

С начала каменноугольного периода или кульма начинается господство и широкое распространение той флоры, которая носит имя каменноугольной и которая, проходя через весь этот период, в несколько обедненном виде (с обогащением новыми типами) переходит и во флору красного лежня. Флора кульма является уже типично каменноугольной, так как все характерные девонские типы в ней исчезают и возникают виды родов, получающих свое главное развитие позднее (*Lepidodendron* и др.). Один из лучших знатоков каменноугольной флоры, Готан, говорит, что карбоновая флора, как кульмская, так и верхнего отдела системы, захватывает необъятное пространство, часто при поразительном однообразии по крайней мере основных форм, исключая территории Гондваны. Например такие растения, как *Pecopteris Miltonii*, *Alethopteris Serlii*, *Neuropteris gigantea*, *Sphenophyllum cuneifolium*, *S. emarginatum*, *Calamites Suckowii*, *Annularia stellata*, *Lepidodendron aculeatum*, *L. obovatum*, *Stigmara ficoides* встречаются во всех европейских бассейнах, а некоторые и гораздо шире.

Как указано выше, не все отделы каменноугольной системы дали флоры во всех странах; в Арктике имеется ряд местонахождений флоры кульма, но нет среднекарбоновой, потому что там эта эпоха была талассократной; в Южной Америке, наоборот, есть лишь кульмские и глоссоптериевые флоры. Пока с достаточной детальностью из каменноугольных изучены лишь флоры европейские, которые однако для значительной части периода, за исключением его конца, служат почти единственной характеристикой соответственных эпох развития растительности земного шара. Поэтому мы и ограничимся главным образом характеристикой их на основании европейских данных, давая затем кое-какие указания относительно внеевропейских флор. Флору всего карбона мы будем делить на три отдела: нижнекаменноугольную или кульмскую, среднекаменноугольную (вестфальскую) и стэфанскую, или оттвейлерскую. В среднекаменноугольной флоре Европы хорошо выделяется собственно вестфальская флора бассейнов Силезии, Рура, Аахена, Саары, Бельгии и сев. Франции и нашего Донецкого и Кубанского бассейнов, соответствующая флоре всех Coal-Measures Великобритании и флоре нижнего продуктивного карбона

Силезии, Аахена, Бельгии и Франции, соответствующая морским слоям Англии и горизонтам C_2^1 — C_3^2 СССР. Не входя здесь в детали, мы будем трактовать как целое всю флору между кульмом и стефанским ярусом, делая лишь отдельные указания на положение тех или других форм в среднем карбоне. Ниже приводится синоптическая таблица главных угленосных районов каменноугольного периода и Европы и СССР и стратиграфического распределения главнейших флор земного шара.

Большинство видов нижнего карбона или кульма ограничиваются этими слоями или переходят лишь в нижний продуктивный карбон, например в вальденбургский горизонт намюрского яруса Нижней Силезии.

Нижнекаменноугольная флора

Кульмская флора имела в главных чертах следующий состав.

В ней уже появляются (в Англии) печеночники (*Hepaticae*), признаков которых мы до сих пор не знали. Из настоящих папоротников — *Humenophyllites quadridactylites*. Далее мы видим обширную группу растений с папоротникообразными листьями. Лишь отчасти это истинные папоротники или прапапоротники (*Cladoxyleae*); большинство же форм относится уже к птеридоспермам, как *Sphenopteridium*, *Adiantites*, *Cardiopteris*, т. е. к голосеменным, которые впоследствии играют еще более важную роль. Роды *Pecopteris* и *Neuropteris* здесь играют еще очень подчиненную роль. Встречается немало остатков и с сохранившимся анатомическим строением, главным образом примитивных папоротников *Botryopteridae* и *Zygopteridae*. Все эти формы я приведу без разделения на естественные группы: *Cladoxylon mirabile*, *Stauropteris burntislandica*, *Metclepsydropsis duplex*, *Diplolabis Roemeri*, *Etapteris tubicaulis*, *Alloiopteris Goepertii*, *Gymnoneuropteris carinthiaca*, *Rhacopteris paniculifera*, *R. inaequilateralis*, *Sphenopteridium dissectum*, *Adiantites antiquus*, *A. Machanekii*, *A. tenuifolius*, *Sphenopteridium furcillatum*, *S. Schimperii*, *S. rigidum*, *Cardiopteris polymorpha*, *C. frondosa*, *C. nana* (СССР и Свальбард), *Rhodea filifera*, *Sphenopteris foliolata*, *Pecopteris aspera*, *Neuropteris antecedens*, *Callimathotheca bifida*, *C. affinis*, *Heterangium Grievei*, *Diplothmema adiantoides*.

Из *Arthrophyta* в кульме появляются лишь каламиты из подрода *Mesocalamites*; *Asterocalamites* связывает эту флору еще с верхнедевонской; некоторую роль играют и *Sphenophyllaceae*: *S. tenerrimum*, *S. insigne*, *Cheirostrobis pettycurensis*, *Asterocalamites scrobiculatus*, *A. Beyrichii*, *Calamites Roemeri*, *C. cistiformis*, *C. Haueri*.

Из *Lepidophyta* играют некоторую роль роды *Lepidodendron*, особенно с мелкими рубцами, и *Bothrodendron*, но сигиллярии пока отсутствуют: *Lepidodendron Veltheimii*, *L. volkmannianum*, *L. glinkanum*, *L. spetsbergense*, *L. nothum*, *L. pettycurensis*, *L. rhodumnense*, *Bergeria*, *Knorria*, *Lepidophloios scoticus*, *L. Harcourtii*, *Mazocarpon pettycurensis*, *Stigmaria ficoides*, *Bothrodendron wiikianum*, *Cyclostigma*, *Porodendron tenerrimum*, *Protoasolanus Weiprechtii*, *Arctodendron Kidstonii* (Свальбард), *Lepidocarpon wildianum*, *Cordaites*.

Однако состав отдельных кульмских флор не везде одинаков. Наиболее сходны между собой например флоры силезская и французская (например Roannes); в шотландском кульме уже нет некоторых руково-

лящих континентальных видов кульма, и вместо *Cardiopteris polymorpha* там встречаются лишь *Cardiopteridium*. Другие отличия проявляются во флорах Свальбарда и северной Гренландии (85° сев; шир.).

Верхнекаменноугольная флора

Европа. Флору всей каменноугольной системы выше ниже-каменноугольного отдела можно объединить под именем верхне-каменноугольной. Как типичную флору среднего отдела каменноугольного



Рис. 284. Ландшафт каменноугольного периода. По Готану.

периода (рис. 284) мы представим европейскую, к которой очень близка и флора Сев. Америки. В ней получают еще большее развитие как папоротникоподобные растения, *Pteridospermeae*, так и настоящие папоротники, среди которых уже можно усмотреть родственные связи с некоторыми ныне живущими группами папоротников, как *Marattiaceae* (виды *Pecopteris*), *Schizaeaceae* (*Senftenbergia*), может быть *Hymenophyllaceae* и *Osmundaceae*, что еще резче выступает в следующем — пермском периоде и частью в стефанском ярусе. Развиваются многочисленнейшие хвощи — *Calamites*, подрода *Eucalamites*, достигающие до нескольких десятков метров вышины при 100 см диаметра; среди лепидофитов к прежним родам добавляются многочисленные сигиллярии из группы *Eusigillariae*; наблюдаются некоторые травянистые формы *Lycopodiales*. Кроме *Pteridospermeae* в среднем карбоне играют значительную роль еще особые голосеменные с широкими цельными листьями, кордаиты, появившиеся уже в кульме и характерные не столько разнообразием своих видов, как

массовым появлением индивидуумов. Число известных нам форм среднего карбона особенно велико вследствие разработки каменного угля именно в местах развития этих горизонтов. Однако вообще процент угленосности не соответствует богатству слоев ископаемыми растениями, а часто даже наблюдаются обратные отношения. Различие состава флоры угленосных и неугленосных толщ, хотя бы и разного возраста, в значительной степени может зависеть от состава растительных сообществ — в одном случае антракогенных, в другом — не играющих этой роли и может быть даже относительных ксерофитов, какими несомненно в эпоху красного лежа явился род растений.

В карбоне наблюдается ряд процессов в эволюции морфологических форм. В то время как девонские папоротниковидные растения отличались еще веерным жилкованием сегментов, без средней жилки, в кульме среди таких именно форм проявляются формы с перистым жилкованием (*Pecopteris*) и лишь в средней части вестфальского яруса появляются формы с сетчатым жилкованием (*Linopteris*, *Lonchopteris*), пока еще простым, и лишь в нижнепермских слоях Сев. Америки и Вост. Азии появляются формы со сложным сетчатым жилкованием (*Gigantopteris*). Наиболее широко распространенные и типичные формы среднего карбона представлены в следующем списке (формы, встречающиеся лишь в нижнем отделе продуктивного карбона — *Randgruppe* Силезии, намюрский ярус Бельгии и Франции, — отмечены буквой Н.): *Hepaticites lobatus* и др. (Великобритания), *Stauropteris Oldhamia*, *Corynepteris*, *Alloiopteris coralloides*, *A. Sternbergii*, *A. quercifolia* (Н.), *Ankyropteris Grayi* и пр., *Botryopteris tridentata*, *Anachoropteris*, *Psaronius Renaultii* (Lower Coal-Measures — Ланкашир), *Megaphyton*, *Caulopteris* (лишь верхний отдел), *Discopieris carvinensis*, *D. cristata*, *Kidstonia*, *Senftenbergia*, *Oligocarpia*, *Zeilleria delicatula*, *Hymenotheca Dathei*, *Pecopteris Miltonii*, *P. (Senftenbergia) pennaeformis*, *P. aspera* (с кульма), *P. oreopteridia*, *Ptichocarpus unitus* (верхний отдел), *Danaeites sarepontanus*, *Rhacopteris asplenites*, *R. elegans*, *Rhodea subpetiolata*, *R. Stachei* (Н.), *R. tenuis* (Н.), *Sphenopteris obtusiloba*, *S. striata*, *S. neuropteroides*, *S. Hoeninghausii*, *S. elegans* (Н.), *S. dicksonioides* (Н.), *S. Stangeri* (Н.), *S. Schlehanii* (Н.), *S. Larischii* (Н.), *Diplothmema adiantoides* (Н., кульм), *D. dissecta* (Н.), *Palaeoweichselia Defrancei*, *Sphenopteris schatzlarensis*, *Dactylothea (Pecopteris) plumosa* (верхний отдел), *Urnatopteris*, *Palmatopteris furcata*, *Mariopteris muricata*, *M. laciniata* (Н., Верхняя Силезия), *Alethopteris lonchitis*, *A. Serlii*, *A. decurrens*, *A. parva* (Н.), *A. Dawreuxii*, *Lonchopteris rugosa*, *L. Bricei*, *L. conjugata* (род ограничен почти исключительно областью параличских бассейнов варискийской дуги), *Neuropteris heterophylla*, *N. Schlehanii*, *N. tenuifolia*, *N. ovata*, *N. obliqua*, *N. gigantea*, *Linopteris Muensteri*, *L. neuropteroides*, *L. obliqua*, *Cyclopteris orbicularis*, *Lyginodendron oldhamium* (*Lagenostoma Lomaxii* — *Kaloxylon Hookeri* — *Sphenopteris Hoeninghausii*), *Medullosa anglica* (стволы *Medullosa* были с листвою или *Alethopteris* + семенами *Trigonocarpus* или с листьями *Neuropteris* + семенами *Rhabdocarpus*), *Aphlebocarpus Schutzei*, *Sphenophyllum plurifoliatum*, *S. Roemeri*, *S. fertile*, *S. majus*, *S. tenerimum*, *S. emarginatum*, *S. cuneifolium*, *S. Gehleri* (Донецкий бассейн), *S. charaeformis*, *Arthropityus communis*, *Asterophyllites charaeformis*, *Calamostachys binneyana*, *Palaeostachys vera*, *Calamites Suckowii*, *C. Goepfertii*, *C. undulatus*, *C. cruciatus*, *C. carinatus*, *C. ramosus*, *A. radiata*, *Cingularia typica*, *Equisetites Hemmingwayi*,

Параллелизация главных каменноуголь

Ярусы	Донецкий бассейн			Верхняя Силезия
	2	3	Разбивка толщ на флоры и их характеристика — по Залесскому ¹	
Красный лежень	PC ₂		Флора X. <i>Walchia filiciformis</i> , <i>Cordaites bairakensis</i>	Карниовицкий известняк
Стефанский (оттвейлерский)	PC ₁	Луганская свита	Флора IX. <i>Pecopteris polymorpha</i> , <i>P. feminaeformis</i> , <i>Neuropteris cordata</i> , <i>N. imbricata</i> , var. <i>densinervis</i> , <i>Odontopteris Schlotheimii</i>	
	C ₃ ³		Флора VIII. <i>Annularia stellata</i> , <i>Sphenophyllum oblongifolium</i> , <i>Sphenopteris Mathetii</i> , <i>Pecopteris arborescens</i> , <i>P. oreopteridia</i> , <i>P. polymorpha</i>	
Средний продуктивный карбон или вестфальский ярус	C ₃ ²	Краснокутская	Флора VII. <i>Annularia stellata</i> , <i>A. spicata</i> , <i>A. sphenophylloides</i> , <i>Sphenophyllum oblongifolium</i> , <i>Mixoneura ovata</i> , <i>Neuropteris rarinervis</i> , <i>N. Scheuchzeri</i> , <i>Linopteris obliqua</i> , <i>Pecopteris Miltonii</i> , <i>Caulopteris Sterzelii</i> . Появление <i>Callipteridium pteridium</i>	пласты
	C ₃ ¹		Флора VI. <i>Neuropteris rarinervis</i> , <i>N. Scheuchzeri</i> , <i>Alethopteris Grandinii</i> , <i>Sphenophyllum emarginatum</i> , более частое нахождение <i>Pecopteris crenulata</i>	
	C ₂ ⁶	Хрустальско-ровенская свита	Флора V. <i>Neuropteris gigantea</i> , <i>N. heterophylla</i> , <i>N. tenuifolia</i> , <i>N. flexuosa</i> , <i>Alethopteris decurrens</i> , <i>Linopteris Muensteri</i> , <i>Neuropteris rarinervis</i> , <i>N. Scheuchzeri</i> , <i>Mariopteris nervosa</i> , <i>Pecopteris plumosa</i> , снизу — появление <i>Linopteris Muensteri</i> . Вверху — <i>Mixoneura ovata</i> , <i>Mariopteris latifolia</i> .	Копи Браде Гори
	C ₂ ⁵		Флора IV. <i>Mixoneura obliqua</i> , <i>Sphenopteris rutaefolia</i> , <i>Alethopteris decurrens</i> , <i>Mariopteris nervosa</i> , частое появление <i>Neuropteris heterophylla</i> и <i>N. gigantea</i>	Пласты мутьды (каркинские)
	C ₂ ⁴			

¹ М. Д. Залесский „Опыт разделения“ каменноугольных осадков Донецкого

² Разбивка известняков — по Чернышеву и Лутугину.

³ Деление — по Залесскому.

ных бассейнов Европы (по В. Готану)

Нижняя Силезия	Рурский бассейн	Бельгия	С. Франция	Саарский бассейн	Англия
Красный лежень	—			Красный лежень	
Радовенцские слои			Пласты С.-Этьен	Оттвейлерские слои	
			Пласты Рив де-Жиер		Верхние
?	Писберг, Иббенбюрен Пл. Бисмарк		Верхняя зона (С)	Верхние пламенные угли	Coal-Measures
	Газовые угли			Нижние пламенные угли	Transition beds
		Пласты Флени близ Монса			
			Средняя зона (С)		
				Жирные угли	Средние Coal-Measures
зонт <i>Lonchopteris</i>					
Шацларская группа	Жирные угли пл. Атерина	Шарлеруа			

бассейна», Изв. Геол. ком., 1928, XLVII, № 1.

Ярусы	Донецкий бассейн				Верхняя Силезия	
	Флоры по Залескому					
Вестфальский ярус	Антиклинальная группа	Кальмиусская серия	C ₂ ³	Флора III. <i>Neuropteris Schlehani</i> , <i>N. rectinervis</i> , <i>Mariopteris Beneckeii</i> , <i>Mixoneura obliqua</i>	Появление: <i>Mariopteris nervosa</i> , <i>Pecopteris Mil-tonii</i> , <i>P. plumosa</i> , <i>Neuropteris gigantea</i> , <i>Mixoneura obliqua</i> , <i>Annularia sphenophylloides</i>	Нижние пласты мутьды
			C ₂ ¹		Доживание: <i>Diplothemema geniculata</i>	Sattelflöz-gruppe
			C ₂ ¹		Появление: <i>Asterophyllites charaeformis</i> , <i>Sphenophyllum cuneifolium</i> , <i>Bothrodendron minutifolium</i> , <i>Sphenopteris Hoeninghausii</i> , <i>Alethopteris decurrens</i> , <i>Pecopt. plumosa</i>	Пласты Острова
Намюрский ярус	Верхн. Краевая группа	Бешевская	C ₁ ⁵	Флора II. <i>Lepidophloios scoticus</i> , <i>Mariopteris acuta</i> , <i>Asterophyllites grandis</i> , <i>A. longifolius</i> , <i>Sigillaria fossorum</i> , <i>Sphenopteris Sternbergii</i>	Появление: <i>Neuropteris Schlehani</i> , <i>Mariopteris Beneckeii</i> , <i>Lepidophloios laricinus</i>	Похгаммер пл.
			C ₁ ⁴		Копи: Лео, Эмма, Гойн и др.	
			C ₁ ³	Флора I. <i>Sphenophyllum tenerrimum</i> , <i>Pecopteris aspera</i> , <i>Archaeopteris</i> sp., <i>Lepidophyllum majus</i>	Слои Лозлау	
Динанский ярус	Нижн. Краевая группа		C ₁ ²	<i>Rhodesa Goepfertii</i> , <i>Diplothemema dissecta</i> , <i>Lepidodendron</i> typ. <i>obovatum</i> , <i>Lepidophloios</i> aff. <i>laricinus</i> , <i>Stigmaria ficoides</i>	Группа Гульчин-Пецкопиц	
			C ₁ ¹		Кульм	

Нижняя Силезия	Рурский бассейн	Бельгия	Франция	Саарский бассейн	Англия
	Пл. Зонденштейн	Пл. Зонденштейн	Нижняя зона (А)	Нижняя зона (А)	
Вейштейнская группа	Тощие угли	Слон Chatelet	Faise d'Olympe		Нижние Coal-Measures
?	?	?	?		Millstone grit
"Grosses Mittel"	Безугольные слои	Намюрский ярус	Анденский ярус		
Вальденбургские слои		Ампелиты Шокье	(Нижняя Луара)		
Кульм	Кульм, известняк	Известняк	Известняк Кульм (Оанн)		Каменноугольный известняк

E. mirabilis, *Lepidodendron aculeatum*, *L. obovatum*, *L. dichotomum*, *L. rimosum*, *L. Grigorievii*, *L. Gonderae*, *L. elegans*, *L. Feistmantelii*, *L. Zeilleri* (Донецкий бассейн), *L. selaginoides*, *L. lycopodioides*, *L. vasculare*, *L. fuliginosum*, *L. Worthenii*, *Aspidiaria*, *Knorria*, *Bergeria*, *Lepidostrobus Oldhamii*, *L. Bertrandii* (Донецкий бассейн), *Lepidophloios laricinus*, *L. jimbriatus*, *Halbnia*, *Sigillaria aculeata*, *S. tessellata*, *S. elongata*, *S. scutellata*, *S. elegans*, *S. laevigata*, *S. mammilaris*, *S. Dauvreuxii*, *S. Boblayi*, *S. Lutuginii* (Донецкий бассейн), *S. polleriana*, *S. Brardii*, *Syringodendron*, *Mazocarpon shoreanum*, *Stigmara ficoides*, *S. stellata*, *Stigmariopsis rimosa*, *Bothrodendron punctatum*, *B. minutifolium*, *Pinacodendron musivum*, *Asolanus camptotaenia*, *Ulodendron majus*, *U. minus*, *Spencerites insignis*, *Selaginellites elongatus*, *S. Zeilleri*, *Lepidocarpon Lomaxii*, *L. westfalicum*, *Miadesmia membranacea* (Lower Coal-Measures Англии), *Psygrophyl- lum*, *Noeggerathia foliosa*, *Cordaites principalis*, *Artisia*, *Dadoxylon*, *Mesoxylon*, *Pitys*, *Calamopitys*, *Poroxyton* и пр.

Состав флоры верхнего отдела каменноугольных отложений Европы, т. е. стефанской или отвейлерской или же флоры верхнего продуктивного карбона, соответствующего C_3^3 донецкой скалы СССР, отличается теми же свойствами, какие еще резче проявляются во флоре красного лежа. Лепидофиты постепенно теряют свое значение, из сигиллярий остаются почти исключительно *Eusigillarieae*. Хвощевые также начинают итти на убыль, а среди сфенофиллов появляются новые, весьма характерные формы, как *Sphenophyllum Taonii*. Наоборот, увеличивается значение папоротников и папоротниковидных семенных, среди которых также появляются впервые новые роды, а иные условия сохранения, чем в среднекаменноугольных бассейнах, способствуют сохранению окаменелых стволов папоротников, что в следующей эпохе красного лежа проявляется еще ярче. Главные данные о верхнекаменноугольной флоре Европы получены на основании изучения флор Отэна и Эпинака во Франции и отвейлерских слоев Германии.

Главными формами верхнего карбона являлись:

Sphenopteris gracilis, *S. schatzlarensis*, *Pecopteris (Dactylothea) plumosa*, *P. Pluckenettii*, *P. arborescens*, *P. hemitelioides*, *P. unita*, *P. feminaeformis*, *P. oreopteridia*, *Crossothea*, *A. Grandinii*, *Callipteridium pteridium*, *Odontopteris minor*, *O. Brardii*, *O. Reichiana*, *Psaronius Freieslebeni*, *Megaphyton*, *Caulopteris Cistii*, *Sphenophyllum verticillatum*, *S. oblongifolium*, *S. angustifolium*, *S. tenuifolium*, *S. Thonii*, *S. Costae*, *Arthropitys* (несколько видов), *Calamodendron congenium*, *Calamites Suckowii*, *C. gigas*, *C. undulatus*, *C. cruciatus*, *C. multiramis*, *Annularia sphenophylloides*, *A. stellata*, *Lepidodendron dichotomum*, *L. elegans*, *L. ophiurus*, *Sigillaria tessellata*, *S. ichtyolepis*, *S. Dejrancei*, *S. Brardii*, *Syringodendron*, *Stigmara*, *Stigmariopsis Leidyii*, *Cordaites* (несколько видов), *Taeniopteris*, *Pterophyllum*, *Plagiozamites*.

Развитие флоры Донецкого бассейна, на основании многолетних работ М. Д. Залесского, может быть представлено несколько подробнее, чем другие фазы, в виду особого значения этого бассейна — с одной стороны и того внимательного изучения, которому он подвергся, — с другой. Основное деление всей каменноугольной толщи, как Чернышевым и Лутугиным и их школой, так и последнее — М. Д. Залесским, представлено в особой таблице, причем во всем бассейне Залесский выделяет в пределах карбона 9 флор, от I до IX.

Для древнейшей карбоновой флоры Донецкого бассейна (в нем имеются и остатки верхнедевонской), соответствующей Бешевской свите Залесского и $C_1^2 - C_1^3$ Чернышева-Лутугина, характерен *Sphenophyllum tenerimum*, типичный представитель острау-вальденбургской флоры верхнего кульма. В этой свите найдены еще: *Rhodea Goepfertii*, *Diplothemema dissecta*, *Pecopteris aspera*, *Archaeopteris* sp., *Lepidophyllum majus*, *Lepidodendron* aff. *obovatum*, *Lepidophloios* aff. *laricinus*, *Stigmaria ficoides*. Эта флора нижнего карбона таким образом дает у нас сравнительно мало данных, по сравнению с западноевропейскими.

Флора II Залесского (C_1^5 Ч.-Л.) знаменует у нас появление вестфальской флоры Зап. Европы в виде *Lepidophloios scoticus*, ланаркской свиты британского карбона, причем в ней встречаются и формы, характерные для собственно вестфальского яруса. Здесь появляется *Mariopteris acuta*, находятся *Sphenopteris Sternbergii*, *Asterophyllites grandis*, *A. longifolius*, *Sigillaria fossorum*.

Средняя и верхняя часть кальмиусской свиты характеризуется флорой III Залесского, охватывающей $C_2^1 - C_2^3$, для которой типичными являются *Neuropteris Schlehaniai*, *N. rectinervis*, *Mariopteris Beneckeii*, *Mixoneura obliqua*.

В основании ее в C_2^1 появляются *Neuropteris Schlehaniai*, *Mariopteris Beneckeii*, *Lepidophloios laricinus*. Выше, в C_2^2 , появляются еще *Asterophyllites charaeformis*, *Sphenophyllum cuneifolium*, *Bothrodendron minutifolium*, *Sphenopteris Höninghausii*, *Neuropteris rectinervis*, *Alethopteris decurrens* и *Pecopteris plumosa*.

В верхнем отделе кальмиусской свиты, которому подчинен I кальмиусский пласт угля, еще доживает *Diplothemema geniculata*, появляются *Mariopteris nervosa*, *Pecopteris Miltonii*, *Neuropteris gigantea*, продолжают существовать *Mixoneura obliqua* и *Décopteris plumosa*, появляется *Annularia sphenophylloides*. *Mixoneura obliqua* типична для самых низов вестфальского яруса в валансьенском бассейне Франции и «Mulden-gruppe» Верхней Силезии. Вообще для III флоры характерно появление уже многих вестфальских форм, перечисленных выше; с другой стороны появляющиеся тут же *Annularia sphenophylloides* и *Pecopteris Miltonii* типичны уже для более верхних толщ именно тофанского отдела.

В составе слоев Хрустальско-ровецкой толщи различаются две флоры — IV (= C_2^4) и V (= $C_2^5 - C_2^6$). Флора IV характеризуется *Mixoneura obliqua*, типичной и для флоры III, а с другой стороны новыми формами: *Sphenopteris rutaefolia*, *Equisetites Kidstonii*, *Phyllodesma Zeilleri*, а также *Sphenopteris obtusiloba*. В ней присутствуют также: *Alethopteris decurrens*, *Neuropteris gigantea*, *N. heterophylla* f. *Loschii*, *N. microphylla*, *Mariopteris nervosa*, встречающиеся обильно.

Для V флоры следует отметить некоторое различие ее нижней части C_2^5 от верхней — C_2^6 . В C_2^6 появляется *Pecopteris crenulata*, *Neuropteris Scheuchzeri*, *Alethopteris Grandinii*, *Linopteris Muensteri*, *Diplothemema Zeilleri*; *Sphenophyllum emarginatum* встречается чаще, чем во флоре IV, и еще встречается *Mixoneura obliqua*. В свите C_2^6 появляется *Mixoneura ovata*, *Mariopteris latifolia* и, чем ниже, тем чаще встречается *Annularia sphenophylloides*.

Более или менее обыкновенны для всей V флоры *Neuropteris gigantea*,

N. heterophylla, *N. flexuosa*, *N. tenuifolia*, *Linopteris Muensteri*, *Sphenopteris obtusiloba*, *S. trifoliata*, *Mariopteris nervosa*, *Pecopteris plumosa*, нередко — *Neuropteris rarinervis*, *N. Scheuchzeri*, *Diplothemema Zeilleri*. Хрустально-ровенецкая серия, прекрасно развитая в Ровенецком и Боково-хрустальском районах, отвечает Westfalian series Великобритании и zone moyenne и отчасти zone supérieure du Westfalien в Валансьенском бассейне Франции. В виде окаменелостей — «почек» или coal-balls — растительные остатки в ней наблюдаются в C_2^6 в пластах Толстом (I_2) на Брянцевском руднике в шахте № 6, в пласте I_3 в Горло-ской Мазурке в шахте I и в Марьевском пласте (I_6) на руднике б. Фенинского т-ва у Нижней Крынки в шахте № 4.

Краснокутская свита, соответствующая Staffordian-series Британии и zone supérieure Валансьенского бассейна Франции, характеризуется флорой VI (C_3^1) и в пластах Макеевском (m_2) в Макеевке и Конторском (m_5) на нижней Крынке содержат также остатки в виде coal-balls. По своему характеру краснокутская флора является переходной между типичной вестфальской флорой, ровенецко-хрустальской и вышележащей луганской, которая содержит уже верхнекаменноугольную флору — внизу Upper Coal-Measures Англии, а сверху — настоящую стефанскую или оттвейлерскую. По М. Д. Залесскому, для нее характерно, кроме присутствия *Neuropteris rarinervis* и *N. Scheuchzeri*, наряду со многими обычными вестфальскими видами, более частое нахождение таких видов, как *Pecopteris Miltonii*, *P. crenulata*, *Sphenophyllum emarginatum*. Тем не менее связь флоры VI с флорой V более тесная, чем со следующей флорой VII. Флора VII Залесского характеризует самый верхний отдел донецкого среднего карбона или дебальцевскую подсерию (C_3^2) луганской серии. Дебальцевская подсерия соответствует Radstockian Англии и зоне *Mixoneura ovata* во французском бассейне Гард. В ней впервые появляется верхнекаменноугольный *Callipteridium pteridium*, получают большее распространение такие виды, как *Mixoneura ovata*, *Pecopteris Miltonii*, *Annularia spicata*, *A. stellata*, *A. sphenophylloides*, *Sphenophyllum oblongifolium*, которые, если и встречаются ниже, то реже. С другой стороны, здесь еще налицо вестфальские *Neuropteris Scheuchzeri*, *N. rarinervis*. Только ей свойственны *Sphenophyllum amadokense*, *Caulopteris Sterzelii* и *Dadoxylon monomachovense*.

Зона *Mixoneura ovata* характерна для Obere Flammenkohle Саарского бассейна и слоев Писберг, Иббенбюрен близ Оснабрюка, т. е. самой верхней части вестфальского яруса (см. табл. 3).

Флора VIII характеризует нижний отдел троицкой подсерии луганской серии (C_3^3) или нижний отдел стефанской толщи Донецкого бассейна, отвечая оттвейлерским слоям Германии. Она имеет уже определенно верхнекарбонный состав. Здесь появляются *Pecopteris oreopteridia*, *P. arborescens*, *P. Candollei*, *P. lepidorhachis*, *P. unita*, *Sphenopteris Mathetii*, обычны *Annularia stellata*, *Sphenophyllum oblongifolium*, а также обломки и целые стволы *Dadoxylon* ряда видов.

Флора IX (PC Чернышева-Лутугина или C_3 Яковлева) носит тот же типично стефанский характер: в ней появляются еще другие *Pecopteris*, как *P. feminaeformis* и *P. polymorpha*, наряду с известными ранее появляются и другие неизвестные ниже виды, общие уже как оттвейлерским слоям, так и перми, как-то: *Neuropteris cordata* var. *densinervis*,

N. imbricata var. *densinervosa*, *Odontopteris Schlotheimii*, наблюдается также значительное количество окаменелых древесин *Dadoxylon Schizodendron*, *Arthropitys* и *Tylodendron*. На *Dadoxylon amadokense* установлено, что иногда она обнаруживает более или менее ясные годовичные кольца.

Приведенные списки дают представление о том составе флоры, какой был прослежен, особенно для среднего карбона, на обширных пространствах, но преимущественно в северном полушарии. Однако в список этот не введены многие местные формы, характерные например для флор США и Канады, а тем более для местонахождений Азии, возраст которых еще в достаточной степени точно не установлен.

Чтобы дать хотя беглое представление о составе отдельных каменноугольных флор и их распространении вне Европы, приведем некоторые данные о флоре карбона других стран.

Азия, Арктика и Америка. В Сибири еще далеко не везде каменноугольная флора отделена от пермской; в Минусинском и Урянхайском районах указывались: нижнекаменноугольные: *Archaeocalamites radiatus*, *Knorria imbricata*, *Lepidodendron veltheimianum*, *L. wilkianum*, *Cyclostigma killtorkense*, *Lepidostrobus* sp. (*Macrostachya* sp.), *Cordaites palmaeformis*.

Вопрос о значении в составе флоры Кузнецкого бассейна флоры каменноугольной еще не получил окончательного разрешения. Наиболее низкие горизонты с ископаемой флорой несомненно относятся к каменноугольной системе (острожский ярус Залесского). Вышележащая балахонская свита (томская свита Залесского) по Залесскому имеет нижнепермский возраст, тогда как другие исследователи считают ее верхнекаменноугольной, так как в ее низах находятся остатки *Lepidodendron* и *Sigillaria*. В виду самой тесной связи между флорой балахонской и вышележащих свит, ее флора будет рассмотрена в составе пермской.

В Арктике наиболее богатая нижнекаменноугольная флора о. Свальбарда (Шпицбергена) заключает 17 папоротников и птеридосперм, хвощ, 25 лепидофитов, 1 кордаит и 15 форм неопределенного ботанического положения. Древесина, *Dadoxylon spetsbergense*, по Готану, не имеет сезонных колец; в этой флоре нет ни одного специфического арктического рода, и все они обычны для кульмских флор более низких широт. Сфенофиллы здесь отсутствуют, но имеются во флоре Гренландии и Медвежьего острова. Но повидимому все же в кульме артрофиты и папоротниковидные растения с крупными вайями в Арктике были ранее, чем в более низких широтах. После крайне угнетенного состояния растительности в конце нижнего карбона Сев. Америки она получает в поттсвилльском (вестфальском) веке необычайно пышное развитие, указывающее на влажность и теплоту климата. Но к началу стефанского века (век Аллегени и позже) в Сев. Америке наблюдаются признаки неравномерного распределения осадков в течение года, выражающиеся в появлении годовичных колец в древесине, быстром исчезновении гетероспоровых типов, а также в появлении древовидных папоротников, ствол которых нес толстый войлочный покров (raimentum) для сохранения влаги и пр.

Широкое развитие роскошной растительности при мягком и влажном климате среднего карбона было связано с максимальным развитием обширных равнин характера долины Миссиссиппи и нивеллировкой поверхности суши земного шара.

В Вост. Азии известны лишь верхнекарбоновые флоры, вероятно

стефанские, в Янтае, Кайпине и в Шаньси, а также в Корее в слоях Джида, где сохранилось еще много вестфальских элементов.

Из юго-восточной Азии была описана каменноугольная флора с о. Суматры.

Гондвана. В южном полушарии, т. е. в областях Гондваны, кульмская флора также еще отличается однообразием и сходством с флорой северного полушария; так в Боливии, Перу, Южной Африке и Австралии мы еще встречаем чисто-европейские лепидодендровые флоры, без примеси глоссоптериевых элементов, хотя позже в соседних районах найдены уже смешанные флоры, т. е. содержащие элементы лепидодендровые и глоссоптериевые вместе, как в Бразилии и Южной Африке.

В слоях Смит-крик Н. Ю. Уэльса Австралии известны: *Archaeopteris*, *Lepidodendron* (3 вида), *Rhacopteris* (4 вида), *Calamites*, *Cyclostigma*, *Sphenophyllum*, *Glossopteris* (возможно, что это и верхний девон).

Таким образом весь нераздельный континент Пангеи в эпоху кульма состоял из всех материков, включая еще близко сходящиеся к одному пункту Австралию, Ю. Америку, Мадагаскар, переднюю Индию и Антарктический материк, был покрыт весьма однообразной флорой, сходной и биологически, т. е. представляющей повсюду формацию «Regenwald» или влажного леса тропического характера. Близость Ю. Америки, Африки и Австралии и тесная связь их с северными частями ныне существующих континентов хорошо объясняют однообразие каменноугольной флоры, длящееся до пермо-карбонового перелома, несомненно связанного с фактом оледенения Гондваны.

Таким образом каменноугольная флора обычного «северного» типа, спокойно продолжавшая развитие в Европе и Сев. Америке до окончания каменноугольного периода в южной части палеозойского континентального блока, где повидимому в периоды карбона и перми располагался южный полюс, с половины этого периода или была искоренена гондванским оледенением или, в районах его окружающих, подверглась энергическим климатическим воздействиям, и в еще более отдаленных странах могли сказаться как отражения этих климатических перемен, так и влияние новых мигрантов. Цикл изменений флоры Гондваны в связи с оледенением страны и его влиянием на дальнейшее развитие флоры земного шара настолько тесно связаны с историей развития пермской флоры, что его практичнее изложить в дальнейшей главе, которая поэтому озаглавливается как пермо-карбоновая и пермская флора, тем более что при современном состоянии знаний провести точную границу между каменноугольной и пермской системой в области гондванского оледенения очень затруднительно. Здесь лишь приведем список нижнегондванской флоры, т. е. несомненно каменноугольной, развивавшейся еще между отдельными ледниковыми фазами и продолжившей свое существование и в течение их на периферии. Здесь совершенно отсутствовали лепидофиты, растения с крупными папоротниковидными вайями, заменяя формами с мелкими грубыми плотными листьями, но большей частью травянистыми или кустистыми, кроме однообразных кордаитов *Noeggerathiopsis*, видимо составляющих монотонную антарктическую тайгу. Здесь росли *Schizoneura gondwanensis*, *S. africana*, *Phyllothea australis*, *Glossopteris indica*, *G. browniana*, *Gangamopteris*, *Neuropteridium validum*, *Rhipidopsis*, *Noeggerathiopsis Hislopii* и др. О дальнейшем ходе развития этой формации подробнее будет сказано в следующей главе

Таблица 4

Синхроническая таблица распределения каменноугольных флор земного шара

	Европа—Сев. Америка	Ангарида	Арктика	Гондвана
Верхний карбон	Стефанская или оттвейлерская флора Германии, Франция (Отэн). <i>Lepidodendron</i> не играет роли, из сигиллярий лишь <i>Subsigillaria</i> , <i>Sphenophyllum Thonii</i>	Кузнецкий басс. (подпермская флора); Юэмынь-коу в Шаньси, Нижн. Кайпин, Корея, устье Сучана, Янтай		Флора Нижней Гондваны, Индии, Ю. Африки (Двайка). <i>Phyllothesca</i> . Австралия, Южн. Америка и Антарктика Появление годичных колец. Флора Виттенберг Капской системы: <i>Lepidodendron</i> , <i>Sigillaria</i> , <i>Stigmara</i> Пекоптериевая флора Суматры Алжир—Африка
Средний карбон	Вестфальская флора Западной Европы и Донецкого басс., Кубанского басс., Сев. Кавказа, Пенсильванского басс., Канады; Гераклеийский басс. Малой Азии	Джунгарский, Алатау; Терской Алатау, Урумчи (может быть Кузнецкий басс.?)		
Нижний карбон	Кульмская флора Подмосквовного басс., Британии, Германии и Франции	Киргизские степи, Минусинский басс., Урянхайский край, Монголия — <i>Lepidodendron veltheimianum</i>	Флора Свальбарда, о. Медвежий, Новая Земля, Гренландия, Сев. Урал Отсутствие годичных колец в древесине	Лепидодендровая флора Бразилии, Боливии, Аргентины, Перу, г. Синай в Африке, Флора Смит-крик: <i>Archaeopteris</i> , <i>Rhacopteris</i> , <i>Lepidodendron</i> , <i>Cyclostigma</i> , <i>Calamites</i> , <i>Sphenophyllum</i> , <i>Glossopteris</i>

о пермской флоре, история которой в Гондване неотделима от каменноугольной. Здесь же остановимся несколько дольше на биологии растительных формаций каменноугольного периода.

Экологические особенности каменноугольной флоры

Многочисленные находки каменноугольных растений в виде пней со своими стигмариями, сохранившими все разветвления отростков, показывают, что мы имеем во многих случаях растения, сохранившиеся на месте своего произрастания. В кульмских отложениях, в отложениях самого верхнего карбона, а еще в большей степени в нижнепермских более часты случаи, когда стволы деревьев лишены своей коры, т. е. сохранились в виде *Knorria* (лепидодендроны) или *Syringodendron* (сигиллярии), т. е. вероятно испытали перенос текучими водами. Растительность карбона надо представлять себе в виде густых влажных лесов, но мнение Вальтера, что многие из этих деревьев были растениями водяными и росли в погруженном состоянии, не выдерживает критики. Все морфологические признаки карбоновых растений указывают на влажный климат, притом теплый, так как ряд признаков их совпадает с признаками нынешней тропической растительности; отсутствие колец в древесине говорит за рост равномерный в течение всего года, не прерываемый ни холодными ни сухими сезонами, а следовательно и полярной ночью. Из этого вытекает, что пояс пышной растительности, давшей скопления угля, был расположен близ тропиков и экватора (рис. 286), что противоречит мнению Готана, считающего обычную карбоновую флору флорой северного, а глоссоптериевую — флорой южного полушария. Вернее, что последняя есть именно антарктическая флора, тогда как каменноугольная арктическая нам осталась неизвестной по причине расположения северного полюса того времени в области океана.

Весьма вероятно, что разница между климатическими поясами тогда была не так резка, и климат каменноугольных лесов мог более соответствовать субтропическому.

Для ориентировки в каменноугольной флоре Зап. Европы приведена таблица (табл. 3), выработанная конференцией в Геерлене (1927), изображающая соответственные слои бассейнов Германии, Франции, Бельгии и Англии, к которым здесь присоединен Донецкий бассейн с нашими подразделениями, а также синхроническая таблица распределения каменноугольных флор всего земного шара (табл. 4).

Заканчивая этим главу о каменноугольной флоре, мы о заключительных моментах ее истории будем подробнее говорить в главе о флоре пермского периода и пермо-карбона.

ПЕРМСКАЯ И ПЕРМО-КАРБОНОВАЯ ФЛОРА

Общая характеристика

Уже в распределении местонахождений пермской флоры на земном шаре наблюдается большая неравномерность. На значительных территориях пермские остатки флоры или отсутствуют совершенно или представлены скудными отрывочными материалами, большей частью находящимися уже не *in situ*.

Местонахождения пермской флоры имеются в Европе, причем известно гораздо более находок флоры нижнепермской, чем цехштейновой. Первые известны из Франции (Крезо, Бланзи, Отэн и Эпинак в деп. Саоны-Луары), Германии и Италии (Веррукано). Вторая в виде немногих остатков лишь из медистых песчаников Германии (Саксония, Тюрингия, Баден). На востоке Европы, наоборот, довольно значительно количество верхнепермских находок в Приуральи, а на Сев. Двине и Печоре даже имеются верхнепермские флоры особого интереса. Известны местонахождения и нижнепермских флор. Крайняя Арктика повидимому совершенно лишена остатков флоры с послекульмской эпохи вплоть до рэта, оставляя в стороне сомнительную флору устьев Лены, зато Азия представляла обширное поле для ее развития — за Уралом, в Кузнецком и Тунгусском бассейнах, также в Усинском крае и Монголии, в Уссурийском крае и в Китае, т. е. ангарской части, но не менее и в гондванской, где однако пермская флора еще сливается с каменноугольной, выражаясь в виде так называемой глоссоптериевой флоры. Остатки последней известны также из Южной Африки, Мадагаскара, области Катанги, португальской и германской восточной Африки, Индии и Афганистана, Борнео, Австралии и Тасмании, Аргентины, южной Бразилии, Уругвая, на Фальклендских островах и Антарктическом континенте, где она была обнаружена злосчастной экспедицией кап. Скотта под 85° южн. широты. В Сев. Америке находки пермской флоры известны не моложе верхов красного лежня в слоях Уичита в Техасе и других юго-восточных штатах и в сланцах Гермит Аризоны.

Географическое распределение пермской флоры

В пермском периоде нет и следа спокойного развития каменноугольной флоры. Достигнув своего максимального однообразия в эпоху среднего карбона, когда целый ряд видов имел почти космополитическое распространение, флора испытывает в ряде мест резкий перелом около границы каменноугольного и пермского периодов. В то время как в странах северного полушария, точнее в Европе, Сев. Америке и Сев. Азии еще продолжала развиваться вплоть до периода красного лежня типичная карбоновая флора с лепидодендронами и сигилляриями, в странах Гондванского континента, в связи с его оледенением, возникает совершенно новая флора, так называемая глоссоптериевая, которая затем прорывается на материке Азии и на Ангарскую сушу, распространяясь по ней до самых северо-западных пределов Европы в форме своих дериватов. Теперь выясняется, что в то же время в Восточной Азии еще в более нетронутом виде, частью испытывая местные своеобразные изменения, тоже продолжала долгое развитие древняя каменноугольная флора, прекратившая свое существование лишь в борьбе с мезозойскими элементами. Выяснить состав, взаимодействия и судьбу этих трех флор, т. е. флоры европейской, флоры *Glossopteris* и флоры *Gigantopteris*, как мы и назовем третий элемент в составе пермской флоры земного шара, и будет задачей этой главы.

Европа. Обзорение пермской флоры мы начнем с Европы, где, как думается, флора наименее измененной переходила из эпохи верхнего карбона в эпоху красного лежня. Однако и в Зап. Европе сначала этот перерыв не чувствуется, и флора красного лежня еще сохраняет

многие виды не только верхов продуктивного карбона, например отвейлерских слоев Саарского бассейна, но и более глубоких, как например: *Pecopteris feminaeformis*, *P. arborescens*, *P. Pluckenettii*, *Annularia stellata*, *Sphenophyllum oblongifolium*, также некоторые виды каламитов и кордаитов. С другой стороны, наблюдается продолжающееся далее обеднение лепидофитов и наконец выступление на сцену совершенно новой группы — хвойных, в виде *Walchia*. Признаком пермской флоры является также появление *Callipteris* и *Baiera digitata*.

Коснемся развития пермской флоры Европы несколько подробнее. Среди папоротников здесь наиболее видную роль играет группа *Pecopterideae*, по своим спороношениям указывающая на свое родство с *Marrattiaceae*. Этому соответствует и большое количество находок стволов *Psaronius* с сохранившейся структурой. Характерны также папоротниковидные *Taeniopteris*, может быть уже относящиеся к *Pteridospermeae* или цикадофитам; представители их появились еще в карбоне (*T. jejunata*). Из хвощевых и вообще артикулят можно для красного лежня отметить *Calamites gigas*, *C. multiramis*, *C. infractus*, *Calamodendron striatum*, *Arthropitys bistriata*, *Annularia stellata*, *A. sphenophylloides*, *A. spicata*, *Asterophyllites longifolius* и *Sphenophyllum Thonii*, одно из типичнейших растений перми, самый крупный сфенофилл. Кроме него есть еще другие, но вообще эта группа растений, как и каламиты и лепидофиты, находится в периоде большого упадка. Из сигиллярий еще остаются кое-какие виды из группы субсигиллярий, как *Sigillaria Brardii*, *Sigillariopsis*, но уже отсутствуют *Lepidodendron* и *Bothrodendron*. Из голосеменных еще значительная роль остается за птеридоспермами — родами *Alethopteris*, *Linopteris*, *Neuropteridium*, *Odontopteris*, *Callipteridium* (*C. gigas*), но даже в цехштейн из них переходят лишь немногие, хотя такие, как *Callipteris*, с характернейшим видом *C. conferta*, являются не ранее перми, являясь ее типичнейшими представителями.

В красном же лежне появляется *Baiera digitata*, некоторые виды *Pterophyllum*. Продолжают еще свое существование некоторое время и кордаиты, но самым характерным моментом является появление хвойных *Walchia* в виде *W. piniiformis* и *W. filiciformis*. Кроме них отмечены роды: *Dolerophyllum*, *Dicranophyllum*, *Trichopitys*, *Gomphostrobus* — голосеменные сомнительного положения. Таким образом уже в нижнепермской флоре Европы обращают на себя внимание предтечи будущей мезозойской флоры. Но они еще являются в меньшинстве, и пермская флора по существу продолжает оставаться обедневшей каменноугольной с преобладанием птеридофитов, причем этот же период вместе с тем является и расцветом группы *Pteridospermeae*, так как уже с триаса последние перестают играть сколько-нибудь значительную роль, уступая ее беннеттитам. В связи с приостановкой в Европе процессов углеобразования, характером горных пород и тем фактом, что, чем позже в пермском периоде, тем чаще растения встречаются только во вторичном залегании, становится ясно, что эта перемена состава растительного мира Европы складывалась под влиянием растущей сухости. Это подтверждается и ксероморфным характером вырабатывающихся новых форм растений, например *Walchia* и позже *Ullmannia*.

Еще резче те же тенденции проявляются в характере растительности цехштейна Европы, к которому мы и перейдем. Находки ее до сих пор достаточно скудны, будучи приурочены главным образом к медистым

сланцам Германии. Здесь уже вовсе исчезают все папоротники карбона, почти все каламиты, сфенофиллы и все лепидофиты каменноугольной флоры. Нет больше и кордаитов, а из птеридосперм остаются немногие *Callipteris* и *Sphenopteris*. Наоборот, увеличивается значение *Baiera digitata*, *Pterophyllum*, но особенно хвойных *Ullmannia* и вновь появляющихся *Voltzia*, уже предвестников мезозоя. Совершенно ясно, что в Европе перелом в составе флоры произошел как раз в середине пермского периода, и в то время как его ранняя половина развивала уже угасавшую бедную каменноугольную флору, его последняя половина питала еще не развившуюся и также бедную мезозойскую флору.

Флоре красного лежня сев. Германии соответствует по возрасту флора пластов Веррукано близ г. Пизы, т. е. берегов Тетиса, к югу от новой варискийской цепи. На слоях морского верхнего карбона тут были найдены (снизу) три горизонта флоры:

1. *Dictyopteris neuropteroides*, *Asterophyllites radiiformis*, *Sphenopteris lebachensis*, *S. boeckingiana*, *Pecopteris dentata*, *P. hemitelioides*, *P. oreopteridia* и пр.

2. *Callipteris conferta*, *C. obliqua*, *Sphenophyllum arcangelianum*.

3. *Walchia piniformis*, *W. flaccida*, *Ginkgo primigenia*, *Taeniopteris multinervis*, *Callipteris conferta*.

Сев. Америка. Из внеевропейских пермских флор наибольшее сходство с европейской имеет флора Сев. Америки. Она обнаруживает наибольшее сходство с европейской еще в пенсильванскую эпоху, т. е. в конце середины верхнего карбона, что соответствует «Transition Beds» Англии, писбергской флоре Рура флоре Flammkohlen Саарского и краснокутским слоям Донецкого бассейна (см. таблицу 3). Однако и между ними существовали некоторые отличия, выразившиеся например в полном отсутствии в Америке рода *Lonchopteris* и в развитии позже *Gigantopteris*, отсутствующего в Европе, но связывающего зато Сев. Америку с Вост. Азией, что до известной степени устанавливает общность между пермской флорой этих трех стран. В Сев. Америке пермская флора — везде не позже эпохи красного лежня — известна в штатах Канзасе, Колорадо, Виргинии, Техасе и Оклагоме, а также в Аризоне. В Техасе и Оклагоме для нее характерно присутствие *Gigantopteris*, а флора сланцев Hermite Великого каньона в Аризоне, самая верхняя из пермских флор, известных в Сев. Америке, но не выходящая из пределов нижней перми, отличается своим большим своеобразием и резко выраженной ксероморфностью представленных там растений. Всего в ней найдено 35 видов, в том числе много своеобразных и два вовсе чуждых Европе рода — *Supaia* и *Yakia*.

Во флоре наиболее характерны: *Sphenophyllum Gilmorei*, *Callipteris*, включая *C. conferta*, восемь видов *Supaia*, рода, приближающегося к *Thinnfeldia*, *Brongniartites*, *Yakia*, *Taeniopteris*, *Walchia*, *Ullmannia frumentaria* и *Voltzia*.

Все растения несут определенный отпечаток сухого климата, имея игольчатые хвои, вайи с узкими и очень плотными дольками. Флора обнаруживает отношения как более близкое к европейской, так и некоторое к гондванской, но своеобразные климатические условия наложили на нее резкий местный отпечаток. Наступление сухих фаз, может быть даже без правильного сезонного распределения, было главным фактором развития класса хвойных и сохранения жизнеспособности семян в тече-

ние более долгих периодов. Мы знаем, что семена некоторых бобовых и ксерофильных лесов Австралии, по Юорту, способны сохранять свою жизнеспособность и всхожесть до 150 лет.

Внетропическая Азия. В то время как в Европе в пермском периоде происходило вымирание прежних каменноугольных типов и намечалось появление новых форм при условиях усиливающейся сухости климата (*Walchia*, *Ullmannia*, *Taeniopteris*, *Pterophyllum*, *Baiera digitata*), наиболее важный этап развития этой флоры проходил повидимому в Азии, преимущественно восточной и юго-восточной, где наряду с замедленным вымиранием каменноугольной флоры возникали и новые формы, частью общие с Америкой (*Gigantopteris*, *Saportaea*), частью совершенно своеобразные, в условиях более благоприятного климата, чем в Европе. Эта флора одновременно испытывала обогащение путем проникновения в ее пределы отдельных элементов флоры гондванской, а впоследствии — в связи с надвигающимся иссушением, и европейской; в течение этого взаимообмена и создалась с половины триаса мезозойская флора, типом которой может служить наиболее широко распространенная в однообразном виде *юрская флора*. Пермская флора Азии к северу от Тетиса известна из так называемого тунгусского отдела ангарской толщи, установленной Э. Зюссом для пресноводных образований Сев. Азии вообще. Они развиты в равной мере у нас в Сибири и на Дальнем Востоке, в Китае и Корее, причем флора пермского периода на этой территории не была вполне однообразна и имела отличительные черты в каждой стране.

Пермская флора в Сибири, которую можно назвать тунгусской флорой, имела чрезвычайно своеобразное развитие, вследствие несходства условий с теми условиями, в которых она развивалась в Европе. Несмотря на многолетние исследования, мы однако еще не имеем относительно флоры Кузнецкого бассейна полного согласия среди изучавших ее авторов (во главе с М. Д. Залесским) относительно возраста последовательных стадий развития. Не вдаваясь в подробности, это развитие можно характеризовать так.

Нижняя свита бассейна, балахонская, по мнению некоторых исследователей имеющая еще верхнекаменноугольный возраст, и нижнепермский по мнению М. Д. Залесского, содержит следующие типичные растения: папоротники и птеридоспермы: *Neurogagamopteris cardiopteroides*, *Gondwanidium sibiricum*, *Pursongia asiatica*, *Sphenopteris Laurentii*, *Pecopteris oreopteridia*, плауновые: *Angarodendron Obrutschewii*, голосеменные: *Ginkgophyllum Vsevolodi*, *Rhipidopsis tomiensis*, *Psygmophyllum mongolicum*, *P. Potaninii*, *Noeggerathiopsis Theodori*, *Dadoxylon mungaticum*.

В верхней или кольчугинской свите бассейна, считаемой Залесским верхнепермской, а другими авторами древнее, встречены были: папоротники и птеридоспермы: *Pecopteris*, *anthriscifolia*, *Callipteris Zeilleri*, *C. altaica*, *Odontopteris* sp., *Gigantopteris* sp., *Iniopteris sibirica*, *Tychtopteris cuneata* хвощевые: *Lobatannularia Schtschurowskii*, голосеменные: *Mesopitys Tchihatcheffii*, *Rhipidopsis palmata*, *Noeggerathiopsis aequalis*, *Glottophyllum cuneatum*.

Флора отличается отсутствием как типичных европейских элементов, *Walchia*, *Taeniopteris multinervis*, *Sphenophyllum Thonii*, так и отсутствием или очень слабой выраженностью гондванских *Glossopteris*, *Gangamopteris*, хотя гондванские элементы, может быть несколько

измененные, более близки генетически флоре кузнецкой, чем европейской.

Это отсутствие сходства с флорами, возраст которых геологически более установлен, представляет пока почти непреодолимые препятствия для определения абсолютного возраста флоры Кузнецкого бассейна. Весьма ценным подсобным критерием является здесь флора бассейна Двины, Печоры и Урала, где известны и угленосные фации, т. е. биологически те же, в которых развивалась и растительность Кузнецкого бассейна.

Флора, близкая кузнецкой или с некоторыми отличиями, распространена в северной Азии, кроме Кузнецкого бассейна, в Монголии, в Минусинской впадине, в Тунгусском бассейне, в Биробиджанском районе по р. Амуру, и в Уссурийском крае, где она однако уже ближе подходит к пермской флоре китайско-корейского типа, заключая *Gigantopteris*.

По некоторым данным, сходная флора наблюдается в пермских отложениях устья Лены, на Чукотском полуострове, на Камчатке и Охотском берегу. Присутствие ее в Верхоянском хребте подтверждено С. Обручевым.

Одной из особенностей флоры кузнецкого типа является развитие в ней рода *Gigantopteris*, совершенно отсутствующего в Гондване, но являющегося типичным руководящим родом пермской системы в Китае и Корее. Присутствие *Gigantopteris* кроме Китая сближает тунгусскую флору и с Сев. Америкой. Настоящие европейские пермские типы здесь представлены очень бедно или в виде особых видов, значение гондванских хотя несомненно, но не до полного сходства всей флоры.

Интересно отношение тунгусской пермской флоры к более новой мезозойской и более древней карбоновой флоре. Из типов, тяготеющих к мезозою, в тунгусской флоре присутствует всего один *Dioonites*. Относившиеся ранее к ней *Cladophlebis adnata*, *Ginkgo*, *Czekanowskia*, *Phoenicopsis*, *Podozamites lanceolatus* попали в нее по ошибке вследствие смешения коллекций из различных слоев. Обращает на себя внимание крайняя бедность или, вернее, полное отсутствие в этой флоре рода *Taeniopteris*, известного в Европе с верхнего карбона и изобилующего как в китайской перми, так и во флорах Гондваны. Этим тунгусская флора отличается от всех остальных. Лишена тунгусская флора и древних элементов: *Lepidodendron* и *Stigmara*, которые в Кузнецком бассейне оказались свойственными лишь более низким, еще каменноугольным слоям. За исключением отдельных единичных фактов, мы лишены каких-либо данных о составе и ходе развития флоры во вторую половину пермского периода. Когда мы вновь, уже в рэте и лайасе, находим на этой территории остатки флоры, она, за крайне ничтожными исключениями, не имеет уже ничего общего с пермской. Обильные отложения угля в Сибири в течение тунгусского периода указывают на климат достаточно влажный. Вместе с тем громадное развитие кордаитов, видимо образовавших своеобразную тайгу, и скудные признаки *Gigantopteris*, отсутствие *Taeniopteris* говорят за то, что климат этот был значительно суровее Кореи и Китая, где (Шаньси) вовсе не было кордаитов и роскошно развивались *Gigantopteris* и *Taeniopteris* с целым рядом форм, отчасти еще переживших со времени карбона.

Эта пермская флора Китая и Кореи (где она к сожалению пока менее изучена) заслуживает нашего особенного внимания. Из всего видно, что в этих странах развитие обыкновенной каменноугольной флоры не

было нарушено никакими резкими явлениями, но она продолжала развиваться и далее в благоприятных условиях под влиянием пластических сил географических условий и живого начала, вносимого мигрантами из соседних областей. Этот непосредственный переход каменноугольной флоры в пермскую, без резких границ, делает даже невозможным их разделение и сообщает нижнепермским флорам такой состав, который, несмотря на развитие чисто-пермских форм, давал ряду авторов основания видеть здесь еще каменноугольную флору, хотя часть угленосных горизонтов и может в действительности представлять верхи карбона и пермокарбоновые переходные слои.

Подобная флора развита в Корее и целом ряде провинций Китая, как то в Маньчжурии, Хэбее, Шаньси, Хуннане и др. Общим их признаком является присутствие рода *Gigantopteris* и многочисленных карбоновых форм наряду с рано появляющимися предвестниками мезозойской флоры, в количестве гораздо большем, чем в нашей сибирской, что само по себе уже говорит за южное происхождение мезозойской флоры. Из всех этих пермских флор пока наилучше изучена Т. Г. Галле флора провинции Шаньси, которой и можно воспользоваться для характеристики флоры восточного и юго-восточного Китая и Кореи. Растительные остатки здесь встречаются в трех свитах: Юэмынькоу, нижней Шихэцзы и верхней Шихэцзы.

В то время как свиту Юэмынькоу можно считать стефанской (верхней каменноугольной), обе свиты Шихэцзы не выходят за пределы средней перми или может быть даже заключаются обе в пределах нижней перми. В слоях Юэмынькоу сохранилось немного остатков, это *Sphenopteris* sp., *Pecopteris* cf. *feminaeformis*, *Alethopteris* sp., *Callipteridium trigonum*, *Neuropteris* sp., *Sphenophyllum oblongifolium*, *S. verticillatum*, *Calamites Suckowii*, *Annularia stellata*, A. cf. *pseudostellata*, *Lepidodendron Gaudryi*, *Stigmara ficoides*, *Cordaites Schenkii*, *C. principalis*.

В этой флоре еще отсутствуют как *Gigantopteris*, так и все характерные элементы свиты Шихэцзы, и нет никаких оснований смотреть на флору Юэмынькоу как на более молодую, чем стефанская. Флора свиты Шихэцзы однако тоже еще не утрачивает своих карбоновых элементов и является очень своеобразной, в том числе и в видовом отношении. Так например из 58 видов нижней Шихэцзы лишь 15 встречаются в других странах, в стефанских и нижнепермских флорах; среди них отметим: два вида *Pecopteris*, *Taeniopteris multinervis*, T. cf. *Schenkii*, *Sphenophyllum emarginatum*, *S. Costae*, *S. Thonii*, *Calamites Suckowii*, *Stigmara ficoides*. Другие растения представлены чисто-местными видами, более или менее близкими европейским или американским, или — реже — гондванским, или же совершенно особенными эндемичными родами. Кроме уже указанных в состав флоры нижней Шихэцзы входят: *Sphenopteris tenuis* и шесть новых видов, *Chansitheca paleosilvata*, *C. Kidstonii*, *Pecopteris orientalis*, *P. unita*, *P. feminaeformis*, *P. hemiteliodes*, *P. anthriscifolia* и около 10 новых видов, *Alethopteris Norinii*, *A. ascendens*, *Callipteridium trigonum*, *Odontopteris subcrenulata*, *O. orbicularis*, *O. lacera-tifolia*, *Emplectopteris triangularis*, *Neuropteridium polymorphum*, *N. nervosum*, *Protoblechnum Wongii*, *Taeniopteris multinervis*, T. cf. *Schenkii* и 9 новых видов, *Gigantopteris nicotianaefolia*, *G. Lagrelii*, *G. Whitei*, *Chiropteris reniformis*, *Cladophlebis Nyströmii*, *Annularites ensifolius*, *A. lingulatus*, *A. heianensis*, *Annularia mucronata*, *A. crassiuscula*, *Aste-*

rophyllites longifolius, виды *Sphenophyllum*, в том числе *S. oblongifolium*, *S. sinocoreanum*, *S. rotundatum*, *S. fimbriatum*, *Lepidodendron oculus felis*, *Stigmaria ficoides*, голосеменные — *Cordaites principalis*, *C. Schenkii*, *Baiera tenuistriata*, *B. spinosa*, *Rhipidopsis lobata*, *Saportaea nervosa*, *Dioonites densinervis*, *Cornucarpus* — 6 видов, *Samaropsis* — 4 вида, *Psymtophyllum multipartitum*, *Norinia cucullata*, *Astrocypulites acuminatus*, *Nysirömia pectiniformis*, *Pelourdea reflexa*, *Plagiozamites oblongifolius*, *Tingia carbonica*, *T. crassinervis*, *T. partita*.

Флора свиты верхней Шихэцзы настолько мало отличается от только что описанной, что нет нужды рассматривать ее отдельно. Ее особенностями, кроме продолжения существования таких видов, как *Lepidodendron*, *Stigmaria*, переходящих из нижней свиты, следует считать появление уже ряда мезозойских форм, кроме *Cladophlebis Nyströmii*, еще *Dioonites densinervis*, *Baiera*, а затем многочисленных *Taeniopteris*, хотя и имеющих сходство с нижнепермским *Taeniopteris abnormis* Европы (но вероятно отличных от перистых *T. jejunata*), но в общем все же сообщающих флоре мезозойский гондванский оттенок. Не менее характерно для этой флоры отсутствие таких легко ожидаемых здесь типов Гондваны, как *Schizoneura*, *Neocalamites*, *Phyllothea*, *Glossopteris*, *Noeggerathiopsis Hislopilii*.

С другой стороны обращает внимание и отсутствие европейских типичных растений перми, как *Callipteris*, *Walchia*, *Ullmannia*, *Voltzia*, достигающих еще Кузнецкого бассейна. *Gigantopteris Whitei* и *Saportaea* сближают эту флору с американской, такие же типы, как *Tingia*, *Plagiozamites*, *Norinia*, являются вполне своеобразными эндемиками. Как сказано, флора верхней Шихэцзы — не моложе средней перми, и дальнейшее развитие растительности в Шаньси нам неизвестно, так как залегающая выше свита Ши-чан-фын (Shichiengfeng) (верхнепермская?) имеет пустынный характер образования и лишена остатков растений, как равно нет остатков верхнепермской флоры и в окрестных провинциях. Правда, японские геологи были склонны рассматривать богатую отпечатками растений (детально еще не изученными) свиту Кобосан Кореи, как пермтриасовую, но более оснований, кажется, видеть в ней, вместе с Т. Галле, лишь эквивалент верхней Шихэцзы, а в более древней свите Джидо (Jido) — нижней Шихэцзы, что таким образом как бы обрывает при имеющихся у нас данных цепь известных в Вост. Азии флор с середины пермского периода, чтобы опять затем начаться уже после следов нижнетриасовой, уже с кейпера, притом скорее всего верхнего. Так в Китае флора Кайпинского бассейна в Хэбэе в общем походит на флору Шаньси и соответствует флоре слоев Юэмынькоу и нижней Шихэцзы, как флора Пынь-си-ху в южн. Маньчжурии. В Корее флора свиты Джидо, по Галле, соответствует нижней Шихэцзы и может быть даже более низким горизонтам, причем для нее характерными являются: *Taeniopteris multinervis*, *Odontopteris subcrenulata*, *Callipteris conferta*, *Sphenophyllum Thonii*, *Tingia carbonica*, наряду с которыми указана еще чисто карбоновая *Mariopteris muricata*. В свите Кобосан — вероятном эквиваленте верхней Шихэцзы — характерны: *Pecopteris orientalis*, *Gigantopteris nictianaeolia* и *Chiropteris reniformis*, но кроме того в ней указываются *Neocalamites Merianii*, *Taeniopteris spathulata*, *Thinnfeldia cf. incisa*, свидетельствующие о ее более молодом якобы возрасте; вопрос этот можно считать открытым, и если действительно эти мезозойские формы приурочены

к тем же слоям, я также считал бы их во всяком случае новее среднепермских.

Флора *Gigantopteris*, будучи на севере Китая приурочена к свите, покрывающей главные угленосные горизонты, на юге Китая, наоборот, приурочена к главной угленосной свите, из чего заключают о смещении в Китае эпохи углеобразования с севера на юг от карбона к перми. По А. Грэбу возможно, что наиболее южные флоры *Gigantopteris* даже соответствуют верхней перми, но и этот вопрос еще не разрешен окончательно.

Что касается климатических условий, в которых развивалась пермская флора Китая, то целый ряд признаков указывает на теплый и даже жаркий, но влажный климат. Отсутствие *Walchia*, спутника ксеротермических флор, *Cordaites aequalis*, типичной породы более северной пермской тайги, необычайное разнообразие других форм, пышное развитие бананоподобных *Taeniopteris*, *Gigantopteris*, в морфологических признаках которого узнается повидимому лиана,— все это свидетельствует в том же направлении. Признаки более верхней свиты Шаньси, Шичан-фын, говорят о последовавшем наступлении пустынного климата, сменившего фазу латеритообразования. В Сев. Америке в начале пермского периода условия для развития растений продолжали становиться менее благоприятными в смысле аридизации климата, однако это явление протекало не так резко, и в начале перми растительность например аппалачского района еще удерживала свой каменноугольный состав и характер, принимая мигрантов из Вост. Азии через Аляску, в то время как в восточные штаты проникали европейские формы, складывавшиеся там под влиянием климата с увеличивающимися контрастами явлений. Позже явления аридизации усилились, выразившись на западе США в отложении толщ гипса, поваренной соли и поташа, а также в образовании красных песков и илов.

Нам осталось теперь рассмотреть еще одну из самых интересных флор земного шара — гондванскую, или глоссоптериевую.

Гондвана. Это флора Индии, Афганистана и стран южного полушария Южной Африки, Ю. Америки, Австралии, Нов. Зеландии и Антарктического континента, которая характеризуется постоянным присутствием двух папоротникообразных растений *Glossopteris* и *Gangamopteris* и отсутствием обычных карбоновых и пермских форм европейской флоры. Район распространения этой флоры как раз совпадает с областью гондванского оледенения или его влияния. Позднее гондванские элементы, мигрируя на север, вторгаются в область североазиатской и даже европейской флоры. Самый факт возникновения глоссоптериевой флоры видимо стоит в связи с гондванским оледенением. Не раз растения гондванской флоры наблюдались растущими непосредственно на морене. В Австралии, Южной Африке и Южн. Америке слои с остатками глоссоптериевой флоры находятся иногда прямо зажатými среди ледниковых образований или подстилаемыми ими (Сахни, Дю Тойт). Самый характер растений глоссоптериевой флоры очень своеобразен (рис. 285). Среди них отсутствуют растения, имеющие богато расчлененные вайи с нежными сегментами; листовые формы этих растений становятся грубыми, простыми или рассеченными на немногочисленные плотные дольки. Характер листы самого *Glossopteris* необыкновенно напоминает строение таких водяных растений, как *Menyanthes trifoliata* или *Comarum palustre*, и они представляются растениями мелких побережий озер и болот. К сожалению

самый процесс превращения каменноугольной флоры в глоссоптериевую для нас остается не вполне ясным, так как в странах, где наблюдаются остатки последней, как раз обычно отсутствуют флоры середины каменноугольного периода. В Аргентине мы знаем например лишь кульмскую флору, после чего уже следует флора пограничной эпохи между карбоном и пермью; в восточной Австралии известна также лишь кульмская или верхнедевонская флора (Смит-крик). Характер и возраст недавно обнаруженной на Суматре не-глоссоптериевой флоры еще недостаточно выяснен.

Обычно состав всякой глоссоптериевой флоры не разнообразен; в нее входят папоротникообразные *Glossopteris indica* и другие виды,



Рис. 285. Ландшафт гондванской флоры по Сьюорду.

B — *Buriadia*; C — *Cordaites* (*Noeggerathiopsis*); G — *Glossopteris*; Gd — *Gondwanidium*; Gg — *Gangamopteris*; Ln — *Lepidodendron*; P — *Phyllothea*; Pg — *Psymnophyllum*; Ps — *Psaronius*; Sg — *Sigillaria*; Sp — *Sphenophyllum*; Sz — *Schizoneura*.

Gangamopteris cyclopteroides и другие виды, с *Vertebraria indica*, как корневищем первой из них; далее *Neuropteridium validum* и такие более редкие формы, как *Belemnopteris*; из *Articulata* в большом количестве встречаются *Schizoneura gondwanensis* и виды *Phyllothea*, как *P. indica*, *P. australis*, *P. deliquescens*, *Sphenophyllum speciosum* (Индия, Австралия), *Cordaites aequalis*, *Noeggerathiopsis Hislopii* и вероятно близкие к гинкговым *Psymnophyllum*, *Rhipidopsis gondwanensis* (Индия) и *R. ginkgoides* (Аргентина, а также на Печоре). Однако не везде такая глоссоптериевая флора наблюдается лишь в чистом виде, как в Австралии, Ост-Индии, Вост. Африке, Фалькландских о-вах, на Антарктике и в Аргентине. В южн. Бразилии и южн. Африке, т. е. в пределах того же древнего

Гондванского континента, наблюдаются и смешанные флоры, которые благодаря присутствию в них видов, общих с Европой, могут до известной степени дать указания в отношении возраста соответствующих слоев. В Бразилии, как раз в упомянутых выше слоях, зажатых между двумя пачками ледниковых отложений, кроме остатков типичной глоссоптериевой флоры находятся остатки каламитов, сигиллярий, лепидодендронов и обыкновенных кордаитов. Впрочем, по Дю Тойту, еще не вполне ясно, развивались ли там эти два сообщества одновременно, или же глоссоптериевая флора сменила более древнюю карбоновую. Кроме *Lepidodendron* там известны остатки *Lepidophloios*, *Psaronius brasiliensis*, а также субсигиллярии, типа *S. Brardii*, которые находятся и среди глоссоптериевой флоры южн. Африки. В последнее время однако стали известны некоторые обычные карбоновые флоры весьма близко от области распространения гондванских, именно в Боливии и Перу, детальное изучение которых несомненно прольет свет на взаимоотношения чисто-карбоновой и глоссоптериевой флор. Районы борьбы древней карбоновой флоры с глоссоптериевой никоим образом не ограничиваются территорией в пределах гондванского оледенения. Ее следы можно отметить прежде всего во всей тунгусской флоре Сибири, и особенно ярко это выражено в области течения рек Печоры и Двины, куда достигли *Golssopteris*, *Gangamopteris*, *Rhipidopsis*, *Noeggerathiopsis*. Но в то время как в Южн. Америке глоссоптериевая флора так сказать *in statu nascendi* борется с коренными обитателями того же ареала, вставая как *deus ex machina*, на Ангариде гондванские элементы примешиваются к флоре уже в качестве мигрантов, новых насельников, и вступают в состязание не только с основной карбоновой флорой Европы, но еще больше с пермскими элементами. Весьма вероятно, что север Азии становится таким образом полем соревнования между вторгшейся с юга гондванской флорой и пришедшей из Европы пермской. Лишь *Cordaites aequalis* тут видимо очень рано овладел полем и образовал необозримые чистые насаждения кордаитовой тайги. Как и во флоре Шихэцзы, в Гондване местами наблюдается первое проявление типов, которым потом было суждено занять видное положение в более поздних флорах, например рода *Cladophlebis*; *Cladophlebis Roylei* появляется впервые в группе Baniganj в системе Дамуда Индии (верхи перми) и потом наблюдается в рэте Куинслэнда. Дериваты глоссоптериевой флоры местами сохранялись довольно долго, но как раз не в районах своего первоначального происхождения. Так мы в самой Гондване постепенно наблюдаем их исчезновение, и к эпохе Панчет Индии (пестрые песчаники Европы) они уже заменяются там другими, хотя также характерными формами, как *Danaeopsis Hughesii*, *Dicroidium*, в то время как *Glossopteris* мы находим в качестве примеси к рэтолайасовой флоре Тонкина и лайасовой Мексики, в виде *Phyllothea* сначала в Гондване, а затем и в Европе. К таким же остаткам гондванских пришельцев нужно отнести и *Schizoneura ferganensis* верхнего триаса Ср. Азии. В Индии, Африке и других странах Гондванского континента для этих отложений выработана местами детальная стратиграфическая шкала, но к сожалению точные даты различных фаз развития здесь геологических и биологических явлений еще не укладываются в общую шкалу, так как зависят от определения возраста средних и верхних продуктусовых (с *Productus*) слоев хребта Salt Range в Индии, в чем до сих пор нет достаточного согласия.

Последовательность развития флоры Гондваны Бенгалии в Индии в течение пермо-карбона и перми может быть представлена следующим образом. Отложения этих периодов в Индии именуются Нижней Гондваной (2700 — 3200 м), которая делится так: ¹

Отдел Дамуда:

свита Ранигандж (1500 м) — верхняя пермь,
свита железняковых сланцев (400 м),
свита Баракар (600 — 900 м) — средняя пермь.

Отдел Тальчир:

свита Кархарбари (150 — 200 м) — нижняя пермь,
свита Тальчир (100 — 150 м) — пермо-карбон.

Флора нижней Гондваны характеризуется преобладанием родов *Glossopteris*, *Gangamopteris*, *Schizoneura*, *Noeggerathiopsis*, *Voltzia* и многих других.

В основании отдела Тальчир или несколько выше его залегают валунный суглинок, свита далее состоит из сланцев и мягких песчаников.

Полевые шпаты пород являются неразложившимися, красные слои редки. Флора Тальчир очень небогата, будучи ограничена двумя видами *Glossopteris*, одним *Gangamopteris* и одним *Noeggerathiopsis*. В свите Кархарбари, состоящей из песчаников, конгломератов и реже сланцев с подчиненными пластами углей, кроме всех видов свиты Тальчир, среди которых преобладает *Gangamopteris cyclopteroides*, прибавляются еще другие виды и среди них характерны *Voltzia heterophylla*.

В Австралии возраст вероятного эквивалента свиты Тальчир, слоев Stoney Creek, следующих над валунным горизонтом, определяется морской фауной карбона, соответствующей фауне Speckled Sandstones Соляного Кряжа Индии. Как эквивалент Тальчира в южной Африке является свита Экка.

Отдел Дамуда развит преимущественно в долине Дамодар в западной Бенгалии и включает наиболее продуктивные угленосные толщи Индии с пластами, достигающими до 27 м толщины. Полевой шпат в этих породах каолинизирован. Отдел распадается на три свиты, охватывающие эпохи от средней до верхней перми: Баракар, железняковые сланцы и Ранигандж. Свита Баракар состоит из конгломератов, песчаников и сланцев, которым подчинены пласты угля 10 — 27 м толщины. Среди пород имеются и красочные прослои. Флора однообразна во всем отделе Дамуда, но наиболее богата она в верхней свите Ранигандж, которая кроме различных папоротников включает 16 видов *Glossopteris*, 4 вида *Gangamopteris*, *Sagenopteris*, *Schizoneura gondwanensis*, *Noeggerathiopsis Hislopia*, *Voltzia heterophylla*, *Albertia* и другие хвойные. При этом она имеет лишь один вид, родственник пермской флоре Европы, 2 — близких к триасовым и 6 — родственных или идентичных с юрскими формами Ангариды, о которых уже говорилось выше. В Африке свите Дамуда соответствует свита Бофорт, охарактеризованная флорой, а в Австралии — свита New Castle, отделенная от слоев Stoney Creek морской трансгрессией. Полевые шпаты свиты Ранигандж также каолинизированы.

¹ Оригинальные цифры мощности свит даны в футах; точный перевод приблизительных цифр в метры неудобен, округленные же цифры в метрах, какие даны у нас, дают не совсем правильную картину.

Развитие фитогеографических областей

Обратимся в заключение еще несколько к вопросу об образовании флористических и экологических областей в пермо-карбоне и пермском периоде. Этот промежуток времени был первым, в течение которого стало возможно подметить признаки одновременного существования различных по флористическому составу и биологическому облику флор на земном шаре. Применительно к современному распределению материковых масс для этого периода можно наметить область аркто-карбоновой, как ее называет В. Готан, флоры в северном полушарии и область глоссоптериевой, или гондванской флоры в южном. Не входя в дальнейшие детали расчленения этих областей, мы отметим, что растительность первой из них рядом морфологических признаков, как-то богатой расчлененностью листьев, обилием древовидных и ползучих папоротников, отсутствием годичных колец в древесине и т. п. (что относится конечно лишь к эпохе карбона и пермо-карбона, отнюдь не распространяясь на весь пермский период всего Старого Света, где вскоре произошли резкие изменения), указывает на влажный и теплый климат области своего существования. Вопрос остается иногда лишь в отношении ее субтропического или чисто тропического характера. Наоборот, растения глоссоптериевой флоры всем своим обликом, наряду с геологическими признаками пород, указывают на весьма умеренный климат, частью может быть прохладный, что подтверждается и появлением в древесине годичных колец, и многочисленностью и однообразием состава сообществ. Совершенно неоспоримо доказано, что в Гондванской области флора развилась на почве бывшей (хотя бы в кульме) обыкновенной карбоновой в той или иной связи с гондванским оледенением, о чем уже было сказано выше. Так как и эта флора и эти ледниковые явления отмечены на обширном пространстве всех континентов южного полушария и в Индии, то оставалось бы предположить, что это оледенение охватило колоссальную область и от южного континента перешло тропик Козерога и даже экватор, распространяясь в Индии. Эти непреодолимые трудности, равно как трудность объяснения большого однообразия глоссоптериевой флоры всех стран Гондваны, падают, если мы примем гипотезу Вегенера и допустим соединение всех частей Гондванской суши в материке Пангея (рис. 286). Такое построение сразу подведет подо все местонахождения глоссоптериевой флоры более ограниченную территорию и однообразные климато-экологические условия.

Тогда окажется, что все местонахождения флоры обыкновенного карбона с лепидодендронами и сигилляриями разместятся не в циркумполярной области северного полушария, а вдоль пермо-карбонного экватора, тогда как к северу от этой полосы поместится полоса степей и пустынь, характеризующаяся присутствием отложений гипса и каменной соли. Область более северной флоры этого времени осталась неизвестной, так как северный полюс с большей частью умеренного пояса располагались в области океана к востоку от берегов Америки, так что даже шпильбергенская флора нижнего карбона не лежала в области холодного климата. С движением точек полюса к востоку полоса пустынь стала двигаться на область каменноугольной флоры в Европе (красный лежень — цехштейн), а в Гондване оледенение прекратилось или благодаря отчасти общему изменению режима или вернее непосредственно вследствие

сдвига холодных областей к другим районам, так что даже на Антарктике было установлено (между 74° и 85° ю. ш.) присутствие настоящей глоссоптериевой флоры и пластов угля суммарной мощности 12 м. В освобожденных от ледника областях Гондваны вследствие изменения условий, отчасти — несомненного потепления, временами может быть наблюдалось возвращение на свои места древних карбоновых элементов, но преимущественно шло дальнейшее развертывание этой флоры, толчок возникновению которой был дан ледниковыми явлениями. Значительная часть гондванских растений как прибрежноводных, например *Schizoneura*, *Glossopteris*, едва ли испытывала особые затруднения для перехода

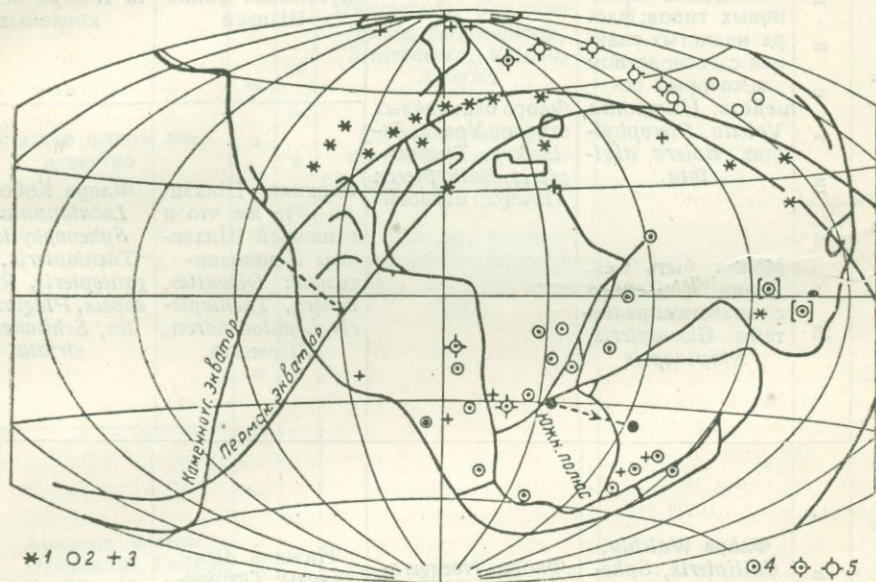


Рис. 286. Распространение аркто-карбоновой и глоссоптериевой флоры при построении материков по Вегенеру. По Кеппену и Вегенеру.

1 — пекоптериевая флора; 2 — глоссоптериевая флора без *Glossopteris*; 3 — лепидодендроновая флора; 4 — глоссоптериевая флора; 5 — смешанные флоры.

экватора. *Noeggerathiopsis* мог перешагнуть его в виде горно-лесной формации и получить затем особенно широкое развитие в относительно умеренной части Ангариды, в то время как другие элементы продвигались и далее сначала в виде тех же видов, а позже уже испытывая сильные модификации. Китайская провинция ангарской области Старого Света испытала на себе повидимому самое слабое воздействие как гондванского оледенения, так и последующего вторжения элементов глоссоптериевой флоры. Возможно, что в Уссурийский край *Noeggerathiopsis* пришли не прямо через Китай, а обходным путем через Сибирь. В китайской провинции карбоновая флора удерживалась наиболее долго, и пермская развилась в значительной степени автохтонно. Лишь почти в верхней перми, а может быть местами и позднее, засушливый период и здесь оборвал долгое спокойное развитие растительности. Постепенное смещение зоны угленосности к югу делает такое предположение вполне вероятным.

Табл
Синхроническая таблица распро

Периоды	Ярусы	Европа	А н г а р и д а		
			СССР	Китай	Корея
П е р м с к и й	Ц е х ш т е й н	Окончательное исчезновение карбоновых типов; флора медистых сланцев с господством некоторых семейств: <i>Ullmannia</i> , <i>Voltzia</i> , <i>Pterophyllum</i> , <i>Baiera digitata</i>	Флора окаменелых стволов Урала: <i>Zallesskya</i> , <i>Thamnopteris</i> , <i>Bathypteris</i> ; Печора; Белебей	Ши-ча-фын-пу; пустынная фация Шаньси	Зеленоцветная свита 1000 м, без ископаемых
		Может быть Сев. Двина и Печора с гондванск. реликтами <i>Glossopteris</i> , <i>Rhipidopsis</i>		Верхняя Шихэцзы — то же что и в нижней Шихэцзы и дополнительно: <i>Dioonites</i> , <i>Baiera</i> , <i>Taeniopteris</i> , <i>Lepidodendron</i> , <i>Stigmaria</i>	Флора Кобосан; <i>Lobatannularia</i> , <i>Sphenophyllum</i> , <i>Taeniopteris</i> , <i>Gigantopteris</i> , <i>Rhipidopsis</i> , <i>Plagiozamites</i> , <i>Schizoneura</i> , <i>striata</i>
П е р м с к и й	Красный лежень	Флора <i>Walchia</i> , <i>Callipteris</i> , <i>Sphenophyllum</i> , <i>Thonii</i> , <i>Psaronius</i> , <i>Baiera digitata</i>	Флора <i>Noeggerathiopsis</i> , <i>Psarolotheca</i> , <i>Callipteris</i> , <i>Psymphyllum</i> Тунгусского отдела: Кузнецкий, Тунгусский, Амурский и Уссурийский край; Якутия	Нижняя Шихэцзы: <i>Taeniopteris</i> , <i>Saportaea</i> , <i>Chiropteris</i> , <i>Sphenophyllum</i> (?), <i>Annularia</i> , <i>Tingia</i> , <i>Cladophlebis</i> , <i>Lepidodendron</i> , <i>Stigmaria</i>	Флора Джида <i>Taeniopteris multinervis</i> , <i>Callipteris congeria</i> , <i>Sphenophyllum Thonii</i> , <i>Tingia carbonica</i>
		Саксония, Тюрингия, Баден, Эльзас, Силезия, Отэн, Лодев, Брив, Тоскана, Зап. Урал			
К а р б о н	Стефанский	Флоры Отэн, Эпинак и др.	Нижняя флора Кузнецкого бассейна: <i>Lepidodendron</i> , <i>Stigmaria</i>	Юэмынькоу, Шаньси	Плохо сохранившаяся флора Котен

и ца 5
странения пермской флоры

		Г о н д в а н а		
		Америка	Индия	Африка и Южн. Америка
П е р м с к и й	Остатков флоры неизвестно		Св. Ранигандж <i>Glossopteris</i> , <i>Gangamopteris</i> , <i>Sagenopteris</i> , <i>Schizoneura</i> , <i>Voltzia</i> , <i>Albertia</i>	Св. средний и нижний Бюфорт южн. Африки с <i>Glossopteris</i> , <i>Schizoneura</i> , <i>Phyllothea</i>
			Св. железняковая, флора беднее, сходная с Ранигандж	
П е р м с к и й	Гермит	Аризона: <i>Walchia</i> , <i>Ullmannia</i> , <i>Voltzia</i> , <i>Callipteris</i> , <i>Yakia</i> , <i>Supaia</i> , Техас, Оклагома	Св. Баракар, флора — <i>Glossopteris</i> , <i>Gangamopteris</i> , <i>Noeggerathiopsis</i>	
		Уичита		
П е р м с к и й	Уичита		Св. Кархарбари, флора <i>Gangamopteris</i> , <i>Glossopteris</i> , <i>Voltzia heterophylla</i>	Флора Рио-Бонито в Бразилии: <i>Lepidodendron</i> , <i>Sigillaria</i> , <i>Glossopteris</i> , <i>Gangamopteris</i> , <i>Phyllothea</i> , <i>Noeggerathiopsis</i>
			Св. Тальчира, флора <i>Glossopteris</i> , <i>Gangamopteris</i> , <i>Noeggerathiopsis</i>	Флора Экка Карру: <i>Glossopteris</i> , <i>Gangamopteris</i> , <i>Sigillaria</i> , <i>Lepidodendron</i> Флора Двайка сист. Карру южн. Африки: <i>Lepidodendron</i> , <i>Gangamopteris</i> , <i>Phyllothea</i>

Рэтская флора Донг-гиао в Тонкине является непосредственной приемницей пермской фазы видообразования.

Если в течение пермского периода Гондванская область глоссоптериевой флоры и подверглась некоторой дифференциации, то она не была так заметна, как в области флоры Европы, Ангариды и Америки, которую я бы назвал областью *Walchia-Callipteris*, если бы эти элементы были равно представлены и в Китае. Китайскую флору пермо-карбона и перми можно бы выделить в особую область, объединяя тогда лишь Европу, Сев. Америку и Ангариду, но так как между всеми ими существуют довольно тесные связи, то я предпочитаю оставить эту область как целую и характеризовать ее как область флоры *Walchia-Sphenophyllum*, считая характерным постепенное создание новых форм растений, при исчезнувших древних, и значительность роли мигрантов. Область эта делится на ботанико-географические провинции: 1) Европы — с ее *Walchia* и *Callipteris*, 2) Ангариды — тунгусской флоры с *Callipteris*, *Noeggerathiopters-Gigantopteris*, 3) Китая — с *Gigantopteris*, *Tingia*, но без *Callipteris* и *Noeggerathiopters*, и 4) Сев. Америки — с *Gigantopteris-Walchia-Callipteris*.

Черты сходства между ними распределяются таким образом. Флора Ангариды содержит как европейские элементы, так и элементы Гондваны с *Gigantopteris* Китая и Америки. Флора Китая имеет общими с Европой главным образом лишь более древние типы, новые же — с Сев. Америкой. Флора Сев. Америки имеет очень большое сходство с флорой Европы, частью — Китая (*Gigantopteris*). Совершенно ясно, что различие европейской, тунгусской, китайской и североамериканской флоры не объясняется разницей их возраста, но сложилось на почве климатических и эдафических условий и дальнейших путей развития различных растительных комплексов, заложенных под различными влияниями и воздействиями и частью обогащенных мигрантами, преимущественно из недавно еще возникших групп. У нас слишком мало, даже по Европе, материала, чтобы судить о дальнейших судьбах растительности в течение пермского периода. Может быть эти условия несколько лучше в гондванских странах, частью в Корее и Китае, но в первых — как уже сказано — отсутствует точная датировка; в последних соответственные стадии пока слабо разработаны. Вследствие этого поневоле о всех путях, пройденных поздней пермской флорой, приходится заключить по дальнейшим этапам — по флорам кейпера и рэта.

Развитие слоевищных растений пермского периода

Остается прибавить несколько слов о развитии флоры низших споровых растений, преимущественно пермских морей, частью — пресных вод. Естественно, что продолжали свое существование все те группы споровых, которые возникли уже ранее, и пермский период в этом отношении не дал чего-либо нового.

Из зеленых водорослей из перми приводится *Pila bibractensis* из Европы, а из области Гондваны — *Reinschia australis*, из известковых сифоней — *Vermiporella velebitana*, *Mizzia velebitana* и др., но группа эта еще не получила того развития, которого она позже достигла в триасе. Известны также немногие грибы, в том числе гифы микоризды.

Параллельное развитие главнейших флор земли в пермском периоде может быть представлено таблицей 5.

ТРИАСОВАЯ ФЛОРА

Общая характеристика

Триасовые флоры далеко не принадлежат к наиболее распространенным на земном шаре, и это в особенности относится к эпохе нижнего и среднего триаса, унаследовавшей условия сухого климата пермского периода по крайней мере в пределах Европы и средних широт Азии и Сев. Америки. Большое количество местонахождений флоры становится известным с кейпера, когда местами в Европе возобновляются процессы углеобразования, и особенно с его верхнего яруса — с рэта, откуда известно уже очень много местонахождений растений, причем этот горизонт чаще всего тесно сливается с лайасом и флористически почти тождествен с последним. Остатки флоры яруса пестрых песчаников (Bunt-sandstein немцев, grésbigarrées французов) известны из окр. Магдебурга, Ангальта, Лотарингии и Бадена. Еще более скудны остатки из раковинистого известняка Европы — из верхней Силезии и Эльзаса. Более обильны флоры кейпера — например близ Базеля, Лунца и Австрии. Рэтские флоры находятся во Франконии, Франции, Польше, Сконе в Швеции, и может быть частью ей принадлежит флора Каменки, близ г. Изюма, в балке «Протопівська». Признаки триасовой флоры имеются и в триасовых отложениях на оз. Баскунчак. В Сев. Америке нижнетриасовые растения известны из Аризоны и Нью-Мексико, верхнетриасовые — из Ричмондского бассейна, в Виргинии, Пенсильвании, сев. Каролине и Мексике. Кроме того богата и хорошо изученная рэтская флора сохранилась на восточном берегу Гренландии, в бухте Скорзби (Гаррис). В Азии остатки нижнетриасовой флоры известны с о. Русского из-под Владивостока, вероятно местами они же представлены в Якутии; возможен также нижнетриасовый возраст некоторых угленосных толщ Кореи и Китая. Остатки верхнетриасовой флоры известны из Туркестана (Камыш-баши), Приуралья, монгугайской толщи Уссурийского края и Кореи, южного Китая и Тонкина.

На остатках бывшего континента Гондваны триасовая флора сохранилась в толще слоев верхней Гондваны, до яруса Панчет Индии включительно (рэта), но отделение их от пермских слоев и точная хронологизация здесь еще остаются не вполне удовлетворительными. Такие же флоры найдены в Индии, Австралии, Н. Зеландии и южн. Африке. Остатки триасовой флоры обнаруживают различный состав, в зависимости как от геологического возраста, так и географического положения. Резкие различия, выступившие на переломе между периодами перми и карбона между флорой Гондваны и Ангарида с Европой и Сев. Америкой, еще далеко не изгладились в период триаса, хотя некоторые различия благодаря взаимному проникновению и успели стереться, и к эпохе рэта флора земли опять стала приобретать то однообразное сложение, максимум которого повторился в середине юрского периода.

Географическое распределение

Европа. В Европе эпоха пестрого песчаника являлась продолжением сухой эпохи цехштейна, соответствовала сильному отступанию морей и субаэральному образованию осадков, пустынный характер которых подтверждается их красным цветом. Находки растений в этих

отложениях Зап. Европы, Германии и Франции спорадичны и как бы соответствуют отдельным оазисам, частью по берегам рек и озер. Растения принимают резко ксероморфный характер, и новейший исследователь нижнетриасовой флоры Германии К. Френцен утверждает, что вся эта растительность была тесно связана с сухим климатом, по его мнению, представляя растительность или дюн или оазисов пустыни, причем большинство растений находится в верхних слоях этого яруса, но наиболее типичные ксерофиты — *Pleuromeia* — еще в средних, когда быть может был достигнут максимум ксеротермизации страны, еще не испытавшей смягчающего влияния наступающего моря яруса раковистого известняка. Предположения о переживании до этого времени в Европе архаических лепидофитов и пр. мало обоснованы. Кроме немногих папоротников, к которым принадлежит и остаток *Psaronius triassicus*, *Neuropteridium intermedium* и др. виды, *Anomopteris Mougeotii*, в пестрых песчаниках Европы известны еще: *Equisetites Mougeotii*, *Schizoneura paradoxa*, *Pleuromeia Sternbergii*, *P. oculina*, а из голосеменных — *Voltzia heterophylla*, *Pelourdea*, *Yuccites* и некоторые другие.

Из яруса раковистого известняка, отложенного морем, почти вовсе не сохранилось остатков растений, кроме стволов *Knorripteris*, и хвойных в роде *Pagiophyllum*. С начала последней эпохи триаса, кейперской, наши сведения о триасовой флоре Европы снова обогащаются. Из этих отложений сохранилось два типа флоры, один — более сухолюбивая — слоев Lettenkohle и Schilfsandstein, и другой — развитая в Лунце и близ Базеля, в Нейвельте. Обычная кейперская флора состоит из *Lacopteris lunzensis*, *Danaeopsis marantacea*, *Gleichenia gracilis*, *Dictyophyllum serratum*, *Chiropteris digitata*, *Cladophlebis remota*, *Equisetites arenaeus*, *Pterophyllum Jegeri*, *P. longifolium*, *Voltzia koburgensis*.

Гораздо богаче флоры Лунца и Базеля, где впервые встречаются те типичные южные формы, которые находят свое широкое распространение уже в эпоху рэта. Это — *Clathropteris*, *Camptopteris*, *Lacopteris*, *Todites Rüttimeyeri*, первые *Nilssonia* и беннеттиты — *Williamsonia Wettsteinii*, а также хвощевые — *Equisetites platyodon*, *E. Bronnii*, *E. macrooleon*; из голосеменных неизвестного положения — *Clathrophyllum* и *Vambusium*. Кейперу соответствует и виргинская флора Сев. Америки, которой мы коснемся ниже. После этой среднекейперской флоры на более поздние века падает перерыв, и вновь изобилуют остатками уже рэтские слои. Наконец в век рэта, когда и процессы углеобразования стали развиваться шире, флора типа лунцкой и базельской, утрачивая свои еще архаические элементы, распространилась в Европе уже повсюду. Состав ее был следующий: *Marattiopsis Muensteri*, *M. hoerensis*, *Danaeopsis fecunda*, *Norimbergia Braunii*, *Hydropterangium marsilioides*, *Lacopteris elegans*, *Thaumatopteris*, *Dictyophyllum Muensteri*, *Camptopteris spiralis*, *Hausmannia crenata*, *Todites Rössertii*, *T. princeps*, *Sagenopteris rhoifolia*, *Pterophyllum braunianum*, *Wielandiella angustifolia*, *Nilssonia pterophylloides*, *Lepidopteris Ottonis*, *Baiera muensteriana*, *Podozamites distans*, *Baiera paucipartita*, *Pityospermum*, *Schizolepis Braunii* и пр.

Почти все эти роды встречаются выше и в лайасовых слоях, но такие, как *Camptopteris* и *Lepidopteris*, могут считаться исключительно рэтскими руководящими ископаемыми и выше, т. е. в лайасе, уже неизвестны. В лайасе Гаррис выделяет зону *Thaumatopteris*, также чрезвычайно характерного папоротника.

Сев. Америка. В Сев. Америке развита триасовая флора более или менее сходная с европейской. В Сев. Америке нижнетриасовые отложения также представлены большей частью грубозернистыми породами, вероятно связанными с происхождением в сухом климате, на что указывает красный цвет пород на западе США. Кроме отложений соли там встречаются и чисто-пустынные образования; отложения с растениями крайне редки. Исключением из этого является ископаемый лес Аризоны нижнетриасового возраста. Здесь стволы рассеяны на площади более 200 км, и на пространстве более 100 км они образуют три настоящих «ископаемых леса», где тысячи каменных бревен лежат на поверхности пустыни, как бы занесенные приливом или наводнением. Многие из них достигают диаметра 1 м, а одно из «бревен» оказалось толще 2 м и до 40 м длины. Все стволы превращены в агат или халцедон великолепного красного, голубого, желтого или пурпурового цвета, причем местами они имеют естественную пустынную полировку. Район этот заповедан под именем «Национального памятника окаменелого леса». Срез такого ствола находится в Музее ботанического сада Академии наук в Ленинграде. Но в этом ископаемом лесу представлено не так много разновидностей древесин; пока известно всего две: *Araucarioxylon* и *Woodworthia* — тип близкий к первой; обе древесины хвойные. Стволы были принесены повидимому издалека. Другая нижнетриасовая флора была найдена в штате Нью-Мексико в виде остатков папоротников, хвоща и некоторых цикадофитов. Но больше всего о составе триасовой флоры Сев. Америки, на этот раз уже кейперского возраста, мы узнаем на основании находок в Ричмондском бассейне в шт. Виргиния. Здесь известны папоротники *Acrostichites tenuifolia*, *Lonchopteris*, *Mertensides bullatus*; к ним присоединялись крупные *Macrotaeniopteris* с листьями до 15 см ширины и более 1 м длины, затем *Clathropteris*. Из хвощевых там найдены были *Neocalamites*, до 40 видов цикадофитов, в том числе *Sphenozamites rogersianus*, *Stenophyllum braunianum* — наиболее многочисленные.

Внетропическая Азия. У нас имеется пока очень немного данных о триасовой флоре Азиатской части СССР и вообще материка Ангариды. Из грубых песчаников морских отложений Русского острова у Владивостока известны остатки *Pleuromeia Sternbergii*, *Thinnfeldia* и обломки крупных *Equisetales*, что показывает, что пустынные типы Европы одновременно были развиты также на берегах Тихого океана. Вопрос о присутствии остатков флоры нижнего триаса в Корее и Китае является еще открытым, и те слои с богатой флорой, содержащей еще многочисленные пережитки палеозойских, даже карбоновых форм, которые первоначально были приняты в Корее (Ябе) и в Шаньси (Э. Норин) за пермтриасовые и триасовые, теперь рассматриваются (Т. Галле) как пермские. Однако надо отметить, что вопрос этот еще не вполне ясен, и возможно некоторые слои и хранят там также нижнетриасовую флору, как районов, оставшихся влажными в этот период преимущественного господства сухого климата в Америке и Евразии. Каких-нибудь данных можно ожидать и от триаса нашего севера. Гораздо лучше известны рэтская и частью может быть даже средне- и нижнекейперская флора Азиатской части СССР, хотя в большинстве районов мы или не можем точно отделать эти флоры от лайаса (Приуралье, Туркестан) или очень точно установить их возраст (Уссури). В Приуралье мы знаем остатки *Cladophlebis Roessertii*, *Todites* sp., *Osmundites Prigourovskii*, *Taeniopteris*

sp., *Equisetites arenaceus*, *Neocalamites hoerensis*, *Phyllothea*, *Annulariopsis inopinata*, *Neocalamites Nordenskioldii*, *Anomozamites lindleyanus*, *Antholithes Krascheninnikowii*, *Uralophyllum Krascheninnikowii* и пр.

Из Ферганы из верхнего триаса известны *Schizoneura ferganensis*, *Neocalamites ferganensis*, *Cladophlebis* sp., *Podozamites* sp. Может быть и другие флоры, пока рассматриваемые как лайасовые (см. ниже), также относятся к рэту. Безусловно верхнетриасовой, рэтской или частью даже более низких горизонтов кейпера является флора монгугайского яруса Уссурийского края и Кореи. Здесь известны: *Clathropteris meniscioides*, *Dictyophyllum rugosum*, *Camptopteris spiralis*, *Hausmannia ussuriensis*, *Cladophlebis* (несколько видов), *Taeniopteris ensis*, *T. spathulata*, *T. stenophylla*, *Macrotaeniopteris Richthofenii*, *Neocalamites Carerei*, *Ginkgo digitata*, *G. sibirica*, *Phoenicopsis speciosa*, *Czekanowskia rigida*, *Podozamites lanceolatus* и некоторые другие, как например многие виды *Cycadophyta*: *Pterophyllum* и т. д. Тем же характером, но более пышным развитием, отличается флора Китая, причем весьма характерно, что там *Dictyophyllum* встречается уже с пермскими видами растений, хотя точнее о возрасте этой флоры трудно сказать. Интересна рэтская (рэтолайасовая) флора Дон-гияо в Тонкине, где вместе с более или менее обычными формами богато представлены *Taeniopteris* (что таким образом является общей чертой пермских и триасовых флор Вост. Азии, включая ее гондванскую часть), а также имеются еще гондванские реликты в виде *Glossopteris*, *Noeggerathiopsis Hislopia* (?), ¹ *Annulariopsis inopinata*, как архаического элемента восточнокитайской флоры. Кроме того флора Тонкина отличается изобилием цикадофитов: *Pterophyllum*, *Otozamites* и др. Отметим, что в Тонкине, как и в Мексике, гондванские элементы примешаны к обычной мезозойской флоре вне области распространения настоящей глоссоптериевой флоры. В последнее время в вост. Закавказьи у Джульфы открыта кейперская флора, носящая большое сходство с тонкинской по своему общему облику.

Гондвана. Значительно иной состав и обличие имела триасовая флора стран, составлявших древний Гондванский материк.

Та резкая разница, которая установилась между флорой Гондваны и внегондванских стран в течение конца карбона и перми, стала постепенно стираться, с одной стороны благодаря постепенному исчезновению палеозойских элементов Гондваны, а с другой — благодаря взаимному обмену элементов флоры между Гондваной и Ангаридой. Мы знаем, что в Ангариде *Schizoneura* и *Phyllothea* появились в перми, как и ряд других форм. В конце концов мы видим, что в толще Панчет Индии и Стромберг южн. Африки (соответствующих нашему рэту) от древней гондванской флоры сохраняются лишь немногие реликты, как *Schizoneura*, *Glossopteris indica*, и появляются новые типы, характерные для мезозоя лишь Гондваны, как *Danaeopsis Hughesii*, *Dicroidium*, *Stenopteris elongata*. Наряду с ними выступают уже типы более широко распространенные, хотя для Гондваны остается характерным отсутствие многих типов Ангариды — как *Phoenicopsis*, *Czekanowskia* и др. С этого времени резкая разница флор Гондваны и Ангариды с Европой окончательно стирается, например в Австралию и Аргентину проникают *Matoniaceae* и *Di-*

¹ Принадлежность этого отпечатка именно к *Noeggerathiopsis*, впрочем, сомнительна. Южно-африканский палеоботаник Дю Тойт определенно считает флору Тонкина верхнетриасовой (рэт), а не лайасорэтской.

pteridaceae; в Австралии и Африке появляются и *Ginkgophyta* — роды *Baiera* и *Ginkgo*, которые однако в Индии пока не найдены.

Хотя в периоды полной консолидации материков Азии в конце пермского, а впоследствии и в конце триасового периода, между Ангаридой и Гондваной и произошел уже некоторый обмен форм, затрудненный однако наступившими неблагоприятными условиями для развития растительности, все же здесь еще продолжают преобладать древние гондванские типы (хотя например в Индии уже не было *Schizoneura*) — *Glossopteris*, *Gangamopteris*, *Danaeopsis Hughesii*. Слои нижнетриасового яруса Панчет в Индии не содержат угля, нередко имеют красный цвет и сохраняют еще характер свиты Ранигандж, но *Schizoneura* здесь не наблюдалась; кроме глоссоптериевых членов флоры в Панчет присутствуют 1 вид, близкий к триасовым, 4 вида, близких или идентичных к рэтским, и 1 вид, несколько напоминающий юрские формы Европы. Среднетриасовая группа Камтхи местами заключает железистые песчаники, разрабатываемые как руда, и содержат прекрасно сохранный флору из 7 видов *Glossopteris*, 1 вида *Gangamopteris*, *Danaeopsis*, *Angiopteridium*, *Pecopteris*, но в целом флора еще сохраняет состав дамудской. В группе Малери остатков растений нет.

Типичная триасовая флора гондванского типа была в последнее время изучена из слоев верхнего Карру в южн. Африке (Дю Тойт). Здесь в свите Бофорт, ниже- или среднекейперского возраста, были кроме других найдены: *Danaeopsis Hughesii*, *Taeniopteris*, *Thinnfeldia*, *Callipteridium*, *Odontopteris*, *Stigmatodendron*, *Schizoneura* или *Neocalamites*, *Ginkgo* и *Nilssonia*, причем *Danaeopsis*, *Schizoneura*, *Odontopteris*, *Nilssonia* и *Stigmatodendron* не заходят выше этих слоев. В более высоких слоях Мольтено, средне- или верхнекейперского возраста, между прочим наблюдались: *Cladophlebis nebbensis*, *C. Roessertii*, *C. concinna*, *Chiropteris*, *Taeniopteris spathulata*, *Glossopteris conspicua*, *Callipteridium africanum*, *Sagenopteris longicaulis*, *Marattiopsis Muensteri*, *Ginkgo digitata*, *Baiera Schenkii*, *Zamites*, *Pterophyllum*, *Nilssonia*, *Pseudoctenis*, *Voltzia liebeana*, *Elatocladus*, *Conites* и пр.¹

Общее заключение. По Гаррису, можно в эпоху рэта различать три флористических провинции: флору *Lepidopteris* в Европе и Гренландии, флору *Thinnfeldia* в Гондване и флору Тонкина со многими своеобразными чистоазиатскими элементами.

Согласно мнению того же автора, различить флору рэта и лайаса (с *Thaumatopteris*) пока представляется возможным только в Европе.

Мы закончили обзор главнейших триасовых флор земного шара; бросим же теперь еще общий взгляд на их развитие и распространение в течение этого периода. Из списков триасовых растений различных областей мы видели, что те резкие противоречия, которые в конце палеозоя установились между флорой Гондваны и внегондванских стран, в это время уже были утрачены и сглажены. С одной стороны, еще в перми *Glossopteris* достигает Двины, *Rhipidopsis* — Печоры, *Noeggerathiopsis*, *Phyllothea* — Ангариды, а из *Schizoneura* — почти неотличимая от *S. gondwanensis* форма достигает в триасе Ферганы, а ряд других ее видов распространяется по Европе. С другой стороны, такой характерный

¹ Du Toit A. L. The Fossil Flora of Upper Carroo Beds. «Ann. South Afr. Mus.», XXII, 1927.

ксерофит песков, как *Pleuromeia*, в нижнем триасе уже достигает Вост. Азии, повидимому из Европы, что между прочим показывает, что даже такие далекие миграции растений — не менее 8000 — 9000 км — происходили в относительно короткий срок, т. е. менее чем в течение одной эпохи.¹ Правда, Гондванская область и в триасе, до рэта, продолжала сохранять некоторые своеобразные черты, но даже в районах распространения самой типичной глоссоптериевой флоры в массе появляются элементы, общие с кейпером и рэтом Евразии. Нужно думать, что в то время как в Европе в эпоху красного лежня наступило и затем, усиливаясь, продолжалось осушение до эпохи «Muschelkalk» и кейпера и стали выработываться особые ксероморфные формы растений, приуроченные к оазисам пустыни, берегам рек и т. п., в Ангариде и особенно в Вост. Азии, а также в Гондване, происходило спокойное развитие флоры, сопровождавшееся иммиграцией форм как из Европы (*Walchia*), так и из Гондваны, причем в Китае засухливая фаза наступила лишь в верхней перми, в то время как в Китае же, но южнее, в верхнепермскую эпоху продолжалось еще углеобразование, может быть непосредственно перешедшее в триасовое. Именно здесь, в Вост. Азии, а может быть отчасти, как думает Дю-Тойт, в южной Африке, на Гондване происходило развитие целого ряда форм, какие проявлялись в Европе лишь в кейпере Лунца и Базеля, а в рэте получили универсальное распространение. Действительно, уже в свите Шихэцзы Китая (нижняя-средняя пермь) мы наблюдаем роды: *Cladophlebis*, *Neuropteridium*, *Chiropteris*, *Taeniopteris*, *Baiera*, *Dioonites*. Роды *Schizoneura* и *Phyllotheca* вышли из Гондваны. Род *Cladophlebis* в виде *S. Roylei* известен еще из гондванской флоры и потом становится наиболее обычным растением всей юры. *Baiera*, хотя и появляется еще в нижней перми Европы, имеет несомненно свой расцвет на Ангариде, и здесь возникают потом характерные для байкальской флоры роды *Phoenicopsis* и *Czekanowskia*. Род *Ginkgo* известен из кейпера южн. Африки и мог сложиться в Гондване или Китае; так как его нет в Индии, то последнее вероятнее. Китайское нахождение рода *Chiropteris* самое древнее, так как вне Азии он везде не древнее мезозоя; в Корее он также описан из монгугайской флоры. *Dipteridaceae* на юге Китая находятся еще среди пермских сообществ растительности. Таким образом, отнюдь не происхождения ксероморфной триасовой флоры (пестрые песчаники, раковистый известняк) на счет изменения дериватов флоры европейского карбона и дальнейших модификаций пермских типов, а также уже пришедших в Европу некоторых элементов Гондваны, как *Schizoneura paradoxa*, *Neocalamites Merianii*, мы должны рассматривать кейпер-рэтскую флору как продукт развития типов, возникших еще в пермский период в Ангариде (в частности в Китае) и на Гондване, а отчасти может быть и в Европе. Последнее я допускаю таким образом, что некоторые формы, как *Baiera*, *Pterophyllum*, *Taeniopteris*, возникнув в Европе в перми или ранее еще в верхнем карбоне, повидимому исчезли с этой территории, развились на востоке и в Гондване и вновь тут появились уже многочисленными группами в эпоху верхнего триаса и юры, как потомки когда-то оставивших эту страну эмигрантов. Этим путем была заложена не только рэтская, а по существу вся юрская флора, в полном почти однообразии охватившая весь земной шар.

¹ Было бы крайне интересно проверить на ряде примеров относительную длительность сроков миграции и продолжительности геологических эпох.

Таблица 6
Синхроническая таблица распространения триасовых флор

	Европа	Сев. Америка	Ангарида	Гондвана
Рэт	Флора Швеции, Франции, Польши, Гренландии, с <i>Lepidopteris Ottonis</i> , <i>Dictyophyllum xile</i> , <i>Camptopteris spiralis</i> , <i>Clathropteris</i> , <i>Neocalamites hoerensis</i> , <i>Marattiopsis Muensteri</i>		Флора Приуралья, Ферганы, Памира, Монгугайский ярус Уссурийского края с <i>Neocalamites Carrierei</i> , <i>Camptopteris</i> , <i>Clathropteris</i> , <i>Hausmannia ussuriensis</i> , <i>Taeniopteris</i> и Кореи, Н. Дайдо, Пинсян; Тонкин	Слои Кота-малери Индии—красные песчаники сухого климата. Флора Стормберг южн. Африки: <i>Danaeopsis Hughesii</i> , <i>Dicroidium</i> , <i>Glossopteris</i>
Кейпер	Флора Лунца, Базеля с <i>Danaeopsis marantacea</i> , <i>Lacopteris lunzensis</i> , <i>Camptopteris lunzensis</i> , <i>Voltzia coburgensis</i>	Флора бассейна Ричмонд в Виргинии: <i>Acrostichites</i> , <i>Lonchopteris</i> , <i>Macrotaeniopteris</i> , <i>Clathropteris</i> , <i>Neocalamites</i> , <i>Sphenozamites</i> , <i>Ctenophyllum</i>		Флора Мольтено, Карру южн. Африки: <i>Danaeopsis Hughesii</i> , <i>Marattiopsis Muensteri</i> , <i>Glossopteris</i> , <i>Callipteridium</i> , <i>Taeniopteris</i> , <i>Cladophlebis</i> , <i>Schizoneura</i> , <i>Ginkgo</i> , <i>Zamites</i> , <i>Pseudocatenis</i> , <i>Voltzia heterophylla</i>
Раковистые известняки	Флора <i>Knorripteris</i> , <i>Pagiophyllum</i> . Верхняя Силезия — Эльзас. Многочисленные <i>Siphoneae verticillatae</i> в морских отложениях			Св. Камтхи — флора <i>Glossopteris</i> , <i>Gangamopteris</i> , <i>Angiopteridium</i> , <i>Pecopteris</i> , <i>Danaeopsis</i> и др. типа Дамуды
Пестрый песчаник	Флора Магдебурга, Ангальта, Бадена. <i>Neuropteridium</i> , <i>Psaronius triassicus</i> , <i>Equisetites Mougottii</i> , <i>Schizoneura paradoxa</i> , <i>Pleuromeia</i> , <i>Dictyophyllum serratum</i> , <i>Voltzia heterophylla</i>	Ископаемый лес Аризоны; Нью-Мексико — <i>Araucarioxylon</i>	Флора Русского острова — <i>Pleuromeia</i> , <i>Thinnfeldia</i> , <i>Equisetales</i> . В Корею может быть верхняя часть свиты Кобосан.	Св. Панчет — флора типа Ранигандж, но без <i>Schizoneura</i>

Что касается водорослей, развивавшихся в триасовых морях, поскольку известно, среди них не возникло ни одной совершенно новой группы, так как например диатомовые впервые наблюдаются лишь с лайаса, что делает возможным допущение, что первые их формы начали существование с верхнего триаса, возникнув в холодноводных морях верхнетриасовой трансгрессии. Зато совершенно ясным становится расцвет в триасе уже ранее существовавшей группы известковых сифоней, особенно богато представленной теперь в триасовых известняках Альп. Начнем краткий обзор триасовых водорослей с простейших групп. Из сине-зеленых известны: *Spherocodium Bornemannii*, *S. Kokenii*, *Zonotrichites lissaviensis*; из известковых сифоней отметим роды: *Teutloporella*, ограниченная средним триасом, *Macroporella*, *Gyroporella*, *Oligoporella*, *Physoporella*, *Diplopora*, со многими видами, которые являются хорошими отличительными формами при установлении горизонтов триаса в южн. Европе. К бурым водорослям относим *Cystoseirites triassicus*, к багрянкам — *Lomentarites Bornetii*, *Solenopora triassica*, *Cheilosporites* и неизвестного положения *Calcinema*, *Algacites*. Известны и некоторые грибы: *Hysterites*, *Xylomites* и немногие другие (здесь же отметим, что в верхах триаса замечаются также следы продолжающегося существования мхов-печеночников, как например *Hepaticites* в Челябинске). Распределение главнейших триасовых флор земли представлено в таблице 6.

ЮРСКАЯ ФЛОРА

Общая характеристика

К юрскому периоду растительность всей суши опять, как ранее в каменноугольном периоде, достигла наибольшего однообразия, существуя в таком виде очень продолжительное время, в большинстве случаев в условиях, бывших благоприятными для сохранения ее остатков. Выше мы видели, что обширные пространства земного шара проходили засушливые, холодные или пустынные периоды, как под влиянием этих явлений резко менялся облик растительности, с одной стороны — вследствие пластичности растительных организмов, принимавших новые формы, а с другой — вследствие их последующего расселения по земле. Вначале существовавшая резкая противоположность флоры Гондваны утратила свои особенности и слилась с флорой Ангариды.

Юрская флора нам известна с самой древней эпохи этого периода — лайаса, причем лайасовая флора близка к рэтской и неотделима от последней даже в одном и том же районе, — если случайно отсутствуют немногие исключительно рэтские окаменелости. Правильнее было бы эти две эпохи рассматривать вместе, лучше сказать — проводить границу юрского периода ниже рэта, а может быть даже включать в него и кейпер, когда уже впервые сонм юрских растений занял видное место на земном шаре. Нужно добавить, что тот же однообразный характер юрской флоры в своем основном составе сохраняет еще и нижнемеловая или вельдская флора, которая может быть узнана также лишь в случае присутствия ее характерных руководящих видов, а не по обычным видам, встречающимся в массе. Впрочем между различными юрскими флорами

одного и того же района наблюдаются иногда и достаточные различия, может быть даже вклинивающиеся в периоды однообразного развития (например флора европейского мальма).

С другой стороны, у нас нет полной уверенности, что сходные, но далеко расположенные флоры имеют один и тот же возраст, и наоборот флоры, далеко отстоящие и различные по составу, не принадлежат одному и тому же веку, что так ясно выражено впоследствии в третичной и четвертичной флоре.

Географическое распространение флор

Юрская флора известна из множества местонахождений всех стран. Наиболее известны и важны из них — в Йоркшире в Англии, нижнеюрские — в Швеции, Франции, среднеюрские — ряда мест Германии, нижнеюрские — на Борнгольме, в Австрии и Венгрии (Банат), в Польше, верхнеюрские — в Золенгофене и местами во Франции, нижне- и среднеюрские — в Италии. У нас юрские флоры в Европейской части известны: в Каменке и с. Донце близ г. Изюма, в Крыму в Бешуе и на южном берегу, на Кавказе по Кубани и ее притокам в Карачае, у Пятигорска, в Ткварчелах и Тквибули и др., также в Осетии (Фиаг-дон) и Дагестане, в горючих сланцах Поволжья (Самарская лука) и пр. В Азиатской части СССР юрские растения находятся на Мангышлаке и в других местах Закаспийского края, на восточном склоне Урала, у Челябинска (Тугай-Куль—может быть рэт), в Каратау (средняя и верхняя юра), в Фергане, Бухаре, на Памире, в Кульджинском и Нарымском бассейнах, в Кузнецком и Иркутском бассейнах, в Мариинской тайге, в Танну-ола, в Забайкальи и Монголии, Джунгарии, на Амуре и его притоках Зее и Бурее и во многих местах Уссурийского края, где имеется флора от верхов триаса вплоть до нижнемеловой. Целый ряд местонахождений юрской флоры находится в пределах Арктики: в Якутии по р. Лене и у ее устья, на Свальбарде, Земле Франца Иосифа (82° с. ш.), в Гренландии (70° с. ш.), в западной Аляске, на о. Батэрсте, Новосибирских о-вах, о. Уединения, Земле короля Карла и пр. В Азии вне пределов СССР она встречается в Китае, Японии (свиты Нагато, Тетори, Риосеки), Корее, в Индии и Афганистане, на о. Цейлоне, также в Тонкине (если это только не рэт или даже более низкие горизонты триаса). В Америке известен ряд местонахождений в Орегоне, Калифорнии и др., в Южн. Америке — на Земле Грэма (63° ю. ш.), затем в Австралии и Нов. Зеландии.

Европа. Начнем наше описание с нижнеюрской, т. е. лайасовой флоры Европы. Эта флора по своему составу собственно совершенно не отличается от рэтской, и повидимому бассейны, в которых эта флора отложилась в Германии и Швеции, существовали без прерыва в течение этих обеих эпох. Кроме присутствия в лайасовых слоях ряда тех же *Clathropteris*, *Dictyophyllum*, *Cladophlebis*, *Neocalamites*, *Thaumatopteris* и пр., для них характерно отсутствие таких видов, как *Leptopteris Ottonis*, *Camptopteris spiralis*. Поэтому в большинстве случаев присутствии последних форм доказывает рэт, но их отсутствие оставляет вопрос о возрасте открытым, если мы не имеем других геологических доказательств. Поэтому в последнем случае о флорах говорят как о «рэто-лайасовых». К растениям скорее лайасовым, чем рэтским, можно отнести в Европе: *Hymenophyllites Zeileri*, *H. blandus*,

Haussmannia Buchii, *H. Zeileri*, *H. Forschhammeri*, *Laccopteris polypodioides*, *L. Woodwardii*, *Klukia Phillipsii*, *Gleichenia Rostafinskii*, *G. elegans* (Верона), *Matonidium Goepertii*, *Equisetites bunburianus* и некоторые другие формы, но большей частью чисто-местного значения. Интересным хвойным рэто-лейаса является *Palissya sphenolepis*. В Европейской части СССР мы не знаем чисто-лайасовых флор; флора с *Clathropteris* и *Dictyophyllum* у Каменки — скорее еще рэтская, но бешуйская флора в Крыму и кубанско-осетинская на Кавказе скорее относятся к лайасу, с нахождением в них таких характерных типов, как *Schizolepis Promethei*, *Macrotorellia hoshayahiana*, *Neocalamites hoerensis*, *Ctenis*. Определеннее выражена среднеюрская флора Европы (доггер или бурая юра), типично представленная в английском оолите. *Dipteridaceae* уже не играет роли среди ее папоротников, хотя некоторые из них еще продолжают встречаться вплоть до мела. Большую роль играют из папоротников *Cladophlebis denticulata*, *C. haiburnensis*, *C. nebbensis*, *Coniopteris hymenophylloides*, *C. quinqueloba*, *C. arguta*; *Marattiopsis Muensteri* уже редок; далее — *Todites Williamsonii*, *Eboracia lobifolia*, некоторые *Sphenopteris*, *Matonidium Goepertii*. Из хвощей остаются лишь несколько видов *Equisetites*: *E. columnaris* и в исключительных случаях *Phyllothea*, из *Hydropteridae* (или *Caytoniales*) — *Sagenopteris Phillipsii*, некоторые *Lycopodites* и *Selaginellites*; многочисленные *Cycadophyta*: *Taeniopteris vittata*, *Pterophyllum*, *Nilssonia mediana*, *N. polymorpha*, *Zamites gigas*, *Williamsonia pecten*, *Otozamites*, *Podozamites*, *Dictyozamites* и пр., *Baiera Phillipsii*, *Ginkgo digitata*, *G. Huttonii*; хвойные: *Brachyphyllum*, *Pagiophyllum*, *Elatides*, *Elatocladus*; голосеменные неизвестного положения *Erethmophyllum*, *Phylloaenia*. Среди аналогичной флоры у нас в Каменке был найден папоротник *Hymenophyllum*. В Англии в юрских слоях Стонсфильд был найден отпечаток *Phyllites stonfieldensis*, очень напоминающий очертанием лист двудольного растения, но слишком грубый по сохранности, чтобы судить о нем определенно. Кроме того в *Sagenopteris* некоторые видят листья *Caytoniales* с плодами *Caytonia* и *Gristhorpia*, по Томасу, представляющими первичные покрытосеменные. Наша среднеюрская флора по типу вполне примыкает к западноевропейской и не требует особого описания. Можно думать, что вообще растительность среднеюрской (и ранее) эпохи, состоя из сравнительно небольших папоротников и цикадофитов, представляла в этой части скорее кустарниковые заросли по берегам болот и озер, где образовался уголь. Более крупными были конечно гинкговые и хвойные, но господство последних двух групп существовало лишь в Сибири и Туркестане, где они составляли род однообразной хвойно-гинкговой тайги, тогда как в Европе преобладали цикадофиты и папоротники. В связи с верхнеюрской трансгрессией и уменьшением площади суши сокращается и число известных в Европе местонахождений флоры верхней юры или мальма, остатки которой наблюдаются даже в морских прибрежных образованиях. Повидимому климат сделался несколько суше, что совершенно определенно выразилось восточнее — в Туркестане, но флора вероятно лишь местами приобретала временно более ксероморфный облик и несколько иной состав, в котором можно отметить усиление группы хвойных с чешуйчатыми листьями и цикадеоидей. Из них можно упомянуть: *Zamites Feneonis*, *Otozamites*, *Echinostrobus Sternbergii*, *Paleocypris*, *Phyllostrobus*, *Pagiophyllum*, *Brachyphyllum nepos*, *Pinus*,

Cycadeoidea Moriei; из верхнеюрских папоротников можно указать *Hausmannia dichotoma*, *Stachypteris*, *Lomatopteris* и некоторые другие, отмеченные во флорах Франции и Португалии принимающих явно ксероформный габитус.

Сев. Америка. Мы не будем останавливаться на юрской флоре Сев. Америки, не имеющей ничего характерного и сходной с европейской, и прямо перейдем к юрской флоре Ангариды, где развитие растительности происходило с некоторыми отличиями от этого процесса в Европе.

Внетропическая Азия. Стратиграфия пресноводной байкальской толщи, как называется мезозойский отдел ангарской группы Сибири и Туркестана, слишком еще не выработана, чтобы мы могли производить в ее пределах строение расчленение флор по отдельным ярусам, и поэтому мы не можем остановиться точно на флоре лайаса. С другой стороны, нами была подробно описана флора предполагаемых рэтских отложений Приуралья и Туркестана, а частью и Дальнего Востока. Лайасовая флора или свалилась с описанной уже рэтской, или может быть даже все или часть этих слоев (кроме Камыш-баши, Монгугая) являются даже лайасовыми; во всяком случае разница между ними не может быть существенной. Вероятная лайасовая флора верхней части монгугайского яруса сохранила свои *Neocalamites*, *Clathropteris* и общенорский состав остальной части флоры, кроме характерных *Taeniopteris stenophylla* и др., которые являются ее особенностью, сближающей ее с флорой верхней гондваны. За среднеюрскую флору Сибири и Туркестана мы принимаем флору иркутского яруса байкальской системы, распространенную от Кузнецкого бассейна до Амура и может быть до берегов Тихого океана. Возможно, что возраст этой флоры несколько древнее доггера, или эта толща вообще содержит и более древние, чем доггер, пласты, но, так как в своем вертикальном и горизонтальном распределении флора этой толщи чрезвычайно однообразна, то о расчленении ее в этих пределах пока говорить не приходится, хотя нужно думать, что вся иркутская флора является моложе флоры любого из горизонтов монгугайского яруса или лишь приближается к верхнему из них.

Типичными растениями этой толщи, повсеместно сопровождающими угли, являются следующие. Из папоротников: *Cladophlebis denticulata*, *C. haiburnensis*, *C. nebbensis*, *C. Fontanei*, *C. argutula*, *Todites Williamsonii*, *Raphaelia diamensis*, *Eboracia lobifolia*, *Coniopteris hymenophylloides*, а изредка и *Clathropteris meniscioides* (Туркестан, близ Иркутска, Кузнецкий бассейн), *Hausmannia* (р. Ока, р. Иркут и др.). Из хвощевой заведомо известен *Equisetites ferganensis*, *E. columnaris* и один или два вида *Phyllothea*, пока плохо изученные. Цикадофиты в этих слоях очень редки — *Anomozamites lindleyanus*, *Nilssonia*. Гораздо богаче развита группа гинкговых и хвойных: *Baiera longifolia*, *B. pulchella*, *Ginkgo digitata*, *G. sibirica*, *G. lepida*, *Czekanowskia rigida*, *C. setacea*, *Phoenicopsis speciosa*, *P. angustifolia* и др., *Podozamites lanceolatus*, *Schizolepis*, *Elatides curvifolius*, *Elatocladus*, *Sequoia* (едва ли в действительности этот род), *Leptostrobus*, *Brachyphyllum* и др. Нужно отметить, что ранее описывавшееся как хвойное *Pityophyllum Nordenskiöldii* скорее принадлежит какому-то хвощевому растению, вероятно близкому *Neocalamites*.

Флора байкальского яруса Забайкалья еще не подверглась расчленению; там вероятны два горизонта с флорой, одному из них подчи-

нена *Williamsonia pecten*. Амурская флора имеет значительное сходство с иркутской, но выделяется мной в особый амурский ярус — или более молодой, чем иркутский, или совпадающий с его верхней частью; вероятно это типичная средняя юра, так как там отсутствуют какие-либо элементы как лайаса-рэта, так и вельда. Во многом состав амурской флоры сходен с иркутской, но она имеет больше цикадофитов, чем последняя: *Taeniopteris amurensis*, *Nilssonia Schmidtii*, *N. mediana*, *Ctenis falcata*, *Pterophyllum aequale*, *P. lancilobum*, *Dioonites Polynovii*, *Pseudoctenis amurensis*; тут же содержатся и папоротники *Coniopteris burejensis*, *Sphenopteris tyrmensis* и др., а из хвощей — *Equisetites burejensis*, с клубеньками, напоминающими таковые вельдских хвощей из Европы и юрско-меловых Вост. Азии.

Далее на восток, в пределах Уссурийского края, очень трудно выяснить характеристику среднеюрской флоры. Здесь общенюрские элементы встречаются в двух ярусах, монгугайском, обнимающем верха рэта и лайаса, и никанском, охватывающем апт, неоком и каку.о-то часть верхней и может быть средней юры, что пока еще не установлено.

Общенюрские элементы здесь те же, что в Сибири и на Амуре, папоротники: *Cladophlebis*, *Coniopteris*, гинкговые, саговниковые и некоторые хвойные. Ближе всего к среднеюрской могут стоять слои с флорой самых низов никанского яруса. Что касается флоры заведомо верхней юры или мальма, то и ее на Ангариде выделить нелегко: скорее всего ее характеризует более сухолобивая флора рыбных сланцев Каратау с *Brachyphyllum* и *Stachypteris turkestanica*, а на Дальнем Востоке также какая-то часть никанской флоры, хотя по типу она почти вся имеет элементы вельда, и потому до сих пор выделить в ней юрский и меловой отделы и не удастся. Довольно богаты растительными остатками наши северные окраины, например Якутия. По типу они сходны с иркутскими или имеют более молодой облик и таким образом частью являются может быть уже меловыми. Флору никанской толщи мы опишем, говоря о меловой флоре Ангарида. О флоре средней юры Восточной Азии мы можем судить по флоре свиты Тетори Японии, где более древние флоры Нагато и Бичу — рэтско-лайасовые — еще имеют *Dictyophyllum*. Флора Тетори представляет комплекс, очень сходный с амурской флорой, и наконец флора Риосеки, охватывающая конец юры и начало мелового периода, совершенно соответствует флоре уссурийского никана, с характерным *Opychlopsis elongata*. В Китае юрские растения были описаны из Монголии, Хэбей, Гуаньси, Хубей, Шеньси, Сычуань, в виде небольших комплексов с *Cladophlebis*, *Czekanowskia*, *Nilssonia*, *Pterophyllum*, *Baiera*, *Podogamites* и некоторых других форм. Флора копей Пинсян в Цзяньси содержит прекрасные отпечатки *Clathropteris meniscioides* и может быть еще имеет рэтский возраст. Наоборот, флора Па-тао-хэ в южн. Маньчжурии может быть уже меловая, никанского яруса; несомненно принадлежит мальму или нижнему мелу флора Ма-цяо-хэ, изобилующая хвойными. *Clathropteris* и *Phyllothea* найдены в пров. Чехар в Монголии, на границе Шаньси. Флора стран бывшей Гондваны в период юры уже была значительно в своем составе нивелирована с европейской, хотя и представляла некоторые особенности в различных странах.

Гондвана: Верхнегондванская флора Индии, т. е. свит Раджмахал, Джабалпур и Умиа характеризуется отсутствием дамудских *Glossopteris* и *Gangamopteris*, но сохранением *Phyllothea* и преобладанием

цикадофитов, из которых типичнейший *Ptilophyllum*. Богато представлены и папоротники с характерным родом *Taeniopteris*. Во флоре Раджмахал Бенгалии главными представителями являются: *Equisetites rajmahalensis*, *Coniopteris arguta* и др., *Dicksonia bindrabunensis*, *Hymenophyllites bunburanus*, *Cyclopteris Oldhamii*, *Thinnfeldia indica*, *Cladophlebis indica*, *Asplenites macrocapus*, *Pecopteris lobata*, *Gleichenia bindrabunensis*, *Taeniopteris spathulata*, *T. ensis*, *T. Mc Clellandii*, *Macrotaeniopteris lata*, *M. ovata*, *M. Morrisii*, *M. crassinervis*, *M. cf. propinquum*, *Danaeopsis rajmahalensis*, *Pterophyllum kingianum*, *P. distans* и 8 других видов, *Zamites proximus*, *Ptilophyllum cutchense*, *P. acutifolium*, *Otozamites bengalensis*, *O. Oldhamii*, *O. abbreviatus*, *O. cf. brevifolius*, *Diclyozamites indicus*, *Cycadites confertus*, *C. rajmahalensis*, *Williamsonia cf. gigas*, *W. microps*, *Palissya indica*, *P. conferta*, *Cheirolepis gracilis*, *C. cf. Muensteri*, *Cunninghamites dubiosus*, *Echinostrobus rajmahalensis*. Этот состав обнаруживает целый ряд форм — пермских и триасовых Европы, 13 рэтских, 1 — лайаса и 5 — близких или идентичных с оолитовыми Европы. Бывшие соединения материков до лайасовой трансгрессии легко объясняют проникновение более ранних типов, но присутствие оолитовых типов Англии трудно объяснить. Может быть они проникли в обе стороны из Ангариды, доходили до Индии несколько ранее через район Тонкина или даже еще в верхнем триасе через Туркестан. Но может быть проще смотреть на них как на близкие викарирующие типы, развившиеся конвергентно.

Несомненно, что пермская флора Шаньси, рэтская Тонкина и монгугайская Уссурийского края, с их своеобразными *Taeniopteris*, *Macrotaeniopteris*, имеют много общего, и вероятно в этом узле приходится искать разгадку, считая пермскую флору Китая центром распространения многих типов более поздних флор окружающих стран.

Более поздняя, вероятно батская (см. ниже) флора верхней Гондваны представлена в ярусе Джабалпур, достигающем не более 300 м мощности и слабо угленосном. Следующие виды были замечены в этой свите (общие с Раджмахал помечены буквой Р, с верхнеюрской флорой Умиа — У): *Coniopteris arguta* (Р), *Dicksonia* sp., *Cladophlebis lobifolia*, *C. meddlicottiana*, *C. whitbyensis*, *Macrotaeniopteris satpurensis*, *Glossopteris cf. communis*, *Sagenopteris* sp., *Otozamites Hislopit*, *O. gracilis*, *O. distans*, *O. angustatus*, *Pterophyllum nerbuddaicum*, *Ptilophyllum cutchense* (Р), *P. acutifolium* (Р), *Williamsonia cf. gigas* (Р), *Cycadites gramineus*, *Podozamites lanceolatus*, *P. spathulatus*, *P. Hacketii*, *Palissya indica* (Р), *P. jobalpurensis*, *Araucarites cutchensis* (У), *Brachyphyllum mamillare*, *Echinostrobus expansus* (У), *E. rhombicus*, *Taxites tenerrimus*, *Ginkgo lobata*, *Phoenicopsis* sp., *Czekanowskia* sp. и пр.

Недавно геолог Индийского геологического учреждения Мэтли (С. А. М. Matley) выдвинул мысль о нижнемеловом возрасте флоры Джабалпур. Если принять это определение, приходится считаться с большим постоянством флоры в Индии в течение мезозоя.

Возраст самой молодой верхнегондванской флоры, представленной в округе Кэч на западе Индостана, в свите Умиа, определяется на основании цефалопод и пелеципод в переслаивающих виту морских горизонтов, как самые верхи юры, переходящие в нижней мел, иными словами, как титон. Здесь были установлены следующие виды, кроме отмеченных буквой У в вышеприведенном списке: *Chondrites dichotomus*, *Taenio-*

pteris vittata, *T. densinervis* *Cladophlebis whitbyensis*, *Pecopteris tenera*, *Pachypteris specijica*, *P. brevipinnata*, *Actinopteris* sp., *Ptilophyllum cutchense*, *P. acutifolium*, *P. brachyphyllum*, *Otozamites contiguus*, *O. imbricatus*, *O. cf. Goldiei*, *Cycadites cutchensis*, *Cycadolepis pilosa*, *Williamsonia Blandfordii*, *Palissya bhoojorensis*, *P. cf. indica*, *P. cf. laxa*, *Pachyphyllum divaricatum*, *Echinostrobus expansus* и *Araucarites cutchensis*.

И здесь наблюдается упорное сохранение некоторых древних типов, хотя в общем ясно проявляется сходство с флорой мальма Европы, но еще не наблюдается вельдских форм, как например это имеет место в никанской флоре Дальнего Востока. Флорой Умиа заканчивается известный нам цикл гондванских флор Индии, и дальнейшее развитие растительности в этой стране нам остается неизвестным, исключая единичные находки образцов третичной флоры. Тщательно изученная флора Земли Грэма в Южн. Америке между 63 и 64° ю. ш. имеет удивительное соответствие с такими далекими флорами, как иоркширская, но показывает также некоторые связи с индийской. В частности для гондванской флоры очень характерен *Dictyozamites indicus*. И в пределах Гондваны верхнеюрская флора остается непредставленной. Новая фаза развития растительности, хотя и сходная еще с юрской, но имеющая и своеобразных представителей, отмечается здесь уже в вельде, когда до известной степени воскресает значение родов, уже выступавших в нижней юре, но в форме иных видов. Одновременно впрочем появляются и совершенно новые родовые типы, как *Onychiopsis*, *Weichselia*. Однако последние приходится все-таки рассматривать как заключительные аккорды юрских процессов, но отнюдь не как первые ноты той новой растительной жизни, которая началась на земле с середины мелового периода.

Арктика. Как было упомянуто ранее, юрские флоры довольно распространены в арктической области; к сожалению ни состав ни возраст большинства их не изучены в деталях. Флора Новосибирских о-вов имеет сибирский состав, свальбардская (шпицбергенская) флора имеет 23 хвойных, 4 гинкговых, 4 цикадофита, 11 папоротников, 1 хвощ и 1 плаун; ясно обнаруживаются годовые кольца в древесине. Состав флоры как бы говорит об умеренном или прохладном климате, а роды *Phoenicopsis*, *Torellia*, *Drepanolepis* также являются северными. По А. Натгорсту часть флоры относится к портланду, а часть — даже неокомская. Сходна по типу и флора Земли Франца-Иосифа.

Общее заключение. Таким образом мы видели, что весь период развития растительности от рэта до вельда протекает в спокойных условиях, кроме временного незначительного нарушения, часто в виде трансгрессий и местами ксеротермизации климата (Зап. Европа, Туркестан). Местами может быть растительность продолжала развиваться непрерывно, что дает возможность уже разбить область юрской фазы на ряд провинций, если бы у нас в руках была более точная синхронизация. Намечаются районы господства хвойных (Сибирь, Туркестан, Шпицберген) и, наоборот, значительного участия цикадофитов (Европа, Дальний Восток, Китай, Индия), но все время происходит расселение и диффузия видов, оживленная толчком к началу эпохи вельды. Значение *Sucadophyta* постепенно усиливается от севера к югу, в то же время отмечаясь более мощным развитием этих и других растений. Но все типы юрских растений по преимуществу сложились или в Ангариде или мо-

Таблица 7

Синхроническая таблица распространения юрской флоры

	Европа	Арктика	Сибирь - Туркестан	Дальний Во-ток	Гондвана
Мальм	Сокращение суши, рост значения хвойных — <i>Cupressaceae</i> , <i>Sucadophyta</i> : <i>Brachyphyllum</i> , <i>Frenelopsis</i> , <i>Palaosyraris</i> , <i>Pagio hyllum</i> Франция, Англия, Германия, Португалия	Франца - Иосифа, о. Свальбарда, Новосибирских о-вов, Якутии, Аляски, о-в Батерст и др. с преобладанием гинктовых и хвойных	Осушение страны; флора <i>Brachyphyllum</i> , <i>Stachypteris</i> Кара-тау	Флора Риосеки Японии, часть верхнего Дайдо Кореи; нижняя часть никана и может быть амурского яруса: <i>Onychiosis</i> , <i>Dioonites Kotoi</i> , <i>Elatocladus manchurica</i>	Св. Умиа - юрская флора из форм. Джабалпура и верхнеюрской флоры Европы
Доггер	Флоры оолита Англии, Германии, Каменки, Крыма, Кавказа — Тварчелы: <i>Cladophlebis denticulata</i> , <i>Taeniopteris vittata</i> , <i>Ginkgo digitata</i> , <i>Podozamites lanceolatus</i>	Франца - Иосифа, о. Свальбарда, Новосибирских о-вов, Якутии, Аляски, о-в Батерст и др. с преобладанием гинктовых и хвойных	Флора иркутского яруса в Сибири и Туркестане; <i>Equitites ferganensis</i> , <i>Cladophlebis denticulata</i> , <i>Phoenicopsis</i> , <i>Czekanowskia</i> , <i>Ptyophyllum</i> Туркестан — зап. Фергана и Кара-тау	Флора Тетори Японии и амурского яруса в Амурском крае; может быть части никанского и верхнего монгугайского	Св. Джабалпур - юрская флора, изобилующая <i>Succa:ophyta</i> (<i>Ptilophyllum</i> , <i>Otozamites</i>) Земля Грэма
Лайас	Флора Франконии, Швеции, Баната, Карачая, Осетии с рядом рэтских элементов: <i>Neocalamites</i> , <i>Clathropteris</i> ; зона <i>Thamatopteris</i>	Франца - Иосифа, о. Свальбарда, Новосибирских о-вов, Якутии, Аляски, о-в Батерст и др. с преобладанием гинктовых и хвойных	Вероятное заложение иркутской флоры Сибири и восточной Ферганы с <i>Clathropteris</i> , частью может быть рэтской	Флора Нагато Японии <i>Dictyophyllum</i> , верхнемонгугайская флора Кореи и Уссурийского края с <i>Taeniopteris</i>	Св. Раджмахал с <i>Taeniopteris</i> , <i>Ma rotaeniopteris</i> , <i>Dictyozamites</i> , <i>Pterophyllum</i>

жет быть в Гондване уже с конца карбона и начала перми, как *Taeniopteris*, *Pterophyllum*, *Cladophlebis*, *Dioonites*, *Ginkgoales*, особенно *Czekanowskia*, *Phoenicopsis*; зачатки большинства главных родов и групп видов существовали уже в кейпере, и в юре происходила лишь видовая дифференциация и расселение. Районами развития хвойных таким образом последовательно являлись Европа (пермь — *Walchia*), Сибирь (нижняя юра) и вновь Европа и может быть Туркестан (малм — *Cupressaceae*). В более влажные и с другой стороны может быть теплые эпохи эти ксероморфные типы получали распространение в эдафически соответствующих условиях более орошаемых районов, и таким образом отдельные группы растений все время смешивались. Кроме отрывочных указаний на подозрительную находку похожего на двудольное листа в Англии, если оставить в стороне *Caytoniales*, все же в течение всей юры нет и намека на приближение эры покрытосеменных; происходит лишь усиленное развитие беннеттитов, по многим авторам — группы близкой к первым, но фактически сближающих их признаков мы не наблюдаем.

Развитие водорослей.

В течение юрского периода произошло одно значительное явление в истории развития флоры низших споровых; без каких-либо предшествующих предвестников появились внезапно диатомовые водоросли, представляющие до сих пор главный элемент планктона северных морей. Первая диатомовая *Puxidula bollensis* была найдена в Вюртемберге в отложениях верхнего лайаса Ротплетцом; еще ранее Эренберг привел тот же род из верхней юры Кракова. Дальнейшие сведения о диатомовых до нас достигают уже из меловых осадков. Остальные споры не представляют чего-либо выдающегося. Из сине-зеленых мы знаем несколько видов *Girvanella* из доггера; из зеленых водорослей: *Gloeocystis*, *Pila* (?) *liassica*, *Dasycladaceae* — *Macroporella*, *Stichoporella*, *Linoporella*, *Triploporella*, *Goniolina* и некоторые другие, хотя их значение и начинает уменьшаться. Из хар в юре найдены: *Gyrogonites*, *Kosmogyra*, *Clavator*. Несомненную бурю водоросль представляет *Liasophycus*, из багряных — *Solenopora*, *Solenoporella* и др.; среди грибов не встречается каких-либо особенно интересных особенностей. Мхи в юре наблюдаются лишь в виде печеночников, например *Marchantites erectus* в доггере Англии.

Таблица сравнительного развития юрской растительности на земном шаре имеет вид, представленный на таблице 7.

МЕЛОВАЯ ФЛОРА

Общая характеристика

Мы видели, что данные о верхнеюрской флоре, даже не только Европы, являются гораздо более отрывочными, чем таковые о среднеюрской. С переходом к нижнему мелу мы опять видим развитие многих озерных бассейнов, в которых сохранились растительные остатки. Благодаря смене морского режима еще в ценомане и сеноне опять не раз создавались прекрасные условия для отложения остатков флоры, хотя процессы углеобразования в это время происходили главным образом лишь в Вост.

Азии и Сев. Америке. В общем в настоящее время меловая флора земного шара охарактеризована гораздо полнее, чем было например в момент выхода учебника фитопалеонтологии Г. Потонье (1900), который отметил большую скудность остатков меловой флоры. Лишь тропические страны и южное полушарие в этом отношении охарактеризованы еще плохо. В практическом отношении изучение меловой флоры особенно важно для познания угольных бассейнов Дальнего Востока. Все местонахождения можно разделить на нижнемеловые и верхнемеловые. Главнейшими являются местонахождения вельдской флоры Англии, Бельгии, Австрии и Германии, нижнемеловой Португалии и РСФСР — Московской и Курской областей и верхнемеловой — Аахена, Голландии, Франции, Саксонии, Гарца, Чехии, Балкан, а также восточного Закавказья.

В Азии прежде всего в пределах СССР меловые растения найдены были на р. Кульденен-темире в Эмбинском районе, в Бет-пак-дала, у оз. Балхаша, в Мариинском окр. по р. Яе, у разъезда Антибес, в Алапавском районе и далее на юг вдоль восточного склона Урала и по р. Чулыму, а также в Туркестане — все принадлежащие к верхнему мелу флоры, обычно с остатками покрытосеменных.

Далее верхнемеловые флоры находятся по р. Бурее в Цагайне и р. Амуру в Курпикане (на китайском берегу), на Охотском берегу и в Тютюхе Приморской обл., в Корее и в Японии на о. Хоккайдо. Нижнемеловая флора находится в никанской свите Приморья, Риосеки в Японии и в Корее, а также в южной Маньчжурии и в Китае. Кроме того отдельные находки верхнемеловой флоры имеются из Анадырского края и Якутии и нижнемеловой из Охотского. В Сев. Америке нижнемеловая флора на западе представлена в свите Кутенай и в Аляске, а в восточной части слои Потомак обнимают флору обоих отделов мела; кроме того многочисленные остатки верхнемеловой флоры находятся в свитах Дакота, Раритан, Маготи и Рипли, а также в Аляске.

Особенный интерес имеет меловая флора Гренландии — свиты Кома, Атане и Патут (от альба до сенона). В южной Африке известна нижнемеловая (вельдская) флора, точно так же в Нов. Зеландии и Южн. Америке, из Патагонии, Огненной Земли и Антарктического континента.

Географическое распространение флор

Из известных флор наибольшим распространением пользуется флора вельда, а затем, после некоторого перерыва, ценоманская и сенонская. И та и другая отличаются большим однообразием на всей суше; эпоха от апта до начала ценомана была повидимому временем выработки и расселения новых форм и является переходной между двумя основными фазами развития меловой флоры. Меловая флора прежде всего резко распадается на два отдела. Нижний отдел является еще хранителем старых юрских типов в массовом распространении, с постепенным их отпадением, притом не только самых старых форм, но даже более новых, возникших всего к началу вельда. Это флора *Onychiopsis* и *Weichselia*, с преобладанием *Cycadophyta*, папоротников и некоторых хвойных. Лишь в эпохи баррема — апта в различных частях суши появляются особые растения, первые *Angiospermeae* или покрытосеменные — в Уссурийском крае, в Португалии (?) и в Сев. Америке. Затем в течение периодов, от

которых мы имеем сравнительно очень немного остатков — апта и альба, значение этой группы во флоре вырастает, и с ценомана ей уже принадлежит господство на всей известной нам суше. Это вторая фаза развития меловой флоры, и с точки зрения палеоботаника граница юрского и мелового периодов могла бы быть проведена правильнее всего после окончания баррема и апта. Кроме того можно в ходе развития меловой флоры наметить еще одну фазу — как бы трансформирование верхнемеловой флоры покрытосеменных, делающее ее более похожей на вслед пришедшую третичную, т. е. современную флору, так как все изменения третичной флоры сводятся уже главным образом к чисто-географическим перемещениям.

Конечно все указанные перемены в составе флоры протекали не одновременно по всей поверхности земного шара, а зарождались в отдельных районах, откуда неминуемо вытекает существование в меловом периоде ботанико-географических провинций, особенно различавшихся между собой в переходные эпохи, т. е. между вельдом и ценоманом, и затем отчасти в датский век — к самому окончанию мелового периода. Руководящими растениями верхнего мела являются *Sequoia Reichenbachii*, *Credneria*, *Cissites*.

Значение папоротников и цикадофитов в этой флоре совершенно падает. В датской флоре цикадофитов неизвестно вовсе, среди хвойных появляются *Sequoia Langsdorffii* и ряд *Amentiflorae*, а также крупные листья тополей типа *Populus arctica*, *P. Richardsonii*. Нужно думать, что флоры одинакового состава в различных частях могут иметь различный возраст, разница между которым могла достигать промежутка времени, необходимого для распространения типа флоры, возникшей в определенном районе, на всю область ее последующего развития. По всем данным эта разница в большинстве случаев должна была быть меньшей целой геологической эпохи, судя например по скорости раселений флоры в Европе послеледниковых фаз.

Европа. Как древнейшую и основную нижнемеловую флору Европы, находящую кроме того аналогию в самых отдаленных флорах той же эпохи, можно рассматривать флору вельда Англии, Бельгии и Германии, к которым можно присоединить и нашу флору Московского района (клинский песчаник — Татарово, Карово). В ней наблюдались папоротники *Cladophlebis browniana*, *C. Albertsii*, *C. Dunkeri*, *C. longipennis*, *Ruffordia Goepfertii*, *Laccopteris Dunkeri*, *Onychiopsis Mantellii*, *Matonidium Goepfertii*, *Weichselia reticulata*, *Gleichenia varians*, *G. protogaea*, *G. comptoniaefolia*, *Hausmannia Kohlmannii*, *H. Sewardii*, *H. Pelletieri*, *Acrostichopteris Ruffordii*, *Sagenopteris Mantellii* и некоторые другие; велико число беннеттитов и цикад: *Pterophyllum lyellianum*, *Otozamites Klipsteinii*, *Ctenis*, *Glossozamites*, *Nilssonia schauburghensis*, причем в отложениях о. Уайта найдены были стволы *Bennettites gibsonianus* и др., еще сохранившие остатки цветков, равно как окаменелые стволы *Cycadeoidea* в Италии и Франции. В вельдских слоях значение гинкговых резко сокращается, но зато продолжают развиваться с верхней юры Европы многочисленные хвойные, как *Brachyphyllum*, *Thuites*, *Sphenolepidium*, *Nageiopsis*, *Cyprarissidium* и многие другие. Кроме того в нижнемеловой флоре Европы известен *Eolirion* (Карпаты) сомнительного положения среди голосеменных. В английском вельде всего 74 вида. Часть отложений Европы, как Бельгии, Германии, параллелизируются с английским вельдом,

другие получают более дробное геологическое деление, причем например в Португалии в них наблюдаются уже кое-какие особенности. Замечательно значение, которое получает из папоротников род *Gleichenia*; его он отчасти сохраняет и в верхнем мелу, причем род и до сих пор живет в тропиках и субтропических странах. *Sagenopteris* — предполагаемые *Caytoniales* или примитивные покрытосеменные — не увеличиваемые в вельде своего значения, хотя род сохраняется до верхнего мела Чехии и Сахалина (*S. variabilis*); вместе с тем в английском и германском вельде нет еще признаков форм, которые могли бы вести свое происхождение от последних. К западноевропейским флорам вельда примыкает нижнемеловая флора нашего клинского песчаника. В ее составе интересно отметить прекрасный цветок *Bennettiteae* — *Williamsonia* (еще неописанного), один вид *Hausmannia*; найдены были и *Gleichenia*. Флоры, охватывающие в Европе эпоху между неокомом и ценоманом, представлены довольно отрывочными данными, причем видно, что до альба присутствие здесь покрытосеменных осталось сомнительным. Лишь в барремских слоях Португалии, в Серкале, были найдены два отпечатка — *Delgadopsis* и *Protorhipis*, напоминающие листья двудольных, но вероятно еще представляющие папоротники, причем даже в вышележащей аптской толще там еще нет никаких дальнейших признаков покрытосеменных, и лишь во флоре Буаркос (Португалия) наблюдаются уже 22 вида покрытосеменных растений, что составляет около четверти всей флоры. В аптских песках Greensand Англии известно три типа древесины двусеменодольных — *Aptiana*, *Woburnia* и *Sabulia*, но нет никаких данных о систематическом положении этих растений. В Европейской части СССР нет и таких признаков покрытосеменных растений, и таким образом первыми заведомыми *Angiospermeae* в Европе являются растения альба Буаркос, в числе которых есть лавры, магнолии и т. п.

Обратимся теперь к верхнемеловым флорам Европы. Разница между ними так велика, что при сравнении списки растений почти не дают общих форм, за исключением немногих видов папоротников, частью с условными именами, и хвойных, начавших свое развитие ранее появления покрытосеменных. В ценомане в Европе уже везде господствовала растительность из широколиственных лесов. Папоротники играли крайне подчиненную роль — в виде *Asplenium dicksonianum*, *Matonidium Wiesneri*, нескольких видов *Gleichenia*, последней *Hausmannia cretacea* (Чехия), *Sagenopteris variabilis*, *Cladophlebis frigida*, сменившего многочисленные юрские виды, и немногие другие. Хвощи находятся лишь очень мелкие. Из голосеменных гинкговые и цикадовые не играют почти никакой роли, но число хвойных значительно, как-то *Sequoia Reichenbachii*, *S. fastigiata*, *Geinitzia*, *Kranneria* (Чехия), *Ceratostrobos* (там же), *Calitris Reichii*, *Widdringtonites*, *Frenelopsis*, *Moriconia*, а также уже и сосна с елью: *Picea protopicea*, *Pinus Quenstedtii* и др. Из сенона в Австрии известны характерные *Pandanus* — линейные листья с колюче-шиповатым краем. Но характернее и многочисленнее всего двудольные растения, причем можно уже отметить роды: *Laurus*, *Sassafras*, *Platanus* — несколько видов, в том числе *P. Heeri*, *P. velenovskyana*, *Credneria*, *Dryandra*, *Eucalyptus*, *Cissites*, *Viburnum*, *Ficus*, *Magnolia*, *Dewalquea* и ряд других. В пределах Европейской части СССР флора верхнего мела пока совершенно неизвестна, и ближайшее местонахождение, открытое проф.

Н. Н. Яковлевым в вост. Закавказьи в 1929 г., содержит отпечатки листьев *Platanus*, *Dryandra* и др. В Европе изменения флоры от ценомана к сенону не были очень значительны, и в сеноне великолепные отпечатки листьев *Credneria* являются одними из наилучше сохранившихся и наиболее характерных остатков меловой флоры. Остатки флоры из самого верхнего яруса меловой системы — датского — в Европе отсутствуют, и мы застаем Европейскую флору уже в палеоценовой стадии. Более ранние фазы нам известны из Сев. Америки и Вост. Азии; речь о них будет ниже. Палеоценовая флора Европы еще сохранила некоторые особенности меловой, например род *Dewalquea*, характерные *Viburnum*, но в эоцене от них не осталось уже почти ничего, кроме нескольких хвойных. Нужно здесь же отметить, что к эпохе верхнего мела, вплоть до конца сенона, флора всей известной нам суши получила весьма однообразный состав, и потому при дальнейших описаниях мы можем ограничиваться более короткими характеристиками.

Внетропическая Азия. В Азии последовательные фазы развития меловой флоры благодаря работам последних лет особенно полно представлены на Востоке, с нижнего мела — вельда — и вплоть до верхнего сенона или датского яруса, главным образом на Сахалине, в Амурском крае и в Приморьи. Самая древняя меловая флора, отчасти еще верхнеюрская, представлена в остатках растений никанского яруса Приморья, флора ценомана-сенона — гиляцким и ороченским ярусами Сахалина и Японии и наконец датская флора — в цагаянском ярусе рр. Амура и Буреи. Никанские отложения широко развиты в Южно-Уссурийском крае. Наиболее богаты остатками флоры слои верхнего отдела; в нижних — флора беднее и менее типична, содержит лишь широко распространенные формы. Тем не менее все отделы несут отпечаток скорее более молодого возраста, именно вельда, и имеются ли в никанской толще настоящие юрские слои, является еще вопросом, подлежащим выяснению. Верхние горизонты угленосных толщ являются уже аптскими, если слои Суйфуна эквивалентны верхнему ярусу сучанской свиты. Вся флора носит типично выраженный вельдский облик, лишена каких бы то ни было элементов древней юры или рэта, причем кроме европейских связей проявляются определенные американские тенденции, позволяющие отметить эквивалентность этой толщи нижним горизонтам свиты Потомак в Сев. Америке. Всего в никанской толще мы знаем до 100 видов, т. е. больше, чем в вельде Англии. Назовем более характерные ее формы: *Onychiopsis elongata*, *Weichselia reticulata*, *Gleichenia*, *Laccopteris Dunkeri*, *Ruffordia Goeppertii*, *Cladophlebis browniana*, *C. suijunensis*, *Sphenopteris Pavlovii*, *S. suijunensis*, *Adiantites Sewardii*, *Chiropteris ussuriensis*, *Hausmannia Kohlmannii*, *Sagenopteris*. Из хвощей наблюдаются лишь мелкие клубеньки *Equisetites*, что свойственно и европейскому вельду, имеется также и отпечаток ветки *Selaginellites*. Из цикадофитов там были найдены: *Zamites Ivanovii*, *Zamiopsis*, *Taeniopteris jimboana*, *Ctenis Yokoyamai*, *C. latiloba* и др. *Dioonites Kotoi*, *D. Polynovii*, *Pterophyllum lyellianum*, *Williamsoniella Kryshtofovichii* (побег с основанием листьев), *Williamsonia pacifica* (цветок около 20 см в диаметре), *Podozamites*; из хвойных — встречены как главнейшие *Cyparissidium gracile*, *Cephalotaxopsis*, *Nageiopsis*, *Arthrotaxopsis*, *Elatocladus manchurica*; *Baiera*, *Ginkgo* также найдены, но может быть в толще более низкой; наконец на полуострове Муравьева-Амурского найдены загадочные *Proteae-*

phyllum reniforme, *P. cordatum* — формы американского нижнего Потомака, в Суйфунском бассейне — однодольное *Pandanophyllum Ahnertii* и наконец в верхней свите Сучана — двусеменодольное *Aralia lucifera*. В суйфунской угленосной свите имеется также печеночник *Marchantites Yabei*, известный и из Кореи. В Корее флора Нактонг соответствует никанской Приморья, есть близкие и в Маньчжурии; в Японии флора Риосеки с *Onychiopsis* представляет самую раннюю фазу никанской. Таким образом, если мы определим возраст самой верхней флоры Сучана как аптский, то окажется, что и на далеком востоке Азии, как почти везде, мы имеем пробел по флоре альба, так как далее у нас полно представлена лишь гиляцкая флора о. Сахалина, что создает досадный недостаток знания по переходной фазе развития, где бы мы могли наблюдать постепенное увеличение покрытосеменных компонентов меловой флоры.

Типом верхнемеловой флоры можем взять именно гиляцкую флору о. Сахалина (ценоман — турон), как более полно и позднее изученную, добавив потом несколько штрихов по другим местонахождениям Азии. В этом ярусе на Сахалине флора двусеменодольных уже явно доминирует, хотя мы еще не знаем самых основных меловых отложений острова, и возможны находки и в более низких горизонтах, так как признаки каких-то папоротников в айнууской свите имеются. В гиляцкой флоре папоротники местами играли значительную роль как подлесок, составляя чистые заросли, так как местами отдельные слои, преимущественно песчанистые, переполнены остатками одних только папоротников. Из них мы назовем, упомянув прежде всего печеночник *Marchantites Jimboi*, папоротники *Gleichenia rigida*, *G. sachalinensis*, *G. Zippei*, *G. gieseckiana*, *Cladophlebis frigida*, *C. arctica*, *C. constricta*, *Asplenium dicksonianum*, *Sagenopteris variabilis*; цикадофиты: *Nilssonia serotina*, *Glossozamites*, *Cycas Steenstrupii*; гинкговые: *Ginkgo* — 2 вида; хвойные: *Dammara borealis*, *Protophyllocladus subintegriifolia*, *Sequoia Reichenbachii* и др., *Thuja*, и покрытосеменные — *Populus arctica*, *Magnolia*, *Liriodendropsis*, *Platanus*, *Credneria*, *Bauhinia*, *Aralia*, *Protophyllum*, *Viburnum*, *Macclintockia* и др. еще не описанные, причем флора производит поразительное впечатление сходства с флорой Атланте Гренландии и Дакоты Сев. Америки. Растительность обнаруживает признаки пышного развития, и условия роста освещаются обильным углеобразованием. Как мы видели, в растительном покрове преобладали уже *Angiospermeae*, но некоторое участие принимали еще и цикадофиты, особенно *Nilssonia*, известная вместе с некоторыми другими формами Сахалина и с о. Хоккайдо. Обращает внимание еще полная отрезанность этой хотя покрытосеменной флоры от третичной; почти полное отсутствие *Amenitiflorae*, кроме *Populus arctica*, переходящего в близких типах в самые древние третичные формы севера Сибири и Америки, а в виде других развитого в верхнем мелу Цагаяна. Сенонская флора Сахалина (ороченская) не имеет очень больших отличий от гиляцкой: *Nilssonia* еще находится близ пластов углей, повидимому как растение влажных мест, но из новых типов здесь наблюдается *Hedera Macclurii*, повидимому *Dewalquea* и некоторые другие. Чтобы не прерывать цепи рассуждений о развитии меловой флоры в Азии, мы проследим ее дальнейшее развитие на Дальнем Востоке. Эта фаза развития, соответствующая датской эпохе или самому концу сенонской, проявилась в бассейне рек Амура

и Буреи в виде крупнолистной флоры цагайской толщи из глин и слабо цементированных песков. Эта флора, сохранив в себе еще некоторые меловые элементы (возраст ее подтверждается и находкой в той же толще остатков динозавров *Manchurosaurus amurensis*), в то же время уже очень мало похожа на ценоманскую флору Сахалина — в ней нет вовсе цикадофитов, почти нет папоротников, из гинкговых остался вид, неотличимый от третичных *Ginkgo adiantoides*, но зато намечен уже ряд элементов, на долгое время сделавшихся наиболее постоянными компонентами третичной флоры, что и давало раньше повод считать эту флору третичной. Из хвойных в этой флоре мы видим уже *Sequoia Langsdorffii* и остающийся постоянным членом третичных флор *Libocedrus salicornioides*; из *Angiospermeae* — крупные и мелкие виды *Populus*, близкие к формам американских систем Лярами и Форт-Юнион; затем *Alnus*, *Corylus*, *Ficus*, *Pterospermites*, *Nordenskioldia borealis*, *Grewia* и *Platanus Heeri* и др. Остатки флоры представлены отпечатками хорошо развитых крупных округлых или овальных листьев. Надо отметить при этом, что, несмотря на совершенно определенный меловый возраст, который А. Н. Рябинин имеет тенденцию даже понизить с датского яруса до верхнего сенона, цагайская флора Амура имеет мало сходства даже с нижне-сенонской (ороченской) флорой о. Сахалина, скорее она тяготеет к нижнетретичным флорам далекого северо-востока Сибири. Лишь вариация листьев *Populus* секции *Arctica* тесно связывает эти флоры в один комплексный ряд. Этот вопрос казалось бы легко можно разрешить на Сахалине, где следует ряд третичных флор, начиная с низов системы в тех же самых пунктах, где находятся ценоманские и сенонские флоры. Но к сожалению между временем отложения самых поздних слоев мела (ороченских) и самых ранних пластов третичной дуйской свиты имеется перерыв, представленный двойной толщиной базального конгломерата. Так как возраст дуйских слоев точно не установлен, то межконгломератный горизонт можно считать как верхнемеловым, так и нижнетретичным. Небольшая флора в прослойке между конгломератами, еще не изученная вполне, сближает его однако с третичной дуйской свитой, и потому эту флору можно рассматривать скорее как нижнетретичную, по нахождению в ней например *Castanea* и отсутствию сходства морфологического облика даже с цагайской флорой, не говоря уже о сенонской. Таким образом можно считать, что после первого перелома между чисто-мезозойской флорой и флорой верхнего мела приблизительно в эпоху апта-альба второй перелом в конце сенонской эпохи заменил покрытосеменную флору мелового типа такой же флорой типа третичного, определившей семейственный состав и морфологический облик умеренных флор северного полушария. Вследствие этого последний перелом нужно рассматривать как имеющий относительно местное значение — лишь для умеренного пояса северного полушария. Мы упомянули еще о ряде меловых флор на территории Азии. Относительно них можно сказать, что верхнемеловые флоры Эмбы и Урала имели облик гилляцкой флоры, с характерным однако *Cissites uralensis*, еще неизвестным на Сахалине, *Zizyphus dacotensis* и др. Богатая чулымская флора имеет даже *Eucalyptus*, но состав ее давно не пересматривался, а прежние определения устарели. С Балхаша известны лишь *Geinitzia* и *Lacopteris*. В Корее известны кроме нижнемеловых и некоторые верхнемеловые растения; из Японии мы знаем нижнемеловые цикадеи, *Cycadophyta: Cycadeoidea*

ezoana с р. Юлеот на о. Хоккайдо и верхнемеловые растения, включая *Nilssonia serotina* с этого же острова.

Сев. Америка. Очень интересна картина развития меловой флоры в Сев. Америке с низов системы до перехода к третичной. Наиболее последовательную и полную картину представляют флоры свиты Потомак, в штатах Мэриленд и Виргиния, где растения содержатся в трех ее отделах — нижнем Патуксент и Арундел, соответствующих неокому и баррему, и после перерыва — в свите Патапско, вероятно альбского возраста. Первые свиты еще в значительной степени доставляют вельдские флоры. Так из 100 видов флоры Патуксент около 35 видов — папоротники, 25 — цикадофиты и остальные — хвойные. Как и в уссурийской и вельдской флорах Зап. Европы среди папоротников замечается смешение старых юрских форм и новых меловых, из которых одни из интереснейших *Schizeopsis* и *Tempskya*, окаменелые стволы которых известны в Чехии, Англии, Франции и восточной части РСФСР, где находят также окаменелые стволы меловых древовидных папоротников *Protopteris*.

Выдающейся группой этой флоры являются цикадофиты, причем кроме отпечатков листы известно много стволов, носящих имя *Succa-deoidea*, до 2,5 — 3 метров вышины, в среднем же около 50 — 60 см. Кроме слоев Потомак окаменелыми цикадеоидеями (рис. 231) изобилуют штаты Уайоминг и южная Дакота (Black Hills). Из хвойных в свите Патуксент находятся *Sequoia*, *Taxodium*, *Tumion*, *Cephalotaxopsis* и *Brachyphyllum*, а также *Frenelopsis*. Однако главный интерес этой флоры лежит в своеобразных отпечатках листьев с сетчатым жилкованием, как *Proteaephyllum*, *Sapindopsis*, *Rogersia*, *Ficophyllum*, *Quercophyllum* и др. По внешности они, кроме *Proteaephyllum*, известной и из уссурийского никана, ближе всего напоминают двусеменодольные, но в то время как Ф. Нолтон более или менее признает за ними это значение, Э. Берри рассматривает их скорее как папоротники или же гнетовые (хвойниковые). Вышележащая флора Арундел также включает эти листья, а затем за перерывом (апт?) следует альбская флора Патапско, более чем со 100 видами растений, из которых четверть представлена листовыми деревьями уже знакомого нам вида, не имеющими ничего общего со странными формами нижнего Потомака. Здесь представлено не менее 16 современных семейств двудольных растений, с родами *Populus*, *Salix*, *Fagophyllum*, *Araliaephyllum*, *Cissites*, *Hederaephyllum*, *Laurophyllum*, *Sapindopsis*, *Sassafras* и др. Во флоре Фузон южной Дакоты представлены как некоторые из этих покрытосеменных, так и множество цикадеоидей. Эпохе Патуксент соответствует флора Кутенай в Скалистых горах, но в ней находятся лишь папоротники, цикадеоидеи и хвойные, в то время как из флоры Ноксвилл того же возраста из центральной Калифорнии кроме них известны еще два вида сомнительных покрытосеменных. Последовательное развитие верхнемеловой растительности богато представлено во флорах Раритан (около 300 видов в Массачузетсе и Нью Джерси), Маготи (более 300 видов) и наконец во флоре Дакота, из которой было описано более 500 видов (в штатах от Техаса до Британской Колумбии и Аляски, полнее всего в Канзасе, Небраске, Айове и Миннесоте), причем важно отметить, что та же флора известна еще и в Аргентине. Трудно даже в общем перечислить роды этих богатых флор. Количество папоротников и хвойных постепенно уменьшается, и к эпохе Дакота из более чем 500 видов остается лишь

7 папоротников, 10 саговников и 15 хвойных. Многие роды были представлены более чем десятком видов. Из растений этих эпох отметим роды: *Salix*, *Populus*, *Betula*, *Magnolia*, *Liriodendron*, *Sassafras*, *Cinnamomum*, *Platanus*, *Aralia*, *Eucalyptus*, *Hedera*, *Protophyllum*, *Viburnum*, *Menispermites* и др.

Ряд более поздних флор США находим по большей части в Скалистых горах. Наблюдаются остатки более поздних флор — Белл-ривер, Рипли и Лярами, показывающие, что основная меловая флора эпох ценомана — турона претерпевала быстрые изменения в том же направлении, как и наша цагайская флора на Амуре. Взамен еще несколько чуждых нам родов *Protophyllum* или видов, еще очень отличающихся от третичных, появилась флора, по составу уже близкая к нижнетретичной флоре северных широт Америки (Форт-Юнион, Кенай), Сибири и Арктики. Как и наша цагайская флора, флора Лярами является яблоком раздора между двумя школами, спорящими о границе третичной и меловой системы в Сев. Америке.

Арктика. Не менее интересна история меловой флоры Гренландии и вообще Арктики, но мы коснемся лишь первой, как более изученной. В Гренландии известна флора в слоях Кома, вероятно аптского возраста, ценоманско-туронская Атане и сенонская Патут. Слои Кома среди своих 100 видов содержат еще много папоротников (до 46 видов) типа вельдских и свиты Кутенай: *Cladophlebis frigida*, *C. arctica*, *Gleichenia rigida*, *G. Zippei* и др. *Asplenium dicksonianum*, *Aspidium Oerstedtii*, виды *Ginkgo* (2), *Cycadophyta*, ряд хвойных и, по определению О. Геера, *Populus primaeva*, а по Сьюорду (1926) — также *Platanus* и другие *Angiospermae*.

Флора Атане имеет гораздо более покрытосеменных (98 видов), в целом представляющих аналогию гияльцкой флоре Сахалина и дакотской Америки, а в слоях Патут (с 123 видами) находится уже более узколистная флора, с *Laurus*, *Quercus*, как бы несколько переходного типа к третичной. Ранее единственной *Populus* из слоев Кома возбуждал большой интерес как одно из вероятных первых покрытосеменных среди флоры еще мезозойского облика; но с тех пор как Сьюорд показал, что это покрытосеменное там не единственное, значение флоры Кома, как носительницы древнейших *Angiospermae*, потеряно. Гренландская флора представляет еще интерес, как включающая несомненное хлебное дерево — *Artocarpus Dicksonii*. В то же время в гренландском мелу отсутствуют пальмы, находимые уже (*Sabal*) в слоях Магоги (турон) США. Еще множество флор, частью переходного возраста между меловым и третичным, рассеяно в арктических и северных областях Америки (о. Ванкувер, о. К. Шарлотты, на Аляске) и в северной Сибири (Анадырь, Якутия), но мы их не будем касаться, как за недостатком места, так и за слабой их изученностью.

Гондвана и тропики. Наши познания о меловой флоре гондванских земель и тропиков невелики. На Мадагаскаре из альбских слоев известна древесина со строением двудольных; в южной Африке флора Уитенгаге (*Uitenhage*) значительно напоминает английский вельд. Такой же мезойский характер имеет и нижнемеловая флора Новой Зеландии, где однако вместе с отпечатками папоротников найден типичный лист строения двудольных *Artocarpidium Arberi*. Наконец известны флоры Австралии, Антарктиды (*Sequoia fastigiata*), нижнемеловая флора Огненной Земли

и, что особенно интересно, верхнемеловая, вероятно ценоманская флора Серро Гидо в южной Патагонии, под $50^{\circ} 53'$ ю. ш., с *Gleichenia*, *Asplenium dicksonianum*, *Sequoia brevifolia*, *Populus*, *Salix*, *Protophyllum*, *Cinnamomum*, *Sassafras*, *Liriodendron*, *Cissites*, *Liquidambar* и *Platanus*, т. е. в общем по составу очень близкая к верхнемеловым флорам Северной Америки.

Развитие флоры в меловом периоде

Этим мы закончим краткий обзор отдельных флор мелового периода и уделим еще некоторое место выяснению хода общего развития флоры и ботанико-географических областей мелового периода, которые происходили при наличии совершенно нового обстоятельства в развитии растений земного шара, именно при появлении новых растений — покрытосеменных, которые с половины периода уже заняли повсеместно господствующее положение. Вельдская флора явилась более или менее спокойным развитием тех элементов, которые существовали уже в юрском периоде; эта флора в достаточно однообразном составе охватила сушу от Англии до Японии и на юг до Патагонии, южной Африки и Нов. Зеландии. Но уже в конце вельда (баррем?) или в эпохи, непосредственно за ним следовавшие, среди более или менее обычных мезозойских компонентов флоры начинают появляться, сначала поодиночке, новые элементы *Angiospermeae* или какие-то их предшественники. Таковы *Delgadopsis* и *Protorhipis* в барреме Португалии (хотя оба они или только последний еще могут быть папоротниками), *Rogersia*, *Ficophyllum*, *Quercophyllum* и *Proteaephyllum* слоев Потомака (баррем?), хотя и последние еще сомнительны как настоящие *Angiospermeae*. Наконец в апте Приморья мы наблюдаем уже безусловных покрытосеменных — *Aralia* и *Pandanophyllum*, т. е. представителей их обоих классов. К апту вероятно относятся и слои Кома Гренландии с единичными двусемядольными, но так как Сьюорд там их нашел гораздо больше, то вероятно падает представление об этих растениях как о первичных двудольных, и эпоха появления там последних должна быть более ранней. Уже в альбе всех стран, где он представлен, покрытосеменные появляются в значительном числе, в формах, совпадающих с развивавшимися и позже. Тем не менее, какие бы предшествующие флоры мы ни пересматривали, мы не можем остановиться ни на одной группе, какую можно было бы считать для них с уверенностью родоначальной. Во всех умеренных широтах, где впервые появляются покрытосеменные или их предполагаемые предки, мы тщетно искали бы и следов каких-либо геологических явлений крупного масштаба, какие могли бы дать столь резкий толчок развитию органической жизни страны, тем более что кроме единичных появившихся здесь новых форм (например в никанском веке) общий состав растительности здесь продолжал оставаться прежним — мезофитным, т. е. повидимому не менявшимся при вторжении в состав флоры еще единичных покрытосеменных. Таким же самым представляется и появление *Artocarpidium* на Нов. Зеландии. Это дает основание допускать, что покрытосеменные проникли в наши широты откуда-то извне, путем миграции, скорее всего возникнув на арктической суше, может быть под влиянием охлаждения, которое стимулировало там новообразование форм, затем расселявшихся к югу циркумполярно, что и вызвало их более или менее одновременное по-

явление в средних широтах Европы, Азии и Сев. Америки и затем во всяком случае сплошное распространение там же. Поэтому вполне вероятно, что меловые флоры севера, даже при одинаковом составе, всегда имеют более древний возраст, чем их более южные гомотаксальные комплексы, как раз вероятно настолько, сколько требуется на время этой далекой миграции, которое однако в геологическом значении не может быть велико. Сказанное подтверждается тем, что даже избилующая двудольными верхнемеловая флора Атлане в то же время носит еще смешанный характер, сохраняя еще многие чисто-юрские элементы. Так или иначе с начала мелового периода был дан резкий толчок, который хотя и постепенно, но в течение сравнительно короткого времени вызвал радикальное изменение растительности всего земного шара к эпохе верхнего мела. В восточной Азии условия для овладения страны этой новой растительностью были особенно благоприятны, так как доценоманская трансгрессия (айнуская или Монобегава) произвела погружение под волны моря обширной страны, и когда оголенная суша вновь поднялась над уровнем океана, она получила растительность совсем иного состава, так как прежние мезозойские реликты были уже искоренены. Действительно, флору верхнего мела и ценомана Дальнего Востока не связывает собственно ни один вид, и даже наиболее архаичные представители флоры ценомана, как *Nilssonia* и *Cladophlebis frigida*, в видовом отношении не связываются с никанскими и вероятно также являются мигрантами из общего центра, так как точно такие же формы находятся в Гренландии, Европе и Сев. Америке. Ценоманско-туронская флора в короткое время успела достигнуть широкого распространения и относительного консерватизма; местами наблюдаются габитуальные ее изменения, например в сеноне, как бы под воздействием сухости; неповсеместное распространение пальм также указывает на некоторую неоднородность условий уже в середине эпохи верхнего мела. Лишь в эпоху ляримийской революции в Сев. Америке (роль ее в восточной Азии также несомненно значительна, но еще не учтена) происходит снова габитуальная и некоторая родовая смена, явившаяся предвещением образования типов флоры умеренного и тепло-умеренного поясов северного полушария, что можно например видеть в типе цагайской флоры уже со значительным участием сережкоцветных. Ценоманско-сенонская флора таким образом была последней флорой, однообразно развитой почти по всему земному шару. Конечно весьма вероятно, что это однообразие соответствует не одному моменту, а цепи фаз, отвечающих времени распространения этой флоры. Различные во времени (может быть и незначительно), эти флоры одинакового состава кажутся нам одновременными, как могут казаться одновременными, если судить по составу, четвертичная флора Японии или Сев. Америки и миоценовая Европы. Ляримийско-цагайское расщепление, имевшее место только для умеренной зоны северного полушария и не выраженное даже в эоценовой Европе или флоре юга США, где происходил иной процесс развития тропических и субтропических флор из основной меловой, положило не только фитосоциологическую, но и флористическую грань между флорой тропиков и умеренной зоны. Флора тропиков является прямым потомком средне и верхнемеловой флоры, наследием ее разнообразия семейств и морфологического габитуса (в странах влажного климата, где не наблюдалось процессов ксероморфизации); флора

умеренных широт — прямое наследие датской или позднесенонской, цагаанской или лярабийской, меловой флоры. Эти последние элементы — аборигены и мигранты из Арктики, и сибирско-западноамериканская суша была главной ареной их развития позднее, с середины или конца олигоцена давшей ветви и в Европу и в южную часть Сев. Америки. Конечно первоначально основные типы — ценоманский и лярабийский — не расходились еще так резко, и их дивергенция, с вымиранием ряда семейств, осложненная пластическим воздействием климата, вполне резко определилась лишь во вторую половину третичного периода.

По пути прямого превращения меловой флоры в современную повидимому шли и умеренные страны южного полушария, но у нас пока слишком мало материалов для окончательного решения этого вопроса. Например *Ginkgo* является характерным элементом флоры лярабийского происхождения, вовсе чуждым флорам юга. Наоборот, меловые эвкалипты оставили свои следы в современной флоре в южном полушарии.

Низшие споровые

Отметим вкратце некоторые явления в развитии низших споровых растений мелового периода. Хотя среди флагеллят кокколиты являются известными с древнейших времен, лишь с мела появляются их более сложные формы, как например *Cribrosphaera* из ценомана Саратова. Сгольца является род *Dictyochoa*, уже вполне развитый в сеноне. Мел также является периодом значительного развития диатомовых, впервые проявившихся в лайасе. В туроне наблюдается род *Actinoclava* (в меле); вообще *Coccinodiscus* несомненно одна из древнейших групп диатомей после *Puxidicula*. В верхнем мелу местами наблюдается уже значительное развитие флоры диатомей, например в слоях Mogino и Lillis США (по Ганна), на о. Барбадосе, тогда как у нас в СССР залежи диатомей появляются лишь в палеоцене. Из мела Саксонии известна даже хорошо сохранившаяся перидиния *Peridinium*; появление перидинией было замечено еще в юре. Из зеленых водорослей в последнее время в Аляске были указаны *Reinschia*, из известковых в Балканах находится *Boueina Hochstetteri*, а из мутовчатых известковых (*Verticillatae*) роды: *Thaumtoporella*, *Muniera*, *Triploporella*, *Neomeris* (дожившая до нашего времени), *Cymopolia*, *Karrerria* (из Тибета) и некоторые другие. Из харовых в мелу известны остатки *Gyrogonies*, из багрянок — *Delesseria* и из их известковой группы: *Metasolenopora*, *Lithocaulon* (Огненная Земля), *Petrophyton* (Мияко), *Archaeolithothamnium*, *Lithothamnium* (с нижнего мела) и *Lithophyllum*, из чего видно, что эта группа получила уже широкое развитие. Известны и кораллинеи: *Amphiroa* и *Arthrocardia*. Среди грибов не наблюдается каких-либо особенных явлений, но их признаки нередки. В окаменелой древесине найдены *Criptosphaeria* и *Pleosporites* (верхний мел Хоккайдо) во многих случаях наблюдаются повреждения древесины *Trametites* — меловым аналогом губительного для современных лесов грибка *Trametes*.

Наконец, в мелу проявляются несомненные остатки лишайников *Opegrapha*.

Распределение меловой флоры на земном шаре представлено на таблице 8.

Таблица 8

Синхроническая таблица распространения меловой флоры

	Европа	Ангарида		Арктика	Сев. Америка	Гондвана	
Дан		Цагайская	Цагайская флора Амура и Буреи с <i>Populus</i> , <i>Platanus</i>	Пагу т	Гренландия: полное преобладание двудольных; хвойные	Флора Лярами: Лэнс, Двер	
Сенон	Флора Гарца с <i>Credneria</i>	Ороленская	Флора Сахалина, Алапаевска с <i>Platanus</i>		Рипли, Фокс-Гиллс, Белли-ривер, Матаван		
Ту-рон	Флора Силезии	Гиляцкая	Флора Сахалина, Ишикари, с <i>Nilssonia</i> , <i>Gleichenia</i> , <i>Aralia</i> . Корея; Чулым; Эмба; кара-тау	Атанэ	Гренландия: двудольные, цикадофиты и папоротники, хвойные	Матаван, Дакота, Магоги	
Ценоман	Флора Чехии и Моравии				Раритан	Аргентина—Патагония, Верх. Египет	
Альб	Флора Буаркос с 22% <i>Angiospermae</i>	Ай-нусская			Патаско 30% покрытосеменных	Мадагаскар—двудольные	
Апт	Флора Альмаргем без покрытосеменных; <i>Aptiana</i> Англии	Никанская	Флора Сучана с <i>Aralia</i> и более низкие горизонты с <i>Onychiopsis</i> Флора Риосеки Японии и Кореи; Лай-эн-сянь	Хоме	Гренландия. <i>Gleichenia</i> , цикадофиты, <i>Populus</i> , <i>Platanus</i>	Кутенай (Канада, Монтана); Гоксвилл, Калифорния	Нов. Зеландия— <i>Artocarpidium</i>
Неоком, Баррем. Вельд	Серкаль с примитивными покрытосеменным: Клин, Ахен, Нидершена, Кведлинбург, Англия, Германия, Ишль, Чехия				Земля Карла, Аляска	Пагуксен, Арундел	Флора Потомака, вельдская с первичными <i>Angiospermae</i>

ТРЕТИЧНАЯ ФЛОРА

Общая характеристика

Отложения третичной системы сохранили в себе остатки многочисленных флор, начиная от самых древних — эпохи палеоцена, или *Tort Union* Америки, до верхних горизонтов плиоцена. Особенно богата растительными остатками Зап. Европа, где условия часто сменявшихся морского и континентального режима были благоприятны не только для сохранения остатков, но и для точного определения возраста самих слоев по переслаивающим их горизонтам с морской фауной, чего в большинстве случаев мы не находим в Азии и даже в Сев. Америке и что счастливо наблюдается у нас на Сахалине и в Японии. Здесь необходимо отметить следующее. Может показаться, что потребность в горизонтах с фауной для определения возраста при наличии флоры говорит о неприменимости самих растительных остатков для целей стратиграфии и установления возраста. Это объясняется тем, что по существу точная стратиграфия всех систем выработана лишь в Европе и частью Сев. Америке, где с известными фаунистическими горизонтами сопряжены определенные флоры. Этого соотношения, или вернее флор того же состава и точно той же эпохи мы уже не находим вне Европы в виду существования различных географических областей в третичном периоде — факт, который для более древних систем не имел того значения, тогда как в третичном периоде одинаковые флоры, находимые в различных странах, мы уже не можем считать одновременными. Нахождение менее изменчивых и более универсальных, имеющих более обширное горизонтальное распространение морских фаун послужило бы везде к установлению опорных пунктов для составления стратиграфической последовательности на основании местных флор.

Географическое распространение

Из числа наилучше изученных флор нам известны следующие. В Европе к палеоцену относятся флоры Гелинден, Сезанн, Беллэ (*Belleu*), Шеппи (*Sherpey*), а в Европейской части СССР — в нижнем Поволжья, например в горе Уши близ г. Камышина, и в других местах. Растительность собственно эоцена в Европе представлена в лондонских глинах, в парижском бассейне, в Алумбее и в Анжу, в Бельгии, затем в Монте-Болка в Италии, в Соцка, под Киевом (спондиловые глины), в Могильно и Волянщине на Волыни, близ Вознесенска на р. Ингуле, у Путивля и в других местах Украины и РСФСР. Известно очень много олигоценовых флор (рис. 288) различных горизонтов: в Англии, во Франции в Армиссане, Нарбонне и др., в Саксонии, на балтийском побережья (Риксгёфт и др.), и в Геринге, в Тироле, в Италии, на Украине в слоях полтавского яруса и на русской равнине — г. Тим, Молотычи. Миоценовые флоры широко распространены в Бадене (Энинген), Швейцарии, Силезии (Шосниц), Австрии, Венгрии (*Szilthal*), Италии, на о. Эвбее в Греции, в Подолии и Бессарабии (Липканы и Бондаревка), у г. Орехова на р. Конке, у ст. Амвросиевка, по р. Крынке у Александровки близ Матвеева Кургана (это два наши лучшие местонахождения сарматской флоры), а также на Керченском полуострове (Ягорлык), у станции Крымской на Сев. Кавказе и там же в некоторых других ме-

стах, а также в Закавказьи. Местонахождения плиоценовой флоры распространены менее, но великолепные остатки известны из долины Роны, окрестностей г. Барселоны, Франкфурта-на-Майне, с германоголландской границы (Тегелен и Ревер, исключительно богатое скопление семян), в Бессарабии, Сейменах и Гангуре (мэотический и понтический ярусы), в Болгарии, в окрестностях г. Софии, у Вознесенска (понтический) и у Одессы (мэотические глины Ланжерона, Хаджибейского лимана), в Гребениках у Тирасполя и на Годерском перевале в Закавказьи, а также в диатомитах Ахалциха. Кроме того флора семян, изучаемая П. А. Никитиным в Воронежской обл., также имеет плиоценовый возраст, хотя колебание в сторону межледникового (как и в отношении Тегелена в Голландии) не вполне устранено.

В Азии мы в большинстве случаев не можем провести такого подробного возрастного деления, и эпоха палеоцена видимо вовсе слита с меловой или третичной фазой. За Уралом известны флоры: р. Лозьвы (эоцен или даже верхний мел), Мугоджар (палеоцен), юга Приуралья (эоцен), Ер-ойлан-дуза (олигоцен), оз. Арала и Тургайской степи до р. Иртыша (олигоцен), г. Тары (миоцен), Томска (олигоцен), Сихотэ-Алиня, Посыета и окрестностей Владивостока, о. Сахалина и Японии, а также Кореи и очень немного — Китая, именно из-под г. Кантона (*Rhus atavica*) и с границы Монголии близ г. Калгана, затем Камчатки (олигоцен), Командорских о-ов, Анадырского края, оз. Тас-тах и других мест Якутии, Новосибирских островов. Плиоценовые флоры Азии найдены были в нефтеносном районе Сахалина и в Японии. В Арктике третичные флоры распространены в Гренландии, на о. Свальбарде, о. Исландии, по всему арктическому архипелагу Сев. Америки, от р. Мекензи и Земли Банкса до Земли Эллесмира и Гриннеля (81° 31' с. ш.). К ним можно причислить и кенайские флоры Аляски и Британской Колумбии. В Сев. Америке третичные флоры представлены очень полно: в эоцене флорами Уилкоккс, Клейборн и Джексон на юго-востоке, Форт-Юнион, Грин-ривер и Кенай на западе и северо-западе. В олигоцене на юге отлагались флоры Виксбург, а на северо-западе кенайские, в то время как миоцен представлен главным образом на северо-западе флорами Бридж-крик, Масколл и Лата (*Latah*), а плиоценовые флорой Ситронел лишь на востоке. В странах древнего континента Гондваны остатки третичной флоры были найдены в Африке в Файуме, в Индии, на Яве, Борнео, Суматре, о. Люсоне и Миндоро (Филиппины), в Австралии, Новой Зеландии, в Панаме, Коста-Рике, Эквадоре, Перу, в Аргентине, на Огненной Земле, в Колумбии, Боливии и Чиле, хотя определение возраста этих флор еще весьма ненадежно, и часть их некоторые авторы считают даже за четвертичные, что показывает тесную преемственность третичной и четвертичной флоры этих стран.

Мы опять начнем с того, что в течение всего третичного периода в развитии растительности земли наблюдалась резкая зональность, начало которой было заложено еще в верхнемеловую эпоху. В течение третичного периода, несмотря на значительную стабильность в верхнем олигоцене тургайской флоры и ее широкое распространение в крайне однообразном составе от Урала до Аляски, т. е. несмотря на несомненно широко протекавшую миграцию форм, имевшую исходной территорией страны Арктики (Гренландия, Исландия), более полного смешения флор, подобного тому, какое наблюдалось в карбоне и юре, уже не

произошло. После максимальной унификации флоры северного полушария в тургайскую фазу и может быть позже, когда полтавская тропическая флора и в Европе уступила место тургайской — в эпоху сармата, и вся умеренная зона была объединена под знаком голарктической флоры, с разъединением континентов, поднятием альпийских цепей и повторным влиянием ледниковых фаз, и в этой области возможна отчасти флористическая, отчасти эдафическая дифференциация и дальнейшее дробление ботанико-географических областей, а с другой стороны шла дальнейшая дивергенция флоры палеотропической, неотропической и австралийской областей, также с сильными эдафическими влияниями. Поэтому при рассмотрении тропических флор нам чаще приходится останавливаться на иллюстрации флор отдельных стран, начиная с Европы, где последовательность горизонтов более установлена.

Европа. Самая древняя третичная, или палеоценовая флора Европы, известная от западных берегов Европы до Камышина на Волге, а в последнее время открытая и в Мугоджарах, представляет субтропическую флору с пальмами *Sabal* и вечнозелеными растениями с крепкими кожистыми листьями, то узкими и зубчатыми, как у *Dryophyllum Dewalquei*, то дланевидно раздельными с ланцетными долями, как у *Dewalquea gelindenensis*, или даже округлыми, как у *Viburnum*. Палеоценовая флора Поволжья сохранилась в крепких, часто сливных кварцевых песчаниках камышинского яруса. По мнению Э. Ога, тропические признаки палеоценового климата подчеркнуты менее, чем следовавшего за ним эоценового. В *Dewalquea* и *Viburnum* еще видно наследие мелового периода.

Эоценовая флора Европы, включая Вольту, юго-запад Украины и отдельные флоры опять-таки до Волги, распространенная в архипелаге среди Средиземного эоценового моря, наиболее типичная тропическая флора из существовавших в Европе. В ней представлена, вплоть до Киева, растительность тропических мангров, в виде остатков папоротника *Chrysodium lanzeanum* и пальмы *Nipa Burtinii* (рис. 287), весьма вероятных остатков *Rhizophora*, а затем рядом вечнозеленых *Cinnamomum*, *Laurus*, *Oreodaphne*, *Sterculia*, *Leptospermum* и других миртовых, гладколистных дубов из секции *Chrysobalanus*, а также ряда несомненных протейных из родов *Banksia*, *Dryandra*, появление которых наблюдалось еще в мелу (в Закавказьи, на Балканах и пр.), *Hakea*, *Lomatia* и др. Из хвойных обширное распространение имели *Sequoia Coutsiae*, *S. Sternbergii* (*Doliosstrobos*), *Dammara Armashevskii*, *Taxodium distichum* и *Glyptostrobos europaeus*; последние два впрочем не играли еще большой роли. Особенно следует отметить интерес изучения флоры спондилловых слоев Киева, где плоды *Nipa* и другие остатки сохранились в лигнитизированном состоянии. Относительно эоценовой флоры Европы нужно сказать, что она по составу довольно сильно напоминает флору тропической Азии, индо-малайскую, не имея в себе вовсе например элементов *Amentiflorae*, которые, наоборот, получили такое большое значение в арктотретичной флоре, которая появилась в Европе с миоцена, в составе близко подходящем к флорам восточных штатов Сев. Америки и Японии и зап. Китая в Азии. Первой, т. е. тропической флоре Европы, можно придать название полтавской, второй — тургайской. Олигоценная флора Европы особенно сначала имела тот же тропический состав и га-

битус, как и эоценовая, при решительном преобладании вечнозеленых элементов, с хвойными *Sequoia Couttsiae*, *S. Sternbergii*, *S. Langsdorfii*, пальмами *Sabal*, еще распространяющимися до берегов Балтийского моря. В этой флоре лавровые, *Ficus*, *Sterculia*, *Quercus neriifolia* и другие тропические дубы, миртовые и протейные еще сохранили свою роль, и *Sabal* например встречается у нас вместе с *Quercus furcinervis* еще в Аджамке. Однако в то же время, при некоторых признаках ксероморфизации некоторых флор, например юга Франции, начинает обнаруживаться приток средиземноморских элементов, как *Nerium oleander*, *Punica*, *Laurus canariensis* и др., а также и некоторых арктотретичных родов,



Рис. 287. Заросли пальмы *Nipa fruticans* L. на Филиппинских островах, примерно соответствующие ландшафту болотистых пространств на Украине в начале эоцена.

как *Fagus*, *Populus*, *Acer* и др., начинающих сообщать флоре Европы восточно-американский и китайско-японский оттенок. Нужно отметить впрочем, что принятое ботаниками и палеоботаниками обозначение некоторых групп растений по их современному местообитанию неправильно. *Ginkgo* — растение не менее европейское, чем «японское» и *Liriodendron* — не менее сибирское, чем «североамериканское». Характеристика отдельных растений и их групп по их последним убежищам может вести ко многим ошибкам, и в большинстве случаев эти убежища далеко от мест происхождения данных форм. По этому поводу следует несколько остановиться на одном из наиболее острых вопросов третичной палеоботаники — «Австралия в Европе». К. Эттингсгаузен, Ф. Унгер и другие палеоботаники доказывали, что присутствие в третичном периоде в Европе протейных и миртовых было связано с австралийским характером флоры палеогеновой Европы. А. Шенк, возражая им, не только отвергал это положение, но и доказывал, что участие протей-

ных если и наблюдалось, то во всяком случае было преувеличено вышеупомянутыми авторами, в частности благодаря смешению листьев *Comptonia* из семейства *Myricaceae* с *Dryandra* из *Proteaceae* и т. д., что частью действительно имело место. Тем не менее *Proteaceae* в Европе все же существовали, что доказывается как непосредственными находками их вплоть до плиоцена Ревера, так и современным географическим распространением этого семейства, принимавшего еще участие в составе даже меловой флоры и потому естественно имевшего возможность войти во все флоры мира. Дело лишь в том, что «австралийский» характер эоценово-олигоценовой флоры Европы был преувеличен, тогда как и в Австралии и южн. Африке наблюдающееся усиленное развитие протейных есть явление уже позднейшего времени. Аквитанская флора Европы, т. е. конца олигоцена, в значительной степени уже была обогащена арктотретичными, или, как я называю их, тургайскими элементами.

Весьма характерна для нашего полтавского яруса песков и песчаников ископаемая флора Тима, обработанная И. В. Палибиным, который отсюда приводит: *Pinus palaeostrobis*, *Sequoia Langsdorffii*, *S. Tournalii*, *Quercus Gmelinii*, *Q. furcinervis*, *Q. neriifolia*, *Q. lonchitis*, *Q. timensis*, *Q. chlorophylla*, *Ficus Sokolowii*, *F. Giebelii*, *Juglans acuminata*, *Populus latior*, *Myrsine centaurorum*, *M. doryphora*, *Neritium major*, *Bumelia minor*, *Andromeda protogaea*, *Magnolia Dianae*, *Laurus lalages*, *L. primigenia*, *Acer trilobatum* (?), *A. Schmalhauseni*, *Hedera Eichwaldii*, *Rhamnus Eridani*, *R. rectinervis* и *Cassia palaeostrobis*. Небольшая аквитанская флора близ г. Стерлитамака имеет уже вполне арктотретичный состав: *Ginkgo*, *Fagus*, *Juglans* и т. д., который флора Европы принимает лишь в миоцене, даже верхнем, но который флора Исландии и Гренландии (базальтовая) имели вероятно уже рано, в олигоцене.

В миоцене флористический состав и характер широколиственной, частью смешанной с хвойной растительности типа более теплых и равномерных по климату частей умеренного пояса, т. е. восточных штатов Сев. Америки и Японии с юго-западным Китаем. Получают постепенно преобладание в качестве господствующих пород сережкоцветные, притом деревья с опадающей листвой, но это преобладание сережкоцветных происходит постепенно, и местами, особенно на юге Европы, флора еще удерживает субтропический характер (рис. 288), в то время как севернее, в Силезии, а у нас близ Таганрога, растительность имела уже более скромный состав. Из Энингена в Бадене О. Геер описал почти 500 видов, большей частью древесных и кустарниковых пород, хотя подсчет его может быть несколько преувеличен. Из таганрогского миоцена насчитывается по самому скромному подсчету не менее 100 совершенно различных пород деревьев, из них более 50 определенных и принадлежащих не менее чем к 45 родам. В Швейцарии и южной Германии еще росли *Sabal* и другие пальмы, как перистые, так и веерные. В это время в Европе особенное значение получает болотный кипарис — *Taxodium distichum*, также *Sequoia Langsdorffii*, которая впрочем у нас на юге играла очень подчиненную роль. Отмечая большое богатство флоры Европы субтропическими и средиземноморскими элементами, мы охарактеризуем флору Крынки как типичную для более умеренных районов, впрочем точно совпадающую с флорой миоцена Силезии. Здесь мы имеем *Salvinia*, *Poacites*, *Phragmites oeningensis*, *Typha latissima*, *Potamogeton*, *Taxodium*

distichum, *Taxus*, *Pinus* sp., *Populus balsamoides*, *Castanea Kubinyi*, *Quercus deuterogona*, *Fagus Deucalionis*, *Juglans acuminata*, *Hicoria bilinica*, *Carpinus grandis*, *Betula*, *Ulmus*, *Alnus*, *Zelcova Ungeri*, *Parottia pristina*, *Liriodendron Procaccinii*, *Laurus Guiscardii* (aff. *L. canariensis*), *Eucommia ulmoides*, *Firmiana tridens*, *Ailanthus Confucii*, 3—4 вида *Acer*, *Cornus* sp., *Cassia*, *Celtis*, *Cercis*, *Sassafras* и мн. др., с лианами *Rhus quercifolia* и *Vitis praevinifera*, а также *Smilax*. Такие растения, как *Ailanthus*, *Eucommia*, *Firmiana* и *Liriodendron*, сообщают растительности характер современной южнокитайской. У Орехова найдена



Рис. 288. Олигоценый ландшафт Европы. По В. Готану.

часть этих же растений и *Paliurus zaporogensis*. В общем отмечается бедность вечнозелеными, кроме *Laurus*, найденного в небольшом числе экземпляров. Однако в Крыму, на Керченском полуострове, сарматские слои изобилуют лавровыми *Cinnamomum* — следствие более южного характера крымской миоценовой флоры.

Обратимся к плиоценовой флоре, которая в Европе была пережитком той же миоценовой, с большим или меньшим количеством более древних реликтов; при этом конечно южные флоры были несколько богаче, так что среднеплиоценовые флоры юга Франции и Испании были не беднее миоценовой флоры например Силезии или нашей Крынки. На юге Европы еще до плиоцена сохранились пальмы *Sabal*. В среднем плиоцене долины Роны констатированы: *Woodwardia radicans*, *Torreya nucifera*, *Glyptostrobus europaeus*, *Sequoia Langsdorffii*, *Ginkgo adiantoides*, *Populus tremula*, *P. nigra*, *Quercus suber*, *Q. ilex*, *Q. drymeja*, *Castanea atavia*, *Juglans cinerea*, *J. regia*, *Pterocarya caucasica*, *Carya minor*,

Zelcova crenata, *Liriodendron Procaccinii*, *Laurus canariensis*, *Persea indica*, *Oreodaphne Heeri*, *Sassafras ferretianum*, *Cinnamomum polymorphum*, *Buettneria tiliaefolia*, *Liquidambar europaeum*, *Nerium oleander*, т. е. эта плиоценовая флора юга имеет состав не менее богатый, чем наш сармат (на 47° с. ш.), хотя между ними замечаются современные виды средней и северной Европы (например *Populus tremula*). Однако северо-восточнее, в долине Рейна или например в верхнем плиоцене Майна, уже преобладали *Pinus*, *Larix europaea*, *Abies pectinata*, *Picea excelsa*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Corylus* с поредевшими уже рядами могикан: *Ginkgo*, *Carya*, *Juglans*, *Zelcova*, *Aesculus*, но уже совершенно без лавров и пальм, которые, как мы знаем, до сих пор удержались в южной Европе. Тем не менее в пиаченцкий век флора Европы остается очень богатой, как видно по богатой флоре семян из Ревера (Reuver) на голландско-германской границе.

В составе ее, близком к нынешней флоре западного Китая, существовали еще *Gnetum*, *Stewartia*, *Magnolia*, *Zelcova*, *Pyrularia*, причем, если соответственный род имеет теперь представителей и в Европе и на востоке Азии, то реверский тип остается всегда ближе к последнему. Однако к концу астийского века эта флора сильно беднеет, что доказывает состав другой голландской флоры — Тегелена из 130 видов, из которых очень немногие общи с реверской и с восточноазиатской современной, а другие представляют по большей части растения и теперь живущие в Европе. Некоторые авторы однако считают флору Тегелена не верхне-плиоценовой, а соответствующей первой межледниковой фазе и ледным слоям Кромера, хотя также и эти слои иными признаются еще доледниковыми отложениями.

Во флоре Кромера остается лишь 5% эпигонов флоры против 64% среднеплиоценовой флоры Кэсл-Идена в Англии, причем лишь 15% кромерской растительности представлены древесными формами, тогда как остальные семена принадлежат травам, что составляет совершенно необычную пропорцию для более древних флор. Ход развития плиоценовой флоры на Украине и в остальных частях Европейской части СССР нам еще не вполне ясен. Из эоценовских слоев окрестностей Одессы и Бессарабии мы имеем лишь многочисленные отпечатки листьев *Alnus*, *Salix*, *Populus*, *Ulmus*, *Hicoria bilinica* (Гребеники) и повидимому *Ficus carica* (или *Vitis vinifera*?), а из понтических слоев того же юго-запада Украины были определены лопастный лист *Quercus* (типа *Q. robur*) и *Populus*. Впрочем недалеко отсюда плиоценовая флора окрестностей г. Софии дает гораздо более полный список, приближаясь по составу к ронской, и обладает довольно сильно выраженным средиземноморским характером (с *Quercus suber*, *Q. ilex* и др.). Пиаченцкая флора с Годерского перевала на Кавказе представляет более богатый комплекс, с *Paulownia* и др.

Резкий пробел знаний о составе и развитии флоры РСФСР между концом миоцена (сармат и мэотис) и межледниковыми фазами, столь затрудняющий понимание развития современной растительности, мало-по-малу заполняется благодаря новым работам, в частности П. А. Никитина в отношении плиоценовой флоры Воронежской области.

Здесь в северной части области обнаружены остатки семян, частью аналогичных голландскому среднему плиоцену, как *Brasenia tuberculata*, *B. peltata*, *Najas lanceolata*, *Sparganium noduliferum*, etc., частью сохранив-

шихся теперь на Дальнем Востоке *Akebia*, *Menispermum*, *Epipremnum*, частью средиземноморских *Ranunculus lateriflorus*, *Prunus mahaleb* (?). Одновременно находятся и следы ассоциаций, одинаковых с современными, напр. ивняков из *Salix viminalis*, *S. purpurea*, *S. triandra*. В серии постепенной цепи «доледниковых» флор прослеживается постепенное выпадение экзотов, причем в непосредственно доледниковое время отмечена пыльца лиственницы, сосны, но типичных арктических форм не найдено. В одном из отложений найдены были североамериканские роды: *Proserpinaca* и *Dulichium*. Внизу свиты констатировано кратковременное пребывание в Воронежской обл. ели (*Picea omorica*). Интересны крупные семена, вероятно тыквенных (*Cucurbitaceae*).

Внетропическая Азия. Внетропическая часть Азии, к которой мы теперь перейдем, временами несла очень однообразный растительный покров, но все же было бы неправильно судить о развитии флоры всей этой территории по данным одной лишь части континента, тем более что здесь весьма редко бывают представлены последовательные флоры эпох третичного периода в одном месте. Как было сказано выше, самая поздняя меловая флора, известная нам из Азии, цагаянская из бассейна р. Амура, отличалась уже появлением ряда элементов будущей третичной флоры всей Голарктики, как *Sequoia Langsdorffii*, будучи и габитуально сходна с древнетретичными флорами Сибири. Возраст более поздних, т. е. третичных флор Сибири пока еще в каждом отдельном случае не установлен для многих мест точно, но общая последовательность флор по крайней мере одного из близких районов нам ясна. Эоценовые флоры Ангариды мы знаем из Приуралья и крайнего северо-востока, с о. Тас-Таха и Анадырского края, Новосибирских островов, а также из Японии и Кореи (свита Рюдо). Западные флоры Приуралья были отделены от восточных еще Тургайским проливом, так что флора р. Лозьвы лежала на Скандинавско-уральской суше. Флора Лозьвы, которая может быть и верхнемеловой, несколько отличается от восточноазиатских и причисляется мною к гренландской провинции, включая в себе: *Pecopteris Torellii*, *Acrostichum* sp., *Sequoia Sternbergii*, *S. Langsdorffii*, *Ficus uralica*, *Populus Richardsonii*, *Magnolia Inglefieldii*, *Ilex longifolia*, *Macclintockia Lyellii*, *M. trinervis*, которые соответствуют древнейшей третичной флоре Гренландии. Как типичная восточноазиатская может быть приведена флора Анадыря в составе: *Woodwardites arcticus*, *Equisetum* sp., *Taxodium distichum miocenum*, *Sequoia Langsdorffii*, *Glyptostrobus Ungeri*, *Caulinites* sp., *Populus Richardsonii*, *Alnus Kefersteinii*, *Acer arcticum*, *Pterospermites spectabilis*, *Vitis Orlinii*, *Nyssa aquatica*. Эта флора очень близка другим флорам Арктики, североамериканской флоре Форт-Юнион и весьма вероятно принадлежит еще нижнему эоцену, как и флора Новосибирских о-вов и оз. Тас-Таха. Интересным элементом новосибирской флоры является *Nordenskioldia borealis*, встречающаяся уже в цагаянской флоре, а также в третичных флорах Свальбарда, Гренландии, Мэкензи и Гринривер (Berry, «Flora of Green river», 1930, стр. 77), таким образом во всяком случае связывающая эти флоры с наиболее древними арктическими из третичных. Однако и флора Лозьвы и анадырская, будучи арктотретичными и в значительной степени близкими между собою и к более древней цагаянской флоре, в то же время неизмеримо далеки от эоценовых — полтавских флор Европы. Даже крайневосточные и

юго-восточные флоры мало отличаются от типичных флор арктического облика. Близ г. Нагасаки, в Такашима мы находим эоценовую флору с *Acrostichum hesperium*, *Lastraea japonica*, *Sabal nipponica*, *Nelumbo* sp., т. е. не вполне определенную по своему составу, но так как на севере Японии, в Ишикари на о. Хоккайдо пальма *Sabal* в эоцене существовала в умеренном арктическом сообществе — *Populus*, *Alnus*, *Quercus*, *Zelcova*, то у нас нет оснований думать, что и флора Такашима была вполне тропической, хотя мы и должны там ожидать несколько более южного состава хотя бы на основании развития там в эоцене нумулитового моря. Еще менее можно ожидать следов субтропической флоры на Сахалине, где эоценовой может скорее всего являться еще не изученная межконгломератовая флора, а может быть часть дуйской, но так как последняя в большинстве случаев олигоценовая, то она и будет описана позже. Нам совершенно остается неизвестной эоценовая флора Монголии и Туркестана; есть основание думать, что большая часть этой площади была занята растительностью ксерофитного, даже пустынного типа, хотя весьма вероятно, что полтавская флора все же проникла до Закаспия и Туркестана, о чем свидетельствуют остатки более поздней, уже олигоценовой флоры. Так, в Казакстане, к западу от г. Павлодара найдены остатки вечнозеленых растений, в виде лавров, *Cinnamomum*. Эоценовую флору Ангариды сменяет олигоценовая тургайская флора, особенно однообразная на всем протяжении от Аральского моря (или даже от г. Стерлитамака) до о. Сахалина и далее до Аляски и в то же время сходная с верхней флорой Гренландии и Исландии. В области Кыргызских степей от Арала до Иртыша в многочисленных местах в железистых песчаниках была обнаружена флора такого состава: *Sabina Reussii*, *Sequoia Langsdorffii*, *Taxodium dubium*, *Phragmites oeningensis*, *Poa* sp., *Populus mutabilis*, *Comptonia dryandroides*, *Juglans acuminata*, *Carpinus grandis*, *Corylus insignis*, *C. Macquarrii*, *Alnus nostratum*, *Fagus Antipovii*, *Quercus Gmelinii*, *Q. Nimrodii*, *Q. drymeja*, *Ficus populina*, *Liquidambar europaeum*, *Zizyphus tiliacifolius*. У Томска, кроме ряда таких же типов, имеются еще: *Pinus* sp., *Taxodium distichum*, *Populus balsamoides*, *Juglans densinervis*, *Fagus groenlandica*, *Nyssa* sp., *Diospyros brachysepala*, и с теми или иными изменениями или дополнениями этот комплекс встречается далее у оз. Зайсан на г. Ашу-тас, на Байкале, в Монголии, близ Калгана и в Маньчжурии у г. Мукдена (Фушунские копи), в Уссурийском крае, в Японии и на Сахалине, с некоторыми вариациями частью ботанико-географического, частью геологического характера, т. е. вследствие различия возраста, чего мы коснемся ниже. Наиболее характерными ее членами являются: *Sequoia Langsdorffii*, *Ginkgo adiantoides*, *Comptonia* 'aff. *acutiloba*, *Ficus tiliacifolia*, *Liquidambar europaeum*, *Trapa borealis* и ряд других. На Сахалине растения дуйской свиты играют важную роль при установлении последовательности и распространения угольных пластов и поэтому требуют особенно внимательного изучения, как и потому, что Сахалин — одно из очень немногих мест, где одновременно растениями охарактеризован ряд последовательных горизонтов. До сих пор в пределах дуйской свиты удалось наметить два горизонта, из которых нижний, следующий сейчас же за базальным конгломератом, характеризуется *Osmunda sachalinensis*, *Sequoia Langsdorffii*, *Zingiberites sachalinensis*, *Myrica* cf. *vindobonensis*, а верхний — распространением *Trapa bo-*

realis с тремя разновидностями, *Comptonia* aff. *acutiloba* и *Ficus tiliæ-folia*, являющимися здесь руководящими видами. Для Сахалина не приводится список форм, составленный О. Геером, за его полной устарелостью; ряд его определений совершенно ошибочен, другие относятся к меловым растениям, принятым за третичные. Указания Геера на присутствие на Сахалине лавроз недоуверны; по японским сведениям, в южной части острова были найдены пальмы, но это пока не подтвердилось. Флора бухты Корфа на северной Камчатке имеет еще более умеренный характер, с преобладанием *Populus balsamoides*, *Alnus Kersteinii*, *Larix Preobrajenskyi*, *Picea*, *Salix*, *Juglans*, а также *Cannaphyllum Beringii*. Флора Посыета и окр. Владивостока имеет несколько склерофильный и более южный характер, но является вполне арктотретичной, хотя при более подробном изучении и могут быть обнаружены какие-либо элементы, проникшие с юга — как например *Porana* на р. Амагу. Как мы сказали, самая южная олигоценовая флора Ашутаса имеет очень богатый состав, до 40 родов, не определенных большей частью в видовом отношении, но и она является чисто-арктотретичной, фиксируя таким образом распространение здесь в эпоху олигоцена или может быть нижнего миоцена границу арктотретичной флоры не севернее этого пункта. Однако все же на нашей территории, на оз. Еройлан-дуз, близ Кушки, имеется одна, правда очень небольшая, олигоценовая флора с определенными пока в ней *Dryandra Schrankii* и *Celastrophyllum turcomanicum*. Первый сближает эту флору с эоценовыми и нижнеолигоценовыми флорами полтавской провинции Европы, а оба характером своих кожистых узких или мелких листьев явно говорят о сухом и жарком климате Закаспия в нижнем олигоцене и о произрастании здесь растений, решительно отличающихся от тургайских форм более северных областей Ангариды. Некоторую примесь подобных элементов в виде отпечатка *Lomatia* и *Cinnamotum* наблюдается в коллекции из-под Павлодара, но пока за отсутствием более полных материалов трудно сказать что-либо более определенное, кроме существования проблемы контакта тургайских и полтавских элементов в Казакстане.

Миоценовая флора Ангариды являлась по существу дальнейшим развитием той же тургайской флоры, с постепенным приближением по биологическому облику и составу к современным флорам. Эта растительность у нас была представлена широколиственным лесом, остатки которого сохранились у г. Тары и на Иртыше в виде ископаемых стволов и семян в каолинах у Челябинска, на Бухтарме в Алтае, отчасти может быть и на Сахалине, и наконец в Японии, где впрочем миоценовые флоры еще точно не отделены как от плиоценовых, так, с другой стороны, и от олигоценовых. Предварительно изученная флора Тары указывает на распространение в миоцене в Зап. Сибири *Salvinia Mildeana*, *Nelumbo* sp., *Populus balsamoides*, *Salix* sp., *Pterocarya densinervis*, *Styrax* sp., *Acer laetum*, *Trapa* sp., *Buettneria aequalifolia*, в то время как бухтарминская флора дает еще более полный (но несколько устарелый) список: *Hypnum* cf. *cordifolium*, *Sequoia Langsdorffii*, *Abies alba*, *Picea excelsa*, *Pinus* sp., *Juniperus communis*, *Arundo donax*, *Carex* sp., *Betula lenta*, *B. Sokolowii*, *Alnus cordifolia*, *A. serrulata*, *A. glutinosa*, *A. incana*, *Carpinus betuloides*, *Corylus avellana*, *Fagus Antipovii*, *F. ferruginea*, *F. Deucalionis*, *Quercus etymodrys*, *Populus Heliadum*, *Salix viminalis*, *Planera*

Richardii, *P. keaki*, *Fraxinus ornus*, *Liriodendron tulipifera*, *Tilia cordatas*, *Acer ambiguum*, *A. Lobelii*, *A. palmatum*, *Pterocarya densinervis*, *Juglans crenulata*, *Spiraea opulifolia* и *Prunus serrulata*. Этот список показывае, довольно современный состав растительности, но еще сохранивший много элементов олигоцена.

На крайнем востоке, в Японии в районе г. Сендая, в миоценовой флоре находилась еще пальма *Sabal*, росшая однако в сообществе с *Alnus*, *Betula* и *Castanea*, причем в аналогичных флорах Японии также выделяются *Trapa Yokoyamai*, *Comptoniophyllum japonicum*, а также *Liquidambar formosanum*.

Сведения о флоре плиоцена, частью вероятнее уже раннего плейстоцена или даже позднее, в Азии сохранились в отрывочном виде по преимуществу на крайнем востоке. Таковыми являются небольшие флоры с *Picea Wollosoviczii*, *Pinus monticola* с р. Омолоя, *Juglans cinerea* и *Picea Wollosoviczii* с Алдана, *Picea anadyrensis* с р. Анадыря за полярным кругом и др. При устьи р. Буреи у хут. Асташихи были найдены отпечатки *Ginkgo*, *Ulmus* и *Zelcova* плиоценового или плейстоценового возраста. Плиоценовая флора сохранилась в ряде местонахождений Японии (Блэфф в Иокогаме, Моги, пров. Шинано), где их видовой довольно небогатый состав говорит о более суровом климате Японии в это время, чем современный, но местонахождение Шиобара, относящееся к самому верхнему плиоцену (или раннему постплиоцену), представляет богатейшее собрание исключительно форм современного японского леса, условия существования которого к концу плиоцена значительно улучшились, судя по значительному обогащению состава растительности. Несколько более поздние находки говорят о произрастании в Японии и *Juglans cinerea*, потом исчезнувшего. Таким образом мы видим, что к началу постплиоцена север Сибири за полярным кругом был покрыт хвойными лесами, к которым по долинам рек присоединялись такие породы, как *Juglans*. Южнее, на Амуре господствовал еще лиственный лес состава, близкого к японскому лесу.

Сев. Америка. Третичная флора Сев. Америки имеет много общего с флорой Азии, обладая однако на юге у Мексиканского залива областью, которая, подобно полтавской области в Европе и юго-западной Азии, переходила и тропическую фазу, отчасти (южнее) продолжающуюся и поныне. Состав и развитие третичных флор в северо-западных штатах, Аляске и Канаде представляет резкий контраст с картиной, развертывающейся у Мексиканского залива и в бассейне Миссиссиппи. Известный американский палеоботаник Ф. Г. Нолтон подчеркнул, что лишь один *Taxodium distichum* связывает третичную флору этой части Америки и Гренландии. В эоцене в США и в так называемой прибрежной равнине (Coastal Plain) последовательно развиваются флоры Уилкоккс, Клейборн и Джэксон, имеющие в своем составе еще многочисленные пальмы, саговые и ряд тропических и субтропических родов как Старого, так и Нового света. Так флора Уилкоккс, с ее более чем 400 видами, из наиболее южных растений имела: *Lygodium*, *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Zamia*, *Nipa*, *Sabal* и другие пальмы, *Engelhardtia*, *Dryophyllum*, *Artocarpus*, 16 видов *Ficus*, *Cinnamomum*, *Persea*, *Anona*, *Asimina*, *Sapindus*, *Celastrus* и др. Клейборнская флора имела уже другой состав, но сохранила пальмы (*Sabal*, *Geonomites*). Не менее тропической по составу была и флора Джэксон, с ее 150 известными видами, в числе их папорот-

ник *Acrostichum*, рядом пальм, в том числе *Phoenixites*, теперь живущей лишь в Африке. Но интереснее всего присутствие типичного растения мангрове — *Rhizophora*, указывающего на условия произрастания этого биоценоза. К ним можно присовокупить еще *Ficus*, *Sapindus*, *Terminalia*, *Planera*, *Cinnamomum*, *Anona*, *Nyssa* и др. Флора Джэксон достигала 37° с. ш., тогда как ее современный аналог не заходит далее 26° с. ш., хотя в парижском бассейне соответственные типы распространены были до 49° с. ш., а в Англии и у нас на Волыни — до 50 — 51° с. ш. Эти три флоры находят более всего аналогии в полтавских эоценовых флорах Европы, от Англии до Волыни и Киева, где также росли *Sabal*, *Nipa* и вероятно *Rhizophora*. Интересно отметить еще голо-тропический характер южных флор Америки, выражающийся присутствием в них ряда родов, позже там исчезнувших. Граница между территорией распространения этих флор и арктотретичных флор Форт-Юнион и Грин-ривер того же эоцена в Америке имеет то же значение, как граница между полтавской и тургайской флорой Евразии.

Некоторые американские авторы, как Ф. Нолтон, относят к нижнему эоцену флоры Ратон и Денвер Нью-Мехико и Колорадо, которые скорее являются еще верхнемеловыми или палеоценовыми и также изобилуют пальмами, фигами и другими субтропическими типами, которых мы не будем касаться ближе.

На северо-западе, в штатах Уайоминге, Дакоте, Монтане, в долине р. Мэккензи и до арктического круга, растительность эоцена представлена умеренной флорой Форт-Юниона, в составе до 500 видов, со многими крупными широкими листьями деревьев. В ней играли роль: *Onoclea sensibilis*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Ginkgo*, *Populus*, *Ficus*, *Platanus*, *Quercus*, *Castanea*, *Alnus*, *Corylus*, *Betula*, *Ulmus*, *Hicoria*, *Juglans*, *Magnolia*, *Aralia*, *Celastrus*, *Ampelopsis* и *Viburnum*. Хотя в ней еще и встречается пальма *Sabal*, но число растений умеренной зоны преобладает. Эта флора показывает еще сходство с самым верхними меловыми флорами, например Лярами (Денвер) и цагаянской в Сибири, но еще больше с самой нижней третичной флорой Арктики и Северосибирской провинции Азии. Отложения флоры Форт-Юнион в Канаде носят название свиты Паскапу (Paskapoo).

Севернее прибрежной равнины в среднем эоцене в Америке развивалась флора Грин-ривер (Green river и Wind river basin) в штатах Колорадо, Юта, Уайоминг, в состав которой входят как некоторые арктотретичные, так и субтропические формы. Берри относит ее вместе с эоценовыми флорами миссисипской низменности к зоне *Lygodium* — папоротника, находимого в наших флорах Дальнего Востока тургайского века (Фушунь). В ней еще распространены пальмы *Sabal* и *Geonoma*, *Ficus*, *Banksia*, *Oreodaphne*, *Chrysobalanus*, *Mimosites*, *Cassia*, *Banisteria*, *Anacardites*, *Thuinia*, *Sterculia*, *Grewiopsis*, *Ternströmia*, *Aralia* древнего типа, но с другой стороны имеются *Taxites*, *Picea*, *Sparganium*, *Betula*, *Planera*, *Juglans*, *Celtis*, *Myrica*, *Salix*, *Negundo*, *Rhus*, *Celastrum*, *Ampleopsis*, *Fraxinus* и *Nordenskiöldia*, типичная для арктических и северо-азиатских флор. По позднейшим исследованиям Броуна флора Грин-ривер развивалась при 16 — 17° среднегодовой температуры и осадках 850 — 1600 мм в год. Им же сделаны были интересные подсчеты годовых слоев («ленточных глин») осадков озера Грин-ривер,

показавшие длительность эпохи Грин-ривер в 5—8 миллионов лет. Неарктотретичный состав флоры Грин-ривер имеет основой в такой же степени ее близкое сравнительно положение к теплым областям США, как и относительную еще архаичность и хаотическое смешение семейств, как наследие мела. В западных штатах к концу эоцена — началу олигоцена относится Puget — флора зап. Вашингтона, запада Британской Колумбии и частью Орегона, более чем из 300 видов, представляющая видимо формацию низких болот в очень теплом климате, причем пальмы местами росли в таком количестве, что в одном месте к востоку от Каскадных гор находится слой толщиной в 1 фут (т. е. около 30 см), образованный всецело из листьев пальм *Sabal*, многие из которых имели диаметр от 120 до 150 см. По некоторым данным, флора Puget заходила даже в Аляску, но еще большее развитие имела флора Кеная, описания которой мы коснемся, когда будем говорить об ископаемых флорах арктического пояса. К верхнему или нижнему эоцену должна относиться и флора Ламар-ривер Национального парка, чисто-арктотретичная и близкая к Форт-Юнион. В олигоцене в юго-восточных штатах в бассейне Миссисипи флора Виксбург еще сохранила субтропические черты, после чего и здесь теплолюбивые флоры начинают отступать к югу и сменяться флорами чисто-арктотретичного состава, которые можно отчасти считать дериватами кенайской флоры далекого севера. Большинство флор американского миоцена развито к западу от Скалистых гор, и к востоку остается только небольшая флора Кальверт Виргинии и округа Колумбии тепло-умеренного характера. На западе самой древней миоценовой флорой является Бридж-крик в штате Орегон, изученная недавно Р. Чани, которая даже признавалась раньше верхнеолигоценовой. Состав ее и морфологический габитус имеют сходство с нашими дальневосточными флорами Посыета и Амагу. По Чани, она содержит роды: *Ginkgo*, *Sequoia*, *Juglans*, *Carpinus*, *Alnus*, *Quercus*, *Ulmus*, *Platanus*, *Liquidambar*, *Magnolia*, *Laurus*, *Rhus*, *Acer*, *Arbutus* и др. В этом насаждении Чани видит формацию, сходную с «oak-madrono» Дальнего Запада, которая требует 750 мм годовых осадков. Более поздняя миоценовая флора была найдена в Спокейн в шт. Вашингтон (около 100 видов), Орегоне, Неваде, Айове и сев. Калифорнии, причем одним из богатейших ее местонахождений является Масколл в бассейне р. Джон-Дэй-ривер, почему и всю флору можно называть Масколл. Эта уже чисто-арктотретичная флора имела широкое распространение, в составе *Sequoia Langsdorfii*, *Taxodium distichum*, *Alnus*, *Myrica*, *Populus*, *Quercus*, *Diospyrus*, *Platanus*, *Acer*, *Hydrangea*, *Liquidambar*, *Prunus*. По составу флоры Чани заключает, что в миоцене формация red-wood (с *Sequoia*) еще преобладает, но уже наблюдается значительная редукция температуры и осадков, в то время как в олигоцене эта формация в Калифорнии была распространена повсеместно. Таким образом флора Latah-formation того же Орегона представляет еще более обедненную арктотретичную формацию red-wood с участием таких растений, как *Woodwardia*, *Woodsia*, *Pinus*, *Tsuga*, *Potamogeton*, *Comptonia*, *Alnus*, *Quercus*, *Menispermities*, *Liriodendron*, *Sassafras*, *Ribes*, *Cassia*, *Meibomites*, *Sapindus*, *Celastrus*, *Euonymus*, *Rhamnus*, *Tilia*, *Hibiscus*, *Umbellularia*, *Cornus*, *Nyssa*, *Arctostaphylos*, *Menziesia*, *Vaccinium*, *Apocynophyllum*, *Viburnum* и др., что создает впечатление современной флоры средней части атлантического побережья США, т. е. например шт. Вир-

гиния. Миоценовая флора области Скалистых гор представлена в отложениях оз. Флорисант на уровне более 1 500 м и характеризует растительность верхнего миоцена. Остатки ее в количестве более 250 видов сохранились в слоях необычайно тонкослоистой породы со значительным участием вулканического пепла, в которой кроме того сохранилось более тысячи видов насекомых, остатки рыб, птиц и моллюсков удивительной сохранности, почему это местонахождение является одним из самых выдающихся в мире. Большинство найденных в нем родов растений и теперь является жителями Сев. Америки (*Pinus*, *Populus*, *Betula*, *Fraxinus*, *Rosa*, *Quercus*, *Ilex*, *Juglans*, *Ulmus*, *Celtis*, *Rhamnus*, *Vitis*), хотя другие, как *Ailanthus*, *Engelhardtia*, *Lomatia*, *Porana* и некоторые другие, более в Америке не растут. Состав растительности указывает приблизительно на климатические условия Сев. Каролины теперь, т. е. климат более теплый, чем современный, но во всяком случае не тропический и даже не субтропический. Плиоценовая флора США изучена еще очень мало, например *Citronelle* в шт. Алабама, с *Quercus nigra*, *Nyssa aquatica*, *Planera aquatica*, *Hicoria*, *Trapa*, указывает на водворение в восточных штатах к концу третичного периода приблизительно современной растительности и климатических условий. В западных штатах Орегоне и Калифорнии климат достиг максимальной сухости в начале плиоцена, в верхнем же плиоцене хотя температура года еще уменьшилась, но зато увеличилась влажность, и в это время, по Чани, формация *red-wood* оказалась приуроченной лишь к побережью, под влиянием наступления изнутри сонорской флоры.

Развитие плиоценовой флоры характеризуется изученной Дорфом (1930) ископаемой флорой Калифорнии. В ряде мест им найдено 34 вида растений; большинство этих видов имеет аналогии в современных видах Калифорнии. Флора включает в себе элементы *red-wood* — *Sequoia Langsdorffii*, *Pseudotsuga*, *Pinus Masonii*, *Odontostemon Hollickii*; мезофитного леса с плотными листьями: *Castanopsis*, *Umbellularia oregonensis* (известную из миоцена Орегона), 3 вида *Quercus*, *Arbutus* sp. и др. Формация чапаррала (ксерофитная) дала: *Cercocarpus*, *Heteromeles*, *Garrya Masonii*, *Ceanothus Chaneyi* и др.; формация низких побережий — *Populus Alexandri*, *Salix*, *Alnus*, *Platanus*, *Fraxinus*; флора Сьерра-Каскаде представлена *Pinus* sp., *Libocedrus* sp., *Pteris* и *Ribes* и наконец в виде *Ilex sonomensis*, *Ulmus Brownellii*, *Quercus Bockeei* являются экзотические элементы (Мехико и Вост. Азия). Распространение различных элементов показывает, что в противоположность эоцену и миоцену, когда громадные пространства западных штатов несли однообразную флору *red-wood*, плиоценовая растительность чутко отзывалась на местные географические условия — рельеф и отношения к морю. И работа Дорфа указывает на большую сухость и несколько более высокую температуру плиоцена. Весьма характерна очень слабая связь плиоценовой флоры Калифорнии не только с эоцено-олигоценовой (*S. Langsdorffii* — эоцено-миоцен; *Umbellularia* — верхний олигоцен или миоцен Бридж-крик, миоцен Масколл), но даже с миоценовой (*Prunus Merriamii*, *Ulmus Brownellii*, *Umbellularia*). Так же широко развитые еще в миоцене аркто-третичные типы, как *Ginkgo*, *Carpinus*, *Liquidambar*, *Magnolia*, к этому времени уже исчезли из западных штатов. В среднем плиоцене Калифорнии (район Санта Роса) количество осадков с нижнего плиоцена мало увеличилось, приблизительно на 300 мм (600 мм вместо 300 мм в год).

Арктика. Наш очерк третичных флор был бы совсем не полон, если бы мы обошли флору Арктики с ее особенной ролью в деле развития третичной и современной флоры северного полушария. Однако вопрос о возрасте третичных флор Арктики далеко не получил еще окончательного разрешения. О. Геер, который обработал большое количество полярных флор и притом был первым пионером в этом направлении, пришел к выводу, что все флоры Арктики более или менее сходны с миоценовой флорой Европы, и остановился на этом возрасте, исходя из положения однообразного климата земного шара и отсутствия климатических зон. Уже в его время Г. Сапорта смотрел иначе, считая арктические флоры эоценовыми и будучи убежден в различии состава одновременных флор севера и средних широт. В США Л. Лекере также включил в миоцен даже эоценовые флоры «лигнитовой свиты» Скалистых гор, и более правильная последовательность флор была установлена лишь Д. Ньюберри, Ф. Г. Нолтоном и Э. В. Берри. Несомненно Г. Сапорта был ближе к истине. Вероятно развитие растительности в Арктике не прерывалось со среднего мела до последних известных нам там третичных фаз, но можно думать, что в третичном периоде промежуток времени от верхнего эоцена до среднего олигоцена был периодом расцвета растительного мира теперешних полярных областей, составлявших тогда (А. Вегенер) одно целое. Это соответствует максимальному продвижению на север субтропических флор бассейна Миссиссипи, от Jackson до Vicksburg в Сев. Америке, что соответствует времени от парижского до латторфского века в Европе. Из них — третичная флора Аляски (Кенай) имеет верхнеэоценовый возраст, другие — от среднего эоцена до олигоцена, так что вопрос о существовании в Арктике остатков флоры миоцена даже является спорным. Действительно, если мы примем вместе с Вегенером положение северного полюса в палеогене в северной части Тихого океана, то оно хорошо нам объяснит сравнительную скромность флоры Японии и, наоборот, малое отличие от последней флоры Сахалина. Однако такая же богатая умеренная кенайская флора Аляски требует, чтобы полюс в это время, вероятно соответствующее дуйскому времени на Сахалине, не был расположен слишком близко к Аляске, которая таким образом должна была в то время находиться к «западу» от полюса. Когда полюс к миоцену начал свое обратное перемещение в нынешнюю полярную область, то он, очевидно, еще влиял умеряющим образом на климат Японии, что доказывают остатки ее флоры, и в то же время неминуемо должен был вполне нарушить развитие лесной растительности на Чукотском берегу и в Аляске, как бы он ни проходил между ними. Поэтому мы не можем ожидать из этих районов остатков лесной флоры миоцена. Кеппен и Вегенер даже доказывают, что, так как «ледниковый период» согласно их теории был не «периодом» в собственном смысле слова, а состоянием каждой данной территории, через которую проходила полярная область, то и миоцену должно было соответствовать некоторое оледенение северных берегов Америки и Азии (например ископаемый лед Эшшольц-бэй), тогда как ранее, в виду нахождения точки полюса в океане, оледенения нигде не происходило. Однако, если миоценовое оледенение берегов Сев. Америки и Азии действительно является фактом, то мы вправе ожидать найти остатки ледниково-миоценовой флоры по окраинам ледников точно так же, как по окраинам четвертичного ледника мы находим остатки флоры *Dryas* с карликовой

березой и ивой. Однако пока никаких признаков какой-либо особенной, отличающейся от дриасовой флоры не найдено, и остается лишь допустить, что эта флора могла возникнуть уже в то время, под влиянием полярного охлаждения и в высоких областях горных хребтов. Общий анализ арктической флоры отнюдь не говорит категорически против этого допущения, и остается лишь проверить, не являются ли ледниковые явления северной Азии и северо-западной Америки разновременными с соответственными явлениями в Европе и северо-восточной Америке? По факту кораллового века Японии можно даже допустить временное повышение здесь температуры, позволившее развитие рифовых кораллов Нома, которое может соответствовать как раз максимальному оледенению Европы, правильнее — наибольшему уклонению северного полюса в сторону Атлантического океана. Для решения всех этих вопросов и точной синхронизации европейского и азиатского оледенения предстоит еще длительное и глубокое изучение третичных и четвертичных отложений Азии и крайнего северо-запада Америки. Наоборот, на северном побережье Сев. Америки Кеппен и Вегенер видят даже следы миоценового оледенения (Эшшольц-бэй). Отложения пластов угля и остатков растений третичного возраста распространены в Арктике очень широко, достигая $81^{\circ}30'$ с. ш. на Земле Гриннеля. Главнейшие из них находятся в зап. Гренландии около 70° с. ш., в Исландии, на Свальбарде, Новой Земле, Новосибирских островах, в Приленском крае, на оз. Тас-Тас, в Анадырском крае, в Аляске, при устье р. Мэкензи и на о-вах Североамериканского архипелага — о. Принца Патрика, о. Мельвиля, о. Батэрст, о. Сев. Девоне и землях Эллесмира и Гриннеля. Э. Берри полагает, что ни одна из арктических флор не древнее Форт-Юниона, даже скорее они имеют возраст Форт-Юниона или более молодой, но так как в Арктике есть и остатки флор верхнемеловых, то нет оснований думать, почему бы там не могло быть флор древнее Форт-Юниона вообще. Все арктические третичные флоры характеризуются преобладанием растений умеренного климата, и определение О. Геером многих остатков именами субтропических родов *Ficus*, *Laurus*, *Benzoin* явно сомнительно, судя как по качеству материала, так даже и по степени уверенности самого Геера. Наиболее богата флора Гренландии, откуда О. Геер определил 281 вид, из них 201 вид двусеменодольных, хотя это число следовало бы уменьшить по крайней мере вдвое. Кроме того там же найдена окаменелая древесина хвойного. Среди отпечатков здесь преобладают листья ив, тополей, лещины; несомненно также присутствие родов *Sequoiia*, *Ginkgo*, *Alnus*, *Fagus*, *Quercus*, *Ulmus*, *Myrica*, *Comptonia*, *Liquidambar*, *Platanus*, *Liriodendron*, *Magnolia*, *Sassafras*, *Cornus*, *Acer*, *Fraxinus*; кроме них определены: *Castanea*, *Juglans*, *Pterocarya*, *Benzoin*, *Laurus*, *Myrsine*, *Apeibopsis*, *Pterospermites*, *Zizyphus*, *Colutea*, *Dalbergia*, *Diospyrus* и некоторые другие, но в большинстве случаев Берри считает эти определения сомнительными, хотя для большинства этих растений вероятно и не было бы препятствий участвовать в растительном покрове Гренландии. Указание О. Геером пальмы также не подтвердилось. Среднюю годовую температуру Гренландии для этого периода О. Геер определил в 12° , имея в виду более термофильный характер флоры, чем она оказывается на самом деле. Кроме того обычно упускают из вида, что ископаемая флора Гренландии происходит из двух горизонтов, добазальтового и базальтового, причем они имеют значитель-

ные отличия. Характерные *Macclintockia*, *Populus arctica* принадлежат к нижней флоре, где участие обычных *Amentiflorae* гораздо менее выражено и растения вообще имеют менее современный габитус. Базальтовая флора имеет больше сходства с флорой Кеная Аляски, флорой Исландии и тургайской флорой Сибири. Со Свальбарда (Шпицберген) также из двух горизонтов описано было 168 видов: 4 папоротника, 27 хвойных, 27 односеменодольных и 80 двусеменодольных, а также древесина с годичными кольцами. Преобладают роды: *Salix*, *Populus*, *Corylus*, *Quercus* и некоторые хвойные; несомненно присутствуют также *Taxodium*, *Platanus*, *Juglans*, *Magnolia*, *Nymphaea* и *Nyssa*, но нет ни одного рода не только тропического, но даже просто субтропического или теплоумеренного (Э. Берри). Флора Исландии, погребенная под дождем вулканического пепла, обнаруживает преобладание различных *Coniferae*, *Salix*, *Alnus*, *Betula* и *Corylus*, но кроме них еще имеются: *Ginkgo*, *Juglans*, *Hicoria*, *Platanus*, *Liriodendron*, *Acer*, *Fraxinus*. Во флоре Кеная Аляски, в которой в 1919 г. Ф. Г. Нолтон насчитывал 120 видов, преобладают: *Populus*, *Salix*, *Myrica*, *Comptonia*, *Betula*, *Corylus*, *Alnus*, *Fagus*, *Juglans*, *Trapa*; к ним присоединяются *Sequoia*, *Taxodium*, *Ginkgo*, *Taxites*, *Glyptostrobus*, *Ficus*, *Liquidambar*, *Aesculus*, *Diospyrus*, *Hedera*, *Paliurus*, *Eleodendron*, *Pterospermites* и *Zizyphus*, причем, правда, четыре последние очень сомнительны.

Большинство этих родов представлены теперь не только в Канаде, но даже имеются в Аляске, на Лабрадоре и у Гудзонова залива в восточной Канаде, что говорит за умеренный тип флоры, хотя конечно гораздо теплее современного, и что важнее всего — несомненно более океанический. Как мы знаем, океанический климат северной Атлантики позволяет нежному *Hymenophyllum tunbridgense* доходить на Фарёрах до 63° с. ш. (а на юге до Фалькландских о-вов), в то время как в Сев. Америке этот род лишь в составе двух видов достигает 35° с. ш. в штате Кентукки. Из Сибири мы описали выше одну из интереснейших ее флор — анадырскую, близкую древнейшей флоре Гренландии, а с другой стороны сохраняющей некоторые систематические черты и морфологические особенности не только нижнеэоценовой Форт-Юнион, но еще даже Лярами и амурского Цагаяна, будучи по составу архаичнее и вероятно древнее флор Кеная, что может относиться также к флорам Тас-Таха и Новосибирских о-вов. Мы не касаемся здесь и камчатской флоры: выше был дан очерк одного из местонахождений залива Корфа.

Тропики и южное полушарие. Остается еще посвятить несколько строк составу и развитию третичной флоры современных тропических областей и умеренных стран южного полушария. Третичные флоры известны в Африке из Файюма, в Азии с Борнео, Суматры, Явы, с Филиппинских о-вов, из Тонкина и Индии, из Новой Зеландии, Австралии, Кергуэленских о-вов, а в Ю. Америке — от Панамского канала до Патагонии. Эоценовая флора — индо-малайского типа, но вообще надо отметить, что установление возраста этих флор связано с большими трудностями. После старых работ Геера, Эттингсгаузена, более новых — Г. Энгельгардта, флора Явы была описана Ю. Шустером, Тонкина — М. Колани, на Филиппинах я производил наблюдения лично, и кое-какие материалы описал Э. Меррилл, а ряд южноамериканских флор — Э. Берри и Антильских о-вов — Голлик. Что касается тропических и субтропических флор, то все они очевидно имели более или менее

автохтонное развитие в Старом свете в довольно тесной связи с развитием полтавской флоры Европы, а в центральной Америке — с флорами бассейна Миссиссипи. На Яве, Суматре и в Тонкине найдены были лишь местные типы растений; на Люсоне, в миоцене свиты Виго и плиоцене Малумбанг, исследователи находили лишь отпечатки растений, ничего общего не имеющих с арктотретичной флорой и соответствующих типам и теперь распространенным в этой стране, хотя, как например в Сагада у г. Бонток, эти отложения теперь расположены на такой высоте (в зоне *Pinus insularis*), куда теперь уже не доходит тропическая растительность низменности, но так как тут же имеются плиоценовые коралловые рифы, то нет сомнения в поднятии этой части страны. В Тонкине М. Колани описала *Sabal*, дубы из секции *Pasania*, *Ficus*, *Liquidambar formosana*. Однако, изучая флоры эоцена и миоцена юго-востока Австралии, Эттингсгаузен нашел, что число теплолюбивых растений в это время убывало с 52 до 34,3%. Растительные эоценовые остатки Новой Зеландии имеют по Эттингсгаузену субтропический характер. С Кергуэлен известны две древесины — *Cupressinoxylon antarcticum* и *Dadoxylon kerguelense*, повидимому возраста близкого к эоцену, когда по Вегенеру они лежали у 40° ю. ш. По результатам обработки ископаемых третичных флор Панамы, Колумбии, Эквадора, Перу, Cerro de Potosí в Боливии, Coronel в Чиле, Магелланова пролива, о-ва Сеймура, Уриганга в Бразилии и Пуна де Атакама, видно, что субтропические флоры, родственные современным, в третичном периоде доходили до Магелланова пролива (Пунта Аренас) и о. Сеймура (64° ю. ш.), с ними многие араукарии. Пышную лесную растительность несли не только ныне безлесные Фалькландские о-ва, но и Кергуэлены. По флористическому составу более древние ископаемые комплексы еще совмещали признаки тропических флор Старого и Нового света, но позднейшие обнаруживали лишь южноамериканские элементы, хотя и различных областей и физиогномических типов. Вопрос о возрасте ряда южноамериканских флор впрочем еще не вполне выяснен. В какой степени южноамериканская флора уже издавна получила свой современный состав, показывает один из новейших списков Э. Бэрри ископаемых растений из Аргентины, от верхнего эоцена до нижнего миоцена: *Alsophila antarctica*, *Adiantum patagonicum*, *Zamia*, *Araucaria*, *Fitzroya*, *Fagus subferruginea*, *Nothofagus simplicidens*, *Rollinia*, *Hydrangea*, *Anacardites*, *Sterculia*, *Laurellia*, *Laurophyllum*, *Myrcia*, *Apocynophyllum*, *Bignonites* и др. В то время как теперь в южном полушарии встречается лишь род *Nothofagus* (Южн. Америка, Тасмания и Новая Зеландия), в третичном периоде (и в меле) сюда достигал род *Fagus* (Нов. Зеландия, Австралия и о. Сеймур), что указывает лишней раз на единый исходный источник всей современной флоры — флору верхнего мела.

Развитие фитогеографических областей

Принимая во внимание вышеизложенные данные о составе растительности различных стран в отдельные фазы третичного периода, мы можем в кратких чертах представить развитие этой растительности и возникновение ботанико-географических областей в следующем виде.

Как мы видели выше, долгое существование флоры средне-юрского типа, вплоть до вельда, привело к тому, что флора более или менее

однообразного типа (например *Cladophlebis*, *Ginkgo*, *Podozamites*) получила необычайно широкое распространение на земном шаре. Ставшая местами проявляться уже с баррема — апта флора покрытосеменных не могла быть везде автохтонна, и вероятнее всего, что на этот раз поток неофитов устремился с севера к югу, причем он не остановился на границе умеренного пояса, а проник и далее, в зону тропиков и умеренную зону южного полушария, что повело к исчезновению там аборигенов, хотя все же в качестве могикиан в полосе тропиков Старого света остались папоротники *Dipteris* и *Matonia*, а в умеренном — род *Ginkgo*, как наследие юрского периода. К ценоману растительность земли приняла уже совершенно другой облик, и меловой комплекс от ценомана до сенона и является тем основанием, из которого развивалась вся более поздняя флора земного шара, как тропическая, так и умеренных поясов обоих полушарий. Лишь эта флора и могла быть исходной как для тех, так и для других, так как именно она, с точки зрения систематики и географа современных растений, заключала в себе величайшие противоречия. Возникнув вероятно в области Арктики, она уже в ее пределах заключала в себе такие роды, как *Artocarpus* (хлебное дерево). Распространяясь к югу видимо при довольно константных условиях, эта флора достигла экваториальной зоны и вторглась в южное полушарие, причем даже меловая флора южной Патагонии удивительно соответствует дакотской флоре Сев. Америки. Присутствие в этой и других меловых флорах с одной стороны таких родов, как *Sabal*, *Artocarpus*, *Eucalyptus*, *Dryandra*, *Ficus*, *Cinnamomum*, а с другой — *Betulites*, *Quercus*, *Fagus*, *Populus*, *Salix*, *Platanus*, не позволяя еще на систематическом основании рассматривать эти флоры как теплолюбивые или умеренные, делая гораздо более целесообразным применение физиогномического принципа. Широкое распространение меловой флоры внесло во все зоны, пригодные для развития растений, родоначальников целого ряда семейств, из которых одни развились биполярно (род *Fagus*), другие — универсально, третьи — в отдельных ареалах, всегда почти указывая ископаемыми формами на более обширное и сплошное распространение их в прошлом. В палеоцене, при явлениях некоторого похолодания в Европе, из основной меловой флоры начинают дифференцироваться в Европе — палеоценовая, в Азии — цагайская, а в Америке — флоры Лярами-Ратон, Денвер и Лэнс, которые уже не проникли далее на юг, как прежние флоры, в массу.

В цагайской флоре Азии и ее лярабийских аналогах были уже заложены многие основные элементы умеренных флор, наряду с которыми продолжали существовать постепенно отпадавшие формы, которые были более свойственны тропическим и субтропическим флорам (например роды *Ficus*, *Grewia*, пальма *Sabal*). Эти новые флоры далее продолжали развиваться частью автохтонно, частью принимая в себя новые потоки форм с севера, благодаря чему постоянно образовывались смешанные флоры, в которых господствующие типы прошлого становились реликтами. Наконец с эпохи базальтовой флоры Гренландии в области Арктики с верхнего или среднего эоцена начинает выделяться многочисленная группа сережкоцветных, которая, мигрируя на юг и смешиваясь с автохтонами, создает тот устойчивый комплекс голарктической третичной тургайской флоры, с участием *Castanea*, *Fagus*, *Juglans*, *Platanus*, *Liquidambar*, *Zelcova*, *Ulmus*, *Acer* и др., с участием

немногих эпигонов юры, как *Ginkgo*, который охватил в эпоху олигоцена всю Азию от впадины Тургайского пролива до Японии и Камчатки и через Берингию — до Аляски, а затем и всю западную Америку до естественных границ умеренной флоры, т. е. до контакта с областями флоры Джэксон и Виксбург. Позже, в эпоху сармата эта же флора — с естественным ее изменением за это время — охватила и Европу. Выше мы описали происходившее в Северной Азии формирование Гренландской, Северосибирской и Тургайской провинций. В Америке роль провинций по отношению к флоре Кенай играли Форт-Юнион и Грин-ривер, а позже создались флористические и ботанико-географические отличия в миоценовых флорах. Кроме уже указанных путей мигрантов с севера к модифицирующемуся на месте комплексу все же приходится учесть и восприятие отдельных южных элементов вследствие отдельных потоков мигрантов с юга.

Дело в том, что вслед за более прохладным палеоценом на Европу в эоцене надвинулась субтропическая, а южнее — тропическая полтавская флора, соответствующая наступлению флор эоцена в низменности Миссисиппи, с пальмами, миртами, протейными и лаврами и обитателями мангрове, как *Nipa*, *Chrysodium* и *Rhizophora*.

Развитие этой полтавской флоры в Старом Свете, как и Jackson-Wilcox в Новом, происходило не за счет притока элементов с севера, но наоборот, путем автохтонного развития тех элементов основного мелового комплекса, которые оказались более пригодными для данных условий. В Старом Свете эта эволюция в эпоху, предшествовавшую эоцену, происходила где-то к югу от Европы и в южной Азии, а в эоцене эта индо-малайская флора вторглась на территорию средней Европы приблизительно до 50° с. ш. и севернее, тогда как в Азии граница эта видимо спускалась к югу, так как признаки флоры, в виде типичной *Dryandra Schrankii*, мы находим лишь у Кушки (Ер-ойлан-дуз), причем это явление сопутствуется тепловодной фауной Тургайского моря с распространением на Арале эоценовых нуммулитов. Фактически район распространения полтавской флоры в Приаральи и Закаспии мог быть и несколько обширнее, но вероятно немногим.¹ Нигде далее в Сибири нет ее признаков; Монголия была в то время если и под жарким, то во всяком случае пустынным режимом.

На востоке следы субтропической флоры мы видим только в Такашима близ Нагасаки, опять-таки при наличии следов теплого нуммулитового моря. В Сев. Америке субтропические и тропические флоры заходили на север не далее 37° с. ш. (флора Джэксон), т. е. всего на 11° севернее распространения нынешнего аналога этой флоры, имеющего границу на 26° с. ш. Эту ограниченность продвижения флоры на север и самое продвижение, связанное с мягкостью климата, Э. Бэрри объясняет с соответственным захождением внутрь материка вод Мексиканского залива, стоя на точке зрения, враждебной Вегенеру и теориям миграции полюсов. С половины олигоцена началось обратное отступление субтропических флор из Европы и Сев. Америки. В Азии они покинули очевидно лишь Туркмению, Кавказ, Туркестан (?) и Гималаи,

¹ Приходится очень пожалеть об отсутствии пока данных о палеогеновой флоре Туркестана и Крыма, а также о малом количестве материалов с Кавказа. Некоторые новые находки в Казакстане близ Павлодара и в южном Урале действительно говорят о развитии там вечнозеленой флоры ранее тургайского века.

оставив местами несколько реликтов этих древних флор. Но, обедняясь в Европе субтропическими и тропическими элементами, как *Chryso-dium*, *Nipa*, *Myrtaceae*, *Proteaceae*, флора испытывала не только приток тургайских элементов, но, в связи с изменением режима осадков, и средиземноморских (канарских). Обе последние группы в миоцене и составили основную массу европейской флоры, причем далее к северу и востоку процент последней становится меньше. Так энингенская или другие европейские флоры (например Куми) ими несомненно богаче, чем наша флора Крынки, где лишь в *Laurus Guiscardii* (aff. *L. canariensis*) можно видеть средиземноморского представителя, тогда как почти все остальные — элементы тургайские. Наоборот, сравнительно молодой возраст флоры Крынки имеет следствием то, что в ней уже отсутствует *Comptonia*, обычный компонент азиатских тургайских флор, от Арала до Аляски, вымерший в Японии лишь после миоцена, а теперь живущий лишь в Сев. Америке, это — явление дифференциации областей голарктической флоры, которое проявляется в постепенном ее распадении на палеоарктическую и неарктическую. В Евразии при этом выпадают *Sequoia*, *Taxodium*, *Juglans cinerea*; многие из них остаются лишь в Китае и Японии — как *Glyptostrobus*, *Liriodendron*, *Magnolia* и др., исчезнув даже из теплых уголков Европы, где их заместителями явились средиземноморские элементы. Ряд форм, как *Zelcova*, *Parrotia*, задержались на Кавказе. В Америке (восточной, так как западная вовсе утратила основной арктотретичный характер флоры, сменившейся более сухолюбивым дериватом) исчезли *Ginkgo*, *Glyptostrobus* и *Trapa*.

В западных штатах освобожденная площадь впоследствии была занята сонорской флорой, выше в горах, и формацией вечнозеленых лесов и ксероморфного чаппарала позже.

В южном полушарии, при отсутствии такого постоянного горнила формирования новых типов, как Арктика, и таких обширно развитых по широте и долготе пространств в умеренном поясе, умеренная флора в систематическом отношении гораздо теснее связана с ценоманской флорой непосредственно, так как здесь, если область тропиков и не была исключительной зоной питания флоры южного умеренного пояса, то во всяком случае она была как бы контрольной полосой, через которую проходили северные типы. Основным исходным типом была меловая флора, и присутствие еще в третичном периоде в Южн. Америке и Австралии рода *Fagus* показывает, что первоначальная дивергенция между северной и южной умеренными флорами не была так велика. Обширность связанной территории и сложность процессов влияния создали в северном полушарии гораздо более сложные отношения флор, чем в южном, где ранняя изоляция и возможность линейных движений замкнули ее в довольно архаическом состоянии, вызвав лишь временами усиленное видообразование. Мы знаем, что временами субтропические флоры проникали до Магелланова пролива, и не только Фалькланды, но и Кергуэлены были покрыты лесной растительностью. Бокковой цепью развития по отношению к мезофитным лесным флорам является образование пустынных флор, в которых труднее уловить генетические черты, причем часто основные черты сходства двух флор (например Туркестан — южн. Африка) могут упираться не столько в процесс миграции, сколько в основы их генетического родства через их меловых предков. К сожалению у нас пока вовсе нет материала по иско-

паемым флорам пустыни, хотя возможно близкой к ним может быть еще не изученная флора Ер-ойланд-дуза. В эпоху плиоцена полтавская флора уже совершенно вытесняется из Европы, что показывает находки в Закавказьи, в долине Роны, в окр. Барселоны и пр. Вся Европа занята пышным дериватом тургайской флоры в составе, близком например к олигоценовой флоре Ашу-таса, но с примесью средиземноморских элементов, оставшихся в южной Европе, Крыму, Закавказьи и до сих пор, и проникших до Гималаев. Лишь к концу плиоцена в Европе распространилась и заняла территорию флора современного состава (или даже в первую межледниковую фазу), но весь четвертичный период еще был, как мы увидим далее, эрой борьбы старых и новых форм растительной жизни, которая заменилась современной эпохой с ее подавленной жизнью растительного мира и флористической ненасыщенностью Европы, о чем будет сказано в главе о четвертичной флоре.

Особенного внимания заслуживает при рассмотрении третичной флоры вопрос о развитии и распространении пальм. Хотя несомненно, что ни одна пальма ни теперь ни ранее не была биологически приспособлена к холодному климату (что впрочем теоретически, например при сокращении их размеров до величины брусники или клюквы, вполне мыслимо, как оказалось возможным приспособление везнозеленых *Ericaceae* к полярным условиям), они далеко не ограничиваются в своем распространении зоной тропиков. Пальмы достигают 34° с. ш. в Калифорнии, 36° с. ш. в Японии, 39° ю. ш. в Чили и 44° ю. ш. в Нов. Зеландии, куда, кстати сказать, доходят древовидные папоротники. Если бы эти широты перенести в Евразию, то мы имели бы пальмы до Крыма, Арала, Балхаша, Сихотэ-Алиня и южн. Сахалина. Другие пальмы, как *Ceroxylon*, *Geonoma*, поднимаются в тропической полосе в горы до 3 000 м. Большой частью присутствие и отсутствие пальм есть лишь результат исторического процесса, наличия их на территории, имеющей сообщение со страной, где эти условия стали благоприятными для роста пальм. В культуре пальмы всегда заходят на несколько градусов севернее их естественной границы в диком состоянии. И меловая и третичная флора Арктики лишена пальм (впрочем см. указания А. Голлика на архипелаг Александра в Аляске — с пальмами, саговыми, *Anopa* и *Dillenia*), но мы их застаем в меловых флорах Сев. Америки (но не Азии), а затем они появляются в многочисленных третичных флорах, не только полтавских, но и чисто-тургайских, как например Сендая и Хоккайдо, что говорит за то, что мы можем встретить *Sabal* может быть и далее в пределах тургайской флоры, хотя до сих пор кроме южной Азии (Тонкин) пальм в третичной флоре этой страны не наблюдалось. В Европейской части СССР пальмы знаем с палеоцена с. Уши до среднего олигоцена или латторфа. Позднее мы их уже не знаем, и лишь не разгаданный пока остаток *Amesoneuron* намекает на возможность произрастания каких-то пальм (?) и до сармата Силезии и Крынки. Другим пережитком меловой и полтавской флоры в Европе являются *Proteaceae* голландского плиоцена (Reuver).

С отступлением к югу или уничтожением, вследствие невозможности перейти зону пустынь, степей или горных хребтов, тургайской флоры к югу, на севере и может быть северо-востоке возникли основные ядра новых географических провинций, хвойных лесов из *Pinus*, *Picea* и *Larix*, вероятно по речным долинам еще сопровождаемые частью широ-

Синхроническая таблица распространения третичной флоры

	Зап. Европа	Вост. Европа и Кавказ	Ангарида	Арктика	Сев. Америка	Гондвана
Плиоцен	Франкфурт на М., Тегелен, Рона, Барселона, Кэсл-Идэн, Реввер, Мугюдо	Гангуры, Голдерск. пер., Сеймены, Гребеники, Одесса	Омолой, Анадырь, Алдан, Буряя с <i>Ginkgo</i> , Сахалин, вост. Япония, Шинаннано и постмиоценовые флоры	Омолой, Анадырь	Citronelle, Санта Клара и другие флоры Калифорнии (верхний, средний и нижний плиоцен)	Потози в Боливии, Ява, Филиппины: Piat, Sagada (Малумбанг)
Миоцен	Энинген, Шосниц, Сусед, Талья, Санто, Радобой, Леобен	Бондаревка, Липканы, Крынка, сармат Грузии с <i>Cinnatotit</i>	Бухтарма, Тара, Кок-су, Челябинск — древесины		Лата, золотой гравий, Эсмеральда, Масколл (Д. Дэй, Спокэн), Кальверт Флориссант, Бридж-крик	Тонкин, Филиппины: Рипанг (Виго)
Олигоцен	Армиссан, Нарбонна, Геринг, Соцка, Загор, Маноск, Рона Куми, Замланд, Экс, Монте Промина	Молотычи, Тим Курский, Аджамка, Стерлитамак	Киргизские степи, Томск, Байкал, Калган, Фушунь, Уссурийский край, Сахалин, Корея, Япония — доплиоценовые флоры; Ер-ойлан-дуз	Б. Корфа, Командоры, Камчатка, Аляска, Гренландия, Исландия	Крукед-ривер, Висксбург, Лямар (Иелл. парк) (или в эоцен?)	
Эоцен	Париж, Алумбэй, Лондон, Анжу, о. Мулл	Могильно, Киев	Дуйская флора Сахалина, конгломератная флора там же Южный Урал	Кенай Гренландия, Шпицберген, Якутия, Тастах, Новая Сибирь, Анадырь	Джэксон, Пуджэт, Клейборн, Грин-ривер, Вилкоккс, Форт-Юнион	Файюм, Аргентина
Палеоцен	Сезанн, Гелинден, Беллэ, Шеппи	Уши	Мугоджары			
Дан			Лозьва, цагайская флора Амура	Патут, Гренландия	Лярами, Ратон, Денвер	

колиственных пород, в массе ушедших к югу. Еще севернее, а частью вероятно в горных зонах возникли тундра и полярная растительность, остатков которой мы, правда, из третичного периода не знаем. К концу его лишь крайний юго-восток Сибири еще сохранял обедненную тургайскую флору, дериватом которой является амурско-уссурийская; вся остальная Сибирь была покрыта хвойной тайгой.

Развитие водорослей и грибов

Посвятим еще несколько строк развитию в третичном периоде мира низших споровых растений. Важнейшими моментами здесь является расцвет диатомовых водорослей, местами дающих колоссальные скопления, и начало широкого развития листовенных мхов. Последние начинают встречаться во включениях янтаря — *Muscites tortifolius*. В верхнем плиоцене Франкфурта-на-Майне уже можно различить роды: *Neckera*, *Leskea*, *Heterocladium*, *Aerinchium*, *Thamnum* и *Anomodon*. Удивительно, что до сих пор в третичных отложениях не обнаружено остатков мхов *Sphagnum*. Остальной мир споровых был развит приблизительно в современных рамках, и присутствие или отсутствие остатков — скорее следствие удачных находок. Впрочем из известковых сифоней многие еще развивались в первой половине третичного периода, как например *Thyrso-porella*, *Uteria*, *Belzangia*, *Dactylopora*, *Neomeris*, *Acicularia* и др. Из хар мы знаем: *Nitella*, *Totypella*, *Lagynophora*, *Chara*, *Gyrogonites* и *Cosmogyrta*. Бурые водоросли дали хорошие остатки *Cistoseira* и др., в том числе с Сев. Кавказа. Из багряннок, кроме *Delesseria* и некоторых соленопоровых, большого значения достигли *Melobesieae*, *Archaeolithothamnium*, *Lithothamnium*, *Lithophyllum*, а также *Corallineae* — *Corallina*, *Ampirrhoa*.

В янтаре прекрасно сохранились остатки многих грибов со спорами, конидиями и лишайниками, из которых можно узнать роды *Cladonia* и *Cetraria*.

Развитие третичных флор представлено в таблице 9.

ЧЕТВЕРТИЧНАЯ ФЛОРА

Общая характеристика

История четвертичной флоры, как процесс формирования областей флоры современной, принадлежит не в меньшей степени ботанической географии, чем палеоботанике. Имея в виду те тончайшие детали, которые теперь достигнуты при изучении этого вопроса, было бы напрасной попыткой изложить ее сколько-нибудь подробно при ограниченном месте, имеющемся в нашем распоряжении. Поэтому нам приходится ограничиться лишь беглым освещением главнейших моментов этого процесса. Если при описании третичной флоры пришлось указывать кроме процессов географического распространения еще на возникновение не только новых групп видов, родов, может быть семейств и даже классов (лиственные мхи), то в отношении четвертичной флоры дело уже исключительно идет о географических перегруппировках, развитие же самых растительных форм ограничивается тут возникновением новых рас, разновидностей и в лучшем случае — видов, а также вымиранием некоторых форм или повсеместно или на ограниченных территориях.

Видовой состав четвертичной флоры, по крайней мере в пределах точности, допустимой при определении ископаемых растений, лежит исключительно в пределах ныне существующих видов, за исключением немногих вымерших. Лишь в классе мхов с четвертичным периодом связано крупное явление — развитие семейства сфагновых и образование сфагновых торфяников. Характер четвертичных образований, в большинстве случаев еще рыхлых, обуславливает и своеобразное состояние растительных остатков этого периода и соответственно этому — специальную методику их изучения, о которой говорилось в первой части этой книги. Эти остатки большей частью не окаменевают и не образуют отпечатков на твердых породах, а сохраняются преимущественно в виде торфа, лигнитизированных частей (субфоссилий) в торфе и в глинах, в виде пыльцы в торфе или болотном иле (гиття) или иногда в виде пустот в известковых травертинах или туфах. Реже случаи сохранения в плотных диатомовых или твердых туфогенных осадках или даже в торфах и глинах плодиков и семян, притом не только древесных, но и многих травянистых растений. Главнейшие местонахождения четвертичной флоры находятся в Зап. Европе: в Англии — в лесных слоях Кромера и выше, в Германии — в межледниковых отложениях долины р. Майна, Зеельце у Ганновера, Крёлна в Тюрингии, в Гольштейне, Лацентурге и др. и ледниковых — в Дейтене, Борна, Гольштейне, Маркграбове в вост. Пруссии и близ Любека, а также Людвинове у Кракова и других местах Галиции, ряд месторождений туфов в Карпатах и др. Остатки более поздней флоры известны из болотных торфяников. Ряд остатков ледниковой флоры известен из Прибалтийского края, Дании и Швеции. У нас, кроме многочисленных болот и тундр севера, дающих сведения о флоре послеледниковой фазы, также известно несколько местонахождений ледниковой флоры, например у Ленинграда и в ряде других мест, между прочим в Самаровском на р. Иртыше. Доледниковые и межледниковые флоры в местонахождениях Клецковском, Троицком, в Северном крае и Воронежской обл.; в виде туфов — на севере Бессарабии — Дарабаны у Липкан, в Подолии — Мушкунинец и Сиворог у Дунаевцев, в Крыму у пещеры Кизил-Коба, Гяур-Чешме у Кизилташа, близ Пятигорска и в других местах на Кавказе и т. д. В Азии мы упомянем о доледниковых остатках Омолая, Алдана; с устья Буреи остатки могут быть и четвертичными, и безусловно четвертичными — из террасы Амура в Джалинде. Ледниковые связаны с нахождением мамонта на р. Березовке в Якутии, эти же и межледниковые известны с Ляховского о-ва. Некоторые остатки известны из четвертичных отложений Японии (например *Juglans Sieboldiana*), питекантроповых слоев о. Явы, известковых травертин о. Миндоро (г. Булалакао), а также Патагонии.

В то время как тщательная постановка изучения болот в Зап. Европе и частью в Европейской части нашего Союза дала большие результаты для познания развития растительности в позднечетвертичное время, эта работа в Сев. Америке, а еще более в Азии, далеко отстала. В настоящее время наиболее ценные данные не только об общем составе лесов данной территории, но и о численных отношениях главнейших древесных пород получают при помощи метода пыльцевого анализа, позволяющего установить «спектр» всякого содержащего пыльцу, преимущественно торфяного или илистого слоистого образования по процентным отношениям в них пыльцы различных лесных

пород. Не останавливаясь на описании растительности отдельных районов, мы коснемся лишь главных моментов истории четвертичной флоры в Европе и других странах.

Географическое распространение

Европа. К наступлению ледникового периода в Европе уже находилось большинство населяющих теперь ее растений, как показывает состав доледниковых флор, причем в связи с существованием горных цепей — Кавказа, Альп, Карпат, Апеннин и Пиреней, весьма вероятно развитие местами местной тундровой растительности, хотя большая часть высокогорных форм того времени вероятно была еще наследием третичного периода. Так или иначе присутствие в Европе сосны, лиственницы, ели, осины было установлено не позже среднего плейсцена. Богатая флора лесных слоев Кромера из 100 видов содержит лишь 5% вымерших, но она лишь частью авторов рассматривается как доледниковая, другие считают ее, как и тегеленскую, флорой межледниковой фазы между Гюнцским и Миндельским оледенением. Каждое из наступающих в Зап. Европе четырех оледенений — Гюнцское, Миндельское, Рисское и Вюрмское (в СССР — три последние) и соответственные оледенения горных хребтов уничтожали растительность на громадных территориях и угнетающе влияли на нее в соседних районах. По краю ледников могла существовать лишь скромная тундровая флора в составе *Salix polaris*, *S. herbacea*, *S. myrsinites*, *Betula nana* (рис. 268), *Dryas octopetala*, *Saxifraga opposifolia*, *Azalea procumbens*, и мхов: *Tortula ruralis*, *Timmia norvegica*, *Hypnum stellatum*, *Distichum capillaceum*, *Hypnum exannulatum*, *H. fluitans*, *Scorpidium scorpioides* и некоторых других. По характерной форме *Dryas* (рис. 269) эта флора называлась д р и а с о в о й. Открытие ее — заслуга известного палеоботаника Натгорста; с тех пор она обнаружена в Англии, Дании, СССР (Андерсон, Танфильев), Германии и Швейцарии, а также в Сибири. Поодаль от края ледников могли простираться безлесные пространства, покрытые травами и низкими кустарниками, вроде субарктической степи. О зарослях сосен, елей, березы в ближайших окрестностях ледников не приходится говорить, хотя Брокманн-Иерош и утверждает противное. Нужно думать, что, хотя на много километров от края льдов не было лесных зарослей, о чем можно судить по отсутствию пыльцы анемофильных деревьев в дриасовой глине, но все же даже в наиболее суровые эпохи оледенения внутри Европы сохранились острова лесных массивов, при отступлении льдов тотчас же начинавшие распространяться. Смена растительности в оледеневших районах по мере отступления льдов происходила, по К. А. Веберу, следующим образом, как видно по остаткам в торфяных толщах. Вслед за арктической дриасовой флорой по мере отступления льдов развивалась еще близкая к ней, характеризующая карликовой березой — *Betula nana*, с нею росли ползучие ивы: *Salix reticulata* (рис. 269, 8), *S. myrsinites*, мхи *Hypnum turgescens* и др., водяные растения *Potamogeton*, *Myriophyllum spicatum*. Затем попеременно господствующую роль играли сосна, ель и пихта. Осина и береза выступают уже вместе с сосной, а затем устанавливается растительность широколиственных пород смешанного характера — из *Quercus robur* и *Q. sessiliflora*, *Tilia platyphyllos*, *T. parvifolia*, *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *A. cam-*

pestre, *Fraxinus excelsior*, *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Betula verrucosa*, *B. pubescens*, *Alnus glutinosa*, *Corylus avellana*, *Crataegus oxyacantha* и *Cornus sanguinea*.

Далее опять начали исчезать лиственные деревья, затем пихта и ель, и представителями лесных пород оставались лишь *Pinus* и *Betula*, и наконец круг замыкался вновь дриасовой флорой. Растительность межледниковых фаз в общем соответствовала современной, но в то время как лес северного склона Альп имел тип балтийской провинции, на южном склоне встречались *Pinus peuce*, *Castanea sativa*, *Aesculus hippocastanum*. Несмотря на влияние оледенений Европа еще долго продолжала сохранять ряд древних арктотретичных и даже полтавских видов, в межледниковые фазы возвращавшихся на площади, еще недавно занятые льдами. Некоторые из них продолжали свое существование лишь до первой межледниковой фазы (Гюнц — Вюрм), как *Hypocoum pendulum*, *Magnolia kobus*, *Mespilus cuneata*, *Vitis vinifera* (Тегелен, может быть впрочем еще относящийся к доледниковой фазе), *Hydrocotyle natans* (Ганновер), *Rhododendron ponticum* (Геттинген) и может быть *Juglans cinerea*. Во вторую межледниковую фазу (Вюрм — Миндель) в Европе еще существовали: *Brasenia purpurea*, *Dulichium spathaceum*,¹ *Juglans regia* и может быть *J. cinerea*, *Buxus sempervirens*, *Ficus carica*, *Cercis siliquastrum* и *Laurus canariensis*, ныне живущие лишь на юге или даже вне Европы, и другие — вовсе вымершие виды, как *Euryale europaea*, *Picea omoricoides*, *Quercus mamuthi*. Однако повторные оледенения произвели неслыханные опустошения в рядах европейской флоры, и хотя даже во время максимальных оледенений в этой стране всегда оставались участки, не занятые льдами, питавшие даже леса бука (например в Чехии), тем не менее после окончания оледенений растительность средней Европы оказалась довольно бедной, так как существование альпийских горных цепей на западе, степного пояса на Украине и Кавказе уже не позволило представителям более теплолюбивой лесной флоры мигрировать на север по окончании ледникового периода. Таким образом по Зап. Европе были распределены те растительные ресурсы, которые уцелели к северу от Альп. Лишь в югу от Альпийских цепей, частью на юге Франции, т. е. в средиземноморских землях сохранились еще *Ostrya*, *Nerium*, *Chamaerops*, *Myrtus*, *Laurus*, *Ficus*, *Coriaria*, *Smilax*, *Pistacia* и *Vitis*. Однако колебания климата не прекратились и с окончательным исчезновением ледникового покрова с лица Европы, и они соответственно отзывались на физиономии ее растительности.

Первоначально последовательность колебаний климата и появлений типов растительности в течение послеледникового времени была замечена Я. Стеенструпом в Дании, изучена Гольмбоэ в Норвегии, Г. Андерсоном в Швеции, причем была установлена последовательность появления и господства: 1) березы, 2) сосны, 3) дуба, 4) бука и 5) ели, причем конечно в различных странах наблюдались некоторые отклонения. В результате точных работ Блитта, Сернандера и его школы была для послеледникового времени установлена особая хронологическая шкала, связанная с изменением балтийского бассейна и известная теперь под именем шкалы Блитт-Сернандера, которая с некоторыми вариациями

¹ В СССР в четвертичных отложениях еще не найден, но указан в Литве у Гродно, в Воронежской области в плистоценовых слоях.

циями получила широкое применение у геологов и ботаников, имеющих дело с четвертичными образованиями. Благодаря усиленным изучением болот в настоящее время достигнуто более или менее точное соответствие в фазах Блитт-Сернандера, периодах истории Балтийского моря и археологической хронологии по находкам орудий и историче-

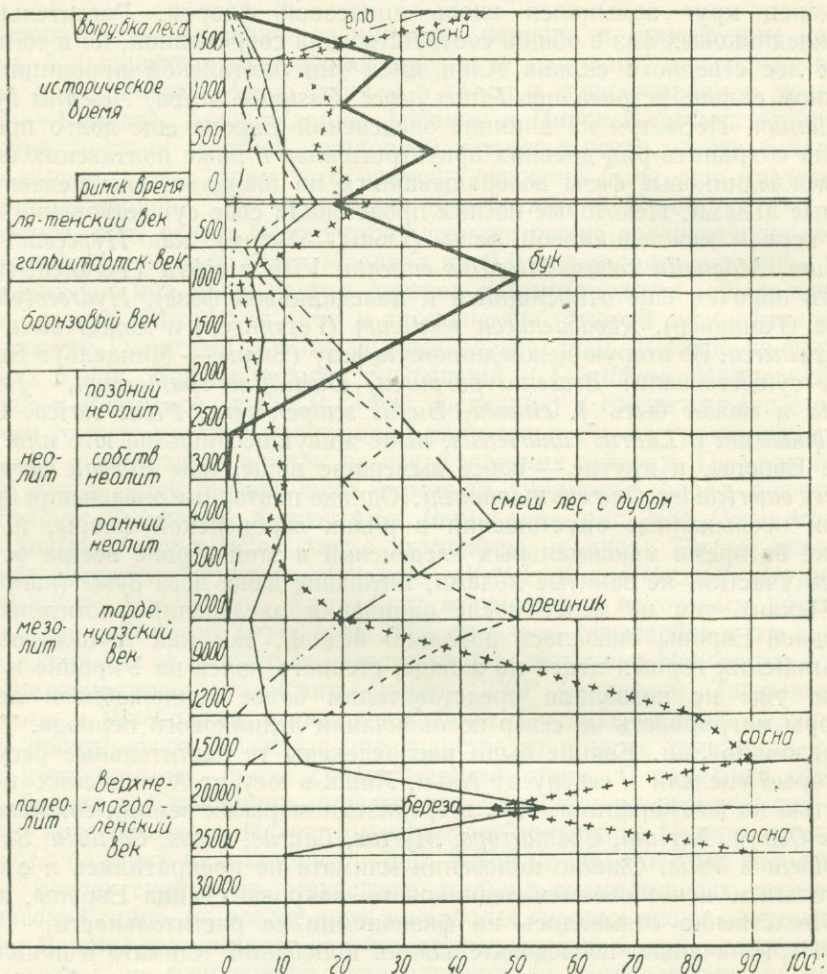


Рис. 289. Пыльцевая диаграмма, показывающая распространение древесных пород в Европе, начиная с палеолита. По К. Берчу из Циммермана.

ских предметов в торфяниках, и вся эта система связана с распространением и последовательным преобладанием тех или иных древесных пород. Таким путем, пользуясь притом подсчетом годичных слоев ленточных глин — образований ледниковых озер, достигнута весьма точная хронология последовательных фаз (рис. 289), изучаемых в СССР В. Сукачевым, Д. Герасимовым и В. С. Доктуровским. На основании этих цифровых данных теперь имеются даже основания для учета скоро-

сти миграции и заселения страны новыми формами растений, что нам существенно необходимо для учета возможной разницы геологического возраста и одинаковых флор в отдаленных один от другого районах.

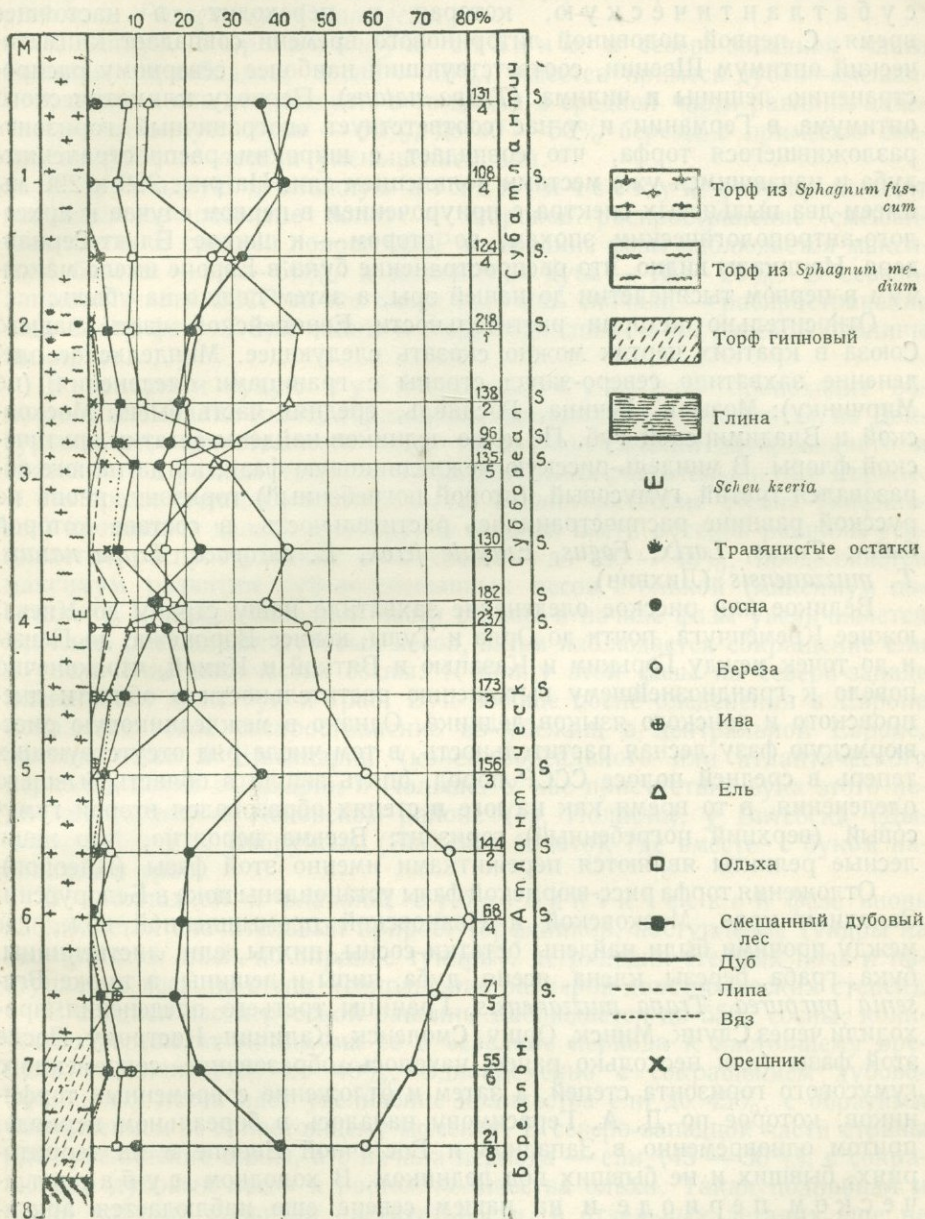


Рис. 290. Пыльцевая диаграмма болота Гладкого у ст. Саблино. По В. С. Доктуровскому.

Июльское время соответствует арктической фазе Сернандера; Анциловое, на которое приходится широкое распространение сосны, — с у б-

арктической и бореальной фазе, причем в последнюю фазу дуб уже обнаруживает значительное продвижение. Литориновое время делится на фазы: атлантическую, суббореальную и субатлантическую, которая и переходит в настоящее время. С первой половиной литоринового времени совпадает климатический оптимум Швеции, соответствующий наиболее северному распространению лещины и чилима (*Trapa natans*). Периоду климатического оптимума в Германии и у нас соответствует «пограничный горизонт» разложившегося торфа, что совпадает с широким распространением дуба и начавшимся уже местами появлением ели. На рис. 289 и 290 мы имеем два пыльцевых спектра с приурочением в первом случае к археолого-антропологическим эпохам, во втором — к шкале Блитт-Сернандера. Из шкалы видно, что распространение бука в Европе имело максимум в первом тысячелетии до нашей эры, а затем пошло на убыль.

Относительно истории растительности Европейской части нашего Союза в кратких чертах можно сказать следующее. Миндельское оледенение захватило северо-запад страны с границами оледенения (по Мирчинку): Мозырь, Речица, Рославль, средняя часть бывш. Московской и Владимирской губ. По краю ледников найдены остатки арктической флоры. В миндель-рисскую межледниковую фазу, когда на юге образовался третий гумусовый (второй погребенный) горизонт, вновь по русской равнине распространилась растительность, в составе которой были: *Taxus*, *Larix*, *Fagus*, *Euryale ferox*, *E. europaea*, *Trapa natans*, *T. muzzanensis* (Лихвин).

Великое или рисское оледенение захватило нашу страну до Киева, южнее Кременчуга, почти до Орла и Тулы, южнее Воронежа, до Пензы и до точек между Горьким и Казанью и Вяткой и Камой, что конечно повело к грандиознейшему вытеснению растительности в области днепровского и донского языков ледника. Однако в межледниковую рисс-вюрмскую фазу лесная растительность, в том числе ряд отсутствующих теперь в средней полосе СССР пород, опять зашла в область бывшего оледенения, в то время как на юге в степях образовался второй гумусовый (верхний погребенный) горизонт. Весьма вероятно, что наши лесные реликты являются пережитками именно этой фазы (Клеопов).

Отложения торфа рисс-вюрмской фазы установлены пока в Белоруссии, Западном крае, Московской и Ивановской промышленной обл., где между прочими были найдены остатки сосны, пихты, ели, лиственницы, бука, граба, березы, клена, ясеня, дуба, липы и лещины, а также *Brazenia purpurea*, *Trapa muzzanensis*. Границы третьего оледенения проходили через Слуцк, Минск, Оршу, Смоленск, Калинин, Кострому. После этой фазы (или несколько ранее) началось образование современного гумусового горизонта степей, а затем и отложение современных торфяников, которое по Д. А. Герасимову началось в бореальном периоде, притом одновременно в Западной и Восточной Европе и на территориях, бывших и не бывших под ледником. В холодном субарктическом периоде и на нашем севере еще наблюдается арктическая растительность (Толполово болото, Тосно, Вологда), в северо-западной части русской равнины из лесных пород имеют значение: береза (40 — 80%), сосна (до 40%), ель (10 — 12%). В средней части — пихта до 40%, ель — 40%, береза — 20%. В связи с этой фазой стоят остатки арктической флоры, найденные у Ленинграда в Толполовском

болоте в сапроколле и под торфяником в песках Г. И. Ануфриевым и В. С. Доктуровским, где известны: *Dryas octopetala*, *Salix polaris*, *S. taimyrensis*, *S. herbacea*, *S. arctica*, *Betula pubescens*, *B. verrucosa*, *Alnus glutinosa*, *Phragmites*, *Potamogeton*.

В теплую бореальную стадию в северо-западной части равнины преобладает сосна — 60%, имеется примесь дубово-смешанного леса, а ель отсутствует; в то время в средней части равнины замечается максимум сосны — 60%, до 40 — 50% березы с примесью смешанно-дубового леса и уменьшением ели.

В прохладную и влажную атлантическую фазу происходит значительное развитие болот и широкое распространение смешанных лесов. В средней полосе СССР в середине фазы наблюдается максимум березы — 55 — 60%, а к концу — дуба — 16 — 20%. В северо-западной части СССР та же самая картина, сначала — распространение ели. В эту фазу *Trapa natans* в северо-западной части русской равнины вымирает.

В теплую и сухую суббореальную фазу происходит обширное высыхание болот, образование «пограничного горизонта», по Доктуровскому, единственного пока точно геологически датированного и связанного с резким скачком в распределении растительности в Европе. В это время степная растительность («доисторические степи» Танфильева) проникают далеко к северу. В средней части русской равнины усиливается распространение ели, сосны — до 30 — 40%, продолжается максимум развития дубово-смешанных лесов с ольхой (максимум последней). В северо-западной части страны в начале фазы увеличивается значение смешанных дубовых лесов, затем наблюдается сокращение ели и увеличение количества сосны. К концу этой фазы на северо-западе появляются даже бук и граб. Бук вообще после оледенения в Европе показывает свое распространение из убежищ в центральной Европе, раньше всего в Швейцарии (конец бореального или атлантического периода), затем в Баварии и Польше. У нас присутствие бука этого периода отмечено в Псковском районе (оз. Полисто), у Витебска (Дымовщина) и у г. Бобруйска (Ясенское болото), где вместе с буком находится и граб.

В прохладной и влажной субатлантической фазе вновь наблюдается значительный прирост торфяников, наступление тундры на лес (остатки пней по окраине тундры), деградация степных почв и наступление леса на степи (сокращение размеров доисторических степей).

В средней части русской равнины наблюдается до 55% сосны; количество березы от минимума ее в середине периода к настоящему времени увеличивается до 40%. Одновременно с сокращением дубово-смешанных лесов идет увеличение количества ели до 45%, с обратным уменьшением ее к настоящему моменту. В северо-западной части страны идет увеличение сосны, а с начала периода — ели (45 — 50%), с сокращением дубовых лесов и ростом количества ольхи. Такая подробная и ясная картина развития растительности, в отдельных деталях еще не свободная от возражений, разработана лишь в Европе и отчасти у нас, в Европейской части СССР, точнее даже в ее северной половине.

Азия. Начавшиеся работы по геологии болот Урала и Зап. Сибири обещают пролить свет на последние фазы растительной жизни и этих стран, по пока нам об Азии известно очень мало, и факты в большинстве

случаев не синхронизированы. До последнего времени даже самый факт оледенения Сибири подвергался сомнению, и до сих пор у нас нет достаточно определенных данных ни о числе сибирских оледенений ни о синхронизации их с европейскими фазами. Находки флоры на Омолое, Алдане, в Анадыре и при устьи Буреи, о которых говорилось ранее, а также в Шиобара в Японии, являются ли они позднплиоценовыми или раннепостилюценовыми, мы можем рассматривать как доледниковые и судить по ним, что северо-восток был покрыт хвойными лесами, на Алдане по долинам с серым орехом (*Juglans cinerea*), а в бассейне р. Амура был распространен широколиственный лес с *Ulmus*, *Zelcova* и даже *Ginkgo*. Флора арктически-тундрового типа, соответствующего окраинам ледника и ближайшим фазам их отступления, найдена была по р. Иртышу, у с. Самаровского, на Гыданском полуострове, на Новосибирских о-вах в составе *Betula nana*, *Salix polaris*, *S. glauca*, *S. herbacea*. На Ляховском же острове из толщи торфа между двумя горизонтами ископаемого льда найдены были крупные целые деревья, до 6 м длины, *Alnus fruticosa*, тогда как выше, подо льдом последнего оледенения, опять наблюдаются остатки карликовой березы. Особенности климата и расположение горных цепей создали в Сибири условия невозможности возвращения широколиственных и дубовых лесов, оставшихся лишь на крайнем востоке.

Особенно обедненной в отношении растительного покрова оказалась Камчатка; хотя южная ее оконечность доходит до 50° с. ш., т. е. широты Киева, на 10° южнее Ленинграда, но так как ее северная часть покрыта тундрой (Парапольским долом), то после окончания оледенения по полуострову распространились лишь те древесные породы, что уцелели на самом полуострове: лиственница, ель и кустарный кедр. Пихта уцелела лишь в виде одной рощи. С другой стороны, среди травянистых растений сохранилось больше форм, общих Вост. Азии и Сев. Америке, т. е. наследия позднетретичной флоры.

Наоборот, области, не подвергавшиеся оледенению (Уссурийский край, Сахалин, Хоккайдо) или еще сохранявшие с юга связь с лесными территориями, и теперь имеют, несмотря на суровость климата, более разнообразный растительный покров и сохраняют большое число древних реликтов: *Taxus cuspidata*, *Arundinaria kurilensis*, *Hymenophyllum Wrightii* (на Сахалине), *Cercidiphyllum*, *Magnolia* на Хоккайдо, *Phellodendron amurense* и *Juglans manchurica* на Амуре и т. д. По миновании более суровых условий растения эти могли вновь мигрировать на север, однако мне кажется, что суровый континентальный климат востока Азии в настоящее время менее благоприятен для развития растений, чем возможные там условия ледникового периода, когда в действительности край ледников отстоял на 1 000 — 2 000 км от рассматриваемых нами территорий. Развитие растительности Японии в четвертичном периоде, не могущее оставаться без влияния и на наш крайний восток, почти неизвестно. Прежде всего к самому концу плиоцена или в начале плейстоцена там повидимому наблюдается потепление, выразившееся в разнообразной, хотя сходной с современной флоре туфовых отложений Шиобара, указывающей на улучшение климатических условий со времени более ранних фаз плиоцена. Кроме того в бухте Токио, у Нома на полуострове Ава, найдены четвертичные отложения с рифовыми кораллами и тропической фауной моллюсков, что

говорит о необычайно резкой теплой фазе климата Японии, может быть соответствующей например межледниковому веку, когда *Alnus fruticosa* достигала Новосибирских о-вов, а фауна Охотского моря также получала южный оттенок, следы которого обнаружены были в Гижигинской губе. Это явление «кораллового века» пока не получило еще достаточно точной синхронизации, и ему уделено слишком мало внимания.

Наряду с обширным занятием оледеневавшей площади лесами (ледники в Сибири не заходили южнее 62 — 64° с. ш.), в Сев. Азии шло еще с третичного периода (в Монголии), на западе — по отступлении акчагыльского моря, развитие ксерофитного типа растительности. В Туркестане третичная лесная флора испытала большие опустошения; вымерли дуб, бук, граб, но сохранились грецкий орех, клены и ряд более ксерофильных деревьев и кустарников, обнаруживающих черты родства с южными типами. В Индо-малайской области и в четвертичном периоде продолжала развиваться та тропическая флора, какая была там распространена еще в миоцене, но вероятно и здесь происходило некоторое охлаждение, которое вызвало депрессию верхней границы тропической зоны и позволило вторгнуться по горным хребтам с севера представителям флоры юго-западного Китая, характерным для высокогорных областей Формозы, Филиппин, частью Борнео.

Сев. Америка. В Сев. Америке детали развития четвертичной флоры еще не вполне выяснены, в основном же оно протекало следующим образом.

Еще сохранившая некоторые остатки прежнего сходства плиоценовая флора страны была оттеснена льдами к югу, причем на востоке она нашла убежище в бассейне Миссиссипи и на берегах Мексиканского залива, на западе же пустынные пространства, развившиеся к юго-востоку от Орегона и Калифорнии, уже не представляли условий ни для переживания там мезофильной флоры ни для возвращения ее через эти пространства, если бы она спустилась еще южнее. Таким образом по отступании льдов лишь на востоке США прежняя растительность с *Liriodendron*, *Magnolia*, *Acer* поднялась к северу и частью даже распространилась в Канаде и достигла Лабрадора. На западе уже на остаток ресурсов для восстановления той флоры, сообщение с восточной лесной областью было отрезано горными хребтами и степями, так что здесь, кроме новых ксерофитных формаций, распространение в известной степени получила лишь формация oak-madrõño и хвойные насаждения red-wood с *Sequoia*, во время ледникового периода сохранявшиеся к югу от области оледенения. Благоприятные условия миграции при отступании и наступании лесов при колебании климата и создали в восточных штатах условия, благодаря которым там в наибольшей степени, кроме отчасти юго-запада Китая, сохранился третичный комплекс растительности, тогда как в странах с затруднительными условиями миграции этот состав менялся до неузнаваемости. На очереди стоит изучение фаз развития послеледниковых лесов по данным изучения американских торфяников.

Такие исследования в самое последнее время были произведены относительно Сев. Америки П. Сирсом (P. E. Sears), который, сравнивая результаты пыльцевого анализа из торфов Канады, штатов Виргинии, Огайо и Айовы, устанавливает важное положение, что на востоке Сев. Америки послеледниковые колебания климата и распростране-

Синхроническая таблица распространения четвертичной флоры

Последняя ледниковая эпоха				Зап. Европа	Вост. Европа	Сев. Азия	Сев. Америка	Гондвана
Июльское время	Вюрм	Литориновое время		Господство <i>Sphagnum fuscum</i> . Распространение бука в Баварии, Чехии и Польше	Развитие болот, распространение смешанных лесов. Максимум <i>Betula</i> на северо-западе Прохладный влажный климат	Постепенное восстановление бывших границ растительности, но с обедненной флорой, лишенной в пределах СССР бука. В Сибири раннее появление кедра и пихты	Возвращение менее обедненной третичной флоры лишь в восточные штаты; заселение западных штатов южными кедровыми и хвойной флорой, уцелевшей на юге во время оледенения	Возвращение исходных форм растительности, но не всегда до прежних границ (Кергуэлены); дивергенция флоры разобщенных территорий; специализация флоры кееротермических территорий
		Анциловое время	Атлангич.					
Вюрм	Субаркт.	Бореальн.	Суббореальн.	Начало распространения в Швейцарии бука, начало развития торфяников. Появление ели; продолжение господства сосны	Преобладание сосны, примесь дуба, уменьшение или отсутствие ели. Теплый сухой климат. Начало образования торфяников. Появление вяза, липы, орешника, потом дуба	Постепенное восстановление бывших границ растительности, но с обедненной флорой, лишенной в пределах СССР бука. В Сибири раннее появление кедра и пихты	Возвращение менее обедненной третичной флоры лишь в восточные штаты; заселение западных штатов южными кедровыми и хвойной флорой, уцелевшей на юге во время оледенения	Возвращение исходных форм растительности, но не всегда до прежних границ (Кергуэлены); дивергенция флоры разобщенных территорий; специализация флоры кееротермических территорий
Анциловое время	Субаркт.	Бореальн.	Атлангич.	Образование глинистой или известковистой гиты; сосна и береза	Арктическая растительность на севере; на северо-западе преобладает <i>Betula</i> и <i>Picea</i> , в средней части <i>Picea</i> и <i>Abies</i> . Холодный климат, отложение гиты на востоке	Постепенное восстановление бывших границ растительности, но с обедненной флорой, лишенной в пределах СССР бука. В Сибири раннее появление кедра и пихты	Возвращение менее обедненной третичной флоры лишь в восточные штаты; заселение западных штатов южными кедровыми и хвойной флорой, уцелевшей на юге во время оледенения	Возвращение исходных форм растительности, но не всегда до прежних границ (Кергуэлены); дивергенция флоры разобщенных территорий; специализация флоры кееротермических территорий
Июльское время	Вюрм	Последнее оледенение севера средней Европы	Оледенение северо-запада, начало развития гумусового горизонта степей на юге, арктической растительности на окраине ледников					

Ледниковая эпоха					Двухкратное оледенение северной Азии до 62° с. ш., южнее тундры и хвойные леса; в межледниковую или доледниковую фазу — коралловый век в Японии и может быть субтропическая фауна до стигает Охотского моря. <i>Alnus fruticosa</i> межледникового века на Новосибирских о-вах. <i>Betula pata</i> до и после межледниковой фазы	Вывеснение во время ледниковых фаз третичной флоры из западной и восточной частей, развитие пустынь и полупустынь на юге. Гибель <i>Trapa</i>	Во внетропической Южной Америке отступление растительности и последующее ее возвращение; в тропической области временная депрессия тропической растительности и вторжение растений по горным хребтам из умеренных областей; вымирание таких родов, как <i>Fagus</i> .
Доледниковая эпоха	Гюнц	I межледниковая	Миндель	II межледниковая			
Еще богатая, но умеренная плиоценовая флора	Оледенение, не коснувшееся русской равнины — появление дриасовой флоры	Флора лесных слоев Кромера (?) и Тегелена	Арктическая флора по окраине ледников; острова лесной растительности	Образование второго гумусового горизонта; в средней части (Калужский район) тис, лиственница, бук	Великое оледенение русской равнины, отложение кротовинного лёсса; глубокий заход арктической флоры	Занятие территории, бывшей под ледником, грабом, буком, <i>Trapa</i> , <i>Brasenia purpurea</i>	Образование гумусового горизонта (погребенного) в степях, облесение освобожденной от льдов территории; сосна, ель, лиственница, бук, граб
Богатая плиоценовая флора на юге; хвойные леса на севере за полярным кругом							
Листв. плиоценовая флора и хвойн. леса на севере, суше и прохл. на западе							

ния лесных формаций протекали одновременно с европейскими. И здесь после отступления последнего ледника наступил влажный климат, с которым было связано появление хвойных пород—ели и лиственницы. В следующий сухой период фазу распространяется сосна. Далее опять следует влажная фаза, для которой характерны широколиственные леса с участием бука. В более теплую и сухую фазу, следовавшую далее, те же леса продолжают свое существование, наблюдается распространение сосновых лесов, максимальное распространение орешника. В последнюю влажную фазу распространяются влажные леса. Для Сев. Америки для четвертичного периода приходится учитывать значение пород, у нас уже отсутствовавших: *Nyssa*, *Liquidambar* и *Carya*, значение которых ложится на наиболее верхние горизонты. Интересно, что Сирс учитывает продолжительность всех этих фаз в промежуток 10 000 лет, в течение которого более близкий к нам сухой период был за 3 000 лет, а более древний за 8 000 лет назад.

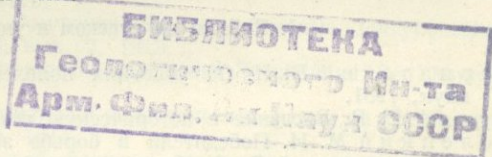
Тропики и южное полушарие. Во влажной тропической области центральной и Южной Америки со времени ее отделения от Старого Света происходили медленные изменения растительности по пути дивергенции от флоры Старого Света. Так вымерли пальмы *Nipa*, *Phoenixites*. В пределах других родов и семейств происходило параллельное развитие более мелких систематических единиц. Еще большие отклонения от основной лесной тропической третичной флоры происходили в районах, подпадавших под влияние засушливого климата (пустыни Атакама, Мексика и Аризона, Австралия, Капская земля), где часто та или другая группа получала особенное развитие (например в Америке — *Cactaceae*, в Капской земле — *Ericaceae*, *Proteaceae*, *Myrtaceae*, в Калахари — *Welwitschia mirabilis*). На изолированных островах также мало-помалу большая часть видов превращалась в эндемические (Гавайи — 75%, Нов. Зеландия — 65%, Галапагосские — 50%). В Южн. Америке, где в третичном периоде были еще облесены даже Кергуэлены и Фалькланды, в том числе хвойными деревьями южноамериканского типа, с наступлением оледенения лесная растительность была оттеснена к северу в более низкие широты, а с минованием неблагоприятных условий вернулась опять до Огненной Земли. Благодаря относительной простоте миграции с юга на север и обратно и тут не произошло резкого разрыва между третичной и современной флорой, а равно умеренная южноамериканская флора сохранила большие систематического родства с флорой более низких широт Южн. Америки. Хотя для ряда других родов сохранилось биполярное развитие, род *Fagus* к настоящему времени в южном полушарии уже вымер. Тем не менее равномерный и влажный климат Огненной Земли, который далек от того, чтобы быть названным теплым, сохранил много вечнозеленых типов, как например род *Drimys* из семейства магнолиевых и многих прямых наследников третичной флоры. Папоротник *Hymenophyllum* тут сохранился до Фалькландских о-вов. Это служит очень показательным примером, в каких условиях скорее всего сохраняется древняя флора. Впрочем причины вымирания растений часто остаются неясными: отчего например в Японии, где сохранилось так много нежных растений, вымерли *Sabal*, *Comptonia*, *Liquidambar formosanum*, *Juglans cinerea*, а в Сев. Америке, наоборот, исчезли *Glyptostrobus*, *Ginkgo* и *Trapa*, хотя последнее растение теперь там охотно распространяется, дичая, а *Ginkgo biloba* хорошо растет в культуре?

Разрешение этих, как и многих других, загадок составляет одинаково задачу ботаники и геологии.

Лишь соединенными усилиями всех биологических дисциплин мы сможем когда-либо поднять завесу над возникновением и развитием растений на нашей планете.

Заключение

Как и при описании более древних флор, нам остается указать еще на развитие низших споровых четвертичного периода. В этой области произошли лишь следующие более значительные явления: еще более упало значение известковых сифоней, развитие диатомовых также несколько сократилось, развитие остальных водорослей осталось без перемен и вероятно без сколько-нибудь существенных систематических изменений. Среди бактерий несомненно развилась группа патогенных, связанных с человеком. Мхи получили еще большее значение, и повидимому лишь в этот период возникли сфагновые мхи. Широко развилась синтетическая группа лишайников. Условия культуры создали целый ряд растений, мало похожих на своих диких прародителей, и явились фактором переселения многих растений из одних стран в другие. Но все эти вопросы уже лежат вне области палеоботаники, которая лишь может содействовать разрешению их.



ОСНОВНАЯ БИБЛИОГРАФИЯ

В указателе дан список наиболее важных работ по различным отделам палеоботаники на следующих основаниях.

Прежде всего в список вошли основные классические труды, являющиеся настольными книгами при всякой палеоботанической работе.

Затем более полно перечислены работы по описанию ископаемых флор СССР различного возраста.

Наконец, в список включены многие новейшие работы по палеоботанике, в которых исследование велось или при помощи особой техники, или над своеобразным материалом с тем, чтобы читатель мог по любому вопросу выбрать какую-либо новейшую основную работу и при помощи ее расширить свои познания по данному вопросу или ознакомиться с более полной литературой.

Работы на русском и иностранных языках ради удобства разделены.

I. Работы на русском и украинском языках

- Вернадский В. И. Об условиях появления жизни на земле. Изв. Акад. наук, 1931.
- Вульф Е. В. Введение в историческую географию растений. Ленинград, 1932.
- Голейкин М. И. Победители в борьбе за существование. Москва, 1927.
- Докторовский В. С. Межледниковый торфяник у г. Галича в Костромской губ. Изв. Научн. эксп. Торф. инст., № 5, Москва, 1923.
- Залесский М. Д. О некоторых сигилляриях, собранных в донецких каменноугольных отложениях. Тр. Геол. ком., XVII, № 3, 1902.
- Ископаемые растения Донецкого каменноугольного бассейна. 1. Lycopodiales. Тр. Геол. ком., Н. с., 13, 1904.
- Материалы по каменноугольной флоре Донецкого басс. I. Растительные остатки коллекции Домгерра. Изв. Геол. ком., т. XXVI, 1907.
- То же. II. Растительные остатки Геол. кабинета Харьковского университета и Донского музея в Новочеркасске. Изв. Геол. ком., XXVI, 1907.
- Заметка о растительных остатках из каменноугольных отложений Мугоджарских гор. Изв. Геол. ком., XXVII, 1908.
- О *Cordaites aequalis* Goerr. из Сибири и о тожестве его с *Noeggerathopsis Hislopii* Vinbury флоры Гондваны. Тр. Геол. ком., вып. 86, 1912.
- Гондванская флора бассейна р. Печоры. I. Река Адзъва. Зап. Уральск. общ. любит. естеств. XXXIII, 1913.
- О каменноугольной флоре, открытой В. Н. Робинсоном и И. И. Никшичем на Сев. Кавказе. Изв. Акад. наук, 1916.
- О морском сапропелите силурийского возраста, образованном сине-зеленой водорослью. Изв. Акад. наук, 1917.
- Палеозойская флора Ангарской серии. Атлас из 63 табл. Тр. Геол. ком., Н. с., вып. 172, 1918.
- Наблюдения о возрасте угленосной толщи Кузнецкого бассейна. Матер. по общ. и прикл. геол., вып. 39, 1926.
- Пермская флора уральских пределов Ангариды. Атлас. Тр. Геол. ком., Н. с., вып. 176, 1927.
- Опыт разделения каменноугольных осадков Донецкого бассейна на основании ископаемой флоры. Изв. Геол. ком., т. XLVII, 1928.
- Пермские растения с р. Мал. Сицы в Сучанском районе. Изв. Акад. наук, 1929.

- Залесский М. Д. Новые нижне-каменноугольные растения с восточного склона Урала. Изв. Акад. наук, 1930.
- О распространении ископаемой флоры, родственной гондванской, в пределах северной части Евразии. Изв. Акад. наук, 1930.
 - О новых ископаемых растениях антаколитовой системы Кузнецкого бассейна. Изв. Акад. наук, 1933.
- Карпинский А. П. О трохилисах. Тр. Геол. ком., Н. с., вып. 27, 1906.
- Карчевский С. О микроскопическом строении каменного угля, 1906.
- Комаров В. Л. Происхождение растений. Изд. Акад. наук. Ленинград, 1933.
- Краснов А. Н. Начатки третичной флоры юга России. Тр. Общ. исп. природы при Харьк. университете, т. XLIV, 1910.
- Крейзель Р. Методы палеоботанических исследований. Перевод В. М. Криштофовича, под ред. проф. А. Н. Криштофовича. Изд. Академии наук, 1932.
- Кречетович Л. М. Новый вид каштанодуба *Dryophyllum rossicum* n. sp. и его находка в песчаниках близ с. Шовского Тамбовской губ. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. геол., т. VII (1 — 2), 1929.
- Криштофович А. Н. Юрские растения Уссурийского края. Тр. Геол. ком., Н. с., вып. 56, 1910.
- О растительных остатках третичных песчаников Вольнской губ. Зап. Минер. общ., ч. 48, вып. I, 1911.
 - Новые находки молодой третичной и послетретичной флоры на юге России. Зап. Новоросс. общ. естествоисп., т. XXXIX, 1912 (1915).
 - Открытие остатков покрытосеменных в меловых отложениях Уральской области. Изв. Акад. наук, т. VIII, сер. 8, 1914.
 - Американский орех *Juglans cinerea* L. из пресноводных отложений Якутской обл. Тр. Геол. ком., вып. 124, 1915.
 - Юрские растения с р. Тырмы Амурской области, собранные Доктуровским. Тр. Геол. муз. Акад. наук, т. 8, вып. 2, 1913.
 - Растительные остатки из озерных юрских отложений Забайкалья. Зап. Минер. общ., сер. II, часть 51, 1915.
 - Последние находки остатков сарматской и мэотической флоры на юге России. Изв. Акад. наук, сер. 8, т. VIII, 1914.
 - Некоторые представители китайской флоры в сарматских отложениях на р. Крынке. Изв. Акад. наук, сер. 8, т. XII, 1916.
 - Материалы к познанию юрской флоры Уссур. края. Тр. Геол. музея Акад. наук, т. II, вып. 4, 1916.
 - О меловой флоре Сахалина. Изв. Геол. ком., т. XXXIX, 1920.
 - О третичной флоре бухты Посыет, собранной Э. Э. Анертом. Мат. по геол. и полезн. иск. Д. В., вып. 11, 1921.
 - Третичные растения с р. Амагу Приморской области. Там же, вып. 15, 1921.
 - Материалы к третичной флоре восточной Азии. Мат. по геол. и полезн. иск. Д. В., вып. 18, 1923.
 - Открытие эквивалентов нижне-юрских пластов Тонкина в Уссурийском крае. Там же, вып. 22, 1923.
 - *Pleurogomeia Sternbergii* и *Hausmannia ussuriensis* из мезозойских отложений Южно-уссурийского края. Изв. Акад. наук, 1923.
 - Новые данные к третичной флоре юго-западной Сибири. Изв. Геол. ком., т. XLVI, 1927.
 - Открытие древнейших двудольных покрытосеменных и эквивалентов потомакских слоев на Сучане в Уссурийском крае. Изв. Геол. ком., т. XLVIII, 1929.
 - Новые данные к вопросу о третичной и меловой флоре Арало-Каспийского края и ее отношении к ископаемой флоре Северной Азии. Отч. почв.-бот. отрядов. Казакстанская серия. Акад. наук СССР, 1930.
 - Основные черты развития третичной флоры Азии. Изв. Главн. ботан. сада, т. XXIX, № 3 — 4, 1930.
 - Сарматская флора с р. Крынки. Тр. Геол. ком., вып. 98, 1931.
 - К вопросу о возрасте некоторых меловых отложений Дальнего Востока и первых фазах развития третичной флоры. Зап. Росс. минер. общ., ч. IX, № 2, 1931.
 - Нові дані про рослинність мангрових боліт України в третинному періоді. Збірн. пам'яті Тутковського. Всесукр. Акад. наук, ч. II, 1931.
 - Ангарская свита. Байкальский отдел. Тр. Всесоюзн. геол.-разв. объед., вып. V, 1933.

- Криштофович А. Н. Ископаемая флора с р. Лозьвы в Сев. Урале. Тр. Всесоюзн. геол.-разв. объедин., вып. 291, 1934.
- Третичная флора залива Корфа. Мат. по геол. и полезн. иск. Д. В., вып. 63, 1934.
- Криштофович А. Н. и В. Д. Принада. О рэто-лейасовой флоре Челябинского бурогольного бассейна Восточного Урала. Тр. Всесоюзн. геол.-разв. объедин., вып. 346, 1933.
- О верхне-триасовой флоре Армении. Там же, вып. 336, 1933.
- Определитель мезозойской флоры СССР. Ленинград, 1934.
- Кущенцов Н. И. Переход от тайнобрачных к явнобрачным. Юрьев, 1914.
- Лепченко Я. X. Про коплинні рослини на долішньо-третинних піскови́ках Волині. Тр. Укр. наук.-досл. геол. інституту, том III, 1929.
- Нейбург М. Ф. Материалы к изучению ископаемой флоры Анжерско-Судженского каменноугольного района. Изв. Сибир. отд. Геол. ком., т. II, вып. 2, 1921.
- Опыт стратиграфического и возрастного подразделения угленосной серии осадков Кузнецкого бассейна. Изв. Гл. геол.-разв. упр., 50, вып. 5, 1931.
- Никитин П. А. Об ископаемых семенах *Aldrovanda L.* и *Hydrocharis morsus-taliae L.* Зап. Сельскохоз. инст., т. VII. Воронеж, 1927.
- Растительность Воронежской губ. за послемезотическое время. Бюлл. почвовед., № 1—2, Москва, 1927.
- Четвертичные флоры Низового Поволжья. Тр. Комиссии по изуч. четверт. периода, III, вып. 1, 1933.
- Новик К. Деякі предстваники копальної флори з кам'яновугільних покладів Донецького басейну. Матер. до заг. та застосов. геології України, вып. VIII, 1931.
- Новопокровский И. В. Материал к познанию юрской флоры долины р. Тьрмы, Амурск. обл. Геол. иссл. и разв. раб. по линии Сиб. ж. д., вып. XXXII, 1912.
- Палибин И. В. Некоторые данные о растительных остатках белых песков и кварцевых песчаников Южной России. Изв. Геол. ком., т. 20, 1901.
- Заметка о третичных растениях Киргизской степи. Изв. Геол. ком., т. 23, 1904.
- Ископаемые растения берегов Аральского моря. Изв. Турк. отд. Русск. геогр. общ., т. IV, 1906.
- Флора последниковых травертинов Душетского уезда (Грузия). Изв. Геол. Ком., XLVI, 1927.
- Сарматская флора восточной Грузии. Мат. Центр. научн.-иссл. геол.-разв. инст. Сборн. 1, 1933.
- Принада В. Д. О строении кутикулы листьев *Poenicopsis*. Изв. Геол. ком., XLVII, 1928.
- Материалы к познанию мезозойской флоры Средней Азии. Тр. Г. Г.-Р. У., вып. 122, 1929.
- Юрские растения Ткварчельского угленосного бассейна в Закавказьи. Тр. Всесоюзн. геол.-разв. объедин., вып. 201, 1931.
- Нижне-меловая флора из Латинского района Центр. черноз. обл. Матер. Центр. научн.-иссл. геол.-разв. инст. Палеонт. и стратигр., вып. 1, 1933.
- Скотт Д. Г. Эволюция растительного мира, Перевод под ред. проф. Л. М. Кречетовича. Москва, 1927.
- Сукачев В. Н. Об ископаемой флоре межледниковых слоев близ г. Лихвина. Тр. Вольно-экон. общ., № 6, проток. почв. комиссии, 1905.
- О находке ископаемой арктической флоры на р. Иртыше у с. Демьянского Тобольской губ. Изв. Акад. наук, 1910.
- Некоторые данные к доледниковой флоре Сибири. Тр. Геол. муз. Акад. наук, т. IV, вып. 4, 1911.
- Сьюорд А. Ч. Юрские растения Кавказа и Туркестана. Тр. Геол. ком., Н. с., вып. 38, 1907.
- Юрские растения из Китайской Джунгарии. Тр. Геол. ком., Н. с., вып. 75, 1911.
- Юрские растения из Амурского края. Тр. Геол. ком., Н. с., вып. 81, 1912.
- Сьюорд А. Ч. и Г. Томас. Юрские растения Балаганского у. Иркутской губ. Тр. Геол. ком., Н. с., вып. 73, 1911.
- Томас Г. Г. Юрская флора Каменки. Тр. Геол. ком., Н. с., вып. 71, 1911.
- Туртанова-Кетова А. И. Материалы к изучению ископаемой флоры Черемховского угленосного бассейна. I. Юрские папоротники. Изв. Сибир. отд. Геол. ком., I, вып. 5, 1920.

- Турутанова-Кетова А. И. Юрская флора хребта Каратау. Тр. Геол. музей Акад. наук, VI, 1929.
- Халлов В. А. Верхне-девонская флора с юго-западного побережья оз. Балхаша. Изв. Сибир. отд. Геол. ком., 11, вып. 5, 1921.
- Юрская группа Ginkgoales Иркутского угленосного бассейна. Изв. Томск. технол. инст., т. 44, 1923.
- Ископаемые растения Иркутского угленосного бассейна. Изв. Сибирск. отд. Геол. ком., т. IV, 2, 1924.
- Растительные остатки Черновских копей Забайкалья. Изв. Томск. технолог. инст.
- Материалы к стратиграфии Кузнецкого каменноугольного бассейна. Тр. Научного иссл. угольн. инст. Вост. Угля, сер. Г, вып. 4, 1931.
- Остатки пермо-карбоновой флоры на Алтае. Мат. по геол. Зап.-Сибир. края, № 4, 1933.
- Шмальгаузен И. Ф. Материалы к третичной флоре юго-западной России. Зап. Киевск. общ. естеств., т. VII, вып. 2, 1884.

II. Работы на западно-европейских языках.

- Antevs Ernst. Die liassische Flora de Hörsandsteins. K. Svensk. Vetensk. Akad. Handlingar, 59, VIII, 1919.
- The climatologic significance of annual rings in fossil woods. Amer. Journ. Sci., 9, 1925.
- Arber E. A. N. Devonian floras. Cambridge, 1921.
- Arber E. A. N. and Parkin J. On the origin of Angiosperms. Journ. Linnean Soc., vol. 38, p. 39, London, 1907.
- Bandul'ska H. A preliminary report on the cuticular structure of certain dicotyledonous and coniferous leaves from the Middle Eocene floras of Bornemouth. Journ. Linn. Soc., 46, London, 1923.
- On the cuticules of some recent and fossil Pagaceae. Ibidem, 46, 1924.
- On the cuticules of some recent and fossil Lauraceae. Ibidem, 47, 1926.
- Berry E. Lower Cretaceous. Maryland Geol. Survey, 1911.
- Upper Cretaceous. Maryland Geol. Survey, 1916.
- The Lower Eocene Floras of south-eastern North America. U. S. Geol. Survey. Prof. Papers, 91, 1916.
- Paleobotany. A sketch of the origin and evolution of floras. Smithson. reports for 1918. Washington, 1920.
- The Middle and Upper Eocene floras of south-eastern North America. U. S. Geol. Surv. Prof. Papers, 92, 1924.
- Brongnart A. Histoire des végétaux fossiles. Paris, 1828—1838.
- Carpentier A. La flore wealdienne de Féron-Glægeon (Nord). Mém. Soc. Géol. Nord, 10, 1927.
- Chaney R. A comparative studies of the Bridge Creek flora and the modern Redwood forest. Carnegie Inst. Washington, Publ. № 349, 1925.
- Conwentz H. Die florar des Bernsteins. 2. Danzig, 1886.
- Crookall R. Coal-measure plants. London, 1929.
- Depape G. Recherches sur la flore pliocène de la vallée du Rhône. Paris, 1922.
- La flore tertiaire du Weai-Th'ang (Prov. de Jehol, Chine). Publ. Mus. Hoangho Paiho, № 6. Tien-Tsin, 1932.
- Dokturovsky W. Die interglaziale Flora in Russland. Geol. Fören. Förhand. 51, 1929.
- Neue Angaben über die interglaziale Flora in der USSR. Abh. Nat. Verein Bremen, Bd. XXVIII, 1932.
- Endo S. Nilssonian bed of Hokkaido and its flora. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., Sed. ser., vol. VII, № 3, 1927.
- Erdtmann, O. G. Studies in the Post-Arctic history of the forests of north-western Europa. Geol. Fören. Stockh. Förhandl. 50, 1928.
- Ettingshausen C. Die tertiäre Folra von Häring in Tirol. Abhandl. geol. Reichsanst. Wien, 2, 1853.
- Beiträge zur Kenntniss der fossilen Flora von Sotzka in Untern-Steiermark. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, 28, 1858.
- Die fossile Flora des Tertiär-Bickens von Bilin, Denkschrift. Akad. Wiss. Wien, 28, 1869.
- Feistmantel O. Fossil Flora of the Gondwana system. Calcutta, 1876—1886.
- Fontaine W. M. Potomac or Younger Mesozoic flora. U. S. Geol. Surv., Monogr. XV, 1889.
- Florin R. Eine Übersicht der fossilen Salvinia Arten. Bull. Geol. Institute, 16, Uppsala, 1919.

- Florin R. Zur Kenntniss der jungtertiären Pflanzenwelt Japans. K. Svenska Vetenskaps Akad. Handl., 61, 1, 1920.
- Zur alttertiären Flora der südl. Mandschurei. Geol. Surv. China Palaeont. sinica, Ser. A, I, 1, 1922.
- Studien über Cycadales des Mesozoikums nebst Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der Bennettitales. Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 3 ser., 12, 5, 1933.
- Frentzen K. Die Flora des Buntsandsteins Badens. Heidelberg, 1915.
- Die Keuperflora Badens. Verhandl. naturwiss. Ver. Karlsruhe, Bd. 28, 1922.
- Gams H. Die Ergebnisse der pollenanalytischen Forschung in Bezug auf die Geschichte der Vegetation und des Klima Europas. Zeitschr. f. Gletscherkunde, XV, 1927.
- Gardner J. S. A monograph of the British Eocene flora. Vol. I. Paleont. Soc. London, 1886.
- Goepfert H. R. Die tertiäre Flora von Schosnitz in Schlesien. 1855.
- Gothan W. Die unterliassische (rhätische) Flora der Umgegend von Nürnberg. Abhandl. naturhist. Ges. Nürnberg, 19, IV, 1914.
- Leitfossilien (G. Gurich). Lief. 3. Karbon und Perm. 1923.
- Anatomie lebender und fossiler Gymnospermenhölzer. Abh. K. pr. geol. Landesanst., N. F., 44, 1905.
- Palaeobiologische Betrachtungen über die fossile Pflanzenwelt. Fortschritte der Geologie und Paleontologie, H. 8, 1924.
- Halle T. G. Zur Kenntniss der mesozoischen Equisetales Schwedens. K. Svenska Vetenskaps Akad. Handl., 43, 1, 1908.
- The Mesozoic flora of Graham Land. Wiss. Ergebn schwed. Polarexp. 1901 — 1903, 3, XIV, 1913.
- Fossil plants from southwestern China. Geol. Surv. China. Palaeontologia Sinica, 2, fasc. 11, 1927.
- The structure of certain fossil spore-bearing organs believed to belong to pteridosperms. Kungl. Vetenskaps Akad. Handl., 3 ser., B. 12, № 6, 1933.
- Heer Osw. Flora tertiaria Helvetiae, Vol. I — III, 1855 — 1859.
- Flora fossilis arctica. Vol. I — VII, 1868 — 1882.
- Miocene baltische Flora. 1869.
- Hirmer M. Handbuch der palaeobotanik. I. München und Berlin.
- Hollick A. The Upper Cretaceous Floras of Alaska. U. S. Geol. Surv. Prof. Papers, 159, 1930.
- Hutchinson J. The families of flowering plants. I. London, 1926.
- Irmischer E. Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. Mitt. Inst. allg. Botanik Hamburg, 5, 1922.
- Jeffrey E. C. The anatomy of woody plants. III. Chicago, 1930.
- Johansson N. Die rhätische Flora der Kohlengruben bei Stabbarp und Skromberga in Schonen. K. Svenska Vetensk. Handl., 63, № 5, 1922.
- Jongmans W. J. A monograph of the Calamites of Western Europe. The Hague, 1917.
- Congrès pour l'étude de la stratigraphie carbonifère. Heerlen, 1927.
- Stratigraphie van het carboon in het algemeen in van Limburg in het bijzonder. Mededeeling № 6 van het geologisch bureau voor het Nederlandsche mijnbediet te Heerlen. 1928.
- Jongmans W. J. und Gothan W. Beiträge zur Kenntnis der Flora des Oberkarbons von Sumatra. Ibidem. Meded. № 2, 1928.
- Kawasaki S. Some older Mesozoic plants in Korea. Bull. Geol. Surv. Chosen, 4, 1, 1925.
- Additions to the older Mesozoic plants in Korea. Ibidem, vol. IV, № 2, 1926.
- The flora of the Hoian System. Ibidem, vol. VI, № 3, 1932.
- Kidston R. Fossil Plants of the Carboniferous rocks of Great Britain. Mem. Geol. Surv. Paleontology, 2, parts 1 — 5, 1923 — 1925.
- Kidston R. and W. H. Jongmans. On Old Red Sandstone Plants showing structure from the Rhynie Chert bed, Aberdeenshire. Parts 1 — 5. Trans. Royal Soc. Edinburgh, vol. 51 — 52, 1917 — 1921.
- Knollton F. H. Fossil Flora of Yellowstone Nat. Park. U. S. Geol. Surv., Monogr. 32, 1899.
- Fossil Flora of John Day Basin. Bull. U. S. Geol. Surv., 204, 1902.
- A review of the fossil plants in the U. S. National Museum from the Florissant Lake beds at Florissant. Proc. U. S. Nat. Museum, 51, 1916.
- A catalogue of the Mesozoic and Cainozoic plants of North America. Bull. U. S. Geol. Surv., 696, 1919.

- Knowlton F. H. The Laramie Flora of the Denver Basin. U. S. Geol. Surv., Prof. Paper, 130, 1922.
- Revision of the flora of the Green River Formation. U. S. Geol. Surv., Prof. Paper, 131 F, 1923.
 - Plants of the Past. Princeton, 1927.
 - The Flora of the Denver and associated formations in Colorado. U. S. Geol. Surv., Prof. Paper, 155, 1930.
- Köppen W. und Wegener A. Die Klimate der geologischen Vorzeit. Berlin, 1924.
- Kräusel R. Die Pflanzen des schlesischen Tertiärs. Jahrbuch preuss. geol. Landesanst., Bd. 38, T. II, H. 1—2, 1919.
- Nachträge zur Tertiärflora Schlesiens, I. Ibid., Bd. 39, T. I, H. III, 1920.
 - Nachträge II und III, Ibid., Bd. 39, T. I, H. III, 1920, und Bd. 40, T. I, H. III, 1920.
- Kräusel R. Archaeoxylon Krasseri, ein Pflanzenrest aus dem böhmischen Prekambrium. Lotos, 72, 1924.
- Die palaeobotanischen Untersuchungsmethoden. Jena. 1929.
- Kräusel R. und H. Weyland. Beiträge zur Kenntniss der Devonflora. Abhandl. Senckenberg. naturforsch. Ges., XL, 2, 1926; ibid. XLI, 1929.
- Krasser Fr. Beiträge zur Kenntniss der fossilen Kreideflora von Kunstadt in Mähren. Beitr. Paläont., Geol. Oest.-Ung., 10, III, Wien, 1896.
- Die von W. A. Obrutschew in China und Zentralasien 1893—1894 gesammelten Pflanzen. Denkschrift. Akad. Wiss. Wien, 70, 1900.
 - Fossile Pflanzen aus Transbaikalien, der Mongolei und Mandschurei. Ibid., 78, 1905.
 - Die von Ing. K. v. Mandl (Wien) bei Nikolsk-Ussurijsk entdeckten Jurapflanzen. Sitzber. d. math.-naturwiss. Kl. Akad. Wiss. Wien, № 25, 1921.
- Laurent L. Flore fossile des schistes de Nenat (Puy-de Dôme). Ann. Mus. hist. nat. Marseille, 14, 1912.
- La flore pliocène des cinérites du Pas del Mougudo. Ibid., IX, 1904—1905.
- Lesquereux L. Contributions to the fossil floras of the Western Territories. I. Cretaceous, II. Tertiary. III. Cretaceous and Tertiary. Rep. V. S. Geol. Surv. of Territories, 1874—1883.
- The flora of the Dakota Group. Monogr. U. S. Geol. Surv. 17, 1891.
- Lindley J. and W. Hutton. Fossil flora of Great Britain. I, II and III, 1831—1837.
- Lotsy J. P. Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. I—III, 1907—1911.
- Mercklin E. Palaeodendrologikon rossicum. 1855.
- Nathorst G. Beiträge zur fossilen Flora Schwedens. Stuttgart, 1878.
- Contribution à la flore fossile du Japon. Kgl. Sv. Vetenskaps Akad. Handl., 20, II, 1883.
 - Floran vid Bjuf. Sver. geol. undrs. afh. okh uppsatser. Ser. C, № 27, 1878—1886.
 - Beiträge zur mesozoischen Flora Japans. Denkschrift. Akad. Wiss. Wien, 57, 1890.
 - Zur palaeozoischen Flora der Polarländer. Kgl. Sv. Vetenskaps Akad. Handl., 26, IV, 1894.
 - Zur fossilen Flora der Polarländer. Ibidem, 36, III, 1902.
 - Über Trias- und Jurapflanzen von der Insel Kotelny. Mém. Acad. Sci. St. Pétersb., 21, III, 1907.
 - Palaeobotanische Mitteilungen. I—IX. Kgl. Sv. Vetenskaps. Handl., 42—46, 1907—1911.
 - Zur Kulm Flora Spitzbergens. Stockholm, 1920.
- Newberry J. S. The later extinct floras of North America. U. S. Geol. Surv., Monogr. 35, 1898.
- Oishi S. Fossil plants from Japan and Korea. Sci. Report Tohoku Imp. University, sec. ser. (Geology), XIV, 2A, 1931.
- Rhaetic plants from Prov. Nagato (Yamaguchi Prefecture), Japan. Journ. Fac. Sci., Hokkaido Imp. Univ., ser. IV, vol. II, № 1, 1931.
 - Über die Flora der sarmatischen Ablagerungen der Krym und des Kaukasus. Зап. Минер. общ., ч. 43, 1905.
- Palibine J. Über Quercus kamyschinensis Coepp. und einige ihm ähnliche fossile Arten. Зап. Минер. общ., ч. 40, вып. 2, 1903.
- Pflanzenreste vom Sichte-Alin Gebirge. Зап. Минер. общ., ч. 42, сер. I, 1904.
 - Foss. Pflanzen aus den Kohlenlagern von Fuschun in der südlichen Mandschurei. Зап. Минер. общ., ч. 44, вып. I, 1906.

- Palibine J. On the Pliocene flora of Transcaucasia. Geol. Magazine, vol. LIX, 1922.
- Pia J. Pflanzen als Gesteinsbildner. Berlin, 1926.
- Algenknollen aus russischem Devon. Изв. Акад. наук СССР, 1932.
- Pilar. Flora fossilis Susedana. Op. Acad. sci. et arch. slavon., merid. IV, 1883.
- Potonié H. Die Flora des Rothliegenden von Thüringen. Jahrb. preuss. geol. Landesanst., H. 9, 1893.
- Die floristische Gliederung des deutschen Carbon und Perm. Ibidem, H. 1896.
- Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzenresten. Lief. I—IX. 1903—1913 (mit Gothan, Fischer, Koene, Hoerich, Huth, Franke).
- Die Entstehung der Steinkohle. 6 Aufl. Berlin. 1920.
- Grundlinien der Pflanzen-Morphologie im Lichte der Palaeontologie. Jena, 1912.
- Potonié H. und Bernard, Flore dévonienne, étage H. Prague, 1904.
- Potonié R. Einführung in die allgemeine Kohlenpetrographie. 1924.
- Raciborski M. Flora kopalna glinek ogniotrwalych krakowskich-Pamietnik Wydz. mat. przyr. Krakow, 1894.
- Renault B. Bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinaç. Flore fossile, II, Paris, 1896.
- Reid C. and E. M. The Pliocene Floras of the Dutch-Prussian border. Model. Rijksopsp. van Delfstoffen, № 6, S. Gravenhage, 1915.
- Nouvelle recherches sur les graines du Pliocène inférieur du Pont-de-Gail (Cantal). Bull. Soc. Géol. France, (4), 32, 1923.
- Reid E. M. and E. J. Chandler. The Bembridge flora. Catalogue of Cainozoic plants. I. British Museum. 1926.
- Sahni B. Presidential address. Indian Science Congress. Proc. Asiat. Soc. Bengal, 17, 1922.
- The southern fossil floras. Presidential address. Proc. 13 Ind. Sci. Congress, 1926.
- Revision of Indian fossil plants. Pt. I. Coniferales. Mem. Geol. Surv. India, Pal. Ind., II, 1928.
- Saporta G. de. Etudes sur les végétaux du sud-est de la France à l'époque tertiaire. Ann. Sci. nat. Botanique, 1862—1873.
- Plantes jurassiques. Paléont. française. 1—4, 1873—1891.
- Saporta G. de et Marion A. F. Essai sur l'état de la végétation à l'époque des marnes heersiennes de Gelinden. Mém. cour. sav. étr. de l'Acad., XXXVII, 1873.
- Révision de la flore fossile de Gelinden. Ibidem, XLII, 1878.
- Schenk A. Die fossile Flora der Grenzschichten des Keuper und Lias Frankens. Wiesbaden, 1867.
- Palaeophytologie in Zittel's Handbuch der Palaeontologie. 1890.
- Schimper W. Traité de paléontologie végétale. Vol. I—III et atlas. Paris, 1869—1874.
- Schmalhausen J. Beiträge zur Jura-Flora Russlands. Зап. Акад. наук, 7 сер., т. XXVII, № 4, 1879.
- Über tertiäre Pflanzen aus dem Thale des Flusses Buchtorma am Fusse des Altai-gebirges. Palaeontographica, XXXIII, 1887.
- Tertiäre Pflanzen der Insel Neusibirien. Зап. Акад. наук, VII сер., т. XXXVII, № 5, 1890.
- Scott D. H. Present position of palaeozoic Botany. Progressus rei botanicae. I, 1906.
- Studies in fossil botany. London, 1911.
- Extinct plants and evolution. 1926.
- Seward A. C. Catalogue of Mesozoic plants. British Museum, Wealden flora 1, 2, 1894—1895; Jurassic flora, 1, 2, 1900—1904.
- Fossil plants. Vol. I—IV, 1898—1919.
- Seward A. C. Plant life through the ages. Cambridge, 1931.
- Stopes M. The Cretaceous flora. Vol. I. & II. British Museum Catalogue. 1913 & 1915.
- Sze H. C. Mesozoic plants from Kansu. Memoirs of the Natur. Research Inst. of Geol. Academia Sinica, № 13, 1933.
- Jurassic plants from Shensi. Ibid., № 13, 1933.
- Trautschold H. Der klin'sche Sandstein. Moskau, 1870.
- Toit A. L. du. The fossil flora of the Upper Carroë beds. Ann. South African Mus., 22, II, 1927.
- Unger F. Die fossile Flora von Sotzka. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, 2, 1851.
- Die fossile Flora von Kumi. Ibid., XXVII, 1867.
- Die fossile Flora von Radoboj. Ibid., XXIX, 1869.

- Unger F. Die Flora d. böhmischen Kreideformation. Beitr. zur Palaeont. Ost.-Ung. u. d. Orients. Lief. II, III, IV, 1882 — 84.
- Die Farne d. böhm. Kreideformation. Abh. k. böhm. Ges. Wiss., VII, 2, 1888.
- Kvetena českeho cenomanu. Rozpr. k česk. spolecn. nauk, VII, 3, 1889.
- Unger F. und L. Víníklář. Flora cretacea Bohemiae. Partes I — III, Prague, 1926 — 1930.
- Walcott C. D. Pre-Cambrian Algonkian algal flora. Smiths. misc. coll., 64, 2, 1914.
- Discovery of Algonkian bacteria. Proc. Acad. Sci., U. S. A., I, 1915.
- Walton J. Recent developments in paleobotanical technique. Congr. strat. Carb. Heerlen, Liège, 1927.
- Ward L. F. Status of the Mesozoic floras of the United States. I. The Older Mesozoic. 20th Ann. rep. U. S. Geol. Surv., 1900, and Monogr. U. S. Geol. Surv., 48, 1905.
- White D. Flora of the Hermite shale, Grand Canyon, Arizona. Carnegie Inst. Publ. 405, 1929.
- Wieland G. R. American fossil Cycads. I & II. Carnegie Inst. Publ., 34, vol. I & II, 1906, 1916.
- Antiquity of Angiosperms. Proc. Int. Congr. Plant. Sci. (Ithaca), I, 1929.
- Yabe H. Mesozoic plants from Korea. Journ. coll. Sci. Tokyo, XX, 8, 1905.
- Geological and geographical distribution of Gigantopteris. Sc. Rep. Tohoku Imp. Univ., 2 ser., IV, 2, 1926.
- Yabe H. and S. Oishi, Mesozoic plants from Manchuria. Sci. Rep. Tohoku I. Univ., Soc. ser. (Geology), vol. XII, № 3 B, 1933.
- Yabe H. Notes on some Mesozoic plants from Japan, Korea and China. Ibid., 7, 1, 1922.
- Yokoyama M. Jurassic plants from Kaga, Hida, and Echizen. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo, 3, 1, 1889.
- Mesozoic plants from Kozuke, Kii, Awa and Tosa. Ibid. 7, 3, 1894.
- Mesozoic plants from Nagato And Bitchu, Ibid., 20, 1905.
- Mesozoic plants from China. Ibid., 21, 1906.
- Zeiller R. Bassin houiller de Valenciennes. Etudes Gites Min. de la France. Paris, 1888.
- Bassin houiller d'Autun et d'Epinaç. Ibid., 1890.
- Elements de paléobotanique. Paris, 1900.
- Flore fossile des gites de charbon du Tonkin. Texte et atlas. Paris, 1902, 1903.
- Le progrès de paléobotanique de l'ère des Gymnospermes. Progr. rei botanicae, 2, 1907.
- Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena, 1930.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Звездочкой (*) отмечены все виды, рисунки которых помещены в книге.

- Abies* 240, 382
 — *alba* 101*, 356
 — *pectinata* 240, 353
Abietineae 234, 239, 240, 245
Acaciaephyllum spathulatum 249 *
Acer 56, 247, 264, 350, 352, 359, 362, 365, 379
 — *ambiguum* 357
 — *arcticum* 354
 — *campostre* 372
 — *laetum* 356
 — *Lobelii* 357
 — *palmatum* 357
 — *platanoides* 52 *, 372
 — *pseudoplatanus* 372
 — *sanctae crucis* 265
 — *Schmalhauseni* 351
 — *subcampostre* 265
 — *trilobatum* 265 *, 351
Aceraceae 264
Acicularia 118, 370
Acithea 152
Acrostichites 326
 — *tenuifolia* 321
Acrostichopteris Ruffordii 336
Acrostichum 354, 358
 — *hesperium* 355
Actinoclava 345
Actinopteris 332
Adiantites 159, 289
 — *antiquus* 289
 — *Machanekii* 289
 — *Sewardii* 338
 — *tenuifolius* 289
Adiantum 55
 — *patagonicum* 364
Aerinchium 370
Aesculus 353, 363
 — *hippocastanum* 373
Agaricites 126
Agrostemma githago 50*
Ailanthus 263, 352, 360
 — *Confucii* 263, 352
Akebia 354
Alangium 259
Albertia 236, 313, 317
Alethopterides 156, 162
Alethopteris 159*, 163, 208, 210, 211, 217, 304, 308
Alethopteris ascendens 308
 — *Deuvreuxii* 291
 — *decurrens* 163, 164*, 291, 292, 294, 297
 — *lonchitica* 163, 291
 — *Grandinii* 292, 296, 297
 — *Norinii* 308
 — *parva* 163, 291
 — *Serlii* 288, 291
Algacites 325
Alloiopteris 136
 — *coralloides* 291
 — *Goepfertii* 289
 — *quercifolia* 291
 — *Sternbergii* 291
Alisma 136, 250
Alnus 101*, 254, 340, 352, 353, 357, 358, 359, 360, 362, 363
 — *cordifolia* 356
 — *fruticosa* 378, 379, 383
 — *glutinosa* 356, 373, 377
 — *incana* 356
 — *Kefersteini* 254, 354, 356,
 — *nostratum* 355
 — *serrulata* 356
Alsophila antarctica 364
Alsophilina 138
Amelanchior 263
Amentiflorae 247, 336, 339, 349, 363
Amesoneuron 368
Amphirrhoa 345, 370
Ampelopsis 358
Amyelon 215
Andromeda 269
 — *protogaea* 351
Anacardiaceae 264
Anacardites 358, 364
Anachoropteris 291
Anagalis 69 *
Androstrobos 226
Anemia 148
Aneimites fertilis 160
Angardium 234
Angarodendron Obrutschewii 306
Angiopteridium 323, 326
Angiopteris 138 *, 152, 156
Angiospermeae 64, 67, 154, 207, 246—
 270, 335, 337, 339, 340, 342, 343,
 346

- Aneurophyton germanicum* 211, 212, 283*, 284
Ankyropteris Grayi 291
Annularia 183, 316
 — *crassiuscula* 308
 — *mucronata* 308
 — *pseudostellata* 183 *, 308.
 — *radiata* 183*, 291
 — *ramosa* 182
 — *sphenophylloides* 292, 294, 296, 297, 298, 304
 — *spicata* 292, 298, 304
 — *stellata* 51 *, 183 *, 288, 292, 296, 298, 304, 308
Annulariopsis inopinata 183, 322
Annularites ensifolius 183, 308
 — *heianensis* 308
 — *lingulatus* 308
Anomodon 370
Anomopteris Mougeotii 320
Anomozamites 224, 227, 228
 — *lindleyanus* 322, 329
Anona 357, 368
Antidesma 264
Antholithes Krascheninnikovii 322
Antholithus Arberi 153*, 154
Apeibopsis 362
Apetalae 248
Apidium 281
Aphlebiocarpus Schutzei 291
Aphralisia 288
Aptiana 337, 346
Apocynaceae 269
Apocynophyllum 259, 364
Aquifoliaceae 264
Araucaria 236, 364
Aralia 268, 339, 342, 343, 346, 358
 — *lucifera* 267*, 339
 — *Polevoyi* 268*
Araliaceae 268
Araliaephyllum 268, 341
Araucaria 234, 364
 — *excelsa* 242
Araucarieae 234
Araucarites Brodiei 236
 — *Delafondii* 236
 — *cutchensis* 236, 331, 332
 — *imponens* 236
 — *microphylla* 236
Araucarioxylon 104, 235, 245, 246, 321, 326
Arbutus 359, 360
Archaeocalamites radiatus 299
Archaeolithothamnium 123, 345, 370
 — *torulosum* 124*
Archaeopteridales 134, 137
Archaeopterides 156, 158
Archaeopteris 158, 159*, 282, 284, 294, 297, 300, 301
 — *archaetypus* 286
 — *fissilis* 159, 286
 — *hibernica* 158, 159, 160*
 — *Roemeriana* 159, 286
Archaeothrix 276, 279
 — *oscillatoriaeformis* 281
Archaeoxylon 129, 246, 279, 281, 282
Archaeosigillaria 198, 205
 — *primaeva* 286
Archichlamideae 252
Arctodendron Kidstonii 289
Arctostaphylos 359
Arctica 340
Aristolochia 69 *
Arthrocardia 345
Arthropitys 296, 299
 — *bistriata* 304
 — *communis* 291
Arthropitya 171, 172, 289
Arthrotaxopsis 338
Arthrostigma 283*
Articulatae 171, 284, 311*
Artisia 213*, 214, 216, 296
Artocarpidium 343, 346
 — *Arberi* 342
Artocarpus 357, 365
 — *Dicksonii* 259, 342
Arundinaria kurilensis 378
Arundo 250
 — *donax* 356
Asarum 143
Ascomycetes 288
Ascophyllum 123
Ascosoma 280
Asimina 357
Asolanus camptotaenia 296
Aspidaria 190, 296
Aspidium filix mas 60, 61*,
 — *Oerstedtii* 342
Asplenites macrocarpus 331
Asplenium dicksonianum 337, 339, 342, 343
Asterocalamites 286, 289
 — *Beyrichii* 289
 — *scrobiculatus* 185, 186, 286, 289
Asterophyllites 183, 184*
 — *charaeiformis* 291, 294, 297
 — *equisetiformis* 183, 184*
 — *grandis* 184, 294, 297
 — *longifolius* 294, 297, 308, 309
 — *radiiformis* 305
 — *stellata* 184
Asterotheca 152, 162
 — *arborescens* 152
Astrocupulites acuminatus 309
Asteroxylon 92, 131, 133* 283*
 — *elberfeldense* 284
 — *Mackiei* 130*, 133*, 283
 — *sibiricum* 284
Atriplex 259
Aulacophycus 123, 281,
Aulacothea 211
Azalea procumbens 372
Azolla 152

Baccillariaceae 111
Bacteriae 104
Bactryllium 114

- Baiera 231, 232, 309, 316, 323, 324,
 330, 338
 Baiera digitata 304, 305, 306, 316
 — longifolia 329
 — muensteriana 232, 233*, 320
 — paucipartita 320
 — pulchella 232, 329
 — Phillipsii 328
 — Schenkii 323
 — spinosa 309
 — tenuistriata 309
 Bambusa 53*, 250
 Banisteria 264, 358
 Barrandeina 284
 Banksia 259, 349, 358
 Bauhinia 339
 Basidiomycetes 288
 Bathypteris 316
 Beania 226
 Beggiatoa 108
 Belemnopteris 169, 311
 Belzangia 370
 Bennettitales 207, 218—225, 247
 Bennettites 218, 220, 223, 337
 — albianus 220
 — gibsonianus 220*, 221, 336
 Benzoin 362
 Bergeria 189, 190*, 289, 296
 Berchemia 266
 Betula 101*, 254, 342, 352, 353, 357, 358,
 358, 360, 363, 382
 — lenta 356
 — nana 255*, 256*, 372, 378, 383
 — prisca 254
 — pubescens 373, 377
 — Sokolowii 356
 — verrucosa 373, 377
 Betulaceae 254
 Betulites 365
 Bignonites 364
 Billiardierites 262
 Bosworthia 280
 Bothrodendraceae 187, 196
 Bothrodendron 18*, 27, 289, 304
 — minutifolium 196*, 197, 294, 296,
 297
 — mundum 197*
 — punctatum 296
 — tenerrimum 197
 — wiikianum 289
 Bothrostrobilus mundus 197*
 Botrydium 42*, 44
 Botryococcaceae 116
 Botryopteridae 135, 136, 289
 Botryopteris 136
 — antiqua 136
 — forensis 136
 — hirsuta 136
 — tridentata 291
 Boueina Hochstetteri 117, 345
 Brachyphyllum 236, 239, 241*, 329, 330,
 334, 336, 341
 — mammillare 241, 331
 — nepos 241*, 328
 Brasenia 260, 373, 383
 — peltata 353
 — purpurea 376
 — tuberculata 353
 Brassica 69*
 Broeggeria 283*
 Bromeliaceae 21
 Brongniartites 305
 Bryophyta 104, 127
 Bryum caespitosum 59*
 Buettneria 259, 266
 — aequalifolia 356
 — tiliifolia 259, 353
 Bumelia minor 351
 Bupleurum 53*
 Buriadia 311*
 Buxaceae 264
 Buxus 264
 — sempervirens 373
 Cactaceae 380
 Caenophyllum braunianum 321
 Calamariaceae 178
 Calamariales 128, 171, 178—186
 Calamites 180, 181*, 272, 286, 290, 300,
 301, 308
 — carinatus 291
 — cistiformis 289
 — cruciatus 182, 183, 184, 291, 296
 — gigas 296, 304
 — Goepfertii 291
 — Haueri 289
 — infractus 304
 — multiramis 180*, 296, 304
 — ramosus 182, 291
 — Roemeri 289
 — Suckowii 180, 182*, 288, 291, 296, 308
 — undulatus 181*, 182*, 291, 296
 Calamitina 182
 Calamodendron 180
 — congenium 296
 — striatum 304
 Calamophyllites 182
 Calamophytalea 128, 171, 172
 Calamophyton 172, 283*, 284
 — primaevum 172*, 284
 Calamopitys 212, 296
 Calamostachys 183, 184, 185*
 — binneana 184, 291
 — ramosa 182
 — tuberculata 184
 Calcinema 325
 Callipterides 156, 163
 Callipteridium 164, 323, 326
 — africanum 323
 — gigas 304
 — pteridium 157*, 158*, 292, 296, 298
 — trigonum 308
 Callipteris 157, 159*, 164, 304, 305, 309, 318
 — altaica 306
 — conferta 164*, 165*, 304, 305, 309,
 316, 317

- Callipteris obliqua* 305
 — *Zeilleri* 164, 306
Callitris 239
 — *Brongniartii* 239
 — *Reichii* 239, 337
 — *quadri-valvis* 239
Callixylon 246
Calymmatotheca 154
 — *affinis* 289
 — *bifida* 289
Camasia 106, 276, 279
Camptopteris 143, 320, 326
 — *lunzensis* 326
 — *spiralis* 320, 322, 326, 327
Canna 67
Cannaephyllum 252
 — *Beringii* 356
Caprifoliaceae 270
Caragana 263
Cardiocrarpus 217
 — *drupaceus* 217
Cardiopteridium 290
Cardiopteris 289
 — *frondosa* 289
 — *nana* 289
 — *polymorpha* 289, 290
Carex 250, 356
Carpinus 254, 353, 359, 360
 — *betuloides* 356,
 — *betulus* 101*, 373
 — *grandis* 254, 352, 355
Carya 254, 353, 380
 — *alba* 254
 — *bilinica* 254
 — *minor* 352
Cassia 352, 358, 359
 — *palaeostrobis* 351
Cassiope 269
Castanea 258*, 272, 357, 358, 362, 365
 — *atavia* 257*, 352
 — *Kubinyi* 258, 352
 — *sativa* 373
Castanopsis 360
Caulerpa 116
 — *pinnata* 41*
Caulerpaceae 116
Caulinites 354
Caulopteris 152, 171, 291
 — *Cistii* 296
 — *Sterzelii* 292, 298
 — *Saportae* 170*
Caytonia 154, 328
 — *Howardii* 153
Caytoniales 151, 153*, 154, 248, 328, 333, 337
Ceanothus Chaneyi 360
Cedrus 240, 241
 — *miocenica* 241
Cedrostrobis Cornetii 241
 — *Leei* 241
 — *Lopatinii* 241
Cedroxylon 245, 246
Celastraceae 264
Celastrorhynchium 264, 358
 — *turcomanicum* 356
Celastrus 357, 358, 359
Celtis 258; 352, 358, 360
Centrosperma 259
Cephalotaxopsis 338, 341
Cephalotaxus 235
Cephalotheca 286
Ceratophyllaceae 260
Ceratophyllum Sniatkovii 260
 — *tanaticum* 260
Ceratostrobis 238, 337
Ceratozamia 64
Cercidiphyllum 260, 378
Cercis 263, 352
 — *siliquastrum* 373
Cercocarpus 360
Ceroxylon 368
Cetraria 126*, 370
Chaerophyllum 268
Chaetocladius 281
Chamaerops 251, 373
Chansithea Kidstonii 308
 — *paleosilvata* 308
Chara 119*, 120, 370
 — *Wrightii* 119*
Characeae 281
Charophyta 103, 119
Cheilosporites 325
Cheirolepis 235
 — *gracilis* 331
 — *Muensteri* 331
Cheirostrobales 128, 171, 176
Cheirostrobis pettycurensis 176, 177*, 289
Chenopodiaceae 259
Chiropteris 316, 323, 333
 — *digitata* 320
 — *reniformis* 308, 309
 — *ussuriensis* 338
Chlamidothrix 105*, 108, 279
Chlorophyceae 39, 103, 115, 280
Chondrites 21*
 — *dichotomus* 331
Chorionopteris 154
Chrysobalanus 349, 358
Chrysodium 139, 267, 366
 — *lanzeanum* 349
Cingularia 184
 — *typica* 291
Cinnamomum 55, 261, 272, 342, 343, 349, 352, 355, 356, 357, 365, 369
 — *camphora* 261
 — *pedunculata* 261
 — *polymorpha* 353
 — *prototyrum* 261*
 — *Scheuchzeri* 261*
Cissites 266, 336, 337, 341, 343
 — *uralensis* 266, 340
Cystoseira 121*, 123, 370
 — *Partschii* 122*
Cistoseirites triassicus 325
Cladonia 126, 370
Cladoxylales 134
Cladoxyleae 289

- Cladoxylon 134, 283*
 — mirabilis 289
 — scoparium 134*, 135*, 284
 Cladophlebis 145, 147, 322, 324, 326, 327,
 330, 333, 344, 365
 — adnata 307
 — arctica 339, 342
 — argutula 329
 — Albertsii 336
 — Dunkeri 336
 — browniana 148, 336, 338
 — constricta 323, 339
 — denticulata 145*, 146*, 147*, 328,
 334, 329
 — Fontanei 329
 — frigida 337, 339, 342, 343
 — haiburnensis 145, 147*, 328, 329
 — indica 331
 — lobifolia 331
 — longipennis 336
 — medicottiana 331
 — nebbensis 323, 328, 329
 — Nyströmii 308, 309
 — remota 320
 — Rössertii 321, 323
 — Roylei 312, 324
 — suifunensis 338
 — whitbyensis 331, 332
 — Williamsonii 146*
 Cladophora 41*
 — glomerata 40*
 Clathraria 199*, 200, 201
 Clathrodictyon 280
 Clathrophyllum 320
 Clathropteris 144, 171, 320, 321, 326,
 327, 328, 329, 330, 334
 — menisciodes 142*, 143*, 322, 329, 330
 Clavator 333
 Clepsydropsis 135, 136, 286
 Climaciophyton 173*, 284
 — trifoliatum 172
 Coccolithophora 110*
 Coccolithophoreae 109
 Cocconema 112*
 Cocconeis 112*
 Cocculithes 261
 Codiaceae 116, 117
 Codium 116
 Codonospermum 217
 Coelospheridium 281
 Coenopteridales 134
 Collenia 106, 279, 280
 Colutea 362
 Comarum palustre 310
 Combretaceae 267
 Combretum 267
 Compositae 270
 Comptonia 254, 351, 359, 362, 363, 367,
 380
 — acutiloba 355, 356
 — aspleniifolia 254
 — dryandroides 355
 Comptoniophyllum japonicum 357
 Confervales 115
 Confervites 280
 Coniferae 235, 363
 Coniferales 207, 234
 Coniopteris 138, 330
 — arguta 328, 331
 — burejensis 138, 330
 — hymenophylloides 138*, 328, 329
 — quinqueloba 328
 Conites 323
 Conjugatae 103, 115
 Conocarpus 267
 Conostoma 217
 Convolvulaceae 269
 Corallina 123, 124, 370
 Corallineae 370
 Corallorhiza 57
 Cordaispermum angustodunense 213*
 — Gutbieri 213*
 Cordaitales 207, 212, 215, 216
 Cordaites 213*, 215, 246, 289, 296, 311*
 — aequalis 310, 311*, 312
 — bairakensis 292
 — palmaeformis 299
 — principalis 81*, 215, 296, 308, 309
 — Schenkii 308, 309
 Corematocladus 281
 Coriaria 264, 373
 Coriariaceae 264
 Cormophyta 41, 46
 Cornucarpus 309
 Cornus 352, 359, 362
 — sanguinea 373
 Corylus 254, 340, 353, 358, 363
 — avellana 101*, 356, 373
 — insignis 355
 — Mac Quarrii 254, 355
 Corynepteris 136, 154, 162, 291
 Cotoneaster 263
 Coscinodiscus 114, 115, 345
 Cosmogyra 370
 Crataegus 263
 — oxyacantha 373
 Credneria 263, 336, 337, 338, 339, 346
 — triacuminata 262*
 Cribrosphaera 110, 345
 Crossotheca 209, 210, 296
 — Höninghausii 208*
 Cruciferae 262
 Cryptoraphideae 115
 Cryptosphaeria 345
 Cryptozoon 106, 107
 Ctenis 212, 227, 326, 328, 336
 — falcata 212, 330
 — fallax 212
 — latiloba 338
 — Yokoyamai 338
 Cucurbitaceae 354
 Cunnunghamites 238
 — dubiosus 331
 Cupressinoxylon 244*, 245
 — antarcticum 364
 Cupania 265
 Cupressaceae 234, 235, 239, 333, 334
 Cupressus 239

- Cyanophyceae 104, 278, 279, 280
 Cyathea 138*
 Cyatheaceae 104, 137, 138
 Cycadaceae 220
 Cycadales 207, 218, 225, 226
 Cycadeoidea 218, 223, 224, 225, 336, 341
 — dacotensis 221*, 224
 — ezoana 340, 341
 — gibsoniana 220*
 — ingens 221*
 — marylandica 219*
 — Moriei 329
 Cycadites 230
 — confertus 331
 — cutchensis 332
 — gramineus 331
 — rajmahalensis 331
 — rectungularis 230
 Cycadocarpidium 230*
 Cycadofilices 207, 209
 Cycadolepis pilosa 332
 Cycadophyta 218, 227, 243, 322, 328,
 332, 334, 335, 340, 342
 Cycadospadix Hennoquei 226
 Cycas 226
 — revoluta 219*, 220
 — Steenstrupii 339
 Cyclocrinus 106*, 117, 118, 281
 Cyclopteris 157, 165, 166, 242
 — Oldhamii 331
 — orbicularis 168, 291
 Cyclostigma 195, 289, 300, 301
 — kiltorkense 186, 286, 299
 Cyclostigmaticeae 186
 Cymbella 112
 Cymopolia 345
 Cyparissidium 241, 336
 — gracile 241*, 338
 Cytisus 263
 Czekanowskia 232, 307, 322, 324, 330,
 331, 333, 334
 — rigida 232, 322, 329
 — setacea 329

 Dactylopora 118*, 370
 — cylindracea 118*
 Dactylotheca 162, 296
 — plumosa 291
 Dadoxylon 216, 234, 245, 246, 298, 299
 — amadokense 299
 — Brandlingii 244*, 296
 — monomachovense 298
 — mungaticum 306
 Dadoxylon kerguelense 364
 — spetsbergense 298
 — Tchihatchevii 235
 Daimonelyx 21
 Dalbergia 263, 362
 Dalya 123, 126
 — racemosa 280
 Dammara 234, 236
 — Armaschewskii 236, 349
 — borealis 339
 Danaea 152
 Danaeites 152
 — saraeopontanus 291
 Danaeioideae 152
 Danaeopsis 152, 323, 326
 — fecunda 320
 — Hughesii 153, 312, 322, 323, 326
 — marantacea 152*, 153, 320, 326
 — rajmahalensis 331
 Dasycladaceae 116, 117, 119, 125, 333
 Dasyporella 280, 281
 Davallia 139
 Delesseria 345, 370
 Delesserites 123, 281
 — salicifolius 281
 — Zeilleri 226
 Delgadopsis 337, 343
 Deutzia 262
 Dewalquea 261, 268, 337, 338, 339, 349
 — gelindenensis 349
 Diatomeae 103, 111
 Dicksonia 138, 171, 331
 — bindrabunensis 331
 Dicotyledoneae 69, 247, 252
 Dicranophyllum 242, 243, 304
 Dicroidium 212, 312, 322, 326
 Dictyocha 110, 111*, 345
 Dictamnus 263
 Dictyodora 21
 Dictyophyllum 143, 171, 322, 327, 328,
 330, 334
 — exile 144*, 145*, 326
 — Muensteri 320
 — rugosum 322
 — serratum 320, 326
 Dictyopteris neuropteroides 305
 Dictyoxylon 161
 Dictyozamites 230, 328, 334
 — indicus 229*, 331, 332
 Dillenia 368
 Dimeripteris fasciculata 286
 — gracilis 286
 Dimorphosiphon 117
 Dioonites 229, 307, 316, 324, 333, 334
 — densinervis 309
 — inflexus 235
 — Kotoi 334, 338
 — Polynovii 330, 338
 Diospyrus 269, 359, 362, 363
 — brachysepala 269, 355
 — lotus 269
 Diplolabis Roemeri 289
 Diplopora 118, 325
 — phanerospora 118*
 Diplothemna 148, 161
 — adiantoides 161, 289, 291
 — dissecta 291, 293, 297
 — geniculata 294, 297
 — Zeilleri 297, 298
 Dipteridaceae 137, 141, 144, 157, 250, 251,
 324, 328
 Dipterideae 170
 Dipteris 141, 142, 365
 — conjugata 141*
 Dipterocarpaceae 266

- Discopteris carvinensis 291
 — cristata 291
 Discosphaera 110*
 Distephanus 110, 111*
 Distichum capillaceum 372
 Dodonaea 265
 Dolerophyllum 242, 243, 304
 Dolerotoca 243
 Doliostrobos 237, 349
 Dombeya 266
 Dombeyopsis 266
 Dorycordaites 215
 Dracaena 252
 Drepanolepis 332
 Drepanophycus 284
 Dryandra, 259 337, 338, 349, 351, 365
 — Schrankii 356, 366
 Dryas 361, 372
 — octopetala 256*, 263, 372, 377
 Drymis 260, 380
 Dryophyllum 258, 357
 — Dewalquei 257*, 349
 — furcinerve 19*, 258
 Duisbergia mirabilis 284
 Dulichium 250, 354
 — spathaceum 373

 Ebenaceae 269
 Eboracia 154
 — lobifolia 155*, 328, 329
 Echinostrobos 238
 — Sternbergii 328
 — expansus 331, 332
 — rajmahalensis 331
 — rhombicus 331
 Edetsteinia 280
 Elatides 241, 328
 — curvifolia 242, 329
 — sibirica 242
 Elatocladus 241, 323, 328, 329
 — manchurica 334, 338
 Eleodendron 363
 Embryophyta asiphonogama 103, 126—
 206
 — siphonogama 103, 206—270
 Emplectopteris triangularis 308
 Encephalartos 226
 Engelhardtia 254, 357, 360
 — Brongniartii 254*
 Eolirion 216, 336
 Eospermatopteris 211*, 212, 286
 — textilis 285
 Ephedra 242
 Ephedrites 242
 Epiphyton grande 280
 — fasciculatum 280
 — flabellatum 280
 Epipremnum 354
 Ericaceae 269, 368, 380
 Erethmophyllum 216, 328
 Eugenia 52*
 Euphorbia cyparissius 50*
 Equisetaceae 177
 Equisetales 104, 128, 171, 176, 326

 Equisetites 177, 328, 338
 — arenaceus 177, 178*, 320, 322
 — burejensis 177, 330
 — Bronnii 320
 — bunburianus 328
 — columnaris 177, 328, 329
 — ferganensis 177, 329, 334
 — Hemmingwayi 291
 — Kydstonii 297
 — macrocoleon 320
 — mirabilis 296
 — Mougeotii 320, 326
 — platyodon 320
 — rajmahalensis 331
 Equisetum 171*, 172, 177, 354
 Etapteris tubicaulis 289
 Eucalamites 182, 290
 Eucalyptus 267, 337, 340, 342, 365
 Eucommia 260, 352
 — ulmoides 352
 Eucyclostigma 286
 Eumycetes 103, 125
 Eunotia 112*
 Euonymus 264, 359
 Euphorbia 264
 Euphorbiaceae 264
 Euryale europea 373, 376
 — ferox 260, 376, 382
 Eusigillaria (ae) 198, 199*, 290, 296

 Fagaceae 255
 Fagillaria 112*
 Fagus 255, 272, 350, 351, 362, 363, 364,
 365, 367, 376, 380, 383
 — Antipovii 255, 355
 — Deucalionis 255, 352, 356
 — Feroniae 255, 256
 — ferruginea 255, 256*, 356
 — miocenica 256*
 — groenlandica 355
 — intermedia 256*
 — japonica 256
 — orientalis 256
 — pliocenica 256*
 — silvatica 101*, 256, 373
 — subferruginea 364
 Favalaria 199*, 200
 Fagophyllum 341
 Feildenia 216
 Ficus 259, 337, 340, 350, 357, 358, 362,
 364, 365, 373
 — carica 259, 353, 373
 — Giebelii 351
 — populina 355
 — religiosa 57
 — Sokolowii 351
 — tiliaefolia 258*, 259, 355, 356
 — uralica 354
 — virginiana 249*
 Ficophyllum 341, 343
 Filicales 104, 128, 137
 — leptosporangiateae 104, 137
 Firmiana 352
 — tridens 352

- Fitzroya 364
 Foerstia furcata 281
 Flabellaria Jonstrupii 21
 Flagellatae 103, 109
 Florideae 123
 Folliculites carinataus 250
 Fraxinaster 269
 Fraxinus 269, 358, 360, 362, 363
 — excelsior 373
 — ornus 269, 357
 Frenelopsis 334, 337, 341
 Fucus 44, 121*, 123
 — platycarpus 43*
 Funkia 53*
- Gallionella 108, 112*
 Gangamopteris 169, 300, 306, 310, 311,
 312, 313, 317, 323, 326, 330
 — cyclopteroides 311, 313
 Garrya Masonii 360
 Geinitzia 238, 337, 340
 Geonoma 358, 368
 Geonomites 357
 Geraniaceae 263
 Gigantopterides 156, 169, 212
 Gigantopteris 170, 212, 291, 303, 305,
 306, 307, 308, 309, 310, 316, 317, 318
 — Lagrellii 308
 — nicotianaefolia 170*, 212, 308, 309
 — Whitei 308, 309
 Ginkgo 27, 28, 53, 55, 231, 232, 272, 307,
 323, 324, 326, 338, 339, 342, 345,
 350, 351, 353, 358, 359, 360, 362,
 363, 365, 366, 367, 369, 378, 380
 — adiantoides 231, 232, 340, 352, 355
 — biloba 231*, 232, 380
 — digitata 232, 322, 323, 328, 329, 334
 — Huttonii 328
 — laramiense 232
 — lepidia 329
 — lobata 331
 — primigenia 305
 — sibirica 232*, 322, 329
 Ginkgoales 207, 231, 232, 243, 286, 333
 Ginkgodium 232
 Ginkgoites 104
 Ginkgophyllum Vsevolodii 306
 Ginkgophyta 231, 323
 Girvanella 106, 107, 280, 281, 333
 — antiqua 280
 — incrustans 280
 — problematica 106*
 Gleichenia 148, 156, 337, 338, 343, 346
 — bindrabunensis 331
 — comptoniaefolia 336
 — elegans 148, 149*, 328
 — gracilis 148, 320
 — Gieseckiana 339
 — protogaea 336
 — rigida 339, 342
 — Rostafinskii 148, 328
 — sachalinensis 149, 150*, 339
 — varians 336
 — Zippelii 149, 339, 342
- Gleicheniaceae 137, 148
 Gloecapsa 41, 107
 — polydermatica 39*
 Gloecapsomorpha 18, 281
 — prisca 106*, 107, 280
 Gloecocystis 333
 Glossopterides 156, 168
 Glossopteris 159*, 169*, 300, 301, 303,
 306, 310, 311*, 312, 313, 315, 316,
 317, 322, 323, 326, 330
 — browniana 169*, 300
 — communis 331
 — conspicua 323
 — cyclopteroides 169
 — indica 169, 300, 311, 322
 Glossozamites 336, 339
 Glottophyllum 306
 Glyptostroboxylon 246
 Glyptostrobus 238, 357, 363, 367, 380
 — europaeus 238, 349, 352
 — Ungerii 238, 354
 Glumiflorae 250
 Gnetaceae 242
 Gnetales 207, 242
 Gnetopsis 217*, 242
 Gnetum 242, 353
 Godonotheca 243
 Gomphonema 112*
 Gomphostrobus 304
 Goniolina 333
 — eocenica 118
 Gondwanidium 311*
 — sibiricum 306
 Grammatopteris 137
 Grewia 266, 340, 365
 Grewiopsis 266, 358
 Gristhorpia 153*, 154, 328
 Gymnocodium 117
 Gymnoneuropteris carinthiaca 289
 Gymnospermae 207, 242
 Gyrogonites 333, 345, 370
 Gyroporella 325
- Hakea 259, 349
 Halimeda 116, 117
 Haliserites 284
 — dechenianus 133, 284
 Halonia 192*, 296
 — tortuosa 195*
 Hamamelidaceae 262
 Hausmannia 142, 143, 144, 329, 337
 — Buchii 328
 — crenata 320
 — dichotoma 142, 329
 — cretacea 337
 — Forschhammeri 328
 — Kohlmannii 336, 338
 — Pelletieri 336
 — Sewardii 336
 — ussuriensis 142*, 143, 322, 326
 — Zeilleri 328
 Hedera 268, 342, 363
 — Eichwaldii 351

Hedera Macclurii 339
Hederaephyllum 341
Helleborus 54*, 261
Helobiae 250
Hepaticae 127, 289
Hepaticites Kidstonii 127*, 128*
— *lobatus* 291
Herminium monorchis 186
Heterangium 161, 210, 289
— *Grievii* 289
Heterocladium 370
Heteromeles 360
Hibiscus 359
Hicoria 254, 358, 360, 363
— *bilinica* 352, 353
Hicklingia 283*
Himantaliopsis 123, 134, 284,
— *lorea* 57
Hippocastanaceae 265
Hornea 131, 133, 134, 283*
— *Lignieri* 132*, 283
Hostimella 283*
Hydrangea 359, 364
Hydrocaryaceae 268
Hydrocharis 53*
Hydrocotyle 52*, 56
— *natans* 373
Hydrolapathum sanguineum 40*, 41
Hydropterangium 151, 154
— *marsilioides* 320
Hydropteridales 256, 137
Hydropteridae 128, 154, 328
Hydropteridineae 149
Hydropteridospermeae 154, 248
Hyenia 172, 283*
— *elegans* 284
Hymenophyllaceae 104, 137, 290
Hymenophyllites quadridactylites 137, 289
— *blandus* 327
— *Zeilleri* 327
— *bunburianus* 331
Hymenophyllum 137, 328, 380
— *kamenkense* 137
— *tunbidgenes* 363
— *Wrightii* 378
Hymenotheca Dathei 291
Hypocoum pendulum 373
Hypochaena 250
Hypnum (cf.) *cordifolium* 356
— *fluitans* 372
— *exannulatum* 372
— *stellatum* 372
— *turgescens* 372
Hysterites aneimitis 281
Hysterites 325

Ilex 264, 360
— *aquifolium* 264
— *balearica* 264
— *canariensis* 264
— *longifolia* 354
— *sonomensis* 360
Illicium anisatum 69*
Iniopteris sibirica 306

Iris 252
Isoetaceae 187, 202
Isoetes 45
— *Choffatii* 204
— *lacustris* 203*

Juglandaceae 254
Juglandales 254
Juglans 254, 292, 351, 353, 356, 358,
359, 360, 362, 363, 365
— *acuminata* 254, 255*, 351, 352, 355
— *cinerea* 254, 255*, 352, 357, 367,
373, 378, 380
— *crenulata* 357
— *densinervis* 355
— *manshurica* 378
— *regia* 254, 352, 373
— *Sieboldiana* 371
Juncus 252, 285
Juniperus 239
— *communis* 356

Kaloxylon 209
Kaloxylon Hookeri 291
Karrerria 345
Kaulfussia 153
Keteleeria 240
Kidstonia 291
Klukia 147*
— *exilis* 148*
— *Phillipsii* 328
Knorria 189*, 289, 302
— *acicularis* 190*, 197, 296,
— *imbricata* 299
— *Selloi* 190*
Knorripteris 171, 320, 326
Koelreuteria 265
Kosmogyrta 333
Krannera 216, 337
Kryshtofovichia 18*

Labiatae 269
Laccopteris 140, 153, 320, 340
— *Dunkerii* 140*, 141, 336, 338
— *elegans* 320
— *Goepfertii* 139*, 141
— *lunzensis* 320, 326
— *Munsteri* 141
— *polypodioides* 328
— *Woodwardii* 328
Lagenostoma 161, 208*, 209, 216, 217
— *Lomaxii* 208*, 210, 291
Lagynophora 370
Laminaria 123
Larix 240, 368, 376
— *decidua* 240
— *europaea* 353
— *leptolepis* 240
— *Preobrajenskii* 240, 356
— *sibirica* var. *fossilis* 240
Lastraea 139
— *japonica* 355
Lauraceae 261
Laurelia 364

- Laurophyllum 341, 364
 Laurus 261, 337, 342, 349, 352, 359, 362, 373
 — camphora 52*
 — canariensis 350, 352, 353, 367, 373
 — lalages 351
 — Guiscardii 352, 367
 — primigenia 351
 Leguminosae 263
 Leioderma 199*, 200, 201
 Lepidocarpon 154, 192, 206, 218, 247
 — Lomaxii 194*, 218, 296
 — westfalicum 218, 296
 — wildianum 289
 Lepidodendraceae 187, 188—194
 Lepidodendron 188*, 189*, 286, 288, 289, 299, 301, 304, 307, 309, 311, 312, 316, 317
 — aculeatum 190, 191*, 288, 296
 — karacubense 286
 — dichotomum 188, 296
 — elegans 296
 — Feistmantelii 296
 — Gaudryi 308
 — glinkanum 289
 — Gonderae 296
 — Grigorievii 296
 — Harcourtii 289
 — lycopodioides 296
 — nothum 289
 — obovatum 188*, 190, 193*, 294, 296, 297
 — oculus felis 190, 309
 — ophiurus 296
 — pettycurensis 289
 — rasculare 193*
 — rhodumenze 289
 — rimosum 296
 — selaginoides 296
 — spetzbergense 289
 — fuliginosum 296
 — vasculare 296
 — volkmannianum 289
 — Vorthenii 296
 — Veltheimii 190*, 191*, 195*, 289, 296, 299, 301
 — Wilkianum 299
 — Zeileri 296
 Lepidophloios 188, 192, 195*, 312
 — fimbriatus 296
 — laricinus 192, 194*, 294, 296, 297
 — scoticus 192, 289, 294, 297
 Lepidophyllum 192
 — majus 294, 297
 Lepidophytineae 187, 289
 Lepidopteris 320, 323
 — Ottonis 320, 326, 327
 Lepidostrobos 191, 299
 — Bertrandii 296
 — Brownii 194*
 — Oldhamii 296
 Leptospermum 349
 Leptospermites 268
 Leptophleum rhombicum 191, 286
 Leptophleum sibiricum 191, 284
 Leptosporangiateae 92
 Leptostrobos 236, 329
 Leskea 370
 Lessonia 121, 123
 Leucopogon 53*
 Liasophycus 333
 Libocedrus 360
 — salicornioides 239, 340
 Liguliflorae 270
 Liliiflorae 252
 Linoporella 333
 Linopteris 158, 165, 291, 304
 — Muensteri 165, 291, 292, 297, 298
 — neuropteroides 291
 — obliqua 165, 291, 292
 Liquidambar 262, 269, 343, 359, 360, 362, 363, 365, 380
 — europaeum 262*, 353, 355
 — formosanum 357, 364, 380
 Liriiodendron 247, 260, 342, 343, 350, 352, 359, 362, 363, 367, 379
 — Procaccinii 260, 352, 353
 — tulipifera 357
 Liriiodendropsis 339
 Lithophyllum 123, 345, 370
 Lithothamnium 123*, 345, 370
 — valens 124*
 Lithocaulon 345
 Lobatannularia 316
 — Schtschurowskii 306
 Lodoicea 70
 Lomatia 349, 356, 360
 Lomatopteris 329
 Lomentarites Bornetii 325
 Lonchopteris 157, 158, 163, 291, 292, 305, 321, 326
 — Breicei 291
 — conjugata 291
 — rugosa 163, 291
 Lotus boriculatus 69*
 Lycopodiaceae 186
 Lycopodiales 128, 186, 290
 — eligulatae 186
 — ligulatae 186, 187
 Lycopodites 186, 328
 — carbonaceus 186, 197
 Lycopodium 186
 — clavatum 197
 Lycopsida 284
 Lycopus 269
 Lyginodendraceae 137
 Lyginodendreae 208, 209
 Lyginodendron 161, 208*, 209, 217
 — oldhamium 162, 208*, 209*, 291
 Lygodium 147, 357, 358
 — Kaulfussii 147*, 148*
 Macclintockia 261, 339, 363
 — Lyellii 354
 — trinervis 354
 Macrocyttis 40, 41, 121
 Macroporella 325, 333
 Macrophylla 172

- Macrostachya* 299
Macrotaeniopteris 168, 228, 321, 326,
 331, 334
 — *crassinervis* 331
 — *lata* 331
 — *Morissii* 331
 — *ovata* 331
 — *propinquum* 331
 — *Richthofenii* 322
 — *satpurensis* 331
Macrotorellia hoshaiahiana 328
Mactis 279
Magnolia 260, 337, 339, 342, 353, 359,
 360, 362, 363, 367, 378, 379
 — *Dianae* 351
 — *grandiflora* 260
 — *Inglefieldii* 354
 — *kobus* 373
 Magnoliaceae 260
Majanthemum 53*
 Malpighiaceae 264
Mandschurosaurus amurensis 340
Marattia 152
 Marattiaceae 290
 Marattiales 104, 137, 152, 153
Marattiopsis 152
 — *hoerensis* 320
 — *Muensteri* 152, 320, 323, 326, 328
Marchantites erecta 333
 — *Jimboi* 128, 339
 — *Yabei* 128, 339
Mariopteris 157, 161
 — *acuta* 294, 297
 — *Beneckeii* 294, 297
 — *laciniata* 291
Mariopteris latifolia 292, 297
 — *muricata* 161, 163*, 292, 309
 — *nervosa* 292, 294, 297, 298
Marpolia spissa 106*, 107, 280
Marsilea 150, 151, 176
 — *salvatrix* 150
 Marsiliaceae 150, 154
Mastopora 281
Matonia 141, 365
 Matoniaceae 137, 140, 144, 322
Matonidium 141
 — *Goepfertii* 141, 328, 336
 — *Wiesneri* 140, 337
Mazocarpon 198
Mazocarpon pettycurense 289
 — *shoreanum* 296
Medullosa 163, 165, 217, 291
 — *anglica* 210, 211, 291
 — *Solmsii* 210*
 Medullosaceae 208, 210
Megaphyton 152, 171, 291, 296
Meibomites 359
Melobesia 123, 370
Melosira 114
 Menispermaceae 261
Menispermites 261, 342, 359
Menispermum 56, 354
Menyanthes trifoliata 310
Menziesia 359
Mertensites bullatus 321
Mesocalamites 289
Mesocoena 110
Mesopytis 212
 — *Tchihatchefii* 306
Mesoxylon 296
Mespilus cuneatus 373
Metaclepsidropsis duplex 289
Metasolenopora 345
Miadesmia 206, 218
Miadesmia membranacea 206*, 296
Microcachris 235
Micrococcus 108, 276, 279
Microcoleus 105, 279
Microphylla 172
Microzamia gibba 226
Milleria 283*
Mimosites 358
Mitscherlichia 280
Mixoneura ovata 292, 297, 298
 — *obliqua* 292, 294, 297
Mizzia 117
 — *velebitana* 318
Mnium cuspidatum 59*
 Monocotyledoneae 69, 247, 249
Monotropa 68*
 Moraceae 259
Morania 280
Moriconia 239, 337
Morus 259
Mucor mucedo 42*
Muniera 345
Musa 252
 Musaceae 252
Musci frondosi 128
Muscites polytrichaceus 128
 — *tortifolius* 370
Musophyllum 252
Myeloxylon 163, 210, 211
Myosotis 52*
Myrica 253, 254, 358, 359, 362, 363,
 364
 — *acutiloba* 254*
Myrica vindobonensis 11, 254*, 355
 Myricaceae 351
 Myricales 253
Myriophyllum spicatum 372
Myrsine 362
 — *doryphora* 351
 — *centaurorum* 351
 Myrtaceae 267, 366, 380
Myrtus 373
Myxomycetes 71, 103, 109
 — *Manginii* 109
Nageiopsis 336, 338
Najas lanceolata 353
Nathorstia 153
Nathorstiana 204
Navicula 115
Neckera 370
Negundo 358
Nelumbo 56, 260, 355, 356

- Nemathophyton 122, 123, 126, 281, 283, 286
 — Loganii 122*, 123
 Nemertites 21
 Neomeris 345, 370
 Neocalamites 178*, 309, 321, 323, 326, 327, 329, 334
 — Carrerei 178*, 179*, 322, 326
 — ferganensis 322
 — hoerensis 178, 322, 326, 328
 — Merianii 178, 309, 324
 — Nordenskiöldii 322
 Nepenthes 56
 Nereites 21
 Neritium majus 351
 Nerium 269, 373
 — oleander 269, 350, 353
 Neurogangamopteris 169, 306
 Neuropterides 156, 164, 165
 Neuropteridium 304, 324, 326
 — intermedium 320
 — nervosum 308
 polymorphum 308
 — validum 300, 311
 Neuropteris 155, 157, 159*, 165, 210, 211, 217, 243, 289, 291, 308
 — antecedens 289
 — cordata 292
 — cordata var. densinervis 298
 — flexuosa 292, 298
 — gigantea 165, 168*, 288, 291, 292, 294, 297
 — heterophylla 165, 167*, 168, 211, 291, 292, 297, 298
 — imbricata var. densinervis 292, 299
 — microphylla 297
 — obliqua 211, 291
 — ovata 291
 — rarinervis 292, 298
 — rectinervis 294, 297
 — Scheuchzeri 292, 297, 298
 — Schlehanii 291, 294, 297
 — tenuifolia 291, 292, 297
 Newlandia 279
 Newlandia concentrica 105*, 106
 Nilssonia 11, 218, 229, 320, 323, 329, 330, 339, 344, 346
 — compta 228
 — mediana 328, 330
 — orientalis 228*
 — polymorpha 228, 328
 — pterophylloides 320
 — serotina 228, 339, 340
 — schauburgensis 336
 — Schmidtii 330
 Nipa 70, 251, 267, 349, 357, 358, 366, 380
 — Burtinii 349
 — fruticans 350*
 Nitella 370
 Noeggerathia 205
 — foliosa 205*, 296
 Noeggerathiales 128, 205
 Noeggerathiopsis 216, 300, 312, 313, 315, 316, 318, 322, 323
 — aequalis 216, 306
 — Hislopii 215, 216, 300, 309, 311, 313, 322
 — Theodori 306
 Nordenskiöldia 266, 358
 — borealis 340, 354
 Norimbergia Braunii 320
 Norinia cucullata 309
 Nothofagus 255, 364
 — simplicidens 364
 Nymphaea 56, 225, 260, 363
 Nymphaeaceae 260
 Nyssa 354, 355, 358, 359, 363, 380
 — aquatica 360
 Nyströmia pectiniformis 309
 Odontopterides 156, 164
 Odontopteris 304, 306, 323
 — Brardii 296
 — laceratifolia 308
 — minor 164, 166*, 296
 — orbicularis 308
 — Reichiana 296
 — Schlotheimii 292, 299
 — subcrenulata 308, 309
 Odontostemon Hollickii 360
 Oedogonium 115
 Oldhamia 21, 280
 Oleaceae 269
 Oligocarpia 148, 291
 Oligoporella 325
 Onoclea 139
 — sensibilib 358
 Onychiopsis 139, 332, 334, 335, 339, 346
 — elongata 330, 338
 — Mantellii 336
 Oocardium 109
 Opegrapha 126, 345
 Ophioglossales 137, 153
 Ophioglossum eocenicum 153
 Oreodaphne 261, 349, 358
 — Heeri 353
 Ornus 269
 Oryza 53*
 Osagia 280
 Osmundaceae 137, 144, 290
 Osmunda 11, 138*, 144, 145, 147
 — sachalinensis 355
 — lignitum 145
 — Heeri 145
 Osmundites 147
 — Prigorovskii 321
 Ostrya 52*, 373
 Otozamites 230, 322, 328, 334
 — abbrevatus 331
 — angustatus 331
 — brevifolius 229*
 — cf. bengalensis 331
 — cf. brevifolius 331
 — contiguus 332

- Otozamites *distans* 331
 — *gracilis* 331
 — *cf. Goldiei* 332
 — *Hislopianii* 331
 — *imbricatus* 332
 — *Klipsteinii* 229, 336
 — *Oldhamii* 331
 — *Trevisianii* 229*
 — *Ziumensis* 229
- Pachyphyllum *divaricatum* 332
 Pachypteris *brevipinnata* 332
 — *specifica* 332
 Pachytesta 211, 217
 Padina *pavonia* 121
 Paeonia *peregrina* 65*
 Pagiophyllum 236, 241, 320, 326, 328, 334
 — *peregrinum* 241
 Paleocyparis 239, 328, 334
 Palaeochara 120, 288
 Palaeoporella 117, 280
 Palaeonitella 120, 281, 283
 Palaeopitys *Milleri* 284
 Palaeostachya 184*
 — *vera* 184*, 185*, 291
 Palaeoweichselia 163
 — *Defrancei* 291
 Palissya 242
 — *broraensis* 332
 — *cosnerta* 331
 — *indica* 331, 332
 — *jaqalpurenensis* 331
 — *laxa* 332
 — *sphenolepis* 235, 328
 Paliurus 266, 363
 — *zaporogensis* 266, 352
 Palmatopteris *furcata* 291
 Pandanaceae 250
 Pandanales 250
 Pandanophyllum 250, 343
 — *Ahnertii* 339
 Pandanus 250, 337
 Parca *decipiens* 281
 Parnassia 53*
 Parthenites *priscus* 270
 Parottia 262, 367
 — *pristina* 262, 352
 Pasania 364
 Paulownia 269, 353
 Pecopterides 156, 162, 304
 Pecopteris 152, 155, 159*, 170, 208, 288, 289, 290, 291, 298, 308, 323, 326
 — *anthriscifolia* 306, 308
 — *arborescens* 152, 162, 163*, 164*, 292, 296, 298, 304
 — *aspera* 289, 291, 294, 297
 — *Candollei* 298
 — *crenulata* 292, 297, 298
 — *dentata* 305
 — *feminaeformis* 292, 296, 298, 304, 305, 308
 — *hemitelioides* 296, 305, 308
 — *lepidorhachis* 298
 — *lobata* 331
 — *Miltonii* 162, 288, 291, 292, 294, 297, 298
 — *oreopteridia* 291, 292, 296, 298, 305, 306, 308, 309
 — *pennaeformis* 291
 — *Pluckenettii* 157, 158*, 162, 171, 211, 296, 304
 — *plumosa* 162, 163*, 292, 294, 296, 297, 298
 — *polymorpha* 292, 298
 — *tenera* 332
 — *Torellii* 354
 — *unita* 296, 298, 308
 Pelourdea 216, 320
 — *reflexa* 309
 Penicillium 44*
 Peridineae 103
 Peridinium 345
 Peronosporites 126*
 — *antiquarius* 125*
 Persea 357
 — *indica* 353
 Petrophyton 345
 Phacotus 109
 Phaeophyceae 103, 121 — 123
 Phascum *cuspidatum* 59*
 Phellodendron *amurense* 378
 Phoenicites 251, 358, 380
 Phoenicopsis 232, 233, 307, 322, 324, 331, 332, 334
 — *angustifolia* 329
 — *speciosa* 233*, 322, 329
 Phragmites 250, 377
 — *oeningensis* 351, 355
 Phycomyces 288
 Phyllagathis 52*
 Phyllites *stonesfieldensis* 328
 Phyllocladoxylon 246
 Phyllocladus 211, 235
 Phylloidesma *Zeileri* 297
 Phylloglossum 186
 Phyllostrobos 239, 328
 Phyllotaenia 216, 328
 Phyllothea 178*, 301, 309, 311, 312, 317, 322, 323, 324, 328, 329, 330
 — *australis* 300, 311
 — *brongniartiana* 179*
 — *deliquescens* 178, 311
 — *equisetiformis* 178
 — *indica* 311
 — *sibirica* 178
 — *Schtschurowskii* 178
 Physoporella 325
 Physostoma 217
 Phytelphas 21
 Picea 239, 245, 356, 358, 368, 382
 — *ajanensis* 240
 — *anadyrensis* 240, 357
 — *Engleri* 240
 — *excelsa* 101*, 239, 353, 356

Picea Omorica 240, 354
 — *omoricoides* 240, 373
 — *protopicea* 239, 337
 — *Wollosowiczii* 240, 357
 — *yezeoensis* 240
Piceoxylon 245, 246
 — *laricinum* 244*, 245*
Pila 116, 125, 288
 — *bibractensis* 318
 — *Karpinskii* 116, 288
 — *liassica* 333
Pinaceae 234, 235, 236
Pinacodendron musivum 296
Pinites 240
Pinnularia 112*
Pinus 101*, 240, 246, 328, 352, 353,
 355, 356, 359, 360, 368, 373
 — *Coemansii* 240
 — *Fittonii* 240
 — *insularis* 364
 — *laricio* 240
 — *monticola* 357
 — *Masonii* 360
 — *Nathorstii* 240
 — *palaeostrobis* 351
 — *peuce* 373
 — *Quenstedtii* 337
 — *strobis* 240
 — *succinifera* 240
Pinuxylon 245, 246
 — *Paxii* 244*
Piper 253
Piperales 253
Pirus communis 52*
Pistacia 264, 373
Pittosporaceae 262
Pityophyllum 334
 — *Nordenskiöldii* 329
Pityospermum 239, 320
Pityoxylon 245
Pitys 296
Plantaginopsis 269
Plagiozamites 205, 229, 296, 309,
 316
 — *oblongifolius* 309
Platanaceae 262
Platanus 337, 338, 339, 342, 343, 346,
 358, 360, 362, 363, 365
 — *aceroides* 263
 — *Heeri* 337, 340
 — *laevis* 263
 — *primaeva* 263
 — *velenovskiyana* 263, 337
Platyspermae 217
Pleuromeia 188, 204, 320, 324, 326
Pleuromeiaceae 187, 204
Pleuromeia Sternbergii 203*, 204*, 320,
 321
 — *oculina* 320
Planera 358
 — *aquatica* 360
 — *keaki* 357
 — *Richardii* 356, 357
Pleosporites 345

Pleosporites shiraianus 125*
Plutonia 240
Poacites 351, 355
Poacordaides 215
Podocarpoxyton 246
Podocarpus 235
Podozamites 230 — 236, 322, 328, 330,
 338, 365
 — *distans* 320
 — *Hackettii* 331
 — *insignis* 231
 — *lancoelatus* 230*, 307, 322, 329, 331,
 334
 — *spathulatus* 331
Polycarpiceae 248
Polygonaceae 259
Polygonatum 47*
Polypodiaceae 104, 137
Polypodium 92, 141
 — *vulgare* 60*
Polypterosperrum 217*
Polytrichum commune 59*
Pontosphaera 110*
Polystichum 138*
Populus 52, 56, 248, 253, 340 — 343,
 346, 350, 353, 355, 358, 359, 360,
 363, 365
 — *Alexandri* 360
 — *arctica* 253, 336, 339, 363
 — *balsamoides* 352, 355, 356
 — *Heliadum* 353
 — *latior* 253*, 351
 — *mutabilis* 253*, 355
 — *nigra* 352
 — *primaeva* 342
 — *Richardsonii* 336, 354
 — *tremula* 352, 353
 — *Zaddachii* 253
Porana 269, 356, 360
Prodendron 286
 — *tenerrimum* 289
Poroxyton 296
Potamogeton 351, 359, 372, 377
Potonia 165, 211
Posidonia 250
Primicorallina 117*, 281
 — *trentonensis* 117*
Primofilices 128, 134
Principes 250
Productus 312
Propalmophyllum 21
Procomophyta 134
Proserpinaca 354
Proteaceae 259, 351, 366, 367, 380
Proteales 259
Proteaephyllum 154, 341, 343
 — *reniforme* 154, 249*, 338, 339
 — *cordatum* 339
Protoasolanus Weiprechtii 289
Protoblechnum Wongii 308
Protocalamariaceae 184
Protococcales 115
Protolpidodendron 205, 283, 286
 — *primarium* 190*, 192*

- Protophyllum 263, 339, 342, 343
 Protophyllocladus 104, 235
 — subintegrifolius 339
 Protopiceoxylon 245
 Protopytis 171, 212
 Protorhipis 143, 337, 343
 Protopteris 341
 Prototaxites 122, 123, 281, 284, 286
 — Loganii 122**
 Prunus 263, 359
 — amygdalus 263
 — laurocerasus 263
 — mahaleb 354
 — Merriamii 360
 — serrulata 357
 Psarollotheca 316
 Psaronius 152, 171, 304, 311*, 316
 — brasiliensis 312
 — Freislebenii 296
 — Gutbieri 170*
 — Renaultii 291
 — triassicus 320, 326
 Pseudoctenis 323, 326
 — amurensis 330
 Pseudobornia ursina 173*, 286
 Pseudoborniales 128, 171, 173
 Pseudocycas 230
 Pseudomonas calcis 107
 Pseudotsuga 240, 245, 360
 Pseudosporochnus Krejčii 283*, 284
 Psilophytales 104, 128 — 134, 279
 Psilophyton 129, 131*, 284
 — Hedei 134, 281, 283*
 — princeps 130*, 284
 Psilotaceae 186, 187
 Psilotum 134, 176, 187
 Psygmophyllum 123, 231, 232, 233, 283*,
 286, 296, 311*, 316
 — expansum 234
 — flabellatum 234
 — kiltorkense 234
 — Kolderupii 234
 — mongolicum 306
 — multipartitum 309
 — Potaninii 234, 306
 Ptelea 263
 Pteridium aquilinum 139
 Pteridophyta 104, 128 — 134
 Pteridospermatophyta 206, 207 — 212,
 Pteridospermeae 104, 154, 217, 290, 304
 Pteris 360
 Pterocarya 362
 — castaneifolia 185*
 — caucasica 352
 — densinervis 356, 357
 Pterophyllum 227, 228, 296, 305, 306, 316,
 322, 323, 324, 328, 330, 333, 334
 — aequale 227, 330
 — blechnoides 227
 — braunianum 227, 228*, 320
 — distans 331
 — Jegeri 320
 — kingianum 331
 — lancilobum 330
 Pterophyllum longifolium 320
 — nerbuddaicum 331
 — lyellianum 227, 336, 338
 Pterospermites 266, 340, 362, 363
 — spectabilis 354
 — Tschernyschewii 266
 Ptilophyllum 331, 334
 Ptilocarpus 152
 — unites 291
 Ptichopteris 171
 Ptilophyllum 229
 — acutifolium 331, 332
 — brachyphyllum 332
 — cutchense 331, 332
 — pecteh 224
 Ptilophyton 284.
 Punica 350
 Pursongia 169
 — asiatica 306
 Pyrozoa 277
 Pyrularia 353
 Pyxidicula 345
 Pyxidicula bollensis 114*, 333
 Quercinium 104
 Quercophyllum 341, 343
 Quercus 101*, 256, 342, 353, 355, 358,
 359, 360, 362, 363, 365, 382
 — Boeckii 360
 — chlorophylla 267, 351
 — deuterogona 352
 — drymeja 352, 355
 — etymodrys 356
 — furcinervis 350, 351
 — Gmelinii 351, 355
 — Ilex 352, 353
 — lonchitis 351
 — Mammuthii 373
 — nerifolia 258, 272, 350, 351
 — nigra 360
 — Nimrodi 355
 — oligodonta 257*
 — piligera 257*
 — pseudocastanea 257*
 — robur 372
 — sessiliflora 372
 — suber 352, 353
 — timensis 351
 Radiospermae 217*
 Ranales 225, 242, 247, 259
 Ranunculaceae 261, 268
 Ranunculus 261
 — lateriflorus 354
 Raphaelia diamensis 329
 Raphidaeae 115
 Reinschia 116*, 345
 — australis 116*, 318
 Renalcis 280
 Renaultia 162
 Ribes 359, 360
 Rhabdocarpus 163, 217*, 291
 Rhabdoporella 117, 280
 Rhabdosphaera 110*

- Rhachiopteris 209
 — aspera 161, 209
 Rhacophytum 286
 Rhacopteris 158, 159, 300, 301
 — asplenites 291
 — elegans 291
 — inaequilateralis 289
 — paniculifera 159, 289
 — petiolata 160*
 Rhamnaceae 265
 Rhamnacium 104
 Rhamnus 266, 359, 360
 — Eridani 351
 — rectinervis 351
 — Wilfenii 52*
 Rhaphideae 49
 Rhipidopsis 232, 233, 300, 312, 316, 323
 — ginkgoides 233, 234*, 311
 — gondwanensis 233, 311
 — lobata 309
 — palmata 306
 — tomiensis 306
 Rhizocaulon 250
 Rhizomopteris 170, 171
 Rhizophora 349, 358, 366
 Rhizophoraceae 266
 Rhodia filifera 289
 — Goepertii 294, 297
 — subpetiolata 291
 — Stachei 291
 — tenuis 291
 Rhododendron ponticum 269, 373
 Rhodophyceae 103, 123, 280
 Rhus 264, 358, 359
 — cotinus 264
 — quercifolia 264, 352
 — toxicodendron 264
 Rhynia 91, 92, 131*, 133, 283*
 — Gwinne-Vaughanii 130*, 133, 283
 — major 130*, 131*, 132*, 133, 283
 Rhytidolepis 198, 199*, 200
 Robinia 263
 Rogersia 341, 343
 — angustifolia 249*
 Rollinia 364
 Rosa 263, 360
 Rosaceae 261, 263
 Rubiaceae 269
 Ruffordia 148
 — Goepertii 149*, 336, 338
 Ruscus 49
 — aculeatus 49*
 Russula rubra 44*
 Rutaceae 263

 Sabal 251, 272, 342, 349, 350, 351, 355,
 357, 358, 359, 364, 365, 368, 380
 — haeringiana 251*
 Sabulia 337
 Saccharomyces cerevisiae 39*
 Sagenopteris 151, 154, 247, 313, 317,
 328, 331, 337, 338
 — longicaulis 323
 Sagenopteris Mantellii 154, 336
 — Phillipsii 151 154, 328
 — rhoifolia 151*, 154, 320
 — variabilis 151, 154, 337, 339
 Salicales 253
 Salix 101*, 253, 341, 343, 353, 356, 358,
 360, 363, 365, 372, 377
 — arctica 377
 — glauca 378
 — herbacea 253, 378
 — myrsinites 372
 — polaris 253, 372, 377, 378
 — purpurea 354
 — reticulata 256*, 372
 — taimyrensis 377
 — trianodra 354
 — viminalis 354
 Salsola 259
 Salvinia 176, 351
 — Mildeana 356
 — natans 151*
 — Reussii 355
 Salviniaceae 151
 Samaropsis 217*, 218, 309
 Sapindaceae 265
 Sapindopsis 341
 — variabilis 249*
 Sapindus 265, 357, 358, 359
 — Hazslinskii 265
 — mukoroshi 265
 Sargassum 121*
 Saportaea 306, 309, 316, 317
 — nervosa 309
 Sassafras 261, 337, 341, 342, 343, 352,
 359, 363
 — ferretianum 353
 Saxifraga oppositifolia 372
 Schizaea 138*
 Schizaeaceae 147, 290
 Schizaeopsis 341
 Schizodendron 299
 Schizolepis 240, 329
 — Braunii 320
 — Promethei 328
 Schizomycetes 104, 107, 278
 Schizoneura 177, 309, 311*, 313, 315,
 317, 322, 323, 324, 326
 — africana 300
 — ferganensis 178, 312, 322
 — gondwanensis 178, 179*, 300, 311,
 313, 323
 — paradoxa 178, 320, 324, 326
 — striata 178, 316
 Schizophyceae 104, 278
 Schizophyta 103, 104, 278
 Sciadophyton 284
 Scitamineae 252
 Scoleopteris 162
 Scolopendrium 139
 Scorpidium scorpioides 372
 Scrophulariaceae 269
 Selaginella 45, 128, 129, 186, 187,
 202
 Selaginellaceae 119

- Selaginellinae 187
 Selaginellites 328, 338
 — *elongatus* 187, 296
 — *Suessii* 187
 — *Zeilleri* 296
 Senftenbergia 147, 290, 291
 — *pennaeformis* 148*, 162
 Sequoia 236, 329, 341, 358, 359, 362, 363, 367, 379
 — *brevifolia* 343
 — *Couttsiae* 237, 349, 350
 — *fastigiata* 337, 342
 — *Langsdorffii* 11, 237, 238*, 336, 340, 350, 351, 352, 354, 355, 356, 359, 360
 — *Reichenbachii* 237, 336, 337, 339
 — *sempervirens* 238*
 — *Sternbergii* 237, 349, 350, 354
 — *Tournalii* 351
 Sigillaria 13, 198, 272, 286, 299, 301, 311*, 317
 — *aculeata* 296
 — *Boblayi* 199*, 296
 — *Brardii* 198*, 200, 201, 296, 304, 312
 — *Dauvreuxii* 296
 — *Defrancei* 296
 — *elegans* 198*, 200*, 296
 — *elongata* 200, 296
 — *fossorum* 294, 297
 — *ichtyolepis* 200, 201, 296
 — *laevigata* 296
 — *Lutuginii* 296
 — *mammillaris* 198*, 200, 296
 — *Menardii* 201*
 — *Polleriana* 296
 — *schlotheimiana* 198, 199*
 — *scutellata* 296
 — *tesselata* 200*, 296
 — *Voltzii* 198
 Sigillariaceae 187, 197
 Sigillariopsis 304
 Sigillariostrobus 198
 Silicoflagellatae 103, 110
 Simarubaceae 263
 Siphonales 115, 116
 Siphoneae 249
 — *verticillatae* 326
 Smilax 252, 352, 373
 — *grandifolia* 252*
 Solanum tuberosum 48*
 Solenopora 124, 288, 333
 — *triassica* 325
 Solenoporella 125, 333
 Sparganiaceae 250
 Sparganium 250, 358
 — *noduliferum* 353
 Spartium 56, 286
 Spencerites insignis 296
 Sphaerella 115
 Sphagnum 133, 370
 — *fuscum* 382
 Sphalroplea annulina 114*
 Sphenophyllaceae 289
 Sphenophyllales 104, 128, 171, 173, 183, 205
 Sphenophyllum 29, 175, 300, 309, 311*
 — *amadokense* 298
 — *angustifolium* 173*, 296
 — *arcangelianum* 305
 — *charaeforme* 175, 291
 — *costae* 296, 308
 — *cuneifolium* 173*, 174*, 175, 288, 291, 294, 297
 — — *var. saxifragiforme* 175
 — *emarginatum* 288, 291, 292, 297, 298, 301, 308
 — *fertile* 175, 176, 291
 — *fimbriatum* 309
 — *Gehlerii* 291
 — *Gilmorei* 305
 — *insigne* 175, 289
 — *majus* 175, 176, 291
 — *myriophyllum* 175
 — *oblongifolium* 292, 296, 298, 304, 308, 309
 — *plurifoliatum* 174*, 291
 — *Roemeri* 291
 — *rotundatum* 309
 — *Schlotheimii* 173*
 — *sinocoreanum* 309
 — (*Trizygia*) *speciosum* 173*, 175, 311
 — *stephanense* 173*
 — *tenerrimum* 175, 289, 291, 294, 297
 — *tenuifolium* 296
 — *tenuissimum* 175
 — *Thonii* 175, 296, 301, 304, 306, 308, 309, 316
 — *trichomatosum* 175
 — *verticillatum* 296, 308
 — *subtenerrimum* 286
 Sphenolepidium 336
 Sphenopterides 156, 160, 162
 Sphenopteridium 159, 286, 289
 — *dissectum* 289
 — *furcillatum* 289
 — *rigidum* 289
 — *Schimperi* 289
 Sphenopteris 159*, 160, 161, 210, 305, 308, 328
 — *boeckingiana* 305
 — *dicksonioides* 291
 — *distans* 161
 — *elegans* 210, 291
 — *foliata* 289
 — *gracilis* 296
 — *Höninghausii* 157, 161*, 162*, 209, 291, 294, 297
 — *Larischii* 291
 — *Laurentii* 306
 — *lebachensis* 305
 — *Lebedevii* 286
 — *Mathetii* 292, 298
 — *neuropteroides* 291
 — *obitusiloba* 160, 291, 297, 298
 — *Pavlovii* 338
 — *rutaefolia* 292, 297
 — *schatzlaensis* 161*, 291, 296
 — *Schlehanii* 291

- Sphenopteris stangeri* 291
 — *Sternbergii* 294, 297
 — *Striata* 291
 — *suifunensis* 338
 — *tenuis* 308
 — *trifoliata* 298
 — *Tschermakii* 157
 — *tyrmensis* 330
Sphenozamites 326
 — *rogersianus* 321
Spherocodium Bornemannii 325
 — *insignis* 296
 — *Kokenii* 325
 — *gothlandicum* 280
 — *Zimmermannii* 281
Spiraea opulifolia 357
Spirangium 21, 120
Spirogyra 115
 — *longata* 115*
 — *quinina* 115*
Spirophyton 21, 22*
Sporogonites 131, 134
Stachypteris 154, 329, 334
 — *turkestanica* 330
Stachys 269
Stachyotaxus 235
Stangeria paradoxa 226
Staphylea 264
Staphyleaceae 264
Stauroneis 112*
Stauropteris 136*
 — *burntislandica* 289
 — *oldhamia* 136*, 291
Stenopteris elongata 322
Sterculiaceae 266
Stichoporella 333
Stephanopyxis 114
Sterculia 196, 266, 349, 350, 358, 364
Stewartia 353
Stigmara 57, 201, 272, 296, 309, 316
 — *ficoides* 202*, 288, 289, 294, 296,
 297, 301, 307, 308, 309
 — *stellata* 296
Stigmariopsis 202
 — *Leydii* 296
 — *rimosa* 296
Stigmatodendron 323
Stratiotes aloides 250
Stylocalamites 180
Styrax 356
Sturiella 154
Subsigillaria 198, 199*, 200, 201, 301
Supaia 305, 317
Sutcliffia 211
Sycidium 117, 120*, 281
Sylloge algarum 33
Sympetalae 269
Synedra 112, 114
Syracosphaera 110*
Syringodendron 197, 296, 302

Tabulata 125
Taeniocrada 133, 134, 284

Taeniopterides 156, 168
Taeniopteris 152, 153, 156, 159*, 168,
 212, 218, 224, 227, 228, 296, 304,
 306, 307, 309, 310, 321, 322, 324,
 326, 331, 333, 334
 — *abnormis* 168, 227, 309
 — *amurensis* 330
 — *densinervis* 332
 — *ensis* 322, 331
 — *jejunata* 168, 227, 304, 309
 — *jimboana* 338
 — *Maclellandii* 331
 — *multinervis* 168, 227, 305, 306, 308,
 309, 316
 — *cf. Schenkii* 308
 — *spathulata* 228, 309, 322, 323, 331
 — *stenophylla* 168, 228, 322, 329
 — *vittata* 168, 169, 227, 328, 332, 334
Taonurus 21, 22*
Taxaceae 234, 235
Taxites 104, 242, 358, 363
 — *tenerrimus* 331
Taxodiaceae 234, 236
Taxodioxyton 246
Taxodium 237, 238, 341, 357, 358, 363,
 367
 — *distichum (miocenium)* 238*, 349, 351,
 354, 355, 357, 359
 — *dubium* 355
Taxoxylon 104, 245, 246
Taxus 235, 352, 376
 — *cuspidata* 378
Tempskya 171, 341
Terminalia 267, 358
Ternstroemia 358
Tetracron 260
Teutloporella 325
Thallophytae 41, 134
Thamnocladus 281
Thamnum 370
Thamnopteris 147, 316
Thaumatopteris 143, 171, 320, 327, 334
Thaumatoporella 345
Theaceae 266
Theromorpha 169
Thinnfeldia 212, 305, 321, 323, 326
 — *incisa* 309
 — *indica* 331
Thuinia 358
Thuja 239, 339
 — *cretacea* 239
 — *occidentalis* 239
Thuites 336
Thursophyton 166
Thymus serpyllum 75*
Thyrsporella 118, 370
Thyrsopteris 138
Tietaea 171
Tingia 205, 230, 309, 316, 318
 — *carbonica* 309, 316
 — *crassinervis* 309
 — *partita* 309,
Tilia 101*, 266, 359,
 — *cordata* 357

Tilia parvifolia 372
— *platyphyllos* 372
Tiliaceae 266
Timmia norvegica 372
Tmesipteris 176, 187
Todea 145
Todeopsis 145
Todites 145, 146*, 321
— *princeps* 320
— *Roessertii* 320
— *Rüttimeyeri* 320
— *Williamsonii* 145, 146*, 328, 329
Tolypella 370
Torellia 216, 332
Torreya 234
— *nucifera* 352
Tortula ruralis 372
Tradescantia 64*
Trametes 345
Trametites 345
Trapa 11, 268, 272, 360, 363, 367, 380,
382, 383
— *borealis* 11, 267*, 268, 355
— *Heeri* 268
— *muzzanensis* 376
— *natans* 268, 376, 377
— *Yokoyamai* 268, 357
Triceratium 112
— *favus* 113*
Trichopitys 304
Trifolium 54*
Trigonocarpus 163, 210*, 211, 217*,
291
Triploporella 118, 333, 345
Trochiliscus 119*
— *bulbiformis* 119, 281
Trochodendron 259, 260
Tsuga 240, 359
— *europaea* 240
Tubicaulis 137
Tumathaoteris 323
Tumboa 242
Tumion 341
Tychopteris cuneata 306
Typha 250
— *latissima* 351
Typhaceae 250
Tylo dendron 236, 299

Ullmannia 241, 304, 305, 306, 309, 316,
317
— *Brownii* 241*
— *frumentaria* 305
Ulmaceae 258
Ulmus 101*, 258, 352, 353, 357, 358,
359, 360, 362, 365, 378
— *Brownellii* 360
Ulodendraceae 187, 195, 197
Ulodendron 195*
— *majus* 195, 296
— *minus* 195, 296
Ulteria 370
Umbellularia 359, 360
— *oregonensis* 360

Umbelliferae 268
Umbilicosphaera 110*
Uralophyllum Krashennikovii 322
Urnatopteris 291
Urticales 258

Vaccinium 12, 269, 359
Vermiporella 280
— *velebitana* 318
Vertebraria indica 169, 311
Verticillatae 252, 345
Viburnum 270, 337, 338, 339, 342, 349,
358, 359
— *tinus* 270
Victoria 260
Vitaceae 266
Vitis 266, 360, 373
Vitis Olrikii 354
— *praevinifera* 266, 352
— *vinifera* 353, 373
Voltzia 236, 305, 309, 313, 316, 317
— *heterophylla* 236, 237*, 313, 317, 320
326
— *koburgensis* 320, 326
— *Liebeana* 236, 323
Volvox 115

Walchia 234, 236, 304, 306, 309, 310,
316, 317, 318, 324, 333
— *filiciformis* 236, 292, 304, 305
— *flaccida* 305
— *piniformis* 236, 237*, 304, 305
Wabpica 280
Waputikia 280
Weedia 280
Weichselia 141, 332, 335, 346
— *reticulata* 336, 338
Welwitschia 242
— *mirabilis* 380
Whittleseya 211, 242, 243
Widdringtonites 239, 337
Wielandiella 224
— *angustifolia* 227, 320
Williamsonia 222, 223, 224, 229, 337
— *Blanfordii* 332
— *gigas* 224, 229, 331
— *microps* 331
— *pacifica* 222*, 224, 338
— *pecten* 224, 328, 329
— *Wettsteinii* 320
Williamsoniella 223, 224, 225
— *coronata* 223*, 224, 227
— *Kryshstofovichii* 338
Woburnia 337
Woodsia 359
Woodwardia 139, 163, 321, 359
— *radicans* 352
Woodwardites arcticus 354

Xanthidium 115
Xanthoxylon 263
Xylomites 325

Yakia 305, 317
Yuccites 216, 320
Yuknessia 280

Zaleskya 316
Zamia 226, 357, 364
Zamiaceae 226, 227
Zamiopsis 338
Zamites 222, 224, 229, 323, 326
— Feneonis 222*, 328
— gigas 229, 328
— Ivanovii 338
— proximus 331
Zeilleria 154, 162
— delicatula 291

Zelkova 258, 353, 355, 357, 365, 367,
378
— crenata 353
— Ungerii 258*, 259, 352
Zingiberites 252
— sachalinensis 355
Zizyphus 266, 362
— dacotensis 340
— tiliaefolius 355
Zonotrichites lissaviensis 325
Zostera 250
Zosterophyllum 283*
Zygopterideae 135, 136, 162, 289
Zygopteris 136
— pinnata 136

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие ко второму изданию	3
Предисловие к первому изданию	3

Часть I. Введение.

Предмет и задачи палеоботаники	9
История развития науки	12
Сохранение растений в ископаемом состоянии	14
Фитоморфозы, или фукоиды	21
Добыча и препарировка ископаемых растений	22
Изучение ископаемого материала	25
Главнейшие местонахождения ископаемых растений	35

Часть II. Основные черты морфологии и анатомии растений.

Определение понятий	38
Основные черты морфологии растений	39
Развитие тела; клетка, слоевище и побег	39
Расчленение стеблевых растений	45
Органы размножения и развития растений	58
Основные черты анатомии растений	71
Клетка	71
Ткани	73
Анатомия органов растений	85

Часть III. Систематика ископаемых растений.

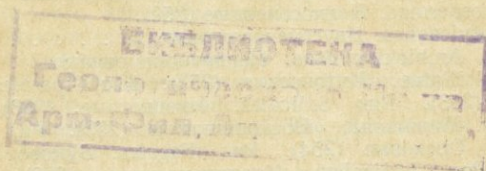
Основные понятия	102
I отдел. Schizophyta. Дробянки	104
1-й класс. Schizophyceae или Cyanophyceae. Сине-зеленые водоросли	104
2-й класс. Schizomycetes. Бактерии	107
II отдел. Mucromycetes. Слизевики	109
III отдел. Flagellatae. Жгутиковые	109
IV отдел. Silicoflagellatae. Кремневые жгутиковые	111
V отдел. Peridineaе. Перидинеи	111
VI отдел. Diatomeae или Bacillariaceae. Диатомовые	111
VII отдел. Conjugatae. Конъюгаты	115
VIII отдел. Chlorophyceae. Зеленые водоросли	115
IX отдел. Charophyta. Харовые	119
X отдел. Phaeophyceae. Бурые водоросли	121
XI отдел. Rhodophyceae или Florideae. Багряные водоросли	123
XII отдел. Eumycetes. Истинные грибы	125
XIII отдел. Embryophyta asiphonogama. Зародышевые бессифонные	126
1-й подотдел. Bryophyta. Моховидные	127
1-й класс. Hepaticae. Печеночники	127
2-й класс. Musci frondosi. Лиственные мхи	128
2-й подотдел. Pteridophyta. Папоротникообразные	128
1-й класс. Psilophytales. Псилофитовые	129
2-й класс. Primofilices или Coenopterideae. Прапапоротники	134
3-й класс. Filicales. Папоротники	137

1-й ряд. Filices leptosporangiateae (137). 2-й ряд. Hydropterideae. Водяные папоротники (149). 3-й ряд. Marattiales. Мараттиевые (152). 4-й ряд. Ophioglossales. Ужовниковые (153). Дополнительный ряд. Caytoniales (154)	
Спорангии папоротников неустановленного родства	154
Папоротниковые растения, группируемые в искусственные комплексы	155
Стволы папоротниковидных растений, известные в виде окаменелостей и отпечатков	170
Группа классов Articulatae или Arthrophyta. Членистостебельные	171
4-й класс. Calamophytales. Каламофитовые	172
5-й класс. Pseudoborniales. Псевдоборниевые	173
6-й класс. Sphenophyllales. Клинолистниковые	174
7-й класс. Cheirostrobales. Хейростробоые	176
8-й класс. Equisetales. Хвощевые	176
9-й класс. Calamariales. Каламиты	178
10-й класс. Lycopodiales. Плауновые	186
1-й ряд. Lycopodiales eligulatae. Плауновые безязычковые (186)	
2-й ряд. Lycopodiales ligulatae. Плауновые язычковые (187). 1-й подряд. Selaginellinae. Селягинеллевые (187). 2-й подряд. Lepidophytinae. Чешуйчатоствольные (187).	
11-й класс. Noeggerathiales. Неггератиевые	205
XIV отдел. Embryophyta siphonogama. Зародышевые сифоногамные	205
1-й подотдел. Gymnospermae. Голосеменные	207
1-й класс. Cusadofilices или Pteridospermatophyta. Папоротникообразные семенные	207
2-й класс. Cordaitales. Кордаитовые	212
Семена палеозойских голосеменных птеридосперм, кордаитов и пр.	216
3-й класс. Bennettitales. Беннеттитовые	218
4-й класс. Cusadales. Саговые	225
Искусственная классификация листовых органов Cusadophyta (саговообразных)	227
5-й класс. Ginkgoales. Гинкговые	231
6-й класс. Coniferales. Хвойные	234
7-й класс. Gnetales. Хвойниковые	242
Некоторые голосеменные неопределенного систематического положения	242
Главнейшие черты анатомии голосеменных, преимущественно хвойных	243
2-й подотдел. Angiospermae. Покрытосеменные	246
1-й класс. Monocotyledones. Односеменодольные	249
Ряд Pandanales. Пандановые (250). Ряд Nelobiae. Болотниковые (250). Ряд Glumiflorae. Чешуецветные (250). Ряд Principes. Пальмоцветные (250). Ряд Liliiflorae. Лилиецветные (252). Ряд Scitamineae. Бананоцветные (252). Ряд Microspermae. Мелкосеменные (252).	
2-й класс. Dicotyledones. Двусеменодольные	252
1-й подкласс. Archichlamideae. Первичнопокровные	252
Ряд Verticillatae. Мутовчатые (252). Ряд Piperales. Перечные (253). Ряд Salicales. Ивоцветные. (253) Ряд Myricales. Мириковые. Восковниковые (253). Ряд Juglandales. Ореховые (254). Ряд Fagales. Букообразные (254). Ряд Urticales. Крапивоцветные (258). Ряд Proteales. Протеиные (259). Ряд Polygonales. Гречишные (259). Ряд Centrospermae (259). Ряд Ranales. Лягушечниковые (259). Прочие семейства первичнопокровных (262).	
2-й подкласс. Sympetalaе. Сростнолепестные	269

Часть IV. Ископаемые флоры. История развития растительности земного шара.

Общие замечания	271
Начало жизни и докембрийская флора	274
Кембрийская флора	280
Силурийская флора	280

Девонская флора	281
Общая характеристика	281
Флора нижнего и среднего девона	282
Флора верхнего девона	286
Общее заключение	286
Каменноугольная флора	286
Общая характеристика	286
Нижнекаменноугольная флора	289
Верхнекаменноугольная флора	290
Экологические особенности каменноугольной флоры	302
Пермская и пермо-карбоновая флора	302
Общая характеристика	302
Географическое распределение пермской флоры	303
Развитие фитогеографических областей	314
Развитие слоевищных растений пермского периода	318
Триасовая флора	319
Общая характеристика	319
Географическое распределение	319
Развитие водорослей в триасе	326
Юрская флора	326
Общая характеристика	326
Географическое распространение флор	327
Развитие водорослей	334
Меловая флора	334
Общая характеристика	334
Географическое распространение флор	335
Развитие флоры в меловом периоде	343
Низшие споровые	345
Третичная флора	347
Общая характеристика	347
Географическое распространение	347
Развитие фитогеографических областей	364
Развитие водорослей и грибов	370
Четвертичная флора	370
Общая характеристика	370
Географическое распространение	372
Заключение	383
Основная библиография	384
Предметный указатель	392



Ответственный редактор проф. А. Н. Рябинин.
 Редактор ГНИ Н. Болдина-Тарноград.
 Сдано в набор 29 мая 1934 г.
 Формат бумаги 62×94. Изд. № 452.
 Леноблгорлит № 15352. Тираж 3000.

Технический редактор Н. Круишол.
 Корректор К. И. Леонтьев.
 Поступило к печати 13 июня 1934 г.
 Кол. бум. листов 13. Тип. зн. в 1 бум. л. 99552
 Авторских листов 32. Заказ № 769.



**НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКАЯ ЛИТЕРАТУРА
ГОРНО-ГЕОЛОГО-НЕФТЯНОГО ИЗДАТЕЛЬСТВА**
продается во всех книжных магазинах

**При отсутствии необходимой литературы в местных книжных
магазинах**

выписывайте книги наложенным платежом

через

„Книга-Почтой“ при Центральном магазине „Техническая книга“
ЛЕНКНИГОСБЫТА ОНТИ: г. Ленинград, пр. Володарского, 64

или

„Книга-Почтой“ при 1-м магазине КНИГОСБЫТА ОНТИ: Москва,
Мясницкая ул., 6.

**Магазины научно-технической книги ЛЕНКНИГОСБЫТА ОНТИ
в Ленинграде**

Магазин № 1 — Пр. Володарского, 64, тел. 66-99.

Магазин № 2 — Ул. Стачек, 2, Дом Техучебы.

Магазин № 3 — ул. Комсомола, 27, тел. Выб. АТС 2-21-21.

Магазин № 4 — В. О., Средний пр., 30, тел. 1-03-88.

Магазин № 5 — Пр. К. Либкнехта, 52/54, тел. Петр. АТС 2-57-21



*Вышли в свет следующие
учебники:*

Акад. А. А. БОРИСЯК

Курс исторической геологии

Цена в переплете 6 р. 75 к.

Проф. В. Н. ВЕБЕР

Методы геологической съемки.

Цена в переплете 4 р.

Проф. Д. И. МУШКЕТОВ

Курс общей геологии.

Цена в переплете 6 р.

Проф. К. ТЕРЦАГИ

Инженерная геология.

Цена в переплете 6 р. 75 к.

640

1932-5-15-13

12-68-5-2