В. А. КРАСИЛОВ

МЕЛОВАЯ ФЛОРА САХАЛИНА

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
БИОЛОГО-ПОЧВЕННЫЙ ИНСТИТУТ

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
FAR EASTERN CENTRE, INSTITUTE
OF BIOLOGY AND PEDOLOGY

V. A. KRASSILOV

The Cretaceous Flora of Sakhalin

Project N 58 («Mid-Cretaceous Events»)
of the International Geological
Correlation Programme

PUBLISHING HOUSE «NAUKA»
Moscow 1979

В. А. КРАСИЛОВ

Меловая флора Сахалина

Проект 58 (Средний мел)
Международной программы
геологической корреляции

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Москва 1979

УДК 561 : 551.763.3(571.64)

Красилов В. А. Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979.

Открытие меловой флоры Сахалина — первой крупной флоры этого возраста в Азии — явилось важнейшим достижением советской палеоботанической школы и ее основателя А. Н. Криштофовича. Таксономическая ревизия этой флоры основана на новых материалах из 40 местонахождений. Выполнена реконструкция основных растительных формаций — хвойно-лавролистных и хвойно-платанолистных лесов. Предложена новая схема фитогеографического районирования на комплексной эколого-флористической основе. Выявлена направленность и параллелизм развития растительности, связь с эволюцией климата и тектогенезом, значение для стратиграфии.

Книга рассчитана на палеоботаников, геологов-стратиграфов, ботаников. Табл. 8, ил. 8, 48 фототаблиц, библ. 171 назв.

Ответственный редактор
доктор геолого-минералогических наук
Ю. Д. ЗАХАРОВ

Krassilov V. A. The Creataceous flora of Sakhalin. M.: Publishing House «Nauka», 1979.

The discovery of the Cretaceous flora of Sakhalin — the first large flora of this age in Asia — was among the major achievements of the Soviet palaeobotanical school and its leader A. N. Kryshtofovich. Taxonomic revision of this flora is based on the new materials from 40 localities and comprehensive morphological studies with SEM. A classification of the angiosperm leaf morphotypes is proposed. The early evolutionary history of the ferns, cycads, conifers and angiosperms, first appeared in the Late Cretaceous epoch, is discussed as well as the last appearances of Caytoniales, Nilssoniales and Bennettitales. The major Late Cretaceous biomes are conceived as the coniferous — laurophyllous and coniferous-platanophyllous forests. New phytogeographical classification is suggested reflecting phytosociological and floristic differentatiation of the Cretaceous vegetaion. It is shown that stratigraphically significant parallel succession of regional floras in the circum — Pacific belt was triggered by tectonic and climatic events. 8 Tables, 8 Text-figs, 48 Plates, 171 Ref.

Responsible editor
doctor of geologo-mineralogical sciences
Yu. D. ZAKHAROV

К $\frac{20801-269}{055(02)-79}$ 439—79, кн. 2. 2002000000 © Издательство «Наука», 1979 г.

ПОСВЯЩАЕТСЯ ПАМЯТИ
А. Н. КРИШТОФОВИЧА

ПРЕДИСЛОВИЕ

Открытие и изучение меловой флоры Сахалина явилось крупнейшим вкладом А. Н. Криштофовича в отечественную и мировую палеоботанику. Исправив ошибку О. Геера, который описал меловые растения как миоценовые, Криштофович не только способствовал правильному пониманию геологического строения Сахалина, но и пролил свет на позднемеловую растительность Азии, остававшуюся до его исследований совершенно неизвестной. Его работы по Сахалину послужили основой для изучения континентального верхнего мела Тихоокеанского побережья, Амурской области, Западной Сибири, Урала, Казахстана, Аляски и Японских островов. Сахалинская флора и по сей день сохраняет значение эталонной, классической: она наиболее полно отражает состав позднемеловой растительности и ее эволюцию (эпитет «классический» вообще предполагает наиболее полное, совершенное выражение того или иного явления). Необходимость новой обработки этой флоры диктуется следующими соображениями.

1. Систематика меловых растений Сахалина — споровых, голосеменных и цветковых — недостаточно разработана и требует применения современных методов палеоботанических исследований. Многие определения, выполненные в 30-е годы, основаны на материале неудовлетворительной сохранности и нуждаются в ревизии.

2. Чередование морских и континентальных фаций в разрезе сахалинского мела открывает большие возможности для изучения флорогенеза и фитостратиграфических построений. Эти возможности еще мало реализованы. Необходимо в первую очередь уточнить последовательность флористических комплексов и их место в стратиграфической классификации, которая сейчас гораздо более детальна, чем во времена Криштофовича.

3. Для реконструкции меловых растительных сообществ необходимы палеоэкологические исследования. Правильное представление о позднемеловой растительности важно не только для флорогенетических построений, но и для решения одной из кардинальных эволюционных и стратиграфических проблем — проблемы этапности исторического развития органического мира, соотношения фаунистических и флористических рубежей.

4. На позднемеловую эпоху приходятся важнейшие события в геологической истории Пацифики. В это время возникают основные черты ее современной структуры, развивается мощный вулканический пояс. Сопоставление палеосукцессии растительных сообществ с последовательностью тектонических и климатических событий позволяет оценить роль геологических факторов в эволюции.

5. Сахалинская флора с характерным для нее сочетанием умеренных и теплолюбивых элементов занимает ключевую позицию в фитогеографической классификации мелового периода, несет ценную информацию о климатической зональности и флористических связях между Азией и Северной Америкой. Этот круг взаимосвязанных вопросов имеет непосредственное отношение к проблеме движения плит литосферы и дрифта континентов в Тихоокеанском секторе.

6. В сахалинских захоронениях мы находим свидетельства ранней эволюции цветковых растений. Это большей частью остатки листьев. В последнее время возрос интерес к морфологии листьев, показано значение листовых признаков для систематики и филогении. Предпринимаются первые

попытки морфологической классификации ископаемых листьев с использованием эпидермальных признаков и мелкого жилкования. Без такой работы невозможно оценить реальное разнообразие меловых цветковых и выявить направленность их эволюции.

7. Наряду с новыми быстро прогрессирующими группами растений в позднемеловой флоре Сахалина еще сохранились последние представители растительного мира юры и раннего мела — нилссонии, кейтониевые, реликтовые хвойные. Они также заслуживают внимания: завершение эволюции в теоретическом плане не менее интересно, чем ее начало.

Здесь перечислены наиболее важные проблемы, возникающие перед исследователем меловой флоры Сахалина. Занимаясь ее описанием, я старался не упускать из виду эти проблемы, хотя, конечно, не рассчитывал разрешить их в рамках одного исследования. Я признателен Л. И. Сокур, К. П. Новиковой и Т. Г. Кулиевой за помощь в подготовке рукописи и иллюстративного материала к печати.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Первыми сведениями об ископаемой флоре Сахалина мы обязаны О. Геeру, в распоряжение которого поступили сборы академика Ф. Б. Шмидта, его сотрудника П. П. Глена и горного инженера А. Кеппена из береговых обнажений возле поселка Мгачи (Мгач). В этой коллекции были смешаны меловые и миоценовые растения. Геер [Heer, 1878] описал те и другие как миоценовые. Он определил из Мгачи 54 вида. А. Н. Криштофович (1921), анализируя описания Геера, пришел к выводу, что 11 видов — *Asplenium glehnianum* Heer, *Aspidium meyeri* Heer, *Nilssonia serotina* Heer, *N. pigmaea* Heer, *Ginkgo adiantoides* Heer, *Sequoia sternbergii* Goepp., *Populus arctica* Heer, *Viburnum schmidtianum* Heer, *V. spinulosum* Heer, *Cissus spectabilis* Heer, *Rhamnus punctatus* Heer — происходят из меловых отложений.

Новая коллекция меловых растений была собрана из нескольких местонахождений (главным образом из рудников Мгачи и Половинка) в 1908—1910 гг. экспедицией Н. Н. Тихоновича и П. И. Полевого. Эту коллекцию отправили в Стокгольм А. Натгорсту. Впоследствии она была возвращена в Ленинград. П. И. Полевой передал оставшиеся у него материалы Криштофовичу, высказав при этом предположение, что некоторые растения происходят из меловых отложений. Для решения этой проблемы Криштофович был командирован Геологическим комитетом на Сахалин. Он провел здесь семь полевых сезонов, в 1917—1920, 1925 и 1929 гг. и исследовал в общей сложности 150 местонахождений [Криштофович, 1937а]. Правда, они большей частью оказались довольно бедными, но некоторые дали обильный материал. Кроме обширных собственных сборов Криштофович располагал материалами геологов, из которых стоит отметить коллекцию П. И. Полевого из Половинки, собранную в 1922 г. В те же годы небольшие палеоботанические материалы были обработаны С. Эндо и другими японскими специалистами [Yabe, Shimizu, 1924].

В 1918—1927 гг. Криштофович пишет ряд отчетов и статей, в которых наряду с предварительными определениями растений и стратиграфическими построениями приводятся сведения о тектонике, геоморфологии и полезных ископаемых Сахалина [Kryshtofovich, 1918a, b; Криштофович, 1920, 1921, 1927а, б]. В статье «О меловой флоре русского Сахалина» (1920) он называет три последовательные флоры — айнусскую (Половинка), гиляцкую (Мгачи) и ороченскую (Жонкьер), общий список которых насчитывает 33 вида. В этой работе описаны 11 видов и приведены схематические рисунки *Gleichenia rigida* Heer (вероятно, *Cyathea sachalinensis*), *Stenopteris jimboi* (*Marchantites jimboi*), *Hedera macclurii* Heer (*Menispermites sachalinensis*) и *Macclintockia sachalinensis* Krysht. (*Trochodendroides sachalinensis*).

Следующим шагом в изучении сахалинской флоры явилась большая работа Криштофовича «Меловая флора Сахалина. Мгач и Половинка», опубликованная в 1937 г. Здесь приведен полный список местонахождений меловых растений с кратким их описанием — ценнейший справочный материал, не утративший значения и сегодня. В последовательность флор внесены некоторые коррективы: айнусский ярус рассматривается как фация гиляцкого. Общий список сахалинской флоры теперь насчитывает 67 видов. Описаны 35 видов из Мгачи и 9 из рудника Половинка. Среди последних четыре вида общих с флорой Мгачи. Таксономически виды рас-

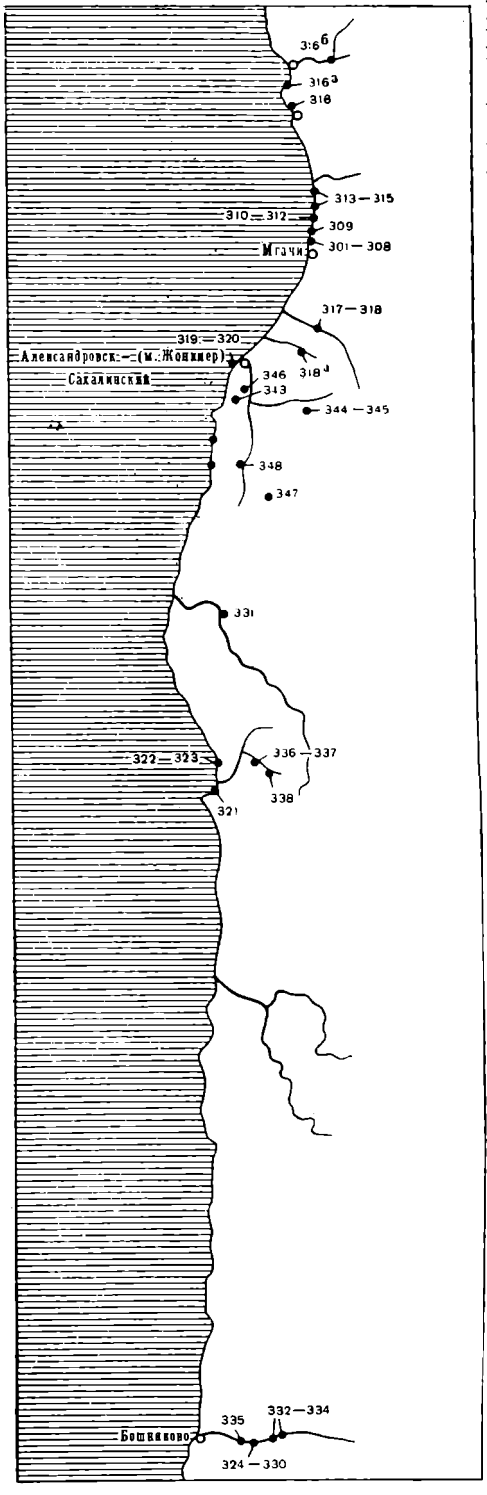


Рис. 1. Схема местонахождений, описанных автором

пределяются так: споровые — 16, голосеменные — 12, покрытосеменные — 12. Разнообразие папоротников безусловно преувеличено. Я думаю, что все они принадлежат трем видам — *Anemia dicksoniana* (Heer) Krassil., *Dicksonia mamiyai* Krysht. и *Cyathea sachalinensis* (Krysht.) Krassil. Последний вид фигурирует как *Gleichenia*, *Pecopteris* и *Cladohlebis*. Среди хвойных преувеличено разнообразие *Sequoia*: по-видимому, один вид, а не пять, как у Криштофовича. Покрытосеменные представлены главным образом хорошо очерченными видами — *Populus sachalinensis*, *Liriophyllum sachalinense*, *Celastrophyllum yokoyamae*, *Aralia polevoi*, *A. tikhonovichii*. В ходе дальнейших исследований объем этих наиболее характерных сахалинских видов практически не претерпел изменений, хотя родовые названия пришлось пересмотреть. В то же время такие виды, как *Populus hyperborea* Heer, *Ficus* cf. *woolsonii* Newb., *Platanus* cf. *heeri* Lesq., *Cinnamomum* sp., описаны по очень фрагментарным остаткам, едва ли достаточным для достоверного определения.

А. Н. Криштофович предполагал в дальнейшем выполнить серию работ по отдельным таксонам сахалинской флоры. Осуществить этот план ему не удалось. Монография А. Н. Криштофовича и Т. Н. Байковской «Меловая флора Сахалина», опубликованная в 1960 г., после смерти старшего автора, по-видимому, не отвечает первоначальному замыслу. Эта сугубо описательная работа не содержит сведений ни о местонахождениях, ни о стратиграфии. Описано 84 вида. Т. Н. Байковская в предисловии указывает, что «описание папоротников и голосеменных является более или менее исчерпывающим». В действительности оно перенесено почти без изменений из работы Криштофовича 1937 г. Добавлены два вида «*Anemia*», на мой взгляд не имеющие самостоятельного значения (они укладываются в пределы изменчивости *Cyathea sachalinensis* и *Protophyllocladus sachalinensis*). Без видимой причины исключены такие виды, как *Dicksonia mamiyai* и *Cycas* aff. *steenstrupi*. Зато приведен *Glossozamites* aff. *schenkii* Heer,

упоминаемый как *G. schenkii* в работе 1920 г., в обоих случаях без изображения. К *Feildenia sachalinensis* Krysht. et Baik. отнесен, по-видимому, лист *Ginkgoites* с глубоко расчлененной пластинкой [Криштофович, Байковская, 1960, рис. 24]. «*Krannera marginata*» не отличается от обычных в позднемеловых и третичных отложениях остатков однодольных, определяемых как *Phragmites*.

Список покрытосеменных значительно расширился, главным образом за счет четырех видов «*Zizyphus*», очевидно, конспецифичных *Trochodendroides sachalinensis* и шести видов *Protophyllum*, образующих вместе с «*Platanus newberryana*», «*Credneria grewiopsioides*», «*Dryophyllum* cf. *bruneri*», «*Populites vitiformis*», «*Ficus denveriana*», «*Viburnum whymperi*» группу платанофиллов, в которой едва ли можно выделить более двух хорошо очерченных видов. Такие виды, как *Populus stygia*, *Quercus* cf. *conjunctiva*, *Ilex* cf. *longifolia*, *Crataegus* sp., *Vitis xantholithensis* Ward описаны по обрывкам листьев, очень плохо иллюстрированы (или вообще не изображены) и, в сущности, лишь загромождают список сахалинской флоры. С другой стороны, характерные для этой флоры *Liriophyllum sachalinense* Krysht. (*Bauhinia cretacea*) и «*Aralia*» *tikhonovichii* Krysht., почему-то выпали из сводного списка.

В 1963 г. В. А. Вахрамеев и Е. Л. Лебедев собрали коллекцию растений из мгачинского и других местонахождений. Вахрамеев [1966] уточнил возраст гиляцкой (мгачинской) и ороченской флор, ориентируясь на стратиграфическую схему В. Н. Верещагина и его сотрудников [Верещагин, 1970]. Составленный им список гиляцкой флоры почти не отличается от приведенного Криштофовичем и Байковской. *Thinnfeldia sachalinensis* отнесена к новому роду *Sachalinia* (я отношу это растение к *Protophyllocladus*), а *Liriophyllum sachalinense* — к *Bauhinia*. Ороченская флора, по данным Вахрамеева, отличается от гиляцкой отсутствием «*Sachalinia*», *Aralia polevoi*, *A. tikhonovichii* и появлением «*Salvinia*» (Nymphaeites) и «Rulac». Он приводит также первые сведения о более молодой флоре р. Августовки.

Н. Н. Имханицкая [1968] подробно описала сахалинскую «*Aralia*» («*Sassafras*») *polevoi*, отнеся ее к новому роду *Sachalinella*. Я вынужден считать это название таксономически излишним, так как *Sachalinella* не отличается от более старого рода *Araliaephyllum*.

Я провел на Сахалине три полевых сезона. В 1967 г. были изучены береговые обнажения между пос. Хоэ и Мгачи, на мысу Жонкьер и возле устья р. Най-Най, а также в долинах рек Арково и Августовка. В 1970 г. были повторно описаны разрезы мыса Жонкьер и р. Августовки, а также обследованы обнажения на восточном и западном склонах г. Верблюд, по рекам Половинке, Александровке, Людвиговой пади, Тымовской пади, Агнево, Владимировке, Назаровке и на побережье Татарского пролива между мысами Хойнджо и Спасенный (рис. 1). В 1976 г. я снова работал в Мгачи и Агнево. Наиболее удачными оказались сборы в районах Мгачи, Най-Най и по Августовке в 1967 г., в Тымовской пади и по р. Назаровке в 1970 г. При повторном посещении Мгачи в 1976 г. остатки растений были собраны непосредственно возле тектонического контакта мела и миоцена. Классическое местонахождение мгачинской флоры оказалось почти недоступным из-за оползня. К сожалению, не удалось повторить сборы из старых рудников Половинка, Петровского и других, давших обильный материал Криштофовичу. Я использовал сахалинские материалы в ряде статей, посвященных ранней эволюции покрытосеменных и другим вопросам эволюционной палеоботаники, опубликовал фитостратиграфический очерк [Красилов, 1973], с некоторыми дополнениями вошедший в настоящую работу, и описание нескольких видов двудольных [Krassilov, 1973a]. Один из них — *Protophyllum ignatianum* Krysht. et Baik. — следует считать младшим синонимом *Protophyllum schmidtianum* (Heer) Krassil.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ

Ниже приведен список местонахождений, из которых происходит описанный в этой книге материал. Они показаны также на рис. 1. Остатки растений собраны автором из всех местонахождений, кроме 349 (Быково), откуда они доставлены Ю. Д. Захаровым. Из списка исключены некоторые местонахождения, давшие материал, непригодный для точного определения. Для захоронений с ярко выраженным доминированием одного-двух видов приведены родовые названия доминантов (например, песчаник с *Sequoia*). Соответствие точкам А. Н. Криштофовича (1937) указано лишь в тех случаях, когда оно не вызывает сомнений.

ПОБЕРЕЖЬЕ ТАТАРСКОГО ПРОЛИВА СЕВЕРНЕЕ ПОС. МГАЧИ

304 — в 800 м севернее устья Малого Сартуная, в лежачем боку сброса, отделяющего мел от миоцена, черные аргиллиты с *Ginkgoites*.

305 — в 200 м севернее точки 304, трещиноватые углистые аргиллиты и конкреции с *Sequoia*.

306 — там же, слой песчаника с *Quereuxia*.

307 — там же, слой алевролита с *Nilssonia*.

308 — в 150 м севернее точек 305—307, пачка аргиллитов с прослоями крепкого ожелезненного алевролита, классическое местонахождение гиляцкой флоры Мгачи (точка 422 Криштофовича).

309 — в 200 м южнее устья Большого Сартуная, песчаник с *Liriophyllum*.

310 — между устьями Большого Сартуная и ручья Узкого, крепкий конкреционный песчаник с *Quereuxia*.

311 — в 300 м севернее устья ручья Узкого, черный аргиллит в почве угольного пласта (точка 443 Криштофовича).

312 — там же, алевролиты с конкрециями (точка 444 Криштофовича).

313 — в устье ручья, впадающего севернее Узкого, железистые мелкозернистые песчаники и алевролиты с *Protophyllocladus* (точка 448 Криштофовича).

314 — южнее устья Мангидая, светлые среднезернистые песчаники и конкреционные алевролиты с *Sequoia* и *Protophyllum*.

315 — в 400 м севернее устья Мангидая, среднезернистые песчаники и алевролиты с *Sequoia* и *Protophyllum*.

316 — в 400 м севернее устья Танги, железистые песчаники с *Protophyllum* и конкреционный прослой с *Nilssonia* и обрывками папоротников (точка 465 Криштофовича).

Местонахождения 304—313 приурочены к верхней части арковской свиты (гиляцкой свите Криштофовича), 314—316 — к ее нижней части (айнусской свите).

ОКРЕСТНОСТИ Г. АЛЕКСАНДРОВСКА

317 — левый борт долины р. Арково в 5,2 км выше устья, нижняя часть арковской свиты, пачка алевролитов с пластом угля в толще плитчатых песчаников ниже конгломерата.

318 — в 200 м вверх по течению от точки 317, среднезернистые песчаники с *Cyathea* и *Protophyllum*, алевролиты с *Quereuxia*.

319 — северное побережье мыса Жонкьер, жонкьерская (ороченская) свита, ожелезненные алевролиты.

319а — там же, выше по разрезу жонкьерской свиты, конкреционный слой с *Jonquieria* под базальным горизонтом красноярковской свиты с иноцерамами.

320 — верховья ручья Первая Половинка, угленосная пачка с *Cyathea*.

ПОБЕРЕЖЬЕ ТАТАРСКОГО ПРОЛИВА ВОЗЛЕ УСТЬЯ Р. НАЙ-НАЙ

321 — в 3,5 км южнее устья Най-Най, устье ключа Казакевичи, жонкьерская (ороченская) свита, черные аргиллиты и сидеритовые конкреции под известковистым песчаником с моллюсками (вероятно, точка 880 Криштофовича).

322 — в 3 км севернее устья Най-Най, черные аргиллиты, конкреции с *Magnoliaephyllum*.

323 — в 100 м севернее точки 322, под базальными слоями красноярковской свиты с крупными радиально-ребристыми иноцерамами, алевролиты с *Sequoia* и *Magnoliaephyllum*.

РЕКА АВГУСТОВКА В 7—12 КМ ВЫШЕ ПОС. БОШНЯКОВО

324 — правый берег Августовки выше Бошняковских ворот (конгломератовых утесов в 7 км вверх по реке от пос. Бошняково), красноярковская свита, песчаник с *Parataxodium* и папоротниками.

325 — там же, туффит с *Trochodendroides* и *Potamogetophyllum*.

326 — там же, в 50 м стратиграфически выше точки 325, бошняковская свита, туффит с *Metasequoia* и *Corylites*.

327 — в 300 м выше по течению (стратиграфически ниже) точки 325, красноярковская свита, алевролиты с папоротниками (*Osmunda*) и *Nilssonia*.

328 — на левом борту долины Августовки возле автомобильной дороги в 250 м выше Бошняковских ворот, два прослоя туффита с *Metasequoia*, *Corylites*, *Liriophyllum*, разделенные туфобрекчией мощностью 5 м, основное местонахождение бошняковской флоры.

328а — там же, в 5,5 м ниже по разрезу, светло-зеленый тонкозернистый туффит с *Woodwardia*.

329 — там же, в 34 м ниже точки 328 по разрезу, верхние слои красноярковской свиты, углистый песчаник с *Trochodendroides*.

330 — там же, в 10 м выше точки 328 по разрезу, бошняковская свита, туффит с *Osmunda* и *Alnites*.

331 — правый берег Августовки в 12 км выше пос. Бошняково, арковская свита (?), среднезернистый песчаник с *Sequoia*.

332 — там же, ниже устья р. Огонь, жонкьерская свита (?), песчаники.

334 — там же, в 300 м ниже устья р. Чеховки, красноярковская свита, аргиллит и железистые конкреции с *Ginkgoites*.

Таблица 1

Распределение видов по основным местонахождениям
(+ — присутствие вида, ! — доминирование)

Вид	304	306	307	308	309	310	311	312	313	314	316	317	318	319
Marchantites jimboi				+!	+!									
Selaginella sp.				+										
Equisetum sp.									+					
Osmunda macrophylla														
O. corifolia														
Anemia dicksoniana				+				+			+			+!
Cyathea sachalinensis				+				+	+	+!		+	+!	
Dicksonia mamiyai	+							+	+	+				
Dicksonia sp.		+												
Onoclea glossopteroides														
Woodwardia sp.														
Cladophlebis frigida		+		+	+			+	+		+	+		+
Cl. columbiana														
Sagenopteris microphylla				+	+									
Nilssonia serotina		+!	+	+	+		+	+	+!	+	+!			+
N. gibbsii														+
Cycas cretacea								+						
Pterophyllum cf. *validum*														
Ginkgoites transsenonicus	+!	+	+	+			+	+						
G. ex gr. *adiantoides*														
Allicospermum sp.	+	+	+							+	+			
Araucaria pilosistoma				+!	+!									
Sequoia reichenbachii	+	+!	+!	+!	+!	+	+!	+!	+!	+!	+!	+!	+!	+!
Parataxodium intermedium														
Glyptostrobus comoxensis	+										+			
Gl. nordenskioldii														
Metasequoia occidentalis														
Taxodiaceaepollenites cf. *distichiforme*				+										
Cupressinocladus cretaceus		+		+!	+		+	+		+	+!			+
Protophyllocladus sachalinensis		+	+	+!	+!		+	+!	+	+	+	+!	+	+
Elatocladus sp.														
Potamogetophyllum parvum														
Graminophyllum sp.			+	+	+	+	+	+		+				
Nymphaeaceae (rhizoma)						+								
Laurophyllum sachalinense								+						
Magnoliaephyllum magnificum				+										+
Araliaephyllum polevoi				+!	+			+					+	
Macclintockia kanei														
Cocculophyllum furcinerve														
Menispermites sachalinensis			+	+							+			
M. favosus														
Jonquieria vachrameevii														
Cissites sp. (cf. *Vitis cretacea*)					+									
Quereuxia angulata		+	+			+	+!	+!						+!
Trochodendroides sachalinensis				+!	+			+						+
Tr. arctica														
Platanus (Credneria) heeri														
Protophyllum schmidtianum			+	+					+!	+!	+!	+	+!	
P. leconteanum														
Corylites protoinsignis														

319a	321	322	323	324	325	326	327	328	328a	329	330	334	336	338	343	345	346	348
										+								
							+				+							
	+	+!	+	+	+									+!		+		
			+	+			+						+			+		
				+												+		
	+!																	
	+	+!	+	+!	+		+	+	+									
									+!				+	+!		+!	+	+
			+													+!		
	+	+	+	+			+!	+							+!			+
	+		+							+								
								+				+!	:+	+	+	+!		+
																		+
	+!	+!	+!	+	+		+						+	+	+!	+!	+	+!
				+!		+!												
										+!								
								+!	+!		+!							
	+	+												+		+!	+!	
	+		+											+!		+!		+
					+						+							
	+!	+!	+					+						+!	+			
								+		+	+!					+	+	
+																+		+
											+							
+!																		
+!	+							+										
	+	+!					+							+		+!	+	
				+			+	+		+!	+!							
				+	+		+							+		+!		+
						+			+!		+!		+!					

Таблица 1 (*окончание*)

Вид	304	306	307	308	309	310	311	312	313	314	316	317	318	319
Alnites protoschmalhausenii														
A. cf. *preantiqua*														
Debeya tikhonovichii				+!	+									
D. pachyderma		+												
Myricaephyllum yokoyamae												+	+	+
Hollickia quercifolia														
Hollickia sp.		+												
Dalbergites simplex												+!		
Liriophyllum sachalinense				+	+!									
Mgatschia lobata				+										
Trochodendrocarpus sp.				+										
Magnoliaestrobus sp.								+						
(?) *Celtis* sp.														
Carpolithes karatascheensis			+		+									

БАССЕЙН Р. НАЙ-НАЙ

336 — р. Назаровка, в 3 км от устья, железистые песчаники с *Protophyllum*.

337 — там же, в 4,2 км выше устья, угленосная пачка, черные аргиллиты с *Nilssonia* и хвойными.

338 — там же, в 700 м вверх по течению от точки 337, ожелезненные аргиллиты с папоротниками и *Magnoliaephyllum*.

БАССЕЙН Р. АЛЕКСАНДРОВКИ И ГОРА ВЕРБЛЮД

343 — западный склон горы Верблюд, верховье ключа Угольного, жонкьерская свита, тонкое переслаивание желтого песчаника и аргиллита с конкрециями, содержащими остатки иноцерамов и растений.

344 — р. Малая Тымовская в 2,5 км выше развилки Тымовской пади, арковская свита, угли и углистые аргиллиты с обильной флорой, отдельные прослои с *Cladophlebis*, *Ginkgoites* и *Protophyllocladus*.

345 — там же, верхние слои угленосной пачки арковской свиты, черные аргиллиты с конкрециями, в отдельных слоях доминируют *Sequoia*, *Protophyllum*, *Debeya*; над аргиллитами слой песчаника с *Myricaephyllum*.

346 — падь Кирпичная на западном склоне горы Верблюд, арковская свита (нижняя часть «верблюжегорской свиты»), песчаник в кровле угольного пласта.

347 — верховья Людвиговой пади, арковская свита, алевролиты и ожелезненные песчаники с папоротниками и хвойными.

348 — левый берег р. Александровки выше пос. Красный Яр, черные аргиллиты с *Ginkgo* и *Protophyllocladus*.

319а	321	322	323	324	325	326	327	328	328а	329	330	334	336	338	343	345	346	348
								+		+!	+							
								+										
	+	+!														+!		
+	+	+													+	+!		
														+				
																		+
											+					+		
					+													

БАССЕЙН р. НАЙБЫ

349 — р. Найба возле пос. Быково, быковская свита, алевролит с *Sequoia* (сборы Ю. Д. Захарова).

В стратиграфическом очерке (см. ниже) упомянуты точки 335 и 340—342, которые приурочены к палеогеновой каменской свите и не вошли в список меловых местонахождений. Распределение видов по наиболее важным местонахождениям показано в табл. 1 (второстепенные точки исключены, чтобы сделать таблицу менее громоздкой).

Коллекция хранится в Биолого-почвенном институте ДВНЦ АН СССР (БПИ) под номерами 304—349.

МЕТОДИКА

Из наиболее крупных местонахождений извлечено по 1000 экз. и более. Подсчет частоты видов проводился на месте по полевым определениям с последующим уточнением в лаборатории.

Сахалинские меловые растения сохранились главным образом в виде железистых и глинистых инкрустаций, а также сильно уплотненных и минерализованных фитолейм. Для отделения таких фитолейм от породы обычно требуется плавиковая кислота, при окислении они распадаются по трещинам на мелкие кусочки. Только листья *Araucaria*, *Protophyllocladus* и *Debeya pachyderma* сохранили большие участки легко отделяющейся кутикулы. Мацерация требует очень жесткого режима окисления сначала в смеси Шульце, а затем в гипохлорите натрия (до двух суток и более) с последующей обработкой щелочью. Погружая породу в плавиковую кислоту таким образом, что поверхность штуфа остается непокрытой, можно отделить инкрустацию, на которой иногда различимы волоски и другие эпидермальные образования.

Спороношения папоротников, мелкое жилкование листьев двудольных, плоды и семена фотографировались в отраженном свете на микроскопе МБС-2, споры и кутикулы — в проходящем свете на микроскопе МБИ-15 и на сканирующем электронном микроскопе JSM-US. При подготовке кутикул для электронной микроскопии наиболее удачным оказался следующий метод: предметодержатель (металлическая пластинка, стекло или фотопленка) покрывается маникюрным лаком. На еще не вполне высохший лак пипеткой наносится капля дистиллированной воды. В эту каплю с помощью тонкой иглы помещается тщательно промытая кутикула. Она должна лечь на поверхность пленки. Вода затем отсасывается пипеткой и фильтровальной бумагой. Кутикула остается достаточно прочно приклеенной к лаковой пленке и готова к опылению золотом. Все операции проводятся под бинокуляром. Важно правильно выбрать момент для нанесения капли воды на лак (слишком жидкий лак смешивается с водой, а пересохший не удерживает кутикулу) и правильно ориентировать кутикулу (эпидермальные клетки отпечатаны на ее внутренней стороне). Достоинство метода заключается в том, что он позволяет избежать сморщивания кутикулы при высыхании.

СТРАТИГРАФИЯ

Меловые отложения широко распространены в Западно-Сахалинских горах («Главное меловое поле» Сахалина). Они протягиваются широкой полосой от северной оконечности Александровского залива на севере до бассейна р. Найбы на юге. В Александровском районе выходы мела на Камышовом и Крутом хребтах разделены долиной р. Александровки. На Камышовом хребте развиты преимущественно угленосные отложения с флорой. К югу их угленосность постепенно сокращается и южнее р. Августовки они замещаются морскими отложениями. В разрезах Крутого хребта угленосные толщи чередуются со слоями, содержащими морскую фауну.

Меловые отложения были впервые обнаружены экспедицией Ф. Б. Шмидта на мысе Жонкьер. Впоследствии основой стратиграфии угленосного мела стали береговые обнажения Александровского залива и разрезы по рекам Арково, Половинка, Козулинка, Тымовская. Здесь работали А. Н. Криштофович, П. И. Полевой, А. А. Капица и другие геологи. Главные опорные разрезы морского мела и их фауну на мысе Жонкьер и в бассейне Найбы изучали Д. В. Соколов, Т. Мацумото, В. Н. Верещагин, Т. Д. Зонова, М. А. Пергамент.

Первая схема стратиграфии меловых отложений Западно-Сахалинских гор была предложена А. Н. Криштофовичем, выделившим в Камышовом хребте айнусский и гиляцкий ярусы (серии), а в Крутом хребте Северо-Прибрежной горной цепи — ороченский ярус. К айнусскому ярусу первоначально была отнесена угленосная толща с растениями, развитая в верховьях р. Первая Половинка, а также морские отложения с тригониями в 3 км севернее устья р. Хоэ, описанные И. Гаясака (1921). Впоследствии Криштофович объединил эти отложения с гиляцким ярусом, включающим всю угленосную толщу Камышового хребта.

Х. Ябе и С. Симицу [Yabe, Shimizu, 1924] подразделили ороченскую серию на свиты («группы») Верблюд и Жонкьер. Свита Верблюд, обнаженная на склоне одноименной горы южнее Александровска, состоит из 1) переслаивающихся песчаников и сланцев; 2) песчаников с *Trigonia* и *Inoceramus* и 3) конгломератов. Вышележащая свита, названная по мысу Жонкьер в Александровске, включает: 1) тонкослоистые песчаники и сланцы с пластами угля и растениями; 2) песчаники и зеленоватые сланцы с *Inoceramus schmidtii* и 3) тонкослоистые песчаники и сланцы с углями и растениями (эта верхняя пачка обнажена в устье р. Каменной и севернее мыса Рогатый). Выше несогласно залегают конгломераты свиты Каменной.

Впоследствии П. И. Полевой, А. А. Капица и Б. М. Штемпель описали на западном склоне горы Верблюд те же отложения, что и на мысу Жонкьер. Они залегают здесь стратиграфически выше конгломератов свиты Верблюд.

В 30—40-х годах большой вклад в стратиграфию меловых отложений внесли А. А. Капица, Л. М. Саяпина, П. Д. Шкляев, Е. М. Смехов и другие геологи. По схеме, предложенной Капицей, меловые отложения расчленены на следующие свиты.

Камышовый хребет: 1. Тымовская — базальные конгломераты с актеонелловыми слоями, синевато-серые алевролиты и аргиллиты, песчаники с тригониями севернее устья р. Хоэ.

2. Арковская— основная угленосная толща.

3. Дичунская — толща песчаников локального распространения.

Крутой хребет: 1. Михайловская — угленосная толща на восточном склоне горы Верблюд.

2. Верблюжегорская (как у Ябе и Симицу).

3. Жонкьерская (соответствует нижней части группы Жонкьер Ябе и Симицу).

4. Красноярковская (иноцерамо-аммонитовая).

Много разногласий вызывали взаимоотношения между меловыми отложениями Камышового и Крутого хребтов: первые, по мнению Капицы, древнее вторых или частично соответствуют им. Е. М. Смехов, Б. М. Штемпель, И. А. Теплов, Ю. С. Мавринский, А. С. Шуваев и другие геологи выделяли верблюжегорскую свиту с мелкими иноцерамами как в Крутом, так и в Камышовом хребте. Взаимоотношения арковской и верблюжегорской свит трактовались по-разному. И. А. Теплов и Ю. С. Мавринский рассматривали арковскую свиту как верхнюю угленосную часть верблюжегорской. Г. С. Ведерников, А. С. Шуваев и другие считали, что эти свиты фациально замещают друг друга, причем граница проходит в районе Агнево (при этом гора Верблюд оказывается в поле развития арковской свиты). Эти геологи испытывали затруднения в разграничении верблюжегорской и жонкьерской свит. Граница между ними в большинстве разрезов проводилась условно.

В. В. Медведев, П. Д. Шкляев, Б. М. Штемпель, С. С. Дарбинян, Е. М. Смехов, Ю. М. Ковтунович и другие геологи, изучавшие стратиграфию мела в бассейнах рек Агнево, Най-Най и Пильво (Агневский хребет), принимали схему Капицы или разрабатывали местные схемы, выделяя лобановскую, кискизинскую, чернолесенскую, най-найскую, пилевскую и другие свиты. Некоторые из них были включены в региональную схему, например чернолесенская свита бассейна р. Агнево, которую Капица помещал выше дичунской, а Штемпель сопоставлял с верблюжегорской. В верховьях пади Людвиговой (приток Александровки) была выделена людвиговская угленосная свита, которая сопоставлялась с тымовской или арковской.

В южной части острова большой объем стратиграфических исследований был выполнен группой геологов во главе с В. Н. Верещагиным, подразделившим верхнемеловые отложения на найбинскую, быковскую и красноярковскую свиты. Область приложения этой схемы в основном находится к югу от линии Углегорск — Гастелло. Верещагин (1970) предложил следующую схему корреляции меловых отложений:

Ярус	Главное меловое поле Сахалина		
	южная часть		северная часть
датский	Красноярковская		Красноярковская
маастрихтский			
кампанский			
сантонский	быковская	верхняя	жонкьерская
коньякский		средняя	верблюжегорская (арковская)
туронский		нижняя	тымовская
сеноманский	найбинская		побединская
альбский	айская		

В разрезе по линии Бошняково — Смирных Б. А. Сальников в 1970 г. выделил ельнинскую толщу, включающую верблюжегорскую свиту и нижнюю часть жонкьерской.

Из этого краткого очерка видно, что наибольшие разногласия вызывает стратиграфия угленосных толщ, заключенных между двумя маркирующими горизонтами, которые прослеживаются вдоль всего западного побережья острова. Эти горизонты сложены синевато-серыми алевролитами и аргиллитами тымовской свиты (на юге — нижнебыковской подсвиты) внизу и песчаниками красноярковской свиты с гигантской фауной иноцерамов и аммонитов вверху. Между ними выделяют еще два фаунистических горизонта — с концентрически-ребристыми иноцерамами из группы *Inoceramus uwajimensis* (коньяк) и с аммонитами *Anapachydiscus naumanni* (сантон—кампан). Их взаимоотношения с флористическими горизонтами не совсем ясны. Т. Д. Зонова (1970) полагает, что горизонт с *I. uwajimensis* на юге имеет мощность всего 8—10 м, а к северу его мощность возрастает до 400—1400 м и он составляет самостоятельную верблюжегорскую свиту, распространенную от Гастелловки до Агнево (но не на горе Верблюд!) с локальными выходами в районе Арково. К горизонту с *Anapachydiscus naumanni* Зонова (и многие другие авторы) относят жонкьерскую свиту.

Хотя А. Н. Криштофович, предложивший первую стратиграфическую схему мела Сахалина, опирался в основном на палеоботанический материал, в дальнейшем фитостратиграфический метод не получил здесь широкого применения. Полагали, что флора в разрезе угленосных толщ не претерпевает существенных изменений и практически бесполезна для дробного членения и корреляции. Действительно, списки видов из различных горизонтов почти совпадают, но значение тех или иных видов, отношения доминирования существенно изменяются. Большую помощь в корреляции угленосных толщ может оказать еще почти не использованный на Сахалине ритмостратиграфический метод. Не всегда строгое следование принципу приоритета привело к большой путанице в номенклатуре. Неоправданным кажется мне отказ от выделенных Криштофовичем айнусской, гиляцкой и ороченской свит. Эти свиты и сейчас сохраняют значение самостоятельных, хорошо очерченных подразделений, хотя их возраст пришлось пересмотреть. Я видел свою задачу в уточнении корреляции угленосных толщ, их привязке к морским реперным слоям и не стремился радикально менять номенклатуру. Поэтому названия Криштофовича (к которым, вероятно, следует вернуться в будущем) приведены ниже наряду с названиями современной стратиграфической схемы.

КАМЫШОВЫЙ ХРЕБЕТ

Угленосную толщу Камышового хребта А. Н. Криштофович относил к айнусской и гиляцкой свитам. Сейчас их большей частью включают в арковскую свиту. Разрез угленосных отложений по р. Арково детально описал Б. В. Витгефт (1930), выделивший здесь непродуктивную песчанико-конгломератовую, продуктивную и песчанико-конгломератово-сланцевую толщи. В продуктивной толще ему «удалось выделить в качестве руководящего горизонта мощный пласт конгломерата мощностью 25—30 м, на и под которым залегают угли и углистые сланцы» (с. 5). Эти конгломераты обнажаются на вершине с отметкой 391 (в 5,2 км от устья р. Арково) и возле русла. Непосредственно ниже конгломератов, в пачке черных алевролитов и углистых аргиллитов, мною собраны (точка 317): *Cyathea sachalinensis* (Krysht.) Krassil, *Cladophlebis frigida* (Heer) Sew., *Protophyllocladus sachalinensis* (Krysht. et Biak) Krassil., *Araliaephyllum polevoi* (Krysht.) Krassil. *Dalbergites simplex* (Newb.) Sew.

В нижележащих среднезернистых песчаниках, слагающих нижнюю часть той же циклотемы, содержатся обильные отпечатки *Cyathea sachali-*

nensis (Krysht.) Krassil., *Protophyllum schmidtianum* (Heer) Krassil. и менее многочисленные *Nilssonia serotina* Heer и *Myricaephyllum yokoyamae* (Krysht.) Krassil. По-видимому, к этой части разреза приурочены находки *Inoceramus uwajimensis* Yehara у восточной окраины пос. Арково (Вахрамеев, 1966).

Витгефт проследил горизонт конгломератов к югу, до р. Козулинка (бывший рудник Петровского), где, по определениям Криштофовича, содержится комплекс растений, аналогичный комплексу подконгломератовых слоев Арково. Вне сомнения та же пачка конгломератов и грубозернистых песчаников обнажена в верхнем течении ручья Первая Половинка, в 6 км от устья. Над конгломератами здесь залегает толща плитчатых песчаников, а под ними — угленосная толща, из которой происходит коллекция Криштофовича с *Protophyllum*. Я здесь нашел только обрывки *Cyathea* и *Sequoia*.

Верхняя угленосная толща (выше конгломератов) содержит ряд захоронений по рекам Арково и Малая Тымовская. В разрезе Малой Тымовской А. А. Капица выделил 1) подконгломератные угленосные слои с «*Gleichenia*» (*Cyathea*); 2) конгломератный горизонт; 3—5) нижний, средний и верхний угленосные горизонты. Выше тымовских алевролитов здесь залегают мелкогалечные конгломераты мощностью 2 м. Выше (по разрезу и по течению пади) в левом борту имеются несколько обнажений среднезернистых песчаников с тонкими прослойками алевролитов и темно-серых аргиллитов. Общая мощность этой толщи около 250 м. Следующий мегаритм начинается толщей крупно- и среднезернистых, массивных или плитчатых, глинистых песчаников с прослоями конгломерата, которые сменяются мелкозернистыми песчаниками, алевролитами и углями. Над ними прослеживаются еще две циклотемы, к верхним частям которых приурочены угли и остатки растений. В нижней из этих циклотем имеется слой черных углистых аргиллитов с *Ginkgoites*, слой углистых песчаников с *Cladophlebis frigida* и слой крепких ожелезненных алевролитов, поверхность которого сплошь покрыта филлокладиями и листьями *Protophyllocladus*, *Araliaephyllum* и *Liriophyllum* (точка 344). Здесь же встречены побеги секвойи и обрывки папоротника *Cyathea sachalinensis*. К следующей циклотеме приурочено одно из самых богатых захоронений сахалинской меловой флоры. Ручей здесь (в 2,5 км выше развилка Тымовской пади) образует небольшой водопад, выше которого прямо в русле на участке протяженностью 200 м обнажены черные ожелезненные алевролиты и аргиллиты с прослоями желтовато-серых мелкозернистых песчаников. Все эти породы флороносны. Последовательность тафоценозов следующая снизу (вверх):

1) черные аргиллиты с *Sequoia reichenbachii* (Gein.) Heer; есть также *Anemia dicksoniana* (Heer), *Cyathea sachalinensis* (Krysht.) Krassil, *Cladophlebis frigida* (Heer) Sew., *Protophyllum schmidtianum* (Heer) Krassil. и остатки других двудольных; 2) железистые песчаники и алевролиты с *Cladophlebis frigida* (Heer) Sew.;

3) черные ожелезненные аргиллиты с *Protophyllum schmidtianum* (Heer) Krassil. в сопровождении *Dicksonia mamiyai* Krysht., *Cyathea sachalinensis* (Krysht.) Krassil., *Cl. frigida* (Heer) Sew, *Sequoia reichenbachii* (Gein.) Heer, *Protophyllocladus sachalinensis* (Krysht. et Baik.) Krassil. *Debeya pachyderma* Krassil., *Araliaephyllum polevoi* (Krysht.) Krassil., *Trochodendroides sachalinensis* (Krysht.) Krysht.;

4) желтые мелкозернистые песчаники с *Myricaephyllum yokoyamae* (Krysht.). Узкие листья *Myricaephyllum* местами сплошь покрывают поверхность слоя. Здесь многочисленны также *Seguoia*, *Cupressinocladus cretaceus* (Heer) Sew., *Protophyllocladus* и *Menispermites* sp.

Над слоем с *Myricaephyllum* залегают грубые песчаники и мелкогалечные конгломераты, которые, возможно, уже относятся к дичунской толще Капицы.

Захоронения, аналогичные тымовским, описаны из угленосной толщи в верховьях Людвиговской пади (правый приток р. Александровки, впадающий выше р. Тымовской).

Нижние горизонты арковской свиты обнажены по р. Хоэ и на побережье Александровского залива. В 7 км выше устья р. Хоэ в зеленовато-серых мелкозернистых песчаниках собраны обрывки *Sequoia*, *Protophyllum* и *Cissites*. В 400 м севернее устья р. Танги имеется обнажение песчаников с двумя прослоями железистых конкреций (точка 316). Один из прослоев переполнен *Nilssonia*, обрывками *Cladophlebis frigida* и *Anemia dicksoniana*. Во втором есть хвойные, *Protophyllum schmidtianum* (Heer) Krassil., *Menispermites sachalinensis* Krysht., семена *Allicospermum*. Севернее мыса Хой, в обнажении черных алевролитов, найдена *Querreuxia angulata* (Lesq.) Krysht.

Наиболее богатые захоронения сосредоточены между устьями рек Мангидай и Малый Сартунай (Мгачи). Меловые отложения здесь образуют моноклиналь, падающую на юго-запад и осложненную мелкими складками. Береговая линия Александровского залива ориентирована почти меридионально. Обнажения меловых пород прерываются блоками третичных отложений. Меловой разрез отчетливо подразделяется на две части, граница между которыми проходит по основанию пачки конгломератов, выходящих севернее устья ручья Узкого. Нижняя часть разреза сложена светлыми белесыми среднезернистыми песчаниками, зеленовато-серыми мелкозернистыми песчаниками и алевролитами с прослоями железистых конкреций. Отложения в общем того же типа, что и на участке Танги—Хоэ. В 400 м севернее устья Мангидая в среднезернистых песчаниках и алевролитах (точка 315) встречены: *Cladophlebis frigida*, *Sequoia reichenbachii*, *Protophyllocladus sachalinensis*, *Araliaephyllum polevoi*, *Protophyllum schmidtianum*. Последний преобладает. Южнее, между Мангидаем и первым к югу от него ручьем, выходят белесые песчаники (точка 314) с *Sequoia* и *Protophyllum*, плотные ожелезненные песчаники с *Dicksonia mamiyai* Krysht. и *Protophyllum*, железистые конкреции с *Sequoia* и *Cupressinocladus cretaceus* (Heer) Sew.

В устье упомянутого выше ручья обнажены зеленовато-серые ожелезненные алевролиты и мелкозернистые песчаники (точка 313) с *Cyathea sachalinensis*, *Dicksonia mamiyai*, *Cladophlebis frigida*, *Nilssonia serotina*, *Sequoia reichenbachii*, *Protophyllocladus sachalinensis*, *Protophyllum schmidtianum*. В целом явно преобладает крупнолистный *Protophyllum*.

Выше конгломератов разрез имеет ритмическое строение. Каждая циклотема состоит из двух частей — нижней грубозернистой (серые среднезернистые песчаники) и верхней тонкозернистой (темно-серые алевролиты, черные аргиллиты и угли). Надконгломератная толща мощностью около 600 м подразделена мной на восемь циклотем, из которых две нижние имеют мощность 110 и 125 м, а последующие — по 60—70 м. Захоронения приурочены к верхним частям циклотем в следующем порядке.

Циклотема I: в темно-серых алевролитах с железистыми конкрециями севернее устья ручья Узкого (точка 443 Криштофовича и моя 312) встречены: *Anemia dicksoniana* (Heer), *Cyathea sachalinensis* (Krysht.) Krassil., *Cl. frigida* (Heer) Sew., *Dicksonia mamiyai* Krysht., *Nilssonia serotina* Heer, *Cycas cretacea* Krassil., *Ginkgoites transsenonicus* Krassil., *Sequoia reichenbachii* (Gein.) Heer, *Cupressinocladus cretaceus* (Heer) Sew., *Trochodendroides sachalinensis* (Krysht.) Krysht., *Protophyllum schmidtianum* (Heer) Krassil., *Araliaephyllum polevoi* (Krysht.) Krassil., *Laurophyllum sachalinensis* Krassil., *Quereuxia angulata* (Lesq.) Krysht., а также остатки плодов и семян (*Magnoliaestrobus* и другие). Численно преобладают *Protophyllocladus*, *Nilssonia* и *Sequoia*. Саговник *Cycas* и узколистный *Laurophyllum* придают своеобразие этому тафоценозу.

Циклотема II: два прослоя коричневато-серых алевролитов с *Quereuxia angulata* между ручьем Узким и Большим Сартунаем.

Циклотема III: южнее устья Большого Сартуная два прослоя алевролитов с *Marchantites* и *Liriophyllum*. Слоевища печеночника *Marchantites jimboi* (Krysht.) Krysht. сплошь покрывают поверхность слоя. Тафоценоз с *Liriophyllum sachalinense* Krysht. (точка 309) содержит также *Cladophlebis frigida*, *Nilssonia serotina*, *Sequoia reichenbachii*, *Araucaria pilosistoma*, *Protophyllocladus sachalinensis*, *Araliaephyllum polevoi*, *Debeya tikhonovichii*, *Menispermites sachalinensis*, *Trochodendroides sachalinensis*.

Циклотема IV: в верхней части слой алевролитов, переполненный листьями *Quereuxia angulata*.

Циклотема V: в 1 км севернее устья Малого Сартуная (пос. Магчи) в крепких ожелезненных алевролитах и углистых аргиллитах содержится классическое местонахождение гиляцкой флоры (точка 424 Криштофовича и моя 308). Криштофович указывает отсюда единичные экземпляры *Myricaephyllum* (*Celastrophyllum*), не найденные мной.

Среди остатков древесных растений численно преобладает *Sequoia reichenbachii*, представленная побегами и шишками, в качестве субдоминантов выступают *Araucaria pilosistoma* (в основном отдельные листья), *Protophyllocladus*, *Cupressinocladus*, *Araliaephyllum polevoi*, *Debeya tikhonovichii* и *Trochodendroides sachalinensis*. Интересно, что тафоценозы в верхних частях циклотем IV и V почти идентичны, изменяется главным образом содержание листьев *Liriophyllum*, которые преобладают в точке 309 и очень редки в точке 308. По-видимому, эти тафоценозы отвечают одной и той же ассоциации.

Циклотема VI: флороносные слои — черные трещиноватые аргиллиты с углистыми прослойками и плитчатые песчаники с конкрециями выходят на берегу в 800 м севернее Малого Сартуная и в борту впадающего здесь небольшого ручья. Всего имеются четыре слоя с растениями (точки 306, 307). Преобладает секвойя, обычны *Nilssonia*, *Ginkgoites*, *Protophyllocladus*, *Araucaria*, *Trochodendroides*, *Quereuxia*. Встречены также *Menispermites sachalinensis* Krysht. и *Hollickia* sp.

Циклотемы VII—VIII содержат очень близкие тафоценозы (точки 304, 305). Преобладает секвойя, часто встречаются *Anemia dicksoniana*, *Nilssonia serotina*, *Protophyllocladus sachalinensis*, *Protophyllum schmidtianum*. В отдельных прослойках много дисперсных кутикул, принадлежащих *Debeya* и *Lacuniderma*. Меловые отложения отделены от миоценовых плоскостью сброса, падающей под углом около 45°. Черные углистые аргиллиты лежачего бока переполнены листьями *Ginkgoites*.

Таким образом, во всех изученных разрезах отчетливо выделяются два разделенные конгломератами мегаритма, первоначально описанные Витгефтом в арковском разрезе. К нижнему приурочена флора Половинки с *Protophyllum*. Этот комплекс легко распознается в береговом разрезе между Хоэ и Мангидаем. Верхний мегаритм содержит не менее характерную флору Мгачи, состав которой хорошо выдерживается от Мгачи до р. Тымовской. Нижний мегаритм приблизительно соответствует айнусской свите (к которой Криштофович относил также некоторые выходы морских слоев нижележащей тымовской свиты), а верхний — гиляцкой свите.

КРУТОЙ ХРЕБЕТ

В Крутом хребте развиты морские и угленосные отложения ороченской свиты Криштофовича. Сейчас их относят к верблюжегорской, жонкьерской и другим свитам. Разрез северного побережья мыса Жонкьер — стратотип жонкьерской свиты — имеет следующее строение (снизу вверх).

I. Флишоидная толща из чередующихся дымчато-серых алевролитов и ожелезненных песчаников («полосчатые сланцы»), отделенная сбросом от миоценовых отложений, — 75 м.

II. Ритмически построенная толща из трех циклотем общей мощностью 174 м.

Циклотема I.

1. Песчаники светлые, желтовато-серые, пятнистые («узорчатые») среднезернистые, массивные — 35 м.

2. Песчаники розовато-серые, грубозернистые — 1,2 м.

3. Переслаивание мелкозернистых и среднезернистых серых, тонкополосчатых песчаников, с конкрециями и двумя прослоями ожелезненных алевролитов, 12 м: *Anemia dicksoniana* (Heer), *Cladophlebis frigida* (Heer) Sew., *Sequoia reichenbachii* (Gein.) Heer, *Cupressinocladus cretaceus* (Heer) Sew., *Protophyllocladus sachalinensis* (Krysht. et Baik) Krassil., *Trochodendroides sachalinensis* (Krysht.) Krysht., *Magnoliaephyllum magnificum* (Dawson) Krassil., *Menispermites sachalinensis* Krysht., *Myricaephyllum yokoyamae* (Krysht.) Krassil., *Quereuxia angulata* (Lesq.) Krysht.

4. Пачка алевролитов и аргиллитов с пластом угля — 9 м.

Циклотема II.

5. Песчаники светлые массивные крупно- и среднезернистые — 15 м.

6. Песчаники серые и желтовато-серые, плитчатые, разнозернистые — 5 м.

7. Алевролит—аргиллитовая угленосная пачка — 11 м.

Циклотема III.

8. Песчаная пачка, частично закрыта оползнем — 52 м.

9. Черные алевролиты и аргиллиты с прослоями среднезернистого песчаника и углем — 26 м.

10. Аргиллит светло-желтый с сидеритовыми конкрециями, — 0,5 м; многочисленные остатки *Jonquieria vachrameevii* (Vachr.) Krassil.

11. Песчаник светлый розовато-серый грубозернистый — 1 м.

12. Пачка зеленовато-серых скорлуповатых мелкозернистых песчаников с прослоями алевролитов — 4 м; содержит остатки иноцерамов.

13. Песчаник желтый среднезернистый с тонким (0,4 м) угольным пластом — 2,2 м.

14. Толща зеленовато-серых песчаников и алевролитов, черных оскольчатых аргиллитов, с обильными остатками крупных иноцерамов и аммонитов (красноярковская свита) — 130 м.

Выше с размывом залегают палеогеновые конгломераты.

Для жонкьерской флоры характерны *Myricaephyllum* и *Magnoliaephyllum*. С. Эндо [Endo, 1925] определил здесь пять видов «*Magnolia*», которые, скорее всего, отвечают различным формам листа одного вида.

Этот разрез не дает представления о взаимоотношении жонкьерской свиты с нижележащими толщами и не позволяет определить ее нижнюю границу. Его дополняет расположенный южнее разрез горы Верблюд. На восточном склоне горы, по ручьям, впадающим в р. Александровку ниже дер. Михайловки (пади Ковалева и Кирпичная), имеются обнажения песчаников, алевролитов и углей, которые Кадокура отнес к «нижней угленосной толще» мелового разреза (по Yabe, Shimizu, 1924), Ябе и Симицу включили в «свиту горы Верблюд», а Капица выделил в михайловскую свиту. В южном истоке пади Кирпичной я собрал *Nilssonia serotina* Heer, *Sequoia reichenbachii* (Gein.) Heer, *Cupressinocladus cretaceus* (Heer) Sew., *Araliaephyllum polevoi* (Krysht.), *Trochodendroides sachalinensis* (Krysht.) Krysht. Из пади Ковалева Ябе и Симицу приводят *Anapachydiscus naumanii*. К этой же пачке, вероятно, относится обнажение грубозернистых песчаников с прослоем конгломерата и чередующихся темно-серых алевролитов и аргиллитов на левом берегу р. Александровки выше дер. Красный Яр. Здесь встречены (точка 347) *Cladophlebis frigida* (Heer) Sew., *Protophyllocladus sachalinensis* (Krysht. et Baik.) Krassil., *Ginkgoites transsenonicus* Krassil., *Sequoia reichenbachii* (Gein.) Heer, *Protophyllum schmidtianum* (Heer) Krassil., *Menispermites* sp., *Dalbergites simplex* (Newb.) Sew.

В целом эти комплексы весьма близки к «флоре Мгачи» (включая однотипные захоронения по р. Малой Тымовской, точки 344—345) и существенно отличаются от описанных выше тафоценозов Жонкьерского разреза.

Выше угленосной пачки залегают желтые песчаники, местами обнаженные на перевале. Над ними на восточном склоне горы выходят среднегалечные конгломераты, которые сменяются вверх по разрезу флишоидной толщей из серых алевролитов, аргиллитов и ожелезненных песчаников, аналогичной флишоидной толще 1-го жонкьерского разреза (см. выше). К этой толще приурочено захоронение растений (точка 343) в левом истоке ручья Угольного, в 1 км от развилка. Черные аргиллиты здесь переполнены листьями *Nilssonia*, смятыми и ориентированными под углом к поверхности слоя. В сидеритовых конкрециях много побегов и шишек *Sequoia reichenbachii* (Gein.) Heer. Кроме них встречены *Nilssonia gibbsii* Newb., *Ginkgoites transsenonicus* Krassil., *Menisprmites* sp., *Magnoliaephyllum magnificum* (Dawson) Krassil., *Myricaephyllum yokoyamae* (Krysht.) Krassil. *Magnoliaephyllum* в сочетании с *Myricaephyllum yokoyamae* позволяют сопоставить этот комплекс с описанным выше тафоценозом Жонкьерского разреза. Здесь же, в слое с растениями, я обнаружил остатки концентрически-ребристых иноцерамов, которые остались неопределенными.

Напрашивается вывод, что нижняя угленосная часть свиты Верблюд (верблюжегорской) Ябе и Симицу, содержащая комплекс растений, близкий к флоре Мгачи, должна быть включена в арковскую свиту. Вышележащая толща желтых песчаников и конгломератов составляет основание следующего мегаритма, к которому, очевидно, относится и жонкьерский разрез. Таким образом, естественная нижняя граница жонкьерской свиты проходит между нижней (песчаники и алевролиты с углями) и средней (желтые песчаники) пачками свиты Верблюд, по-видимому, не имеющей самостоятельного значения.

РЕКА НАЙ-НАЙ И ПОБЕРЕЖЬЕ ВОЗЛЕ ЕЕ УСТЬЯ

Севернее устья р. Най-Най выходят третичные отложения, отделенные плоскостью сброса от меловой толщи, обнажения которой начинаются в 2,5 км севернее Най-Ная. Здесь выходят плитчатые среднезернистые песчаники и тонко переслаивающиеся алевролиты и аргиллиты, в которых обнаружено четыре флороносных слоя (точки 322—323) с *Anemia dicksoniana* (Heer), *Cladophlebis frigida* (Heer) Sew., *Cyathea sachalinensis* (Krysht.) Krassil., *Nilssonia gibbsii* Newb., *Ginkgoites transsenonicus* Krassil., *Sequoia reichenbachii* (Gein.) Heer, *Protophyllocladus sachalinensis* (Krysht. et Baik.) Krassil., *Cupressinocladus cretaceus* (Heer) Sew., *Trochodendroides sachalinensis* (Krysht.) Krysht., *Menispermites* sp., *Magnoliaephyllum magnificum* (Dawson) Krassil., *Myricaephyllum yokoyamae* (Krysht.) Krassil, *Debeya pachyderma* Krassil.

Три последних вида преобладают среди покрытосеменных. Непосредственно над верхним флороносным слоем залегает ракушняк из гигантских радиально-ребристых иноцерамов красноярковской свиты.

Более полный разрез жонкьерской свиты описан южнее устья р. Най-Най. В 3 км от устья выступает мыс, сложенный желтыми грубозернистыми песчаниками и гравелитами, аналогичными описанным выше желтым песчаникам горы Верблюд. Береговые обнажения почти непрерывны вплоть до устья Най-Най. Разрез состоит из следующих толщ.

I. Грубообломочная толща, включающая одну четырехметровую пачку углистых пород, имеет здесь мощность 60 м и перекрывается пачкой черных алевролитов и аргиллитов мощностью около 20 м.

II. Ритмически построенная толща, состоящая из 12 двучленных циклотем общей мощностью 160 м с песчаниковой нижней частью, мощность которой колеблется в пределах 3—25 м. Четвертая снизу циклотема содержит захоронение растений (точка 321) на левом берегу р. Казакевичи возле ее устья. Эта циклотема имеет следующее строение.

1. Песчаник желтый средне- и крупнозернистый — 4 м.
2. Алевролит и углистый аргиллит — 8,5 м.
3. Песчаник известковистый с плохо сохранившимися раковинами моллюсков — 1,5 м.
4. Черный аргиллит — 6 м.
5. Песчаник серый плитчатый среднезернистый — 1 м.
6. Темно-серый скорлуповатый ожелезненный алевролит с конкрециями и растениями *Anemia dicksoniana* (Heer), *Onoclea glossopteroides* (Dawson), *Cladophlebis frigida* (Heer) Sew., *Nilssonia gibbsii* Newb., *Ginkgoites transsenonicus* Krassil., *Sequoia reichenbachii* (Gein.) Heer, *Protophyllocladus sachalinensis* (Krysht. et Baik.) Krassil., *Cupressinocladus cretaceus* (Heer) Sew., *Trochodendroides sachalinensis* (Krysht.) Krysht., *Menispermites* sp., *Magnoliaephyllum magnificum* (Dawson) Krassil., *Myricaephyllum yokoyamae* (Krysht.) Krassil. Слой 3 с морской фауной отмечен также в описании этого разреза, составленном Ю. М. Ковтуновичем.

III. Толща разнозернистых песчаников с прослоями алевролитов и пластом угля — 40 м. Здесь содержатся редкие остатки *Nilssonia* и *Sequoia*.

IV. Флишоидная толща из темно-серых алевролитов и аргиллитов с четковидными прослойками светлых ожелезненных мелкозернистых песчаников — 350 м; в средней части этой толщи имеется пачка плитчатых, пятнистых («узорчатых») песчаников. Мощность песчаниковой пачки 30 м.

V. Толща крупно- и среднезернистых, массивных и толстоплитчатых, серых, желтоватых песчаников с детритом и гравием в отдельных прослоях — 152 м. Алевролиты в этой толще играют незначительную роль. Над нею залегают иноцерамовые слои красноярковской свиты.

В целом этот разрез имеет определенное сходство с Жонкьерским, но значительно превышает его по мощности.

Угленосные отложения, развитые в верхнем течении р. Най-Най, обычно относят к жонкьерской свите. Однако в нескольких захоронениях по р. Назаровке (приток Най-Най, точки 336—337) доминируют *Cyathea sachalinensis*, крупнолистный *Protophyllum leconteanum* Lesq. и другие виды, характерные для арковской свиты. В 5 км выше устья Назаровки в обнажении песчаников с прослоями ожелезненных аргиллитов и пластами углей (точка 338) встречены массовые скопления листьев *Cladophlebis frigida*, *Anemia dicksoniana* и *Protophyllocladus*. Кроме них здесь есть *Ginkgoites*, *Sequoia*, *Cupressinocladus*, *Trochodendroides sachalinensis* (Krysht.) Krysht., *Protophyllum schmidtianum*, *Magnoliaephyllum magnificum* (Dawson) Krassil., *Hollickia quercifolia* (Holl.). Положение этого богатого местонахождения в разрезе точно не выяснено. Частая встречаемость *Magnoliaephyllum* сближает его с жонкьерской флорой.

РЕКА АВГУСТОВКА

В разрезах по рекам Августовке и Большой Орловке выделяют верблюжегорскую и жонкьерскую свиты, а также промежуточную ельнинскую толщу. Отложения с *Inoceramus uwajimensis*, развитые по Большой Орловке, не имеют ничего общего со свитой горы Верблюд в стратотипическом районе и скорее всего соответствуют нижней части арковской свиты. Над ними залегают конгломераты (Верещагин, 1970), которые можно сопоставить с конгломератовой пачкой внутри арковской свиты. Такое

сопоставление подтверждается находками типично арковских растений выше по разрезу, в толще разнозернистых песчаников с прослоями алевролитов, аргиллитов и маломощными пластами углей. Эта толща обнажена по р. Августовке в 12 км вверх по течению от пос. Бошняково. К жонкьерской свите, вероятно, относится лишь та часть августовского разреза, которая заключена между устьями рек Огонь и Чеховка. Схематически она имеет следующее строение.

I. Толща черных аргиллитов, чередующихся с песчаниками и пачками флишоидного строения (тонкое переслаивание аргиллитов и песчаников, с биоглифами). Мощность около 350 м. В песчаниках много растительного детрита. В основании толщи залегает пачка крупнозернистых песчаников с прослоями конгломерата, выходящая возле устья р. Огонь. Прослой мелкозернистых песчаников в этой пачке содержит (точка 332) *Sequoia reichenbachii*, *Trochodendroides sachalinensis* и обрывки других двудольных.

II. Ритмически построенная толща из приблизительно 20 циклотем. Песчаниковая часть каждой циклотемы имеет мощность 15—20 м, аргиллитовая — 3—10 м (всего около 450 м).

III. Толща «узорчатых» (с пятнистой окраской, обусловленной примесью туфогенного материала) песчаников, с многочисленными прослоями гравелитов и мелкогалечных конгломератов, с раковинами иноцерамов, около 380 м.

Возле устья р. Чеховки в толще узорчатых песчаников содержатся два слоя туфов мощностью 1,8—2 м. Выше следуют песчаники с типичными для базальных слоев красноярковской свиты массовыми скоплениями радиально-ребристых иноцерамов. В 66 м выше основания красноярковской свиты в пачке пестрых (серых, сипеватых, ржавых) мелкозернистых песчаников имеются два прослоя черных ожелезненных аргиллитов, переполненных листьями *Ginkgoites*. Над ними с конгломератами в основании залегает (I) мощная толща туфопесчаников черных аргиллитов, туфов и туффитов. В литературе можно встретить указания на захоронения растений в этой толще. В действительности здесь есть лишь единичные остатки морской фауны (*Pachydiscus*), а захоронения растений приурочены к вышележащей угленосной толще (II). Эта последняя хорошо обнажена на правом берегу Августовки в 300—500 м от ущелья Бошняковские ворота, и, если смотреть на нее с обрывистого левого берега, выглядит как пачка относительно рыхлых угленосных пород, зажатая между двумя толщами крепких туфов и туффитов. Она имеет ритмическое строение, с желтовато-серыми крупно- и среднезернистыми песчаниками, железистыми песчаниками, туфопесчаниками и конгломератами в нижних частях циклотем, мелкозернистыми песчаниками, алевролитами, туфоалевролитами и углями — в верхних. Всего имеется шесть циклотем общей мощностью около 300 м. Захоронения приурочены почти к каждой из них. Во второй снизу циклотеме, в основании пачки мелкозернистых туфопесчаников, туффитов и туфоалевролитов с углями, содержатся (точка 327): *Osmunda*, *Cyathea sachalinensis* (Krysht.) Krassil., *Cladophlebis frigida* (Heer) Sew., *Nilssonia gibbsii* Newb., *Sequoia reichenbachii* (Gein.) Heer, *Parataxodium* и обрывки двудольных.

Практически идентичные комплексы встречены в расположенных выше по разрезу захоронениях 324, 325: *Cyathea sachalinensis* (Krysht.) Krassil., *Dicksonia mamiyai* Krysht., *Cladophlebis frigida* (Heer) Sew., *Nilssonia gibbsii* Newb., *Parataxodium intermedium* (Holl.) Krassil., *Potamogetophyllum parvum* Krassil., *Protophyllum schmidtianum* (Heer) Krassil., *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry. Покрытосеменных в этих тафоценозах мало, преобладает *Parataxodium intermedium* с длинными линейно-ланцетными листьями и нилссония. Стоит особо отметить находку плавающих листьев *Potamogetophyllum*.

На левом берегу Августовки в переходных слоях между угленосной толщей и собственно бошняковской туфогенной свитой (желтые туфопесча-

ники) преобладает *Glyptostrobus nordenskioldii* (побеги и микростробилы). Здесь есть также *Cyathea sachalinensis* (Krysht.) Krassil., *Nilssonia gibbsii* Newb., *Pterophyllum validum* Hollick, *Cycadites* sp., *Ginkgoites* ex gr. *adiantoides* (Unger), *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry, *Macclintockia kanei* (Heer) Sew. et Conw.

Выше со следами размыва залегает толща (III) туфов, туффитов и туфоконгломератов, которую я опишу более подробно (снизу вверх).

1. Пачка псефито-псаммитовых серых, пятнистых и темно-зеленых андезитовых туфов с прослоями зеленовато-серых (табачных) туффитов и туфо-алевролитов — 30 м. В нескольких прослоях содержатся небольшие захоронения *Osmunda*, *Cladophlebis columbiana* Dawson, *Cladophlebis frigida* (Heer) Sew., *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chaney, *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry, *Corylites protoinsignis* Krassil., *Alnites protoschmalhausenii* Krassil. В основании толщи, выше андезитового туфа, имеется ископаемая почва с корнями (0,1 м). В верхней части, над биотитовым туфом, — прослойка углистого аргиллита. В псаммитовых туфах содержатся отпечатки стеблей, а в тонкозернистых туффитах — остатки хвоща *Equisetum arcticum*.

2. Туфопесчаники и туфоалевролиты зеленовато-серые и темно-серые — 2,5 м, с остатками *Metasequoia occidentalis*, *Liriophyllum sachalinense*, *Alnites protoschmalhausenii Corylites protoinsignis*, *Platanus heeri*.

3. Туф псаммитовый голубовато-серый — 4 м.

4. Светло-зеленый туффит и углистый аргиллит — 0,5 м, с папоротниками *Woodwardia* sp. и *Cladophlebis columbiana*. Кроме них здесь встречены *Ginkgoites* ex gr. *adiantoides*, *Metasequoia occidentalis*, *Celastrinites* sp., *Alnites protoschmalhausenii* и остатки водных цветковых.

5. Туфопесчаник светлый, желтовато-серый, с отдельной галькой и полостями от стеблей растений — 5 м.

6. Туффит темно-серый, зеленоватый, 0,6 м, с богатым тафоценозом (точка 328), в котором преобладает *Corylites insignis* (Heer). Здесь есть также *Cladophlebis frigida* (Heer) Sew., *Nilssonia gibbsii* Newb., *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chaney, *Magnoliaephyllum* sp., *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry, *Platanus heeri* Lesq., *Macclintockia kanei* (Heer) Sew. et Conw., *Liriophyllum sachalinense* Krysht. и другие виды (см. табл.).

7. Туфобрекчия — 5 м.

8. Туффит темно-серый, зеленоватый — 2,5 м; остатки растений, как в слое 6. Поверхность слоя сплошь покрыта листьями (преимущественно *Corylites*), образующими «листовую кровлю».

9. Рыхлый желтовато-серый туфопесчаник с углистыми прослойками — 4 м.

10. Крепкий среднезернистый туфопесчаник с прослоями туфов и туффитов, 6 м; в верхней части (точка 330) содержит *Osmunda*, *Corylites*, *Trochodendroides*, *Liriophyllum*, *Cocculophyllum*.

11. Пачка светло-серых массивных туфопесчаников и туффитов, туфоконгломератов и туфогравелитов, редкие прослои туфоалевролита с обрывками *Corylites* — около 150 м.

Эта последняя пачка обнажена хуже, чем нижняя часть толщи. В ущелье Бошняковские ворота над нею залегают крупногалечные конгломераты каменской свиты. В 50 м над основанием конгломератовой толщи имеется прослой туфопесчаника с палеогеновыми растениями (точка 335).

Разрез по Августовке считают стратотипом бошняковской свиты, однако объем ее трактуется по-разному. В одном из вариантов она включает все три названные выше толщи — туфогенную устья Чеховки (I), угленосную (II) и туфогенную Бошняковских ворот (III).

В. О. Савицкий и Л. С. Маргулис относят к бошняковской свите угленосную толщу и верхнюю туфогенную, а также развитые в бассейне р. Камы (но не в стратотипическом разрезе) угленосные камские слои.

Паралическая угленосная толща р. Августовки связана постепенным переходом с нижележащими морскими слоями красноярковской свиты. Ее флора в целом еще сохраняет сенонский облик. С другой стороны, туфогенная толща литологически резко обособлена и содержит своеобразную флору, имеющую мало общего с сенонской и знаменующую новый этап флорогенеза. По-видимому, целесообразно называть бошняковской свитой только туфогенную толщу (III). Отмечу, что флора камских слоев ближе к палеогеновой раннедуйской, чем к собственно бошняковской.

ПОБЕРЕЖЬЕ МЕЖДУ МЫСОМ ХОЙНДЖО И КАМЕННОЙ ПАДЬЮ

На этом участке побережья развиты главным образом палеогеновые отложения. Лишь в двух местах — севернее мыса Спасенного и южнее Каменной пади в небольших блоках, ограниченных сбросами, — выходят меловые отложения. Они представлены черными оскольчатыми аргиллитами с иноцерамами красноярковской свиты. Выше залегает пачка углистых пород небольшой мощности, которую некоторые авторы именуют «верхней угленосной толщей красноярковской свиты». Она перекрывается крупногалечными конгломератами каменской (конгломератной) свиты.

Севернее мыса Спасенного разрез следующий.

1. Черные аргиллиты с иноцерамами.
2. Светлые зеленовато-серые алевролиты — 4,5 м.
3. Песчаник серый, голубовато-серый, мелкозернистый — 1,8 м.
4. Пачка среднезернистых песчаников с корнями, переслаивающихся с темно-серыми алевролитами и углистыми аргиллитами — 2,2 м. В этом слое встречены *Metasequoia*, *Trochodendroides*, *Platanus* и *Ulmus* (точка 340).
5. Крупногалечные «пестрые» конгломераты с двумя прослоями песчаников — 4,5 м. Залегают с размывом на флороносном слое.
6. Пачка светлых среднезернистых плитчатых песчаников с прослоями темно-серых алевролитов и ископаемых почв с корнями — 18 м. В алевролитах встречены побеги *Metasequoia occidentalis*, а в песчаниках (точка 341) преобладает *Dryophyllum*. Ему сопутствуют *Trochodendroides*, *Populus*, *Byttneriophyllum* (*Alangium*) *tiliaefolium* (Al. Braun) Knobl. et Kvacek и другие виды.

Выше с размывом залегает мощная толща конгломератов. Приблизительно в 100 м над слоем 6 есть еще одно богатое захоронение с *Dryophyllum*.

Южнее устья Каменной пади на черных аргиллитах с иноцерамами залегают:

1) светлые зеленовато-серые алевролиты — 4 м,
2) переслаивание серых мелкозернистых песчаников с корнями растений, темно-серых алевролитов и углистых аргиллитов с листьями — 3,2 м; в этом слое (точка 351) встречены *Dryophyllum*, *Platanus*, *Ulmus* и *Trochodendroides*.
3) песчаник светлый, желтовато-серый крупнозернистый — 1,5 м,
4) алевролит светлый, зеленовато-серый, тонкослоистый — 2 м,
5) конгломерат крупногалечный с «пестрой» галькой — 1,2 м,
6) светлый среднезернистый песчаник с прослоями темно-серого алевролита и углистого аргиллита, с растениями — 1,5 м; здесь (точка 352) преобладает *Ulmus* ex gr. *longifolia*, есть *Platanus*, *Trochodendroides* и другие двудольные.

В обоих разрезах флора из угленосных пачек, залегающих на иноцерамовых слоях, безусловно, палеогеновая и тесно связана с флорой межконгломератных слоев каменской свиты. В этих разрезах соотношение меловых и палеогеновых отложений, в сущности, такое же, как на мысу

Жонкьер, хотя палеоген начинается не конгломератом, а угленосной пачкой и несогласное залегание не столь явно выражено. Аналоги верхней угленосной пачки красноярковской свиты р. Августовки и бошняковской свиты выпадают из разрезов Александровского района.

Основные стратиграфические выводы сводятся к следующему.

1. Арковская свита распространена как в Камышовом, так и в Крутом хребте, а также в верхнем течении р. Най-Най и прослеживается вплоть до р. Августовки. В Александровском районе она отчетливо подразделяется на два мегаритма в ранге подсвит или самостоятельных свит (в последнем случае для них следовало бы восстановить названия айнусская и гиляцкая).

2. Для понимания стратиграфии Крутого хребта критическое значение имеет (к сожалению, еще недостаточно изученный) разрез горы Верблюд, состоящий из трех последовательных толщ: угленосной толщи с *Anapachydiscus*, толщи песчаников и конгломератов и полиритмичной толщи с иноцерамами и жонкьерской флорой. По мнению автора, первая толща принадлежит арковской свите, а две последние — жонкьерской (ороченской). В стратотипе жонкьерской свиты ее нижняя часть смещена сбросом. К югу (побережье возле устья Най-Най, Августовка) мощность жонкьерской свиты возрастает. Жонкьерская свита нигде не обладает значительной угленосностью. Угленосные толщи, относимые к ней, по-видимому, принадлежат арковской свите.

3. Верблюжегорская свита в ее стратотипическом разрезе на горе Верблюд, по-видимому, не имеет самостоятельного значения: ее нижняя угленосная часть относится к арковской свите, а верхняя песчаниковая составляет единый мегаритм с жонкьерской. В других районах название «верблюжегорская свита» применяли произвольно, ориентируясь главным образом на находки *Inoceramus uwajimensis*, — вида, не встреченного в стратотипе. В таком понимании верблюжегорская свита совпадает с нижнеарковской (айнусской) подсвитой.

4. Паралическая угленосная толща р. Августовки, заключенная между морскими слоями красноярковской свиты и флороносной туфогенной толщей, тесно связана с нижележащими отложениями. Ее правильнее относить к красноярковской свите, выделяя туфогенную толщу в самостоятельную бошняковскую свиту.

5. Базальные слои палеогеновой каменской свиты несогласно ложатся на разные горизонты мела. Глубина предпалеогенового размыва не коррелируется с составом базальных слоев (в одних случаях конгломераты, в других — угленосные песчаники и алевролиты). В северной части острова размыв более глубокий, чем на юге.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ГОРИЗОНТЫ

Флористические комплексы арковской и жонкьерской свит близки по видовому составу. Их объединяют также общие доминанты *Sequoia reichenbachii*, *Protophyllocladus sachalinensis*, *Trochodendroides sachalinensis*, *Protophyllum schmidtianum* и др. Различаются они главным образом по количественному участию *Protophyllum* (доминирует в нижней части арковской свиты), *Debeya* (главным образом в верхней части арковской свиты), *Magnoliaephyllum* (чаще встречаются в жонкьерской свите) и по некоторым второстепенным видам. В угленосной толще р. Августовки состав флоры заметно меняется, и, наконец, в бошняковской свите происходит смена основных доминантов. В целом можно наметить пять последовательных флористических горизонтов.

1. Айнусская флора Половинки характеризует нижний мегаритм арковской свиты в разрезах по рекам Арково, Половинка и Малая Тымовская. К ней относится также группа захоронений в нижнем

течении р. Хоэ, на побережье от устья этой реки до мыса Хой и южнее Мангидая. Тафоценозы, составляющие тафофлору Половинки, отличаются высоким содержанием крупнолистных *Protophyllum*, а также папоротника *Cyathea sachalinensis*.

2. Гиляцкая флора Мгачи, наиболее полно представленная в захоронениях возле пос. Мгачи и в верховьях р. Малой Тымовской, приурочена к верхнему мегаритму арковской свиты, который в Камышовом хребте начинается мощными конгломератами. Здесь возрастает содержание покрытосеменных с лопастными и сложными листьями — *Araliaephyllum polevoi* (Krysht.) Krassil., *Debeya tikhonovichii* (Krysht.) Krassil., а также *Trochodendroides sachalinensis* (Krysht.). Платанофиллы (*Protophyllum*) отступают на задний план. К этому горизонту, по-видимому, относятся угленосные толщи в бассейнах рек Агнево, Най-Най, Августовка и Орловка, которые ранее включали в жонкьерскую свиту или свиты местного значения. С ним связана также угленосная пачка в основании мелового разреза горы Верблюд (нижняя угленосная толща Кадокуры, нижняя часть свиты Верблюд).

3. Жонкьерская флора включает захоронения на мысу Жонкьер, горе Верблюд, на побережье севернее и южнее устья р. Най-Най, по р. Августовке ниже устья ее притока р. Огонь. Для нее характерно высокое содержание *Magnoliaephyllum magnificum* (Dawson) Krassil., часто в сочетании с *Myricaephyllum yokoyamae* Krysht. Здесь появляется стратиграфически важный вид папоротников *Onoclea glossopteroides*.

4. Флора Августовки включает захоронения угленосной толщи, залегающей выше морских слоев с *Pachydiscus* в разрезе по р. Августовке. Здесь появляются *Osmunda* и хвойные *Parataxodium* и *Glyptostrobus*, не встреченные в более древних флорах Мгачи и Жонкьера. Среди покрытосеменных на первый план выдвигается *Trochodendroides arctica*.

5. Бошняковская флора содержится в туфогенной толще стратотипа бошняковской свиты по р. Августовке. Здесь существенно изменяется состав папоротников (появляется *Woodwardia*), хвойных [сенонский доминирующий вид *Sequoia reichenbachii* замещается *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chaney и покрытосеменных (доминируют сережкоцветные *Corylites* и *Alnites*, появляются *Macclintockia*, *Platanus* и другие роды). От флоры базальных слоев вышележащей каменской свиты и ее стратиграфических аналогов бошняковская флора отличается не только реликтовыми сенонскими *Cladophlebis*, *Nilssonia*, *Liriophyllum*, но и иным составом доминантов: в палеогеновой флоре господствующее положение занимают семейства *Fagaceae*, *Ulmaceae* и *Salicaceae*, не представленные в бошняковских захоронениях. Таким образом, бошняковская флора отражает самостоятельный этап флорогенеза.

Сопоставление флористических горизонтов с фаунистическими связано с определенными трудностями, так как последние развиты преимущественно к югу от угленосной площади. Достоверно известно, что угленосные отложения залегают выше тымовской свиты туронского возраста (зона Inoceramus lamarcki). Имеется ряд указаний на находки зонального вида нижней зоны коньякского яруса *Inoceramus uwajimensis* в угленосных толщах с флорой, однако не все они достоверны. Заслуживает доверия находка *I. uwajimensis* в нижней части стратотипа арковской свиты, о которой сообщает В. А. Вахрамеев [1966]. На восточном склоне горы Верблюд (падь Ковалева) известно местонахождение *Anapachydiscus naumanni* [Yabe, Shimizu, 1924], приуроченное к слоям с гиляцкой флорой. Этот аммонит встречается в сантоне и нижнем кампане.

В жонкьерском разрезе М. А. Пергамент [1974] выделяет зону Inoceramus transpacificus (сантон), охватывающую песчаные отложения мощностью около 335 м (мощность явно преувеличена, так как весь разрез жонкьерской свиты не более 250 м). Выше следует зона I. patootensis — I. orientalis matsumotoi (нижний кампан, отвечает зоне I. orientalis T. Ma-

цумото). На нее приходится около 40 м разреза, в том числе флороносная пачка. В августовском разрезе верхняя угленосная пачка красноярковской свиты залегает над слоями с *Pachydiscus gollevilensis — P. subcompressus* или частично замещает их. Бошняковская свита в принимаемом здесь объеме (туфогенная толща) стратиграфически соответствует развитым в районе Синегорска — Загорска синегорским слоям — морским отложениям с фауной мелких пелеципод, сменяющей иноцерамово-аммонитовую фауну красноярковской свиты.

Т. Г. Калишевич [1975] датирует синегорскую фауну данием — палеоценом. Е. Д. Заклинская относит пыльцевой комплекс этих слоев к датско-палеоценовому этапу развития палинофлор. Сочетание палеоценовых доминирующих видов с некоторыми сенонскими реликтами характерно как для бошняковской флоры, так и для синегорской биоты в целом.

Взаимоотношения флористических и фаунистических слоев показаны в табл. 2. Дополнительные соображения о возрасте сахалинских тафофлор высказаны ниже, при обсуждении общей направленности мелового флорогенеза в Тихоокеанском поясе.

Таблица 2

Стратиграфическое положение флористических горизонтов

Ярус	Зона (слои)	Флора
Датский	Синегорские слои с *Thyasira*	Бошняковская с *Metasequoia occidentalis — Corylites protoinsignis*
Маастрихтский	Pachydiscus gollevilensis — P. subcompressus	Августовская с *Paraiaxodium — Trochodendroides arctica*
Кампанский	Canadoceras kosmati	
	Inoceramus schmidti	
	Inoceramus patootensis — I. orientalis matsumotoi	Жонкьерская с *Magnoliaephyllum magnificum — Myricaephyllum yokoyamae*
Сантонский	Anapachydiscus naumanni, Inoceramus transpacificus, I. mihoensis	Гиляцкая (флора Мгачи) с *Araliaephyllum polevoi — Debeya tikhonovichii*
Коньякский	I. uwajimensis (I. stantoni)	Айнусская (флора Половинки) с *Protophyllum schmidtianum*

СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ

Основные результаты таксономической ревизии меловой флоры Сахалина сводятся к следующему. Среди споровых подтверждена правильность определений *Marchantites* и *Dicksonia*. Папоротники десяти видов *Gleichenia*, *Anemia*, *Thinnfeldia*, *Pecopteris* и *Cladophlebis* (Криштофович, Байковская, 1960) отнесены к одному виду *Cyathea sachalinensis* (Krysht.) Krassil. *Asplenium dicksonianum* переведен в род *Anemia*. *Osmunda*, *Onoclea* и *Woodwardia* — новые элементы сахалинской флоры.

Среди голосеменных уточнены видовые определения *Nilssonia*, *Ginkgoites* и *Sagenopteris*. Десять видов *Agathis*, *Cephalotaxopsis*, *Sequoia*, *Elatocladus* (Криштофович, Байковская, 1960) отнесены к одному виду *Sequoia reichenbachii* (Gein.) Heer. Объединены также «*Protophyllocladus polymorphus*» и «*Thinnfeldia* (*Sachalinia*) *sachalinensis*» (последний вид ошибочно относили к папоротникам). Род *Protophyllocladus*, по-видимому, принадлежит семейству Cupressaceae. *Cycas* и *Araucaria* — новые представители сахалинских голосеменных.

Для покрытосеменных принята морфологическая система. Платанофиллы (*Platanus*, *Credneria*, *Protophyllum*, восемь видов), группа «*Viburnum*», некоторые «*Populus*», «*Quercus*», «*Ficus*» и «*Cissus*» отнесены к двум видам *Protophyllum*. Четыре вида «*Zizyphus*» объединены с *Trochodendroides sachalinensis* (Krysht.) Krysht. Уточнены характеристики и систематическое положение *Araliaephyllum polevoi* (Krysht.) Krassil., *Debeya tikhonovichii* (Krysht.) Krassil., *Liriophyllum sachalinense* Krysht., *Magnoliaephyllum magnificum* (Dawson) Krassil., *Myricaephyllum yokoyamae* (Krysht.) Krassil. и некоторых других видов. Впервые описаны новые виды *Debeya*, *Laurophyllum*, новые роды по листьям *Mgatschia* и *Jonquieria*, плоды и семена из Мгачи, бошняковские покрытосеменные.

Позднемеловые флоры исключительно важны для филогении и систематики. Они, по-видимому, превосходят флоры всех других геологических эпох по разнообразию высших таксонов. Типичные мезозойские группы сочетаются в них с провозвестниками кайнозоя. В позднемеловой летописи сохранились сведения как о заключительных этапах эволюции мезозойских растений, так и о первичной дифференциации новых групп, определившей основные черты их современной системы. К сожалению, позднемеловые флоры не всегда оправдывают возлагаемые на них надежды, так как сохранность здесь, как правило, хуже, чем в юрских — раннемеловых или палеогеновых захоронениях (это, по-видимому, справедливо не только для Дальнего Востока, но и для всего мира). Поэтому филогенетические и таксономические идеи, изложенные ниже, носят большей частью предварительный характер.

ПЕЧЕНОЧНИКИ

Сахалинский печеночник был первоначально описан как *Stenopteris jimboi* Krysht. и затем как *Marchantites jimboi* (Krysht.) Krysht. В соответствии с принятой сейчас классификацией ископаемых печеночников его следовало отнести к *Hepaticites*, так как строение слоевища не было изучено [Lundblad, 1955].

С помощью мацерации и просветления слоевищ обнаружены воздушные камеры и таким образом подтверждена принадлежность к *Marchantites*. В эволюционном плане эта находка интересна тем, что указывает на преобладание воздушных камер типа *Marchantia* среди позднемеловых слоевищных печеночников, тогда как их раннемеловые предшественники чаще имели вытянутые камеры типа *Stephensoniella* (как у *Striatothallus*, см. Krassilov, 1973b). Такая хронологическая последовательность хорошо согласуется с конденсационной теорией эволюции слоевища маршанциевых (Mehra, 1958).

ПАПОРОТНИКИ

Osmundaceae. Филогения осмундовых, построенная Ч. Миллером (Miller, 1971) на основе сравнительно-анатомических исследований с учетом морфологии листьев и спороношений, постулирует происхождение *Osmunda* в мезозое от предка, занимающего промежуточное положение между *Osmunda* s. s. и *Osmundastrum*. К такому гипотетическому предку, по-видимому, близка *Osmunda* («*Raphaelia*») *diamensis* (Sew.) Krassil. — древнейший представитель этого рода. Диморфизм листьев, строение спорангиев и спор сближает ее с *Osmundastrum*, но листья дваждыперистые, как у *Osmunda*. В юрских флорах Сибирской палеофлористической области *O. diamensis* — самый обычный папоротник. В южных флорах она не известна. Здесь ее замещают осмундовые с верхушечной группой утолщенных клеток спорангия — *Todites* и *Osmundopsis*, практически не проникающие в Сибирскую обл. Диморфизм листьев и редукция пластинки фертильных перьев, по-видимому, развивались параллельно в северной и южной группах.

Эти данные позволяют считать Сибирскую обл. центром происхождения *Osmunda*. Первичная дифференциация рода также, вероятно, протекала в Сибирской обл., о чем свидетельствует раннее появление его подродов в ископаемых флорах восточной Азии. *Cladoplebis frigia* имела диморфные листья, но спороношение пока не изучено. Листья типа *O. regalis* известны с раннего мела [Красилов, 1967] и более достоверны с турона (*O. asuwensis* Matsuo). К тому же типу относится *Osmunda* из маастрихта Сахалина. Давнее разделение объясняет морфологическую обособленность подродов, которые Миллер и некоторые другие исследователи склонны возвести в ранг самостоятельных родов.

Schizaeaceae. Один из самых обычных меловых папоротников уже более ста лет известен как *Asplenium dicksonianum* Heer, хотя, в сущности, нет никаких оснований для отнесения его к роду *Asplenium*. Альбские листья этого вида трудно отличить от *Ruffordia goeppertii* — раннемелового представителя схидеевых, очень близкого современной *Anemia*. В сахалинских местонахождениях «*Asplenium*» *dicksonianum* встречен вместе с фертильными перьями анемиевого типа. Это обстоятельство, а также морфология стерильных листьев указывают на его принадлежность *Anemia*.

Dicksoniaceae. Юрские и раннемеловые папоротники со сфеноптероидной листвой и краевыми сорусами обычно относят к роду *Coniopteris*, а позднемеловые того же типа — к *Dennstaedtia*. Эта традиционная практика совершенно лишена оснований, так как спороношения позднемеловых «*Dennstaedtia*» до сих пор оставались неизученными. А. Н. Криштофович [1920] отступил от традиции, отнеся сахалинский папоротник к *Dicksonia*. Он в то же время отметил сходство *Dicksonia mamiyai* с юрскими *Coniopteris*.

Индузии *Coniopteris* считали бокаловидными, как у современного *Thyrsopteris*, однако детальное изучение нескольких видов из юры и нижнего мела Буреинского бассейна привело автора к выводу, что индузии

в действительности двухстворчатые с неравными створками, как у *Dicksonia* и *Culcita*. Такое же строение имеет индузий сахалинской *Dicksonia mamiyai*. Описанные из других верхнемеловых местонахождений «*Dennstaedtia*», по-видимому, также относятся к *Dicksonia*. Внешняя створка индузия у этого рода образована модифицированным краем перышка. У юрских и раннемеловых видов со слабо редуцированными фертильными перышками внешняя створка еще мало отличается от края пластинки, тогда как у *D. mamiyai* она утратила листовидный характер и резко обособлена, как у современных диксоний.

Cyatheaceae. Циатеевые — второе семейство позднемеловых древовидных папоротников, остававшееся до последнего времени практически неопознанным, хотя оно играет важную роль во флорах этого возраста. Почти в каждом захоронении от Сахалина до Гренландии есть папоротники, определяемые как *Gleichenia* или *Gleichenites* на основании некоторого сходства их листьев с современными видами первого рода. Сорусы всех меловых «*Gleichenia*» состоят из большого числа спорангиев с крупными спорами, не характерными для глейхениевых. Спорангии и споры скорее указывают на родство с циатеевыми. У сахалинской «*Gleichenia*» *sachalinensis* сохранились следы чашевидного циатиформного индузия, не оставляющего сомнений в ее принадлежности к циатеевым. Согласно классификации Р. Трион [Tryon, 1970], такие индузии имеют некоторые виды *Cyathea* и *Alsophila*. Трион полагает, что строение индузия изменчиво в пределах рода. При всех достоинствах классификации Трион, она, к сожалению, не подходит для ископаемых папоротников, так как основана на признаках, которые у них не сохраняются. Поэтому я принимаю более традиционную систему и отношу виды с циатиформным индузием к *Cyathea*.

А. Трион и Л. Фельдман (Tryon, Feldman, 1975) считают наиболее примитивным индузием в семействе циатеевых гемителиоидный («чешуевидный»). За ним следуют менискоидная, дискоидная, циатиформная и кувшинчатая формы циатеоидного индузия и, наконец, сфероптероидный индузий, полностью облекающий сорус. Палеонтологическая летопись, по-видимому, подтверждает такую последовательность, так как юрские и раннемеловые виды имели преимущественно гемителиоидный или менискоидный индузий [*Aspidistes thomasii* Harris, *Cyathea tyrmensis* (Sew.) Krassil.], циатиформный тип появляется лишь в позднем мелу. Раннемеловой дальневосточный вид *Alsophilites nipponensis* (Красилов, 1967) с фертильными листьями, напоминающими *Gleichenia*, наиболее близок позднемеловым циатеевым и может рассматриваться как их возможный предок. Его сорусы были защищены подогнутой пластинкой перышка, как у современной *Alsophila gleichenioides*.

Фертильные листья сахалинской циатеи некритически определяли как *Gleichenia* (несколько видов) и *Pecopteris bohemica*, тогда как полиморфные стерильные листья относили к *Cladophlebis* и даже Thinnfeldia.

Сахалинские Aspidiaceae и Blechnaceae интересны лишь в том отношении, что помогают установить хронологию распространения *Onoclea* (в кампане) и *Woodwardia* (в дании). Оба рода обычны в палеогеновых флорах.

ГОЛОСЕМЕННЫЕ

Внимание исследователей позднемеловых флор сосредоточено главным образом на покрытосеменных, голосеменные обычно остаются в тени как группа, эволюционные потенции которой уже исчерпаны. В действительности голосеменные в позднем мелу претерпели не менее значительные эволюционные изменения, чем цветковые.

Саговниковые. Одним из важнейших результатов изучения сахалинской флоры я считаю открытие *Cycas* в классическом местонахожде-

нии Мгачи. Это — самая древняя и единственная в мезозое находка, датирующая появление филогенетически наиболее важного рода саговниковых. По традиционным представлениям, саговниковые, наряду с гинкговыми, — самая примитивная группа современных голосеменных, а *Cycas* — наиболее архаичный род в этой группе. Его «мегаспорофиллы» обычно служат моделью первичной репродуктивной структуры голосеменных, а в некоторых построениях — прототипом плодолистика. Саговниковых многие считают предками цветковых (или только однодольных). Между тем их эволюционная история неясна, да и само понятие «саговниковые» довольно расплывчато. Как филлоспермные голосеменные они попадают в одну группу с птеридоспермами. На таксономический статус птеридоспермов сильно повлияло то обстоятельство, что их долгое время считали папоротниками. Открытие семязачатков у «папоротников» произвело большое впечатление и способствовало выделению самостоятельного порядка. Не будь этого, птеридоспермы, наверное, отнесли бы к саговниковым. Впоследствии было выявлено такое разнообразие репродуктивных структур птеридоспермов, что саговниковые теперь вполне укладываются в рамки этой очень гетерогенной группы. Расширительная трактовка саговниковых позволяет говорить об их появлении в палеозое. Однако в более узком смысле саговниковые — значительно более молодая группа. Т. Гаррис [Harris, 1976] подверг сомнению предложенную Р. Флорином интерпретацию мезозойских «саговниковых». Юрские и более древние саговниковидные листья резко отличаются от *Cycas* по строению эпидермиса и принадлежат вымершим родам *Pseudocycas*, *Paracycas* и *Leptocycas* [Delevoryas, Hope, 1971]. В сущности, сахалинский вид *Cycas cretacea* — первый достоверный представитель саговниковых. Напрашивается предположение, что настоящие саговниковые возникли в мелу одновременно с цветковыми и что они — геологически наиболее молодая группа голосеменных.

А. Мёзе (Meeuse, 1963) высказал предположение, что мегаспорофиллы саговника — результат конгенетального слияния фертильного побега (гиноклада) с поддерживающей брактеей (стегофиллом). Впоследствии он отказался от такой интерпретации. Палеоботанические данные пока не могут пролить свет на природу этого органа, хотя относительная геологическая молодость *Cycas* косвенно свидетельствует о вторичности листовидного облика его мегаспорофиллов.

Гинкговые. По соотношению цельной и рассеченной форм листовой пластинки сахалинский *Ginkgoites* занимает промежуточное положение между юрскими — раннемеловыми видами, у которых рассеченные листья обычно преобладают, и палеогеновыми — современными, где они очень редки. Слабое развитие эпидермальных выростов и незначительная протектированность устьиц сближают его с более молодыми видами. Сопутствующие ему семена ближе к семенам современной гинкго, чем их раннемеловые предшественники. Принадлежность сахалинских листьев и семян роду *Ginkgo* вполне вероятна, тогда как в более древних отложениях этот род достоверно не установлен, не исключено, что гинкго — хрестоматийное живое ископаемое — появилась лишь в позднем мелу и геологически моложе некоторых цветковых. Использование гинкго в качестве геологически самого древнего из доживших до наших дней родов (в кариосистематике, молекулярной филогении по цитохрому с и т. д.) едва ли оправдано.

Нилссониевые. По строению женских репродуктивных органов этот порядок можно подразделить на две группы — биниевых (гиноклады типа *Beania*) и геологически более молодых диропалостахиевых, которые входят в группу проангиоспермов [Krassilov, 1975a]. Листья тех и других (*Nilssonia*) практически неразличимы. Консерватизм листьев резко контрастирует с быстрой эволюцией репродуктивных органов в позднем мезозое и противоречит представлению о неустойчивости и невысокой

таксономической ценности листовых признаков. Сахалинская *Nilssonia serotina* имела как цельные, так и сегментированные листья. Такое сочетание двух листовых фенотипов характерно для юрских нилссоний (*N. acuminata*) и не встречается у раннемеловых видов, по-видимому, принадлежащих Dirhopalostachyaceae.

К е й т о н и е в ы е. *Sagenopteris*, наряду с *Nilssonia*, демонстрирует исключительный консерватизм листовых признаков. Строение листа у этого рода не изменялось в течение по меньшей мере 100 млн. лет (со второй половины триаса по поздний мел). Сахалинская *S. microphylla* отличается от юрских и раннемеловых видов лишь менее крупными листочками и несколько более специализированным устьичным аппаратом.

Х в о й н ы е. В позднем мелу сложилось весьма устойчивое сочетание хвойных — *Araucaria*, *Sequoia*, «*Cephalotaxopsis*», *Cupressinocladus* («Thuja») и *Protophyllocladus*. Оно повторяется с исключительным постоянством во всех крупных захоронениях северного полушария. Выводы, полученные при изучении сахалинских хвойных, вероятно, справедливы и для других тафофлор этого возраста.

A r a u c a r i a c e a e. Сахалинская араукария относится к числу наиболее важных находок последних лет. Она интересна как новый для науки северный вид этого древнего рода хвойных, обитающего сейчас лишь в южном полушарии. Строение эпидермиса сахалинского вида (волосовидные выросты в основании устьичной ямки) настолько своеобразно, что его можно считать представителем особой вымершей группы. Он свидетельствует о высоком разнообразии мезозойских араукарий северного полушария. Если высокое разнообразие может служить критерием центра происхождения, то араукарии, вопреки известной теории Р. Флорина, возникли в Евразии, а не в южном полушарии. Араукария интересна так же как климатический индикатор (см. следующую главу).

T a x o d i a c e a e. Секвойя вне сомнения была доминирующим родом среди позднемеловых хвойных. О. Геер, описывая гренландские *Sequoia*, положил начало традиции крайнего видодробительства: небольшие отличия в морфологии побега служили достаточным основанием для выделения особого вида. В каждом крупном местонахождении определяли не менее пяти-шести видов, причем их сочетание непременно повторялось от одной выборки к другой, создавая впечатление (совершенно неправдоподобное) обязательной синтопии всего набора видов. Исследователи сахалинской флоры, следуя этой традиции, выделили шесть видов *Sequoia* (те же, что и в гренландской флоре) и еще часть материала отнесли к *Agathis* (шишечные чешуи), *Cephalotaxopsis* и *Torreya*. Между тем полиморфизм листьев сахалинских секвой укладывается в рамки изменчивости современной *S. sempervirens* и все они, очевидно, принадлежат одному виду — обычной в позднем мелу *S. reichenbachii*.

Р. Чени [Chaney, 1951] высказал предположение, что такие меловые виды с чешуевидными листьями, как *S. reichenbachii*, *S. ambigua*, *S. fastigiata*, *S. subulata*, относятся к *Sequoiadendron*. В действительности у этих «видов» были также побеги с плоскими бифациальными листьями, но их систематически описывали под другими названиями — *S. heterophylla*, *S. rigida*, *Elatocladus smittianus*. Стоит обратить внимание на то обстоятельство, что практически во всех флорах (Гренландия, Чехословакия, Казахстан, Сахалин и др.) эти названия сопутствуют «видам» первой группы, указывая на регулярное проявление листового диморфизма.

В доплейстоценовой истории таксодиевых можно наметить три основных этапа.

1. Поздняя юра — ранний мел. Таксодиевые представлены вымершими родами, образующими две нечетко обособленные группы: *Elatides — Athrotaxites* и *Sphenolepis—Athrotaxopsis* [Harris, 1953; Красилов, 1967]. Первая группа, по-видимому, дала начало подсемейству Cunninghamioidae, а вторая — *Sequoia* и *Sequoiadendron*.

2. Поздний мел. Судя по размерам эпидермальных клеток и устьиц, среди позднемеловых секвой преобладали диплоидные виды (на размеры клеток и устьиц влияют, разумеется, не только уровень плоидности, но и экологические факторы; однако условия обитания секвой мало менялись в ходе их геологической истории: см. главу «Палеоэкология»). Можно предположить, что в результате гибридизации диплоидных видов возникали полиплоидные комплексы, от которых в наши дни сохранился лишь единственный аллогексаплоид *S. sempervirens*. Другой основной позднемеловой род — *Parataxodium* — также, возможно, принимал участие в гибридизационных процессах.

В северных местонахождениях Азии и Северной Америки обычны хвойные с бифациальными листьями, напоминающие *Sequoia* и *Metasequoia*. А. Голлик [Hollick, 1830], описывая ископаемую флору Аляски, определил их как *Cephalotaxopsis* (несколько видов). Это родовое название было принято также отечественными палеоботаниками. *Cephalotaxopsis* стал непременным компонентом меловых флор. Типовой вид этого рода из нижнего мела США, как показал Р. Флорин (Florin, 1958), относится к семейству Тахасеае, тогда как позднемеловые виды по эпидермальным признакам не имеют ничего общего ни с типом рода, ни с Тахасеае, а, безусловно, принадлежат семейству таксодиевых. Их, таким образом, следует исключить из *Cephalotaxopsis*. Ч. Арнольд и Дж. Лаузер [Arnold, Lowther, 1955] описали из аляскинских местонахождений новый род *Parataxodium*, побеги которого неотличимы от встреченных там же «*Cephalotaxopsis*». Род *Parataxodium* был выделен как промежуточный между *Taxodium* и *Metasequoia*. Подобно этим современным таксодиевым, он, по-видимому, сбрасывал брахибласты в зимнее время. *Parataxodium*, возможно, отделился от комплекса меловых *Sequoia* в начале позднемеловой эпохи и адаптировался к умеренному сезонному климату.

3. Датский век — неоген. Занимают господствующее положение *Metasequoia*, *Taxodium* и *Glyptostrobus*. Редкие фенотипы, сочетающие признаки этих родов и *Parataxodium*, появлялись еще в сеноне (например, *Glyptostrobus comoxensis* Bell). В филогении таксодиевых нельзя не учитывать возможность гибридогенного происхождения: современные роды, обитающие обособленно в разных частях света, легко гибридизируют, а в прошлом они росли бок о бок. *Taxodium* и *Glyptostrobus* сочетают признаки Cunninghamioidae и группы *Sequoia* — *Metasequoia*. Это наводит на мысль, что гибридизация играла определенную роль в их становлении.

Cupressaceae. Это второе по значению семейство меловых хвойных повсеместно представлено побегами с декуссатными листьями, описанными как *Thuja* и *Cupressinocladus*. По эпидермальным признакам они сходны с *Chamaecyparis* и *Libocedrus*. У рода *Androvettia* выражена тенденция к образованию филлокладиев, наиболее полно проявившаяся у *Protophyllocladus*. Его филлокладии в прошлом принимали за листья папоротников или птеридоспермов, а перистонадрезные листовидные побеги сахалинского *Protophyllocladus* до недавнего времени относили к *Thinnfeldia* или *Sachalinia*. Название этого рода указывает на сходство с *Phyllocladus* (Podocarpaceae). Я, однако, считаю его крайним членом ряда, в начале которого стоят *Cupressinocladus* и *Androvettia*. Филлокладии, по-видимому, возникли параллельно (но в разное время) у подокарповых и кипарисовых.

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ

В филогенетике покрытосеменных долгое время господствовала теория их очень древнего, раннемезозойского или даже палеозойского происхождения от неизвестных предков. Позднемеловых цветковых считали уже значительно удалившимися от общего предка и, следовательно, почти

бесполезными для решения проблемы происхождения и ранней эволюции группы. Их, как правило, относили к современным родам. В последние годы положение изменилось. Палеонтологические указания на появление цветковых в начале мелового периода воспринимаются сейчас с бóльшим доверием. Соответственно изменилось и отношение к меловым цветковым. В них стали видеть свидетельства исходной дифференциации, определившей основную структуру современной системы. Далее было показано, что листовые признаки весьма устойчивы и на высших таксономических уровнях имеют не меньший вес, чем признаки репродуктивной сферы. Все это обусловило повышенный интерес к морфологии листьев. Появились новые классификации листовых структур [Mouton, 1970; Mädler, Straus, 1971; Hickey, 1973; Dilcher, 1974; Melville, 1976]. Л. Хикки и Д. Дильчер выделяют размерные категории по длине (до 2, 5 см, 10 см и более 10 см) и площади пластинки (лептофиллы, нанофиллы, микрофиллы, мезофиллы, макрофиллы и мегафиллы) и предлагают ряд терминов для описания формы пластинки в целом, основания, верхушки и края. Они различают острую, остроконечную, оттянутую, тупую, закругленную, мукронатную (с насаженным острием), притупленную, выемчатую и усеченную формы верхушки, острое (нормальное, клиновидное, низбегающее), тупое (те же подтипы), закругленное, усеченное, сердцевидное, ушковатое, стреловидное, копьевидное и щитовидное основание. Край с вырезами в $^1/_4$ расстояния до продольной оси листа или более описывается как лопастной, менее $^1/_4$ — как зубчатый. Типы зубцов те же, что и типы верхушки листа, но с указанием угла наклона оси, формы передней и задней (апикальной и базальной) сторон (прямая, вогнутая, выпуклая), формы синусов (закругленные, острые), расставленности (правильная, или равномерная с варьированием интервалов не более 25%). Типы жилкования следующие.

1. Перистое — с единственной первичной (средней) жилкой, от которой отходят жилки высших порядков.

А. Краспедодромное — вторичные жилки оканчиваются в крае.

1) простое — все вторичные жилки и их ветви оканчиваются в крае;

2) семикраспедодромное — одна из ветвей вторичной жилки оканчивается в крае, другая соединяется со следующей вторичной;

3) смешанное — часть вторичных оканчивается в крае и около половины соединяются между собой.

Б. Камптодромное — вторичные жилки не оканчиваются в крае.

1) брохидодромное — вторичные жилки соединяются серией сильных петель;

2) эукамптодромное — вторичные жилки изгибаются вдоль края и затухают, соединяются серией поперечных жилок, не образуя краевых петель;

3) ретикулодромное — вторичные жилки к краю теряются в разветвлениях;

4) кладодромное — вторичные жилки неправильно ветвятся.

В. Гифодромное — вторичных жилок нет или они неразличимы.

2. Параллелодромное — две или более главные жилки отходят вблизи основания, друг за другом, идут параллельно и сходятся у верхушки.

3. Кампилодромное — несколько главных жилок или их ветвей расходятся от одной точки и сходятся к верхушке, образуя дуги, у основания загнутые кверху.

4. Акродромное — две и более главные или сильные вторичные жилки образуют дуги, сходящиеся к верхушке, но не загнутые у основания.

А. Базальное — жилки отходят от основания.

1) совершенное — поднимаются выше $^2/_3$ длины;

2) несовершенное — менее $^2/_3$ длины.

Б. Супрабазальное — жилки отходят выше основания (совершенное и несовершенное).

5. Актинодромное — три и более первичные жилки расходятся радиально от одной точки.

6. Палинактинодромное — с дополнительными пунктами дивергенции выше исходной точки. В типах 5 и 6 различают базальный и супрабазальный, совершенный и несовершенный, краевой, сетчатый и веерообразный подтипы.

При описании жилок указывают толщину (массивная, толстая, средняя, слабая), характер изогнутости, образование краевой жилки и вставочных, или межвторичных жилок (простых и составных — образованных слившимися сегментами третичных жилок).

Основные типы третичного жилкования следующие.

1. Ветвистое — жилки ветвятся, не соединяясь с вторичными.

2. Сетчатое — жилки соединяются друг с другом и со вторичными.

а. Неправильно-сетчатое — углы сетки варьируют.

б. Ортогонально-сетчатое — углы сетки преимущественно прямые.

3. Пересеченное (percurrent) — жилки, отходящие от соседних вторичных, соединяются.

Третичные жилки ветвящиеся, прямые, выпуклые, вогнутые, выпукло-вогнутые, загнутые (recurved) — идущие от вторичной жилки к главной, синусоидные, частые (расстояние менее 5 мм) или редкие. По отношению к главной жилке они могут быть поперечными, продольными или косыми, по отношению друг к другу — чередующимися, супротивными или смешанного типа.

Жилкование края может быть 1) несовершенным (жилки оканчиваются слепо), 2) петельчатым и 3) бахромчатым (жилки сливаются в краевую жилку).

Мелкие жилки оканчиваются слепо или образуют 1) хорошо развитые (правильной формы), 2) несовершенные (неправильной формы, непостоянного размера), 3) не полностью замкнутые ячейки. Форма ячеек треугольная, четырехугольная, пятиугольная, полигональная, округлая и неправильная, размеры очень крупные (более 2 мм), крупные (2—1 мм), средние (1—0,3 мм) и мелкие (менее 0,3 мм). Ячейки пустые или заполненные — с прямой, изогнутой или ветвящейся жилочкой.

Р. Мелвиль [Melville, 1976] считает термины с греческими корнями, введенные в прошлом веке К. Эттингсгаузеном и принятые в классификациях Мутона и Хикки, неудачными. Он предлагает латинскую (и параллельно англизированную) номенклатуру, с различением шести основных типов жилкования:

1) арбускулярное (древовидное) — повторно вильчатое в разных плоскостях;

2) флабеллятное (вееровидное) — первичные жилки прямые или слегка изогнутые, расходящиеся от основания, вильчатые, с анастомозами или без них;

3) пальматное (пальчатое) — первичные жилки расходятся от основания, прямые или изогнутые. С подтипами:

а) ректипальматное (прямопальчатое), как у клена,

б) педатное (стоповидное), как у платана,

в) курвипальматное (сходящееся, или изогнуто-пальчатое);

4) пиннатное (перистое) с подтипами:

а) ректипиннатное (прямоперистое): простое — вторичные оканчиваются в краевых зубцах, сложное — вторичные ветвятся, снабжая краевые зубцы,

б) курвипиннатное (изогнуто-перистое): простое — с петлями вдоль края, кодуговидное — с петлями на расстоянии от края, многодуговидное — с несколькими рядами кулисно расположенных краевых петель.

в) паксиллятное (частокольное) — с частыми вторичными, отходящими под прямым углом, как у нилссонии,

г) лиратное (бороздчатое) — с частыми вторичными, отходящими под острым углом, средняя жилка может состоять из параллельных пучков,

д) пальматипиннатное (пальчато-перистое),

е) метапиннатное (ложноперистое) — перисто расположенные жилки образованы слившимися перемычками между дуговидными или гребневидными жилками;

5) коллиматное (параллельное);

6) конглютинатное (слившееся) — у «когерентных» листьев, образованных слившимися сегментами.

Мелкое жилкование в системе Мелвиля описывается как вильчатосетчатое, полигональное и лестничное (с «шахматным» подтипом). Жилочки внутри ячеек могут быть дендритные, висячие, перистые и других типов.

Системы Хикки и Мелвиля, хотя и частично перекрываются, существенно дополняют друг друга. Некоторые термины Мелвиля, например лестничное (scalariform) жилкование вместо пересеченного (percurrent) у Хикки, больше соответствуют принятым в отечественной литературе. Однако в целом отечественная терминология [Федоров и др., 1956] восходит к системе К. Эттингсгаузена, как и классификация Хикки.

В настоящей работе при описании формы листа принята терминология Федорова, Кирпичникова и Артюшенко [1956]. Размерные категории соответствуют установленным Хикки: листья очень мелкие (длиной менее 2 см), мелкие (2—5 см), средние (5—10 см) и крупные (более 10 см). Основная организация жилкования классифицирована по Мелвилю, поведение жилок у края и мелкое жилкование — по Хикки (сочетание терминов с различной лингвистической основой, на мой взгляд, допустимо). Для новых терминов дано латинское написание. В основу классификации положены следующие признаки (рис. 2).

1. Число первичных жилок и их расположение.

а) перистое — одна первичная (средняя) жилка, поднимающаяся выше середины листа,

б) плюмажное (plumatus) — средняя жилка прослеживается только в нижней половине листа,

в) пальчатое — две и более первичные жилки расходятся и поднимаются выше середины листа,

г) дихазиальное (dichasium) — первичные жилки расходятся и следуют вдоль края, отсылая акроскопические ветви.

д) веерное (flabellatus) — первичные жилки расположены веерообразно,

е) плюмажно-веерное (plumatiflabellatus) — средняя из веерно расположенных жилок ветвится плюмажно,

ж) псилобазальное (psilobasilaris) — первичные жилки у основания голые.

2. Ветвление жилок.

а) не развито — простые (неветвящиеся) жилки,

б) равномерное (aequiramosus) — последовательные жилки ветвятся одинаково,

в) убывающее (retractiramosus) — каждая последующая жилка ветвится меньше предыдущей;

1) пальчато-перистое — базальные жилки поднимаются до середины листа; подтипы — базальное, супрабазальное, смещенное (базальные жилки выходят не из одной точки).

2) субпальчато-перистое — базальные жилки не поднимаются до середины листа (те же подтипы).

3. Форма жилок — прямые, косые, изогнутые. Соответственно выделяются прямо-, косо-, изогнуто-перистое (пальчатое) жилкование (ortho-,

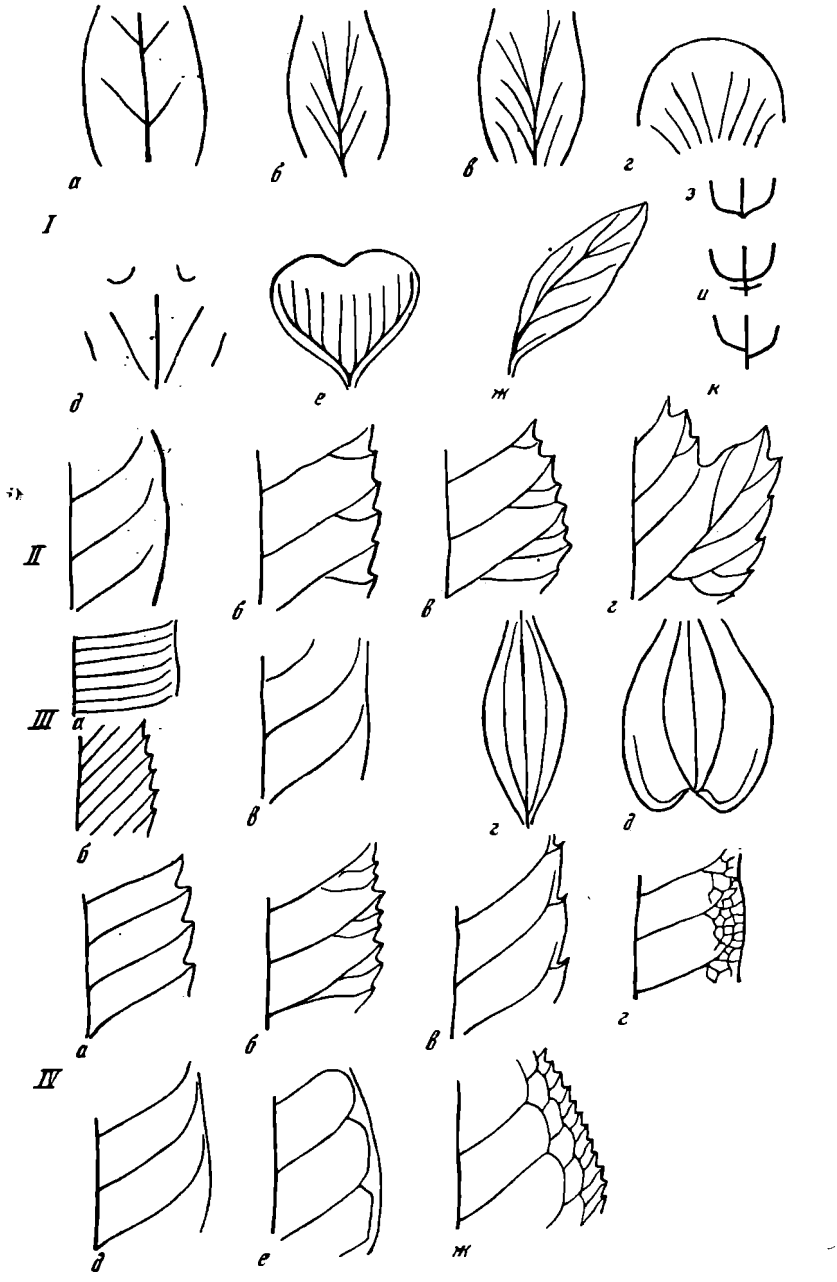


Рис. 2. Типы жилкования

I — число и расположение первичных жилок: *а* — перистое, *б* — плюмажное, *в* — плюмажно-веерное, *г* — веерное, *д* — пальчатое, *е* — дихазиальное, *ж* — псилобазальное, *з* — базальное, *и* — супрабазальное, *к* — смещенное; *II* — ветвление жилок: *а* — простые, *б* — равное ветвление, *в*, *г* — убывающее ветвление субпальчато- и пальчато-перистое; *III* — форма и частота жилок: *а* — паксилятные, *б* — лиратные, *в* — изогнутые, *г* — акродромные, *д* — кампилодромные; *IV* — поведение жилок возле края: *а* — краспедодромное, *б* — сложнокраспедодромное, *в* — семикраспедодромное, *г* — ретикулодромное, *д* — эукамптодромное, *е* — брохидодромное, *ж* — фестончато-брохидодромное

plagio-, curvipinnate/palmate). Акродромное и кампилодромное жилкование — разновидности изогнуто-пальчатого.

4. Частота жилок. К описательным терминам «частые» и «редкие», или «немногочисленные», добавляются термины Мелвиля паксилятные («частокольные») и лиратные («бороздчатые»).

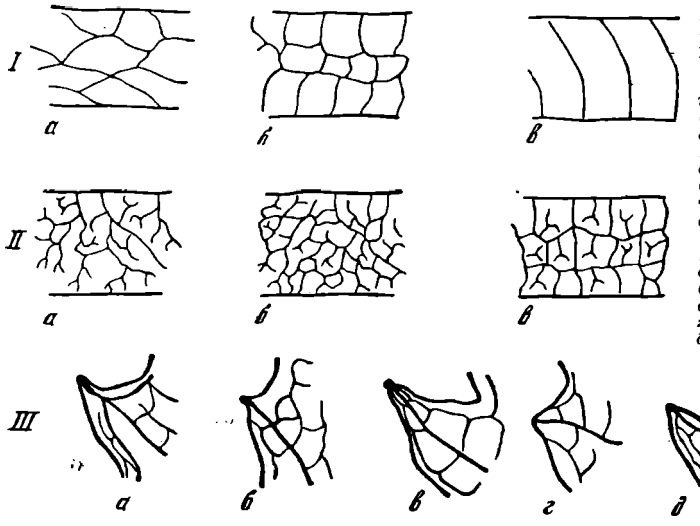


Рис. 3. Мелкое жилкование и краевые зубчики

I — третичное жилкование:
а — неправильно-сетчатое,
б — ортогонально-сетчатое,
в — пересеченное;
II — ячейки мелких жилок:
а — неразвитые,
б — не полностью замкнутые,
в — хорошо развитые [по Hickey, 1973];
III — зубчики:
а — хлоронтоидные,
б — монимиоидные,
в — платаноидные,
г — уртикоидные,
д — куниоидные [по Hickey, Wolfe, 1975]

5. Поведение жилок возле края: те же типы, что и в системе Хикки (краспедодромный, сложно-краспедодромный, семикраспедодромный, эукамптодромный, ретикулодромный, брохидодромный, фестончато-брохидодромный). Брохидодромные жилки с частыми ответвлениями, идущими от внешнего края петель к краю (к краевым зубчикам), я называю щ е т о ч н ы м и (strigillatus).

В последнее время Л. Хикки и Дж. Вулф [Hickey, Wolfe, 1975] проанализировали распределение листовых признаков в системе цветковых, разработанной А. Л. Тахтаджяном и А. Кронквистом. Им удалось составить обобщенную характеристику листьев подклассов и отдельных порядков.

Основываясь на листовых признаках, Хикки и Вулф предложили свое решение спорных таксономических вопросов. Так, Euphorbiaceae отнесены к Dilleniidae, Illiciales — к Magnoliidae, Juglandales — к Rosidae. Эволюция жилкования у двудольных, по Хикки и Вулфу, шла от перистого неправильно-камптодромного с неупорядоченной сетью жилок высших порядков ко все более упорядоченному, с хорошо развитой сетью правильных ячеек. Эти исследователи находят подтверждение такой последовательности в палеонтологической летописи. Они наметили также основные тенденции морфологической эволюции листьев в отдельных подклассах и порядках (например, у Magnoliales жилкование эволюционирует в направлении эукамптодромного, неупорядоченная сеть жилок сменяется правильной, происходит утрата прилистников). Большое внимание уделено типам краевых зубчиков, таксономическое значение которых, по мнению Хикки и Вулфа, недооценивалось. Наиболее важные типы зубчиков (рис. 3):

1) хлорантоидный — железистый, с прозрачной неопадающей вздутой шляпкой, срединная жилка соединяется с боковыми высшего порядка;

2) монимиоидный — железистый, срединная жилка не соединяется с боковыми;

3) платаноидный — железистый, боковые жилки образуют серию петель, сходящуюся к срединной, но не соединяющуюся с нею;

4) уртикоидный — нежелезистый, срединная жилка соединяется с боковыми;

5) щетинковый — с выступающей срединной жилкой;

6) теоидный — конец срединной жилки расширен, заполнен непрозрачным веществом, верхушка зубчика с опадающей щетинкой.

7) куниоидный — жилка ветвится у основания зубца, посылая одну из ветвей вдоль его переднего края.

Хлорантоидный тип преобладает у Ranunculaceae, некоторых Magnoliidae и Hamamelididae, теоидный — у Dilleniidae и куноиоидный — у Rosidae.

Еще в прошлом веке многие исследователи выражали сомнение в достоверности определения ископаемых листьев двудольных на основе макроскопических признаков. А. Натгорст и Г. Конвенц предлагали пользоваться названиями современных родов лишь в тех случаях, когда определение не вызывает сомнений. В остальных случаях они рекомендовали прибавлять к названию окончание «phyllum» [Conwentz, 1886]. Некоторые выделенные таким образом роды рассматривались как сборные («Collectivgattungen»), отвечающие целому семейству или даже порядку (например, *Palmophyllum*).

Л. Хикки, Дж. Вулф считают, что определения в работах палеоботаников прошлого и начала нынешнего века (Эттингсгаузена, Сапорта, Лекере, Голлика, Нолтона, Берри, Чени и других) морфологически необоснованны и большей частью недостоверны. Специальные сравнительно-морфологические исследования архитектуры листьев, безусловно, повысят точность палеоботанических определений. Они, однако, не могут существенно улучшить систему меловых покрытосеменных без разработки специальной морфологической классификации листьев. Необходимость такой классификации я вижу в следующем.

1. Система современных двудольных (А. Л. Тахтаджяна, А. Кронквиста или какая-либо другая) выступает по отношению к меловым покрытосеменным в роли наложенной (искусственной), а не естественной, построенной индуктивно (естественная система отражает реальные отношения между объектами, искусственная — отношения, введенные систематиком). Определение места ископаемых органов в этой системе всегда более или менее субъективно, что ведет к большим потерям информации. Представим себе положение монографа рода *Aralia*, который хочет составить сводку палеоботанических находок (подобные работы ведутся в Ботаническом институте АН СССР и других учреждениях). Он, безусловно, просмотрит все палеоботанические виды, отнесенные к *Aralia*, и убедится, что они большей частью определены ошибочно. Он не оставит без внимания многочисленные *Araliaephyllum* и *Araliopsis*, также не имеющие ничего общего с аралиевыми. Но он едва ли догадается искать следы интересующего его рода среди ископаемых «*Nyssa*» или «*Rhamnus*», хотя листочки настоящей аралии, возможно, скрываются под этими названиями.

Прибавление к основе родового названия «phyllum» или «ites» не меняет дела, если применение названия остается субъективным и подчинено системе современных растений. Один и тот же лист попадет в *Araliaephyllum*, если будет принят за лист аралиевого, и в *Lauroceaephyllum*, если другой автор найдет у него признаки лавровых. Доступ к информации по-прежнему крайне затруднен. Очевидно, лишь индуктивная система с четкими диагнозами таксонов (включающими листья определенного морфологического типа, а не сходные с листьями того или иного современного рода) и строгое следование принципу приоритета в применении названий может служить общим языком и сократить потери информации.

2. Исследование дифференциации типов листьев у ранних двудольных имеет большое значение для филогении этой группы. Несмотря на хорошо известный параллелизм и конвергенцию листовых признаков, они нередко более устойчивы, чем признаки других органов. Не случайно меловые листья относят к современным родам, а плоды и пыльцевые зерна того же возраста — к вымершим родам. Широко распространенное убеждение, что модификационная пластичность сочетается с быстрой эволюцией, совершенно не оправдывается в отношении листьев, они в эволюционном плане весьма консервативны. Поэтому можно ожидать некоторого соответствия системы ископаемых листьев системе современных по-

крытосеменных. В классификации, предложенной ниже, я использовал основу названия современных таксонов, если выделяемый морфотип встречается у их представителей. Это не означает, однако, что классификация носит ретроспективный характер и копирует систему А. Л. Тахтаджяна, А. Кронквиста или какую-либо другую. Она задумана как чисто индуктивная.

Морфологическая система позволяет более точно датировать появление того или иного типа листьев, проследить его геологическую историю, а также определить соотношения морфологических групп, характерные для последовательных геологических эпох. С этой целью система может быть доведена до современности, хотя уже в неогене родовая принадлежность многих листьев распознается вполне уверенно.

На данной стадии классификация еще не требует сложной иерархии таксономических категорий, как в палиносистематике. Двух надродовых категорий — группы и надгруппы, — очевидно, достаточно. Оригинальные диагнозы родов по листьям нередко содержат лишь указания на сходство с современным родом (например, диагноз рода *Alnites* Goeppert, 1852: «folia penninervia, foliis Alni similia»). В предлагаемой системе они заменены новыми диагнозами, составленными главным образом по изображениям в протологе. Диагнозы подлежат уточнению в дальнейшем. Еще раз подчеркну, что род по листьям, название которого образовано от основы названия современного рода, не соответствует этому последнему и может не иметь даже поверхностного сходства с его листьями. «Collectivgattungen» решительно исключаются.

ГРУППА LAUROFOLIA

Листья средние и крупные, продолговатые или эллиптические, цельные, реже трехлопастные или с редуцированной лопастностью, цельнокрайние. Жилкование изогнуто-перистое или изогнуто-пальчато-перистое эукамптодромное, обычны вставочные жилки. Третичное жилкование сетчатое, ячеистость от несовершенной до хорошо развитой (рис. 4).

Ключ к определению родов

1. Жилкование перистое и субпальчато-перистое 2
   2. Вставочные жилки редкие 3
      3. Вторичные жилки изогнутые эукамптодромные, ячеистость мелкая, хорошо развитая . . . . . (1) *Laurophyllum*
      3. Вторичные жилки косые, очень тонкие . . . . (2) *Proteoides* (*Myrtophyllum*, *Grevilleophyllum*)
   2. Вставочные жилки обычны 3
      3. Не более одной вставочной жилки между двумя вторичными . . . . . (3) *Magnoliaephyllum* (*Magnoliastrum*, *Magnoliphyllum*)
      3. Две и более вставочные жилки между каждой парой вторичных . . . . . (4) *Ficonium*
1. Жилкование пальчато-перистое 2
   2. Листья лопастные или с редуцированной лопастностью . . . . . (5) *Araliaephyllum*, (*Araliopsis*, *Lauraceaephyllum*, *Sachalinella*, *Sassafrophyllum*)
   2. Листья цельные, жилки акродромные . . . . . (6) *Daphnogene* (*Cinnamomophyllum*).

1. Род *Laurophyllum* Goeppert

Типовой вид: *Laurophyllum beilschmiedioides* Goeppert, 1854, с. 45, табл. 10, фиг. 65, табл. II, фиг. 68. Третичные отложения Явы.

Диагноз. Листья средние, продолговатые, цельнокрайние, жилкование изогнуто-перистое или субпальчато-перистое, эукамптодромное.

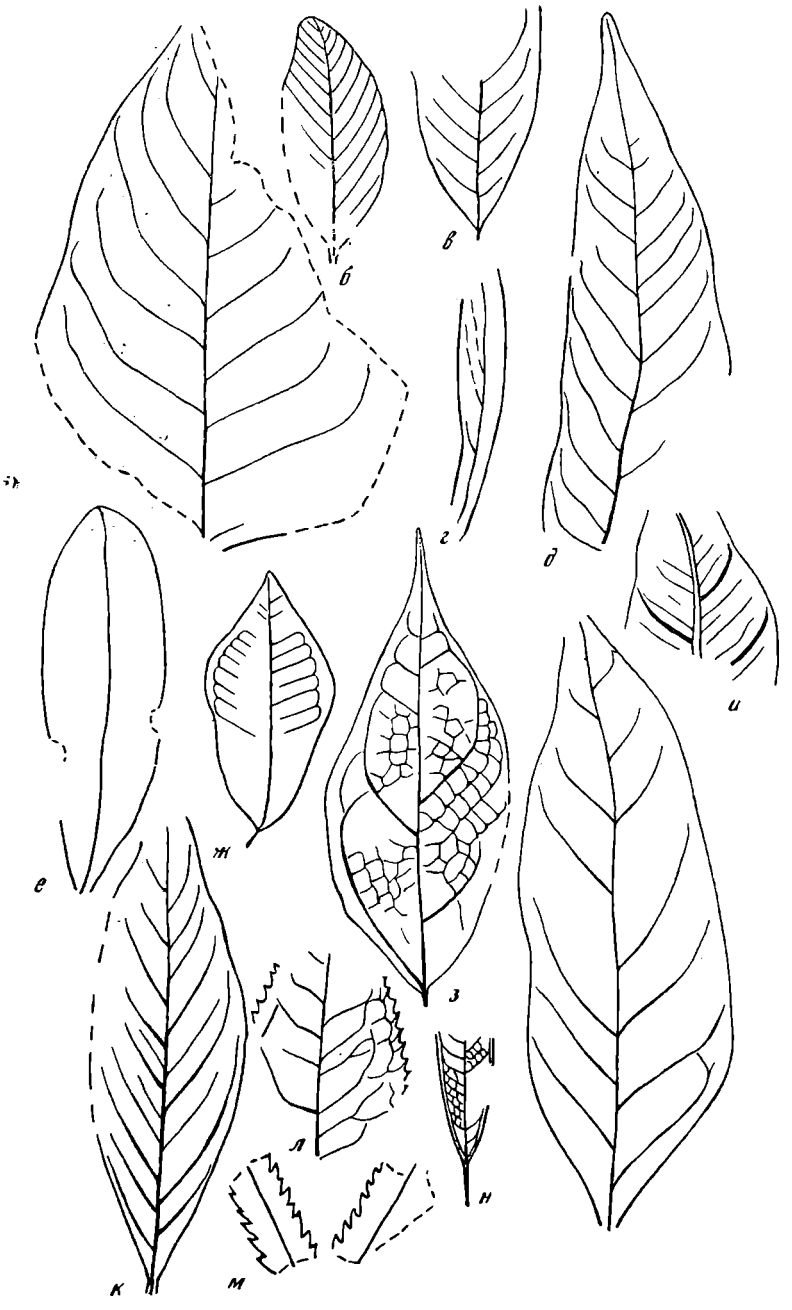


Рис. 4. Морфотипы листьев, типовые виды

а — Laurophyllum beilschmiedioides [Goeppert, 1854], *б — Rhamnites multinervatus* [Forbes, 1851], *в — Celastrophyllum attenuatum* [Goeppert, 1854], *г — Proteoides grevilliaeformis* [Capellini, Heer, 1866], *д — Cupanites miocenicus* [Ettingshausen, 1851], *е — Sapotacites sideroxyloides* [Ettingshausen, 1853], *ж — Sapoteites ackneri* [Andrae, 1855], *з — Piperites miquelinus* [Goeppert, 1854], *и — Ficonium solandri*, вверху — деталь жилкования [Ettingshausen, 1883], *к — Magnoliaephyllum alternans* [Capellini, Heer, 1866], *л — Celastrinites venulosus* [Saporta, 1868a], *м — Myricaephyllum dentatum* [Fontaine, 1889], *н — Saliciphyllum succineum* [Conwentz, 1886]

Межвторичные жилки случайные или отсутствуют. Третичное жилкование ортогонально-сетчатое, ячейки хорошо развитые, мелкие.

Замечания. Г. Гепперт изобразил верхнюю часть листа, длина которого, вероятно, не превышала 10 см. Вторичные жилки равномерно расставлены, угол выхода меняется от 75 до 45°. Листья описаны как

кожистые, с вторичными жилками, теряющимися возле края. На табл. 10, фиг. 65 изображено скопление почти одинаковых листьев, среди которых Гёпперт установил еще два вида — *L. viburnifolium* и *L. haasioides*. Род *Lauriphyllum* Nathorst (*Lauriphyllum gaudinii* Nathorst, 1888, с. 203, табл. 18, фиг. 6), по-видимому, синонимичен *Laurophyllum*. Листья с изученной кутикулой М. Штурм [Sturm, 1971] предлагает относить к *Lauroceophyllum* Sturm.

2. Род *Proteoides* Heer

Типовой вид: *Proteoides greviliaeformis* Heer in Capellini, Heer, 1866, с. 17, табл. 4, фиг. 11. Меловые отложения США.

Диагноз. Листья мелкие и средние, узкопродолговатые или линейно-ланцетные, цельнокрайние. Жилкование перистое, с тонкими косыми вторичными жилками, почти лиратное.

Замечания. Синонимами этого рода, по-видимому, являются описанные из чешского сеномана *Myrtophyllum* Heer, 1869 («*Eucalyptus*»), *Proteophyllum* Velenovsky, 1889 (non Friedrich, 1883), *Grevilleophyllum* Velenovsky, 1889. Последний по строению эпидермиса с парацитными устьицами (Němejc, Kvaček, 1975) ближе к лавровым, чем к протеевым.

3. Род *Magnoliaephyllum* Seward

Типовой вид: *Magnolia alternans* Heer in Capellini, Heer, 1866, с. 20, табл. 3, фиг. 2—4; табл. 4, фиг. 1—2. *Magnoliaephyllum alternans* (Heer) Seward, 1926, с. 120, рис. 25. Верхнемеловые отложения Гренландии.

Диагноз. Листья средние и крупные, продолговатые, основание обычно низбегающее, верхушка заостренная или оттянутая, край цельный. Жилкование изогнуто-перистое, эукамптодромное, межвторичные жилки обычны. Третичное жилкование неправильно-сетчатое, ячейки средние или крупные.

Замечания. Родовое название было предложено, но не типифицировано Ф. Крассером [Krasser, 1896]. Магнолиевидные листья описывали также под названиями *Magnoliastrum* Goeppert с типовым видом *M. michelioides* (Goeppert, 1854, с. 50, табл. 13, фиг. 81, по-видимому, не отличается от описанного в той же работе *Laurophyllum beilschmiedioides*) и *Magnoliphyllum* Conwentz. Типовой вид *M. balticum* [Conwentz, 1886, с. 57, табл. 6, фиг. 9] первоначально был определен как «*Laurus princeps*» и формально относится к *Laurophyllum*.

4. Род *Ficonium* Ettingshausen

Типовой вид: *Ficonium solandri* Ettingshausen, 1883, с. 124, табл. 3, фиг. 4, 4а. Третичные отложения Австралии.

Диагноз. Листья средние, продолговато-эллиптические, цельнокрайние. Жилкование изогнуто-перистое, эукамптодромное или (в нижней части листа) брохидодромное, с двумя и более тонкими вставочными жилками между каждой парой толстых вторичных.

5. Род *Araliaephyllum* Fontaine

Типовой вид: *Araliaephyllum obtusilobum* Fontaine, 1889, с. 317, табл. 163, фиг. 1, 4, табл. 164, фиг. 3. Нижний мел США.

Диагноз. Листья трехлопастные, с дополнительными боковыми лопастями или без них, иногда со сглаженной лопастностью, в крайнем варианте цельные, цельнокрайние. Лопасти эллиптические, синусы за-

кругленные. Жилкование изогнуто-пальчато-перистое, базальное или супрабазальное, с краевой жилкой вдоль синусов. Третичные жилки лестничные, ветвящиеся.

Замечания. У. Фонтейн сравнивал листья этого рода с *Liquidambar*, *Aralia* и *Sassafras*. Э. Берри [Berry, 1911] объединил *Araliaephyllum* с описанными Фонтейном из тех же отложений *Platanophyllum*, *Aceriphyllum* и *Hederaephyllum* (ex parte). П. Фритель [Fritel, 1914] относил к *Araliaephyllum* только листья с супрабазальным жилкованием, что не соответствует первоначальному описанию. *Araliopsis* Saporta et Marion (1878), *Araliopsis* [Berry, 1911], *Sachalinella* [Имханицкая, 1968], *Lauraceaephyllum* [Koch, 1963] и *Sassafrophyllum* [Velenovsky, 1899], по-видимому, синонимы *Araliaephyllum*. Название *Sassafrophyllum* предложено в том же году, но почти не употреблялось и было забыто.

Созвучное название *Araliophyllum* введено К. Эттингсгаузеном [Ettingshausen, 1868] для сложных пальчатых листьев с цельнокрайними листочками. Род *Araliphyllum* Nathorst (*Araliphyllum naumannii* Nathorst, 1888, с. 219, табл. 20, фиг. 10) описан по фрагменту цельнокрайнего листа с эукамптодромным жилкованием, по-видимому, неопределимого.

6. Род *Daphnogene* Unger

Типовой вид: *Phyllites cinnamomeifolia* Brongniart, 1828, с. 29; *Daphnogene cinnamomeifolia* Unger, 1845, с. 227.

Диагноз. Листья цельнокрайние, кожистые, жилкование пальчато-перистое, акродромное.

Замечания. *Cinnamomiphyllum* Nathorst, 1888 и *Cinnamomophyllum* Krausel et Weyland, 1950 считают синонимами *Daphnogene* (Kvaček, Knobloch, 1967).

ГРУППА NYMPHAEFOLIA

Листья различных размеров, щитовидные, почковидные, яйцевидные, нередко с пронзенным основанием. Жилкование от пальчатого актинодромного или акродромного до дихазиального или изогнуто-пальчато-перистого. Третичное жилкование преимущественно неправильно-сетчатое (рис. 5).

Ключ к определению родов.

1. Жилкование изогнуто-пальчатое или изогнуто-пальчато-перистое 2
   2. Жилкование акродромное 3
      3. Листья продолговатые, жилкование пальчатое . . . . . (1) *Macclintockia* (*Majanthemophyllum*)
      3. Листья эллиптические, жилкование пальчато-перистое . . . . . (2) *Cocculophyllum*
   2. Жилкование изогнуто-пальчато-перистое 3
      3. Листья лопастные, основание преимущественно щитовидное, пронзенное 4
         4. Край лопастей волнистый . . . . . (3) *Menispermites* (*Dombeyopsis*, *ex* parte, *Populophyllum*)
         4. Край сложно-лопастный . . . . . (4) *Joffea*
      3. Листья цельные, основание сердцевидное или стреловидное . . . . . (5) *Aristolochites* («*Nymphaeites*», *Hederaephyllum*, ex parte)

1. Жилкование пальчатое актинодромное, веерное или плюмажно-веерное 2
   2. Листья щитовидные или почковидные 3

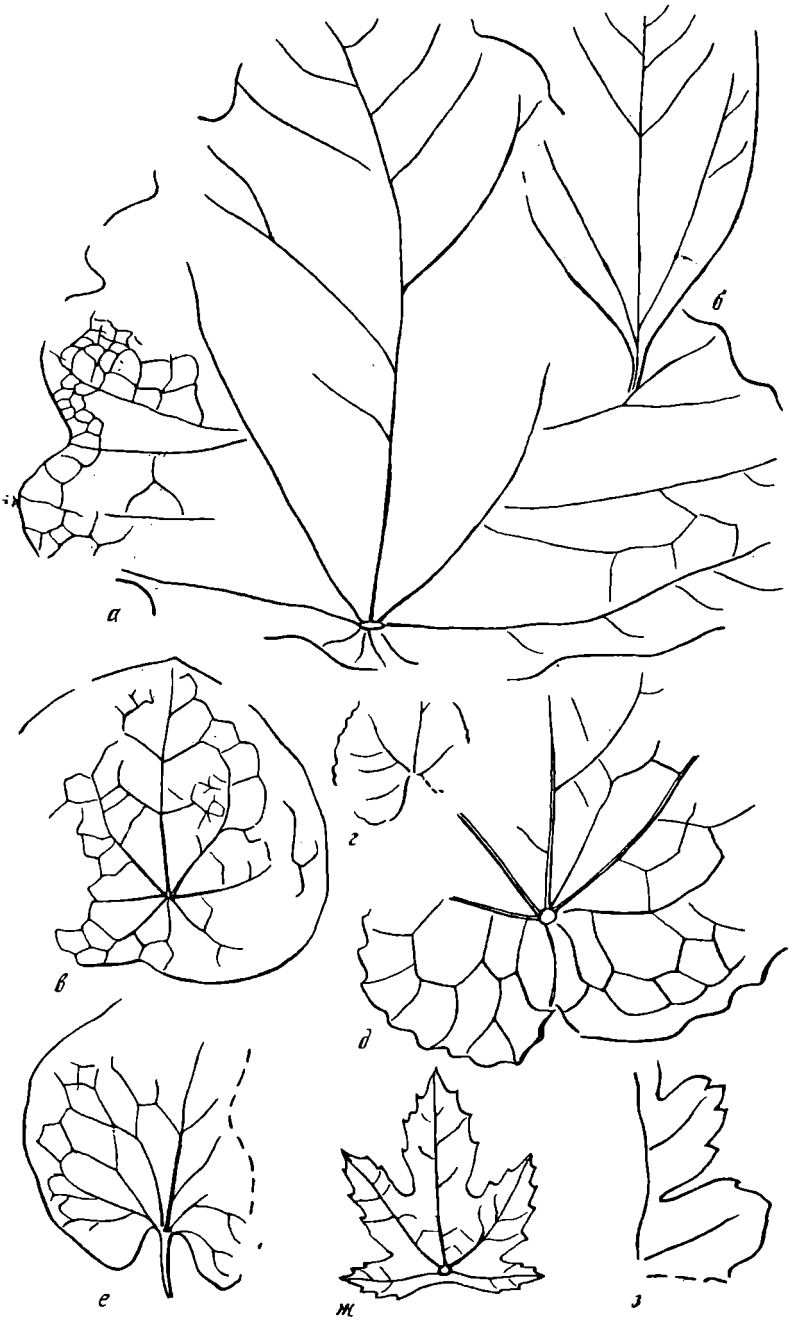


Рис. 5. Морфотипы листьев, нимфефиллы

а — *Menispermites obtusilobus* [Lesquereux, 1874], *б* — *Cocculophyllum cinnamomeum* [Velenovsky, 1889], *в* — *Nelumbites tenuinervis* [Berry, 1911], *г* — *Prototrochodendroides jacutica* [Киричкова, Сластенов, 1966], *д* — *Aristolochites dentata* [Capellini, Heer, 1866], *е* — *Populophyllum reniforme* [Berry, 1911], *ж* — *Joffea zaisanica*, уменьшено [Ильинская, 1961], *з* — *Cissites aceroides* [Capellini, Heer, 1866]

3. Листья щитовидные, цельные, черешок прикрепляется в центре пластинки или эксцентрично . . . . . (6) *Nelumbites* (*Castaliites*)
3. Листья лопастные . . . . . (7) *Cissites*
2. Листья почковидные или обратнояйцевидные 3
3. Листья мелкие почковидные 4

4. Жилкование веерное, край цельный . . . . . (8) *Limnobiophyllum*
4. Жилкование пальчатое, актинодромное, край городчатый . . . . . (9) *Protrochodendroides*
3. Листья (листочки) обратнояйцевидные, жилкование плюмажно-веерное . . . . . (10) *Quereuxia*

1. Род *Macclintockia* Heer

Типовой вид: *Macclintockia dentata* Heer, 1868, с. 215, табл. 15, фиг. 3, 4. Третичные отложения Гренландии.

Диагноз. Листья средние, продолговатые, цельнокрайние или в верхней трети с несколькими краевыми зубчиками. Жилкование изогнуто-пальчатое, акродромное, первичные жилки у основания смещенные. Внешние ветви первичных жилок брохидодромные.

Замечания. Полузабытое название *Majanthemophyllum* Weber имеет приоритет перед *Macclintockia*. Вебер описывает эти листья как «foliis smilacinarum similia» [Weber, 1851, с. 156]. Однако Э. Кох считает более вероятной принадлежность Menispermaceae.

2. Род *Cocculophyllum* Velenovsky

Типовой вид: *Cocculus cinnamomeus* Velenovsky, 1885, с. 65, табл. 8, фиг. 16—21; *Cocculophyllum cinnamomeum* (Vel.) Velenovsky, 1889, с. 54. Меловые отложения Чехословакии.

Диагноз. Листья средние эллиптические, цельнокрайние. Жилкование пальчато-перистое акродромное, базальные жилки обычно смещенные, ветви базальных жилок камптодромные. Третичные жилки лестничные, прямые или слабодуговидные.

Замечания. Строение эпидермиса описано в работе Ф. Немеца и З. Квачека [Němejc, Kvaček, 1975].

3. Род *Menispermites* Lesquereux

Типовой вид: *Menispermites obtusiloba*, Lesquereux, 1874, с. 94, табл. 25, фиг. 1, 2; табл. 26, фиг. 3. Меловые отложения США.

Диагноз. Листья средние и крупные, трехлопастные или с зачаточной лопастностью, основание щитовидное, пронзенное. Край волнистый. Жилкование дихазиальное или изогнуто-пальчато-перистое, базальное. Жилки расходятся от основания черешка, две—четыре тонкие инфрабазальные жилки входят в щиток. Ветви вторичных жилок ретикулодромные или эукамптодромные. Третичное жилкование неправильно-сетчатое или ветвисто-лестничное.

Замечания. У типового вида основание пронзенное, с хорошо развитым щитком, но Л. Лекере включал в этот род также листья с усеченным и клиновидным основанием без щитка (например, *M. acerifolia* Lesq.) и другие авторы следовали его примеру. Названия *Dombeyopsis* Unger (см. *Byttneriophyllum*) и *Populites* Goeppert часто применяют к листьям, которые, по-видимому, принадлежат *Menispermites*. К видам с нещитковидным основанием примыкает *Populophyllum* (Fontaine, 1899).

4. Род *Joffea* Iljinskaja

Типовой вид: *Joffea zaisanica*, Ильинская, 1961, с. 134, табл. 14, фиг. 1—4. Третичные отложения Зайсанской впадины.

Диагноз. Листья средние и крупные, трех-, пятилопастные, с дополнительными лопастями, основание щитовидное, пронзенное. Жилкование пальчато-перистое, базальное, жилки расходятся от места прикреп-

ления черешка. Ветви базальных жилок краспедодромные. Третичное жилкование лестничное.

Замечания. И. А. Ильинская сравнивает этот род с *Platanus* и включает в него *Sterculia limbata* Velenovsky.

5. Род *Aristolochites* Heer

Типовой вид: *Aristolochites dentatus* Heer in Capellini, Heer, 1866, с. 18, табл. 2, фиг. 1, 2. Верхний мел. США.

Диагноз. Листья средние, почковидные или стреловидные, край цельный или крупнозубчатый. Жилкование пальчато-перистое, базальные жилки, входящие в ушки основания, отогнуты книзу. Остальные жилки ветвятся вильчато, ветви щеточно-брохидодромные. Третичное жилкование неправильно-сетчатое.

Замечания. Листья этого типа обычно называют *Nymphaeites* или Palaeonymphaea, однако оба эти рода описаны по семенам. *Palaeonuphar* (Bell, 1965), по-видимому, синонимичен *Aristolochites*.

6. Род *Nelumbites* Berry

Типовой вид: *Menispermites virginiensis* Fontaine, 1889, с. 321, табл. 161, фиг. 1, 2; *Nelumbites virginiensis* (Font.) Berry, 1911, с. 463, табл. 82, фиг. 3—5. Нижнемеловые отложения США.

Диагноз. Листья различных размеров (у типового вида крупные), округлые, щитовидные, край волнистый или неяснолопастный, черешок прикрепляется в центре пластинки или эксцентрично. Жилкование пальчатое, актинодромное, жилки ветвятся вильчато. Жилкование низших порядков ортогонально-сетчатое.

7. Род *Cissites* Debey in Capellini et Heer

Типовой вид: *Cissites aceroides* Capellini, Heer, 1866, с. 11, табл. 2, фиг. 3. Меловые отложения США.

Диагноз. Листья различных размеров, щитовидные, почковидные или обратнояйцевидные, лопастные или сложнолопастные, с дополнительными лопастями на главных. Жилкование пальчатое, актинодромное, базальное.

8. Род *Limnobiophyllum* Krassilov

Типовой вид: *Limnobiophyllum scutatum* (Dawson) Krassilov, 1973a, с. 110, табл. 23, фиг. 46—61.

Диагноз. Листья мелкие, почковидные, цельнокрайние. Пластинка абаксиально-бугорчатая, с гладкой краевой каймой. Жилкование сетчато-веерное.

9. Род *Prototrochodendroides* Budantsev et Kiritchkova

Типовой вид: *Prototrochodendroides jacutica*: Киричкова, Сластенов, 1966, с. 165, табл. 5, фиг. 19—23.

Диагноз. Листья мелкие, почковидные, с равномерно-городчатым краем. Жилкование пальчатое, актинодромное.

Замечания. Этот тип листьев сравнивали с *Trochodendroides*, однако актинодромное жилкование позволяет отнести их к другой группе.

10. Род *Quereuxia* Kryshtofovich

Типовой вид: *Quereuxia angulata* (Lesquereux) Kryshtofovich, Криштофович, 1953, с. 23, табл. 3, фиг. 1, 11. Меловые отложения СССР.

Диагноз. Листья (листочки) мелкие, обратнояйцевидные, край от середины расставлено-пильчатый, на верхушке выемчато-зубчатый. Жилкование плюмажно-веерное, краспедодромное.

ГРУППА FICOFOLIA

Листья средние и крупные, широкояйцевидные, эллиптические или продолговатые. Край цельный, равномерно-городчатый или пильчатый. Жилкование перистое, пальчато-перистое или пальчатое акродромное, как правило, брохидодромное или фестончато-брохидодромное (рис. 6).

Ключ к определению родов

1. Жилкование перистое 2
2. Край цельный 3
3. Листья продолговатые . . . . . (1) *Apocynophyllum*
3. Листья эллиптические 4
4. Жилкование равномерное 5
5. Жилки круто поднимающиеся эукамптодромные или брохидодромные . . . . . (2) *Rhamnites* (*Cornophyllum*
5. Жилки брохидодромные и фестончато-брохидодромные . . . . . (3) *Diospyrophyllum*) .
4. Жилкование неравномерное, жилки редкие . . . . . (4) *Piperites*
2. Край волнисто-городчатый . . . . . (5) *Monimiopsis*
1. Жилкование пальчато-перистое или пальчатое 2
2. Жилкование пальчато-перистое 3
3. Край пильчатый . . . . . (6) *Protoficus*
3. Край цельный 4
4. Основание сердцевидное, неравнобокое . . . . . (7) *Byttneriophyllum* (*Dombeyopsis*, ex parte)
4. Основание усеченное . . . . . (8) *Artocarpoides*
2. Жилкование пальчатое акродромное 3
3. Жилкование базальное . . . . . (9) *Trochodendroides*
4. Жилкование псилобазальное . . . . . (10) *Hoveniphyllum*

1. Род *Apocynophyllum* Unger

Типовой вид: *Apocynophyllum lanceolatum* Unger, 1850, с. 125, табл. 14, фиг. 14. Третичные отложения Югославии.

Диагноз. Листья средние и крупные, продолговатые, часто с оттянутой верхушкой, цельнокрайние. Жилкование прямо- или косоперистое, частое, брохидодромное или фестончато-брохидодромное. Вторичные жилки образуют петли на некотором расстоянии от края. Третичное жилкование неправильно-сетчатое или ветвисто-лестничное.

Замечания. Г. Гёпперт (Göppert, 1854) описал под этим названием листья, очень похожие на *Melodinus scandens* из Apocynaceae.

2. Род *Rhamnites* Forbes

Типовой вид: *Rhamnites multinervatus* Forbes, 1851, с. 103, табл. 3, фиг. 2. Третичные (меловые?) отложения о-ва Малл.

Диагноз. Листья средние, эллиптические, продолговато-эллиптические, цельнокрайние, реже с пильчатым краем. Жилкование изогнутоперистое, эукамптодромное с переходом к брохидодромному. Вторичные жилки равномерно расставленные, отходящие под острым углом, круто поднимающиеся вверх.

Рис. 6. Морфотипы листьев, фикофиллы и Dryophyllum (фиг. *а*, *б*, *в* уменьшены)

а — *Protoficus crenulata* [Saporta, 1868], *б* — *Artocarpoides conocephaloidea* [Saporta, 1868], *в* — *Monimiopsis amboraefolia* [Saporta, 1868], *г* — *Dombeyopsis lobata* [Knobloch, Kvaček, 1976], *д* — *Trochodendroides rhomboideus* [Lesquereux, 1874], *е* — *Dryophyllum subcretaceum* [Saporta, Marion, 1873], *ж* — *Actinidiophyllum* sp. [Nathorst, 1888], *з* — *Hoveniphyllum thunbergii* [Nathorst, 1888], *и* — *Araliphyllum naumannii* [Nathorst, 1888]

Замечания. Синонимом этого рода, по-видимому, следует считать *Cornophyllum* Newberry, 1895.

3. Род *Diospyrophyllym* Velenovsky

Типовой вид: *Diospyrophyllum provectum* (Velenovsky) Velenovsky, 1889, с. 50. Меловые отложения Чехословакии.

Диагноз. Листья средние, эллиптические, цельнокрайние. Жилкование изогнуто-перистое, брохидодромное или фестончато-брохидодромное.

4. Род *Piperites* Goeppert, 1854

Типовой вид: *Piperites miquelinus* Goeppert, 1854, с. 41, табл. 7, фиг. 48—49. Третичные отложения Явы.

Диагноз. Листья средние, эллиптические, с оттянутой верхушкой, цельнокрайние. Жилкование изогнуто-перистое, брохидодромное с немногочисленными угловато-изогнутыми вторичными жилками. Вставочные жилки обычно развиты. Третичное жилкование сетчатое с хорошо развитыми полигональными ячейками.

Замечания. Г. Гёпперт сравнивает типовой вид с листьями *Chaoica* (Piperaceae).

5. Род *Monimiopsis* Saporta

Типовой вид: *Monimiopsis amboraefolia* Saporta, 1868, с. 361, табл. 8, фиг. 13. Третичные отложения Франции.

Диагноз. Листья крупные, широкоэллиптические, край волнисто-городчатый. Жилкование изогнуто-перистое, фестончато-брохидодромное. Средняя жилка очень толстая, вторичные отходят под острым углом, сильно изогнуты. Третичные жилки ветвисто-лестничные.

6. Род *Protoficus* Saporta

Типовой вид: *Protoficus crenulata* Saporta, 1868, с. 355, табл. 6, фиг. 5. Третичные отложения Франции.

Диагноз. Листья средние, заостренно-яйцевидные или широкоэллиптические, край от нижней трети пильчатый. Жилкование изогнуто-пальчато-перистое, базальное, брохидодромное. Третичные жилки лестничные, частые, прямые или слабо изогнуты.

Замечания. Диагноз отвечает признакам только типового вида. Другие виды — *P. sezannensis* Sap., *P. insignis* Sap. — имеют листья иного типа и не относятся к этому роду (Сапорта называл *Protoficus* все листья, сходные с каким-либо из видов *Ficus*).

7. Род *Byttneriophyllum* Givulescu ex Knobloch et Kvacek

Типовой вид: *Byttneriophyllum tiliaefolium* (A. Braun) Knobloch et Kvaček, 1965, с. 203, табл. 16. Третичные отложения Центральной Европы.

Диагноз. Листья крупные, широкояйцевидные, цельные или лопастные, с вытянутой заостренной верхушкой, сердцевидным, более или менее неравнобоким основанием, цельнокрайние. Жилкование изогнуто-пальчато-перистое, базальное, брохидодромное. Третичные жилки лестничные, широко расставленные, простые или ветвящиеся.

Замечания. Пожалуй, ни один морфотип не вызывал столько таксономических затруднений. Его относили к *Ficus*, *Byttneria* (*Buettneria*), *Cordia*, *Tilia*, *Alangium*. Он сопоставляется также с листьями *Brownlowia* (Czeczott, 1971). После опубликования рода *Byttneriophyllum* Р. Дживулеску предложил новое название *Braunia* (Givulescu, 1970). Цельные и лопастные листья чаще всего относят к одному виду. Однако чешские исследователи считают такое объединение ошибочным, описывая лопастные листья с симметричным основанием как *Firmiana lobata* (Knobloch, 1969) или *Dombeyopsis lobata* (Knobloch, Kvaček, 1976). Название

Dombeyopsis было опубликовано без описания типового вида [Unger, 1850] и применялось к различным морфотипам (*Menispermites*, *Grewiopsis*, *Gredneria* и др.).

8. Род *Artocarpoides* Saporta

Типовой вид: *Artocarpoides conocephaloidea* Saporta, 1868, с. 356, табл. 6, фиг. 6. Третичные отложения Франции.

Диагноз. Листья средние и крупные, широкояйцевидные, цельнокрайние. Жилкование субпальчато-перистое, брохидодромное или базальное эукамптодромное. Вторичные жилки слабоизогнутые, отходят под острым углом. Третичные жилки лестничные, частые, прямые (паксиллятные).

9. Род *Trochodendroides Berry*

Типовой вид: *Phyllites rhomboideus* Lesquereux, 1874, с. 112, табл. 6, фиг. 8. *Trochodendroides rhomboideus* (Lesq.) Berry, 1922, с. 166, табл. 36, фиг. 6. Верхнемеловые отложения США.

Диагноз. Листья средние, эллиптические, яйцевидные, обратнояйцевидные или почти округлые, край от нижней трети городчатый или пильчатый, реже лопастный или цельный. Зубчики железистые, жилка ветвится у основания зубчика, одна ветвь входит в зубчик посередине, другая направляется к синусу (этот тип зубчиков, можно, вероятно, считать разновидностью куноииоидного). Жилкование пальчатое, акродромное, брохидодромное, базальное или (реже) смещенное. Жилкование высших порядков неправильно-сетчатое, ячеистость хорошо развитая, полигональная.

10. Род *Hoveniphyllum* Nathorst, 1888

Типовой вид: *Hoveniphyllum thunbergii* Nathorst, 1888, с. 232, табл. 30, фиг. 6. Третичное отложение Японии.

Диагноз. Листья средние, широкоэллиптические, край в верхней трети пильчатый. Жилкование пальчато-перистое акродромное, псилобазальное. Третичные жилки лестничные.

Замечания. А. Натгорст сравнивает этот род с *Hovenia* и *Celtis*.

ГРУППА PLATANOFOLIA

Листья крупные, щитовидные или широко-, (обратно) яйцевидные, лопастные или цельные. Краевые зубчики преимущественно платаноидные. Жилкование пальчато-перистое, чаще супрбазальное, краспедодромные и смешанное кампто-краспедодромное. Третичные жилки лестничные (рис. 7).

Ключ к определению родов.

1. Листья лопастные или с редуцированной лопастью, вторичные жилки косые . . . . . (1) *Credneria* (*Platanites*, *Aspidiophyllum*, *Ampelophyllum*, *Vitiphyllum*, *Paliurinella*)
1. Листья цельные, вторичные жилки преимущественно изогнутые 2
2. Край равномерно-зубчатый 3
3. Зубчики платаноидные . . . . . (2) *Protophyllum* (*Paracredneria*, *Pseudoprotophyllum*, *Pseudoaspidiophyllum*)
3. Зубчики крупные, куноииоидные . . . (3) *Hamamelites* . .
2. Край неравномерно-пильчатый . . . . . (4) *Grewiopsis*

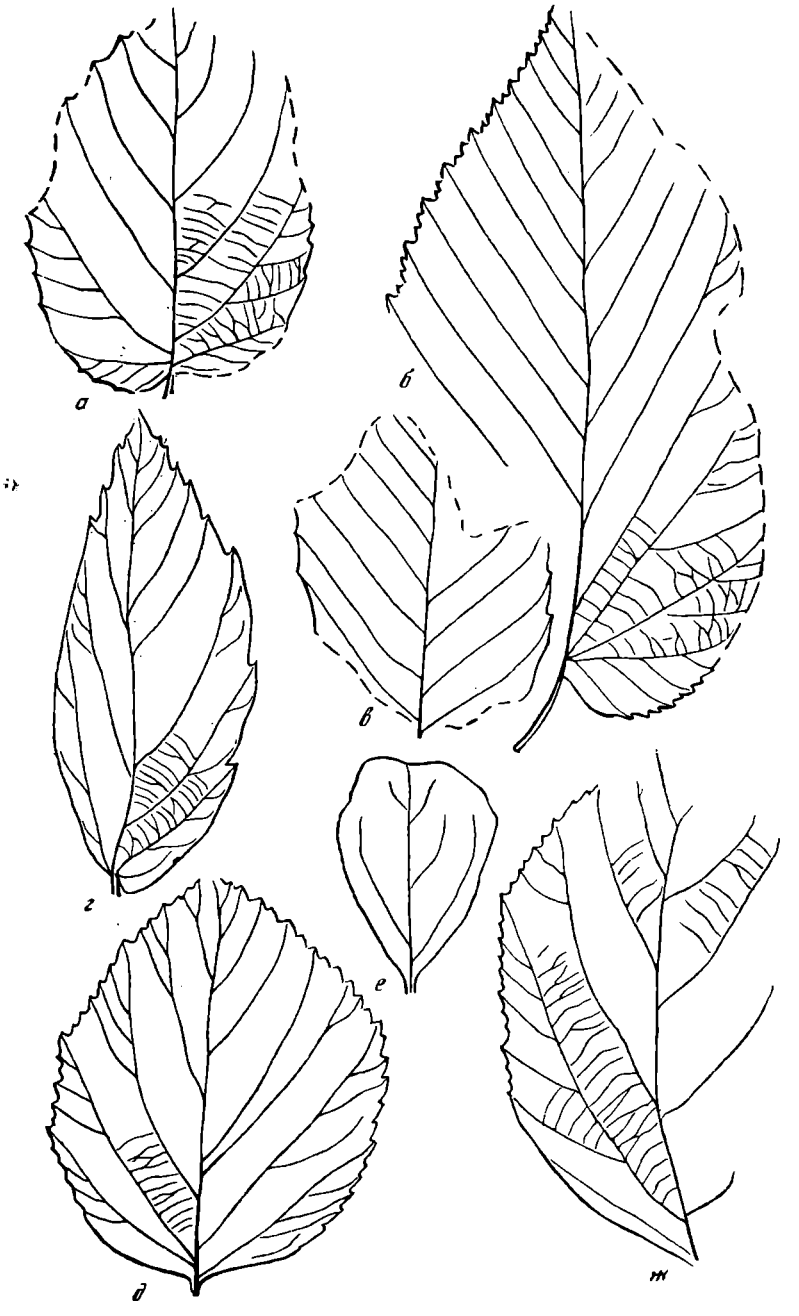


Рис. 7. Морфотипы листьев, бетулофиллы, платанофиллы и вибурнофиллы

а — *Alnus macquarrii* [Forbes, 1851], *б* — *Corylites macquarrii* [Gardner, 1887], *в* — *Alnites friesii* [Hisinger, 1837], *г* — *Hamamelites clarus* [Saporta, 1868], *д* — *Viburniphyllum giganteum*, уменьшено [Saporta, 1868], *е* — *Paliurinella paffenholzia* [Палибин, 1937], *ж* — *Grewiopsis credneriaeformis* [Saporta, 1868]

1. Род. *Credneria* Zenker

Типовой вид: *Credneria integerrima* Zenker, 1833, с. 17, табл. 2, фиг. F. Верхний мел Центральной Европы.

Диагноз. Листья крупные, трехлопастные, неяснолопастные или цельные, основание щитовидное или субщитовидное. Край от нижней трети крупнозубчатый или цельный. Зубчики платаноидные. Жилко-

вание пальчато-перистое, супрабазальное (реже базальное), вторичные жилки косые, ветви жилок у цельнокрайних листьев (или в цельнокрайней части листа) камптодромные, у зубчатых — краспедодромные. Инфрабазальные жилки обычно развиты. Третичные жилки ветвисто-лестничные, дуговидные, загнутые.

Замечания. В оригинальном диагнозе Ценкера листья описаны как «integerrima, denticulata, subtriloba» П. Рихтер [Richter, 1905] предложил уточненный диагноз: листья сердцевидные, яйцевидные, округлые, обратнояйцевидные, удлиненно-обратнояйцевидные, трехлопастные. Лопасти могут быть едва намечены или совсем не выражены. Край глубоко вогнуто-зубчатый в верхней трети или по всей длине. Верхушка часто оттянутая. Основание щитовидное. Многие авторы отмечали близкое сходство *Credneria* и *Platanus* [см. Němejc, Kvaček, 1975]. Цагаянские листья «*Platanus*» *reynoldsii* правильнее, вероятно, отнести к *Credneria*. Я не вижу отличий между *Credneria* и *Platanites* [Forbes, 1951], *Aspidiophyllum* [Lesquereux, 1876], *Ampelophyllum* [Lesquereux, 1876], *Vitiphyllum* [Nathorst, 1888; название не типифицировано, основано на фрагменте основания платаноидного листа) и *Paliurinella* [Палибин, 1937; мелкий лист типа *Credneria*]. Эти названия, а также *Platanophyllum* [Fontaine, 1889], основанное на неопределимом фрагменте листа, очевидно, таксономически излишни.

2. Род *Protophyllum* Lesquereux, 1874

Типовой вид: *Ptotophyllum sternbergii* Lesquereux, 1874, с. 101, табл. 16, 18, фиг. 2. Верхнемеловые отложения США.

Диагноз. Листья крупные, продолговато-яйцевидные или широкояйцевидные, основание щитовидное или субщитовидное, край зубчатый или (реже) цельный. Зубчики платаноидные. Жилкование изогнутопальчато-перистое супрабазальное, ветви вторичных жилок камптодромные или сложно-краспедодромные. Инфрабазальных жилок одна или несколько пар. Третичные жилки ветвисто-лестничные, прямые или слабодуговидные, загнутые. Ячеистость хорошо развитая, крупная, полигональная.

Замечания. Род *Paracredneria* Richter, 1905 практически не отличается от *Protophyllum*. Роды *Pseudoprotophyllum* и *Pseudoaspidiophyllum*, установленные А. Голликом [Hollick, 1930], по-видимому, принадлежат одному виду [Němejc, Kvaček, 1975]. Их отличия от *Protophyllum* неясны.

3. Род *Hamamelites* Saporta

Типовой вид: *Hamamelites clarus* Saporta, 1868, с. 393, табл. II, фиг. 3. Третичные отложения Франции (*H. fothergilloides* Saporta, 1865 отвергается как тип, так как не был изображен при первоописании). Третичные отложения Франции.

Диагноз. Листья средние, продолговато-эллиптические, основание выемчатое, неравнобокое, край крупнозубчатый, зубчики, по-видимому, куноиоидные. Жилкование субпальчато-перистое, супрабазальное, сложносемикраспедодромное или краспедодромное, ветви базальной жилки камптодромные. Вторичные жилки немногочисленные, сильноизогнутые. Третичные жилки лестничные, ветвящиеся, частые.

4. Род *Grewiopsis* Saporta

Типовой вид: *Grewiopsis credneriaeformis* Saporta, 1868, с. 404, табл. 13, фиг. 7.

Диагноз. Листья средние и крупные, широкояйцевидные, основание ширококлиновидное, усеченное или сердцевидное. Край от нижней

трети неравнопильчатый. Жилкование изогнуто-пальчато-перистое супрабазальное, сложнокраспедодромное или смешанное кампто-краспедодромное, обычно с одной парой инфрабазальных жилок. Третичные жилки лестничные.

Замечания. Название *Grewiopsis* было предложено Г. Сапорта взамен *Sezannia* Saporta, опубликованного предварительно, без изображения типового вида. В родовом индексе Г. Эндрюса [Andrews, 1970] для *Sezannia* и *Grewiopsis* приведены различные типовые виды — *S. credneriaeformis* для первого и *G. tiliacea* для второго. Сапорта, однако, недвусмысленно указывает *Grewiopsis* («*Sezannia*») *credneriaeformis* в качестве типа того и другого. Этот вид он сопоставляет с *Luhea*, *Grewia*, *Apeiba*, *Pterospermum* и другими современными родами.

ГРУППА VIBURNIFOLIA

Листья средние и крупные, широко-заостренно-яйцевидные. Край от основания зубчатый, неравнозубчатый или пильчатый. Зубчики уртикоидные или других типов, в ряде случаев искривленные. Жилкование изогнуто-пальчато-перистое, сложнокраспедодромное. Третичные жилки ветвисто-лестничные.

Ключ к определению родов

1. Жилкование субпальчато-перистое, вторая пара жилок ветвится, как базальные или сильнее . . . . . (1) *Viburniphyllum*
1. Жилкование пальчато-перистое 2
   2. Основание листа сердцевидное, край неравнозубчатый . . . . . (2) *Tiliaephyllum*
   2. Основание листа клиновидное, краевые зубчики щетинковые . . . . . (3) *Corylopsiphyllum*

1. Род *Viburniphyllum* Nathorst

Типовой вид: *Viburnum giganteum* Saporta, 1868, с. 370, табл. 9, фиг. 2 *Viburniphyllum giganteum* (Sap.) Nathorst, 1886, с. 52. Третичные отложения Франции.

Диагноз. Листья крупные, широкояйцевидные, основание ширококлиновидное, край неравнозубчатый, зубчики без железок, уртикоидные (?). Жилкование субпальчато-перистое базальное или супрабазальное, сложнокраспедодромное. Вторичные жилки прямые или слабоизогнутые, базальные могут быть отогнуты книзу. Жилки второй пары нередко ветвятся сильнее базальных. Третичные жилки лестничные, прямые или слабоизогнутые.

Замечания. Г. Сапорта сравнивает *V. giganteum* с современной *V. erosum*. Листья этого типа были описаны как *Dombeyopsis lebrunii* Wat. Название *Dombeyopsis* Unger опубликовано без изображения типового вида и должно быть отвергнуто.

2. Род *Tiliaephyllum* Newberry, 1895

Типовой вид: *Tiliaephyllum dubium* Newberry, 1895, с. 109, табл. 15, фиг. 5. Описан из меловых отложений США. В действительности, очевидно, четвертичный.

Диагноз. Листья крупные, широкояйцевидные с оттянутой верхушкой и сердцевидным основанием. Край от основания неравнозубчатый, зубчики прямые или искривленные. Жилкование пальчато-перистое, базальное, сложнокраспедодромное. Третичные жилки ветвисто-лестничные.

3. Род *Corylopsiphyllum* Koch

Типовой вид: *Corylopsiphyllum groenlandicum* Koch, 1963, с. 50, табл. 20, фиг. 2; табл. 21, 22.

Диагноз. Листья средние, широкояйцевидные, основание клиновидное, край неравно-выемчато-зубчатый. Зубчики искривленные, щетинковые. Жилкование пальчато-перистое, базальное, сложнокраспедодромное. Третичное жилкование лестничное. Четвертичное жилкование неправильно-сетчатое, ячеистость развитая, полигональная.

ГРУППА BETULIFOLIA

Листья средние, реже крупные, эллиптические, заостренно-яйцевидные или продолговатые. Край неравнопильчатый, двоякопильчатый (городчатый) или расставлено-пильчатый. Жилкование кососубпальчато-перистое, большей частью сложнокраспедодромное.

Ключ к определению родов

1. Край двоякопильчатый (городчатый) . . . . . (1) *Corylites*
1. Край неравнопильчатый или расставленно-пильчатый 2
2. Листья яйцевидные, жилкование субпальчато-перистое . . . . . (2) *Alnites* . . (*Betulites*)
2. Листья продолговатые, жилкование перистое . . (3) *Carpiniphyllum*

1. Род *Corylites* Gardner

Типовой вид: *Corylites macquarrii* (Forbes) Gardner, 1887, с. 290, табл. 15, фиг. 3. Верхнемеловые (в прошлом считались третичными) отложения о-ва Малл.

Диагноз. Листья средние и крупные, широкояйцевидные, край лопастный или с едва намеченной лопастностью, двоякозубчатый или двоякогородчатый. Зубчики преимущественно монимиоидные. Жилкование субпальчато-перистое, сложнокраспедодромное. Третичные жилки лестничные или ветвисто-лестничные, редкие, дуговидные, загнутые (соединяющие вторичную жилку со средней).

2. Род *Alnites* Hisinger

Типовой вид: *Alnites friesii* (Nilsson) Hisinger, 1837, с. 112, табл. 34, фиг. 8. Третичные отложения Швеции.

Диагноз. Листья средние, эллиптические, край со слабо намеченной лопастностью, неравнопильчатый, расставлено-пильчатый, реже цельный. Зубчики в ряде случаев железистые. Жилкование субпальчато-перистое, смешанное кампто-семикраспедодромное или сложнокраспедодромное. Третичные жилки лестничные.

Замечания. Типовой вид описан по очень фрагментарному отпечатку и мало известен. Палеоботаники чаще, вероятно, ориентировались на *Alnus* (*Alnites*) *macquarrii* Forbes. С. Гарднер сделал этот вид номенотипом рода *Corylites*, но описанный им экземпляр отличается по характеру края и, возможно, не конспецифичен оригиналам Форбса (см. рис. 7).

Цельнокрайние листья описаны как *Alnophyllum Staub* [*A. reussii* (Ett.) Staub, 1887] и сопоставляются с современной *Alnus napalensis*. Этот тип листьев слишком невыразителен. Род *Betulites* предложен Г. Гёппертом (Göeppert, 1852] одновременно для чешуй и листьев. Его можно было бы считать самостоятельным родом по листьям с типом *Betulites elegans* Goepp. Его отличия от *Alnites* и *Corylites* пока не ясны.

3. Род *Carpiniphyllum* Nathorst

Типовой вид: *Carpiniphyllum pyramidale* (Goepp.) var. *japonicum* Nathorst, 1888, с. 217, табл. 24, фиг. 1—3, 6—8. Третичные отложения Японии.

Диагноз. Листья средние, продолговатые с выемчатым, слегка неравнобоким основанием. Край мелко-, неравнопильчатый. Жилкование косоперистое, краспедодромное, вторичные жилки частые.

Замечания. А. Натгорст сравнивает эти листья не только с *Carpinus*, но также с *Ulmus*, *Acer carpinifolium*, *Spiraea sorbifolia*, *Alnus firma*.

ГРУППА FAGOFOLIA

Листья средние и крупные, продолговатые, ланцетные, лентовидные. Край лопастный, пильчатый или цельный, зубчики куноиоидные, платаноидные и других типов. Жилкование косоперистое, краспедодромное, вторичные жилки преимущественно простые. Третичное жилкование ортогонально-сетчатое.

1. Род *Querciphyllum* Nathorst

Типовой вид: *Querciphyllum lonchitis* (Unger) Nathorst, 1888, с. 205, табл. 18, фиг. 8. Третичные отложения Японии.

Диагноз. Листья средние продолговатые, основание клиновидное, край расставлено-пильчатый, жилкование перистое, краспедодромное.

Замечания. А. Натгорст изобразил под этим названием нижнюю часть листа с не вполне ясным жилкованием (очевидно, семикраспедодромным). Созвучное название *Quercophyllum* Fontaine, видимо, синонимично *Myricaephyllum*. Род *Cupuliferites* Koch (1963) не имеет четких отличий от *Querciphyllum*. Род *Quercophyllum* того же автора, типифицированный видом «*Quercus*» *furcinervis*, — омоним *Quercophyllum* Fontaine.

К листьям этого типа часто применяют название *Dryophyllum* Debey ex Saporta. Оригинальные экземпляры типового вида *D. subcretaceum* [см. Saporta, Marion, 1873] представляют собой обрывки листьев (листочков?), которые могут принадлежать *Debeya* или розифиллам (Miricaephyllum). Статус этого рода пока не ясен.

2. Род *Fagophyllum* Nathorst

Типовой вид: *Fagophyllum gottschei* Nathorst, 1888, с. 5 (199), табл. 1, фиг. 2. Третичные отложения Японии.

Диагноз. Листья крупные лентовидные, край крупнопильчатый. Зубчики куноиоидные (жилка подходит к краю ниже зубчика и затем следует вдоль его нижнего края). Жилкование краспедодромное простое.

Замечания. Описанный А. Натгорстом лист длиной около 160 мм с 18—19 парами вторичных жилок, по всей видимости, принадлежит *Fagus*.

ГРУППА PROTEAEFOLIA

Листья сложные, переходящие в простые лопастные в результате слияния сегментов. Ветвление сегментов (жилок первого порядка) дихазиальное или пальчатое.

Ключ к определению родов

1. Листья преимущественно сложные 2

2. Ветвление сегментов дихазиальное или псевдомоноподиальное . . . . . (1) *Fontainea*
2. Ветвление сегментов дихазиальное или пальчатое 3
3. Листочки продолговатые . . . . . .(2) *Debeya*
3. Листочки овальные . . . . . (3) *Araliophyllum*
1. Листья простые, лопастные 2
2. Лопастность симметричная, лопасти вильчатые . . (4) *Manichotites*
2. Лопастность асимметричная . . . . . (5) *Anisophyllum*

1. Род *Fontainea* Newberry

Типовой вид: *Fontainea grandifolia* Newberry, 1895, с. 96, табл. 45; фиг. 1—4. Верхний мел США.

Диагноз. Листья крупные, сложные, ветвление сегментов дихазиальное или псевдомоноподиальное. В верхушечных листочках средняя жилка ветвится неравно-дихотомически. Вторичные жилки камптодромные. Третичное жилкование неправильно-сетчатое.

2. Род *Debeya* Miquel

Типовой вид: *Debeya serrata* Miquel, 1853, с. 6, табл. I, фиг. 1. Верхнемеловые отложения Бельгии.

Диагноз. Листья крупные, сложные, трех-, пятилисточковые. Ветвление сегментов (и первичных жилок) дихазиальное, переходящее в пальчатое. Первичные жилки часто псилобазальные. Жилкование листочков изогнуто-перистое, эукамптодромное.

Замечания. Название *Debeya* восстановлено взамен чаще применяемого младшего синонима *Dewalquea* Saporta et Marion [Knobloch, 1964]. Листья этого типа относили также к *Proteophyllum*, *Araliopsis* и *Aralia*. Отдельные листочки трудно отличить от *Myricaephyllum* или *Dryophyllum*. Строение эпидермиса, возможно, указывает на гетерогенность этого рода [Krassilov, 1973a; Němejc, Kvaček, 1975].

3. Род *Araliophyllum* Ettinshausen

Типовой вид: *Araliophyllum dubium* Ettingshausen, 1868, с. 867. Мюнценберг. Миоцен.

Диагноз [по Ettingshausen, 1868]. Листья сложные, пальчатые, листочки сидячие или короткочерешковые, кожистые, овальные, 3—5× ×1,5—2,8 см, верхушка острая, основание сужено, край цельный, вторичные жилки тонкие.

Замечания. Первоначальное название *Quinquefolium* Ludwig недействительно, так как типовой вид не был описан.

4. Род *Manihotites* Berry

Типовой вид. *Manichotites georgiana* Berry, 1910, с. 507, рис. 1. Верхнемеловые отложения США.

Диагноз. Листья крупные, щитовидные, глубоко расчленены на обратноклиновидные, вильчатые лопасти. Жилкование дихазиальное, вторичные жилки камптодромные.

Замечания. Э. Берри относил этот род к *Euphorbiaceae*, сравнивая его в то же время с *Aralia*. Он предположительно (по реконструкции) указывает такие признаки, как щитовидное основание и краевая жилка.

5. Род *Anisophyllum* Lesquereux

Типовой вид: *Anisophyllum semialatum* Lesquereux, 1874, с. 98, табл. 6, фиг. 1—5. Верхнемеловые отложения США.

Диагноз. Листья средние и крупные неправильно-лопастные. асимметричные, одна из сторон с более явно выраженной лопастностью, Жилкование пальчато-перистое, супрабазальное, вторичные жилки изогнутые, хаотически ветвящиеся. Третичное жилкование лестничное.

ГРУППА ROSIFOLIA

Листья сложноперистые или простые, сходные с листочками сложных листьев, цельнокрайние или с пильчатым краем, жилкование преимущественно изогнуто-перистое эукамптодромное или семикраспедодромное, реже гифодромное.

Ключ к определению родов

1. Листья простые (или изолированные листочки) 2
  2. Край пильчатый 3
    3. Жилкование преимущественно камптодромное 4
      4. Жилкование эукамптодромное или семикраспедодромное . . . . . (1) *Myricaephyllum* (*Quercophyllum*, *Juglandiphyllum*)
    3. Жилкование брохидодромное . . . . . (2) *Celastrinites* (*Ternstroemites*)
    3. Жилкование преимущественно краспедодромное 4
      4. Листья продолговатые, жилкование сложнокраспедодромное . . . . . (3) *Ulmophyllum*
      4. Листья (листочки) обратноланцетные, жилкование семикраспедодромное . . . . . (4) *Aesculiphyllum*
  2. Край цельный 3
    3. Жилкование камптодромное 4
      4. Жилкование эукамптодромное . . . . . (5) *Saliciphyllum*
      4. Жилкование прямоперистое (паксилятное) брохидодромное . . . . . (6) *Sapoteites*
    3. Жилкование гифодромное или диктиодромное 4
      4. Листья узкие, ланцетные или обратноланцетные, гифодромные . . . . . .(7) *Sapotacites* . (*Oleiphyllum*, *Eudaphniphyllum*)
      4. Листья мелкие, жилкование диктиодромное . . . . . (8) *Callistemophyllum*
1. Листья сложные 2
  2. Листочки цельнокрайние . . . . . (9) *Sapindopsis*
  2. Листочки с зубчатым краем 3
    3. Листочки узкие, ланцетные, пильчатые . . . . *Anacardites*
    3. Листочки широкие, край крупнозубчатый или лопастный . . . . . *Hollickia*

1. Род *Myricaephyllum* Fontaine

Типовой вид: *Myricaephyllum dentatum* Fontaine, 1889, с. 316, табл. 156, фиг. 6. Нижний мел США.

Диагноз. Листья мелкие и средние, продолговатые, линейноланцетные, с неравномерно расставленно-пильчатым краем. Жилкование эукамптодромное или семикраспедодромное.

Замечания. Хотя У. Фонтэн и пишет, что *Myricaephyllum* больше похож на *Myrica*, чем на какой-либо другой род, сходство с этим последним весьма поверхностное. Созвучное родовое название *Myriciphyllum* Conwentz, 1886 основано на единственном экземпляре очень мелкого обратноланцетного цельнокрайнего листа. Род *Celastrophyllum* Goeppert (*Celastrophyllum atenuatum* Goeppert, 1854, с. 52, табл. 14, фиг. 89), к которому нередко относят листья типа *Myricaephyllum*, опи-

сан Гёппортом как имеющий цельнокрайние листья лаврового типа. Синонимами *Myricaephyllum* следует, по-видимому, считать *Quercophyllum* Fontaine, 1889 (практически идентичные листья Фонтэн описал в той же работе как *Ficophyllum serratum*) и *Juglandiphyllum* Nathorst, 1888.

2. Род *Celastrinites* Saporta

Типовой вид: *Celastrinites venulosus* Saporta, 1968, с. 412, табл. 15, фиг. 12, 13. Третичные отложения Франции.

Диагноз. Листья продолговатые или продолговато-эллиптические, край равномерно-пильчатый или городчатый. Жилкование изогнуто-перистое, щеточно-брохидодромное. Вторичные жилки неравномерно расставлены, угол выхода варьирует в широких пределах. Вставочные жилки обычно развиты.

Замечания. Созвучное название *Celastrophyllum* Goeppert предложено для цельнокрайних листьев и к данному морфотипу применяется ошибочно. *Ternstroemites* Berry, 1916, по-видимому, не имеет существенных отличий от *Celastrinites*.

Э. Берри (Berry, 1911) предложил новый диагноз *Celastrophyllum*, основываясь на монографической обработке *Celastrus*, выполненной К. Эттингсгаузеном. Его диагноз почти совпадает с приведенным выше для *Celastrinites*, но включает также цельнокрайние листья.

3. Род *Ulmophyllum* Ettingshausen

Типовой вид: *Ulmophyllum oblongum* Ettingshausen, 1883, с. 104, табл. 10, фиг. 12. Австралия. Третичные отложения.

Диагноз. Листья средние, продолговатые, основание неравнобокое, край неравнопильчатый. Жилкование сложнокраспедодромное. Сеть третичных жилок ортогональная, ячеистость хорошо развита.

Замечания. К. Эттингсгаузен полагал, что наклонные вперед, прижатые зубчики и мелкая ортогональная ячеистость отличают типовой вид от *Ulmus*. Название *Ulmacites* Caspary in Conwentz, 1886 невалидно, так как первоописание не сопровождалось изображением. *Ulmites pusillus* (Dawson, 1890, с. 88, рис. 24) — мелкий лист с неясным жилкованием.

4. Род *Aesculiphyllum* Nathorst]

Типовой вид: *Aesculiphyllum majus* Nathorst, 1888, с. 6 (200), табл. 1 (17), фиг. 3. Третичные отложения Японии.

Диагноз. Листья (листочки) крупные, обратноланцетные, с оттянутой верхушкой. Край двоякозубчатый. Жилкование семикраспедодромное.

Замечания. Поведение жилок возле края на единственном отпечатке типового вида не вполне ясно. В диагнозе оно условно обозначено как семикраспедодромное.

5. Род *Saliciphyllum* Conwentz

Типовой вид: *Saliciphyllum succineum*, Conwentz, 1886, с. 44, табл. 4, фиг. 17—19. Третичные отложения ГДР.

Диагноз. Листья мелкие, продолговатые, с узкоклиновидным основанием, цельнокрайние. Жилкование эукамптодромное. Сеть третичных жилок ортогональная, с хорошо развитой ячеистостью.

Замечания. Г. Конвенц описал из янтаря очень узкие черешковые листья, сохранившиеся без верхушки. На рисунке (табл. 4, фиг. 18) показана краевая жилка, но в тексте отмечается лишь, что край изогнут. Хорошо сохранившееся третичное жилкование позволяет отдать пре-

имущество роду Конвенца перед *Salicites* Hisinger, 1837 и *Salicites* Ettingshausen, 1853. Род *Saliciphyllum* Fontaine (non Conwentz), по-видимому, синонимичен *Rogersia* Fontaine, 1889.

6. Род *Sapoteites* Andrae

Типовой вид: *Sapoteites ackneri* Andrae, 1855, с. 19, табл. 3, фиг. 8. Банат. Миоцен.

Диагноз. Листья мелкие или средние, эллиптические или заостренно-обратнояйцевидные, цельнокрайние. Жилкование паксиллятно-брохидромное.

Замечания. В первоначальном диагнозе указано, что листья кожистые, черешковые, обратнояйцевидные, острые, цельнокрайние, перистонервные. Средняя жилка толстая, вторичные частые, параллельные, у края вильчатые и соединяющиеся [Andrae, 1855, с. 19].

7. Род *Sapotacites* Ettingshausen

Типовой вид: *Sapotacites sideroxyloides* Ettingshausen, 1853, с. 19, табл. 3, фиг. 8. Третичные отложения Австрии.

Диагноз. Листья мелкие и средние, узкопродолговатые, ланцетные или обратноланцетные, гифодромные.

Замечания. К. Эттингсгаузен изобразил обратноланцетный лист средних размеров (6×2 см) с закругленной верхушкой. Жилкование в оригинальном диагнозе описано как гифодромное. Того же типа листья относили к *Oleiphyllum* Conwentz, 1886 и *Eudaphniphyllum* Conwentz, 1886. Эти названия, по-видимому, излишни.

8. Род *Callistemophyllum* Ettingshausen

Типовой вид: *Callistemophyllum diosmoides* Ettingshausen, 1853, с. 83, фиг. 6—9. Тироль. Эоцен.

Диагноз. Листья мелкие, линейно-ланцетные, цельнокрайние, жилкование диктиодромное.

Замечания. К. Эттингсгаузен сравнивал этот род с *Leptospermum* и другими Myrtaceae.

9. Род *Sapindopsis* Fontaine, 1889

Типовой вид: *Sapindopsis magnifolia* Fontaine, 1889, с. 297, табл. 151, фиг. 2, 3; табл. 152, фиг. 2, 3; табл. 153, фиг. 2, табл. 154, фиг. 1, 5; табл. 155, фиг. 6. Нижнемеловые отложения США.

Диагноз. Листья сложные, перистые, листочки супротивные или попарно сближенные, верхние нередко сливающиеся, низбегающие, нижние короткочерешковые. Листочки ланцетные, с вытянутой верхушкой, цельнокрайние. Жилкование изогнуто-перистое, камптодромное. Третичное жилкование неправильно-сетчатое.

Замечания. Хотя *S. cordata* описан первым в работе У. Фонтэна, *S. magnifolia* гораздо лучше иллюстрирован и больше соответствует оригинальному родовому диагнозу. Вид *Cupanoides miocenicus* Ettingshausen, 1851, послуживший типом рода *Cupanites* Schimper, описан по неполному отпечатку крупного листочка, сходного с *Sapindopsis*.

10. Род *Anacardites* Saporta

Типовой вид: *Anacardites alnifolius* Saporta, 1862, с. 201, табл. 2, фиг. 1. Третичные отложения Франции.

Диагноз. Листья сложные непарноперистые. Листочки линейно-ланцетные или продолговатые, край пильчатый. Жилкование изогнуто-перистое, краспедодромное, нередко псилобазальное.

Замечания. Листья этого типа иногда относят к *Koelreuteria* или *Cupanites*. Последний род, по-видимому, совпадает с *Sapindopsis*.

11. Род *Hollickia*, gen. nov.

Типовой вид: *Rulac quercifolium* Hollick, 1930, с. 100, табл. 21, фиг. 1а, табл. 77, фиг. 1—10; табл. 78, фиг. 76. Верхнемеловые отложения Аляски.

Диагноз. Листья сложные, непарноперистые, листочки широкоэллиптические или яйцевидные, с лопастным краем. Лопасти чаще закругленные, цельнокрайние или зубчатые. Жилкование перистое, краспедодромное. Жилкование низших порядков мелкосетчатое ортогональное.

Замечания. Отнесение листьев этого типа к *Acer* («*Rulac*») едва ли обосновано. Среди родов по листьям нет ни одного, в который их можно было бы включить. Род *Negundoides* Lesquereux, 1874 описан по обрывкам листьев иного строения. У *Monopleurophyllum* Andreanszky, 1959 листья трехлисточковые, листочки цельные или трехлопастные.

ГРУППА LEQUMIFOLIA

Листья (листочки) мелкие и средние, цельные или двухлопастные (образованные двумя сросшимися листочками) цельнокрайние: жилкование перистое эукамптодромное или (чаще) брохидодромное.

1. Род *Dalbergites* Berry

Типовой вид: *Dalbergites ellipticifolius* Berry, 1916, с. 247, табл. 54, фиг. 10. Третичные отложения США.

Диагноз. Листья (листочки) мелкие и средние, эллиптические или яйцевидные, с заостренной, оттянутой или тупой выемчатой верхушкой, цельнокрайние. Жилкование изогнуто-перистое, вторичные жилки тонкие, частые, эукамптодромные, реже брохидодромные. Третичное жилкование неправильно-сетчатое.

Замечания. Название *Lequminosites* неправомерно применяется к листьям этого типа, так как оно предложено для семян. Род *Liriodendropsis* Newberry, 1895 синонимичен *Dalbergites*.

2. Род *Liriophyllum* Lesquereux

Типовой вид: *Liriophyllum beckwithii* Lesquereux, 1883, с. 76, табл. 10, фиг. 1. Верхнемеловые отложения США.

Диагноз. Листья средние, округло-яйцевидные, двухлопастные концы лопастей закруглены. Жилкование перистое, средняя жилка прослеживается до синуса между лопастями, вторичные жилки толстые, немногочисленные, неравномерно расставленные, изогнутые, вильчато ветвящиеся или простые, камптодромные. Верхняя пара вторичных жилок следует вдоль внутреннего края лопастей. Третичное жилкование неправильно-сетчатое.

Замечания. Этот морфотип сопоставляли с *Liriodendron* и *Bauhinia*. Он, по-видимому, больше похож на листья последнего рода. Однако жилкование у *Bauhinia* скорее пальчатое, чем перистое. *Capparites* Berry, 1919, по-видимому, не отличается от *Liriophyllum*.

Система морфологических типов включает ряд родов, описанных по третичным листьям. Тем не менее она предназначена главным образом для упорядочения классификации листьев ранних цветковых. Я не включил в нее роды по листьям, чуждые меловым и раннепалеогеновым флорам. Некоторые сравнительно редкие меловые морфотипы также пока оставлены за пределами системы, которую следует рассматривать как предварительный вариант, открытый для дополнений и перестроек. Классификация листовых морфотипов однодольных в настоящей работе едва ли

уместна, так как в сахалинской флоре они очень плохо представлены. Предварительно отмечу, что основу системы меловых и палеогеновых однодольных должны составлять такие роды, как *Acaciaephyllum* Fontaine, 1889, недавно переописанный Дж. Дойлем [Doyle, 1973], *Smilacites* Unger, 1847 (листья с кампилотропным жилкованием), *Musophyllum* Goeppert, 1854 (жилкование перистое паксилятное), *Graminophyllum* Conwentz, 1886, *Typhaelopium* Unger, 1845, *Ludoviopsis* Saporta, 1868 (жилкование лиратно-перистое с чередованием толстых и тонких жилок), *Pandanophyllum* Kryshtofovich, 1929.

Несмотря на отмеченный выше эволюционный консерватизм листовой морфологии, одних морфологических признаков явно недостаточно для анализа связей листовых морфотипов с системой современных цветковых. Некоторую помощь здесь могут оказать эпидермальные признаки и находки репродуктивных органов. Эпидермально изученные лаврофиллы (*Laurophyllum*, *Araliaephyllum*, «*Proteophyllum*») явно тяготеют к Laurales. Для некоторых *Nelumbites* и *Quereuxia* связь с *Nymphaeales* вполне вероятна, однако другие нимфефиллы — разнообразные *Menispermites* и *Cissites* — могут оказаться в родстве с Ranunculaceae (*Cissites* с плодоношениями из мела Казахстана, Вахрамеев, 1952). Среди фикофиллов *Trochodendroides* с плодоношениями *Trochodendrocarpus* относится к *Hamamelidales*. Платанофиллы по эпидермальным признакам сопоставимы с Platanaceae и Altingiaceae [Krassilov, 1973a]. Розофиллы, по-видимому, наиболее гетерогенная группа. Для некоторых из них имеются косвенные указания на связь с Juglandales.

Интересно, что среди листьев ранних цветковых нет морфологических эквивалентов наиболее «примитивных» современных таксонов — *Trochodendron*, Euptelea, Winteraceae и др. Дж. Вулф [Wolfe et al., 1975] отмечает сходство жилкования альбских покрытосеменных серии Потомак с Winteraceae, Hamantandraceae и Canellaceae (Magnoliales). Мне представляется, что своеобразная группа потомакских листьев *Ficophyllum*, *Proteaephyllum*, *Rogersia*, *Salicophyllum* тяготеет к Nymphaefolia. Американские исследователи сейчас интенсивно изучают эту группу и здесь можно ожидать новых открытий.

Среди раннемеловых покрытосеменных из других местонахождений различимы однодольные (*Pandanophyllum*), лаврофиллы, нимфефиллы, платанофиллы (мелколистные, типа приморской «*Aralia*» *lucifera* Krysht.) и фикофиллы типа *Trochodendroides*. Их можно рассматривать как результат очень ранней дифференциации одного исходного типа, хотя их отчетливая обособленность скорее указывает на независимое происхождение. Во всяком случае трудно представить себе общий предковый морфотип лаврофиллов, платанофиллов и *Pandanophyllum* из аптской флоры Приморья [Красилов, 1967]. В то же время легко проследить морфологические переходы между другими группами. Так, нимфефиллы связаны с фикофиллами через *Menispermites* и *Byttneriophyllum*, фикофиллы — с платанофиллами через *Protoficus* и *Grewiopsis*. Этот последний род связывает группу платанофиллов с вибурнофиллами и бетулофиллами. Протеофиллы типа *Debeya* похожи на листья раннемезозойских голосеменных из группы *Scoresbya* — *Imania* и, возможно, представляют один из предковых морфотипов листьев цветковых. Они могли дать начало сложным розофиллам. Разумеется, листовая семофилогения не обязательно соответствует системе по репродуктивным органам, которую мы привыкли считать естественной.

Репродуктивные органы из сахалинских местонахождений, к сожалению, плохо сохранились. Все же они дают некоторые указания на присутствие в сенонской флоре предковых групп покрытосеменных, тяготеющих к *Cyperales*, *Juncales*, *Hamamelidales* (*Trochodendrocarpus*), *Ranunculales*, *Nymphaeales*, *Fabales* и, таким образом, подтверждают выводы, полученные при изучении листовых морфотипов и кутикул.

ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ

В сенонских разрезах Западно-Сахалинских гор преобладают угленосные фации наддельтовой равнины, построенные как аллювиальные циклотемы дельтовой платформы (ракушечняки и песчаники с волноприбойными знаками) и авандельты, переходящие во флишоидные отложения мутьевых потоков с разнообразными механоглифами. Остатки растений встречаются во всех этих фациях. По фациальной принадлежности можно выделить следующие типы захоронений.

1. Захоронения в русловых косослоистых песчаниках — как правило, одновидовые или монодоминантные, рассеянные (с незначительной концентрацией и беспорядочной ориентировкой растительного материала). К этому типу относятся точки 511, 514, 515, 518.

2. Захоронения в угленосных частях циклотем — наиболее богатые видами, насыщенные, с многоярусными листовыми кровлями, толстослойные (по классификации Красилова, 1972). Мощность флороносной пачки достигает 2—2,5 м (точки 308, 345). Такие толстослойные захоронения встречены еще в миоценовых отложениях Сахалина и составляют характерную черту сахалинской тафономии. В других местах они редки.

3. Захоронения во флишоидных толщах — обычно приурочены к конкреционным прослоям мощностью не более 5 см и содержат сильносмятый и фрагментированный материал (точки 316, 319, 343, 347 и др.).

4. Захоронения в ракушечняках — встречены в морских отложениях Южного Сахалина, содержат главным образом побеги хвойных.

5. Захоронения в туфогенных толщах — приурочены к бошняковской свите и представляют собой в одних случаях листовые кровли, в других — беспорядочно расположенные остатки, ориентированные под углом к поверхности слоя. Смятые перья листа папоротника нередко разделены прослойкой туфопесчаника или туффита толщиной до 5 мм, что свидетельствует об очень быстром, «мгновенном» образовании слоя.

По разнообразию видов и их количественным соотношениям сахалинские тафоценозы делятся на одновидовые или монодоминантные и многовидовые полидоминантные. К первой группе относятся следующие.

1. Слои с *Marchantites* (табл. I, фиг. 1—3). Это, как правило, отдельные листовые кровли — поверхности слоев, сплошь покрытые ветвящимися слоевищами — в толстослоистых захоронениях угленосных частей циклотем (точки 308, 309). Они интерпретируются как результат быстрого роста слоевищ на временно обнажившихся участках дна.

2. Папоротниковые слои (табл. III, фиг. 5) — отдельные прослои в толстослоистых захоронениях (точки 345, 348) или конкреционные прослои флишоидных толщ, переполненные смятыми листьями *Anemia* и *Cladophlebis*. Интерпретируются как остатки «папоротниковых маршей» по краю дельтовой платформы.

3. Нилссониевые слои (табл. IX, фиг. 4) — в тех же фациях, что и папоротниковые слои, но не вместе с папоротниками (точки 306, 316, 327). Интерпретируются как «нилссониевые марши».

4. Гинкговые слои (табл. XII, фиг. 1), — как правило, углистые аргиллиты, переполненные листьями *Ginkgoites* без остатков других растений (точки 304, 334). По-видимому, соответствуют участкам чистого гинкгового леса в мозаике дельтовой растительности.

5. Слои с *Quereuxia* (табл. XXXI, фиг. 3, 6) — чаще всего тонкие алевритовые прослои в пачках русловых песчаников (точки 510, 511, 518). Вероятно, результат сноса плавающих розеток паводковыми водами и их быстрого захоронения в пойменном аллювии.

6. Слои с *Sequoia* (табл. XVII, фиг. 11) наиболее обычны в захоронениях типа 1. Побеги секвой встречаются также в ракушечняках.

Политаксонные и полидоминантные тафоценозы чаще всего связаны с захоронениями второго и пятого типов (угленосные члены циклотем и туфогенные породы), но встречаются и во флишоидных толщах. Наиболее важные из них — это точки 308, 309, 312 севернее Мгачи, 318 в районе Арково, 322—323 возле устья Най-Най, 328—330 по Августовке, 345 в Тымовской пади. Для них было подсчитано содержание видов. Расчеты для точек 308 (арковская свита) и 322—323 (жонкьерская свита) приведены в табл. 3 и 4. Распределение частот видов в захоронениях 309 и 345 довольно близко к приведенному в табл. 3. Это — очень важное обстоятельство, показывающее, что распределение частот в какой-то степени отражает структуру растительности, а не только условия захоронения (частные отличия — более высокое содержание *Liriophyllum* в точке 309 и *Protophyllum* в точке 445, вероятно, объясняются неравномерным распределением видов).

Таблица 3

Содержание видов в точке 308, побережье Александровского залива севернее пос. Мгачи, арковская свита

Вид (мохообразные и плоды не включены)	Число экземпляров	Содержание, %	Вид (мохообразные и плоды не включены)	Число экземпляров	Содержание, %
Sequoia reichenbachii	605	34,7	*Cladophlebis frigida*	40	2,4
Araucaria pilosistoma	308	17,7	*Protophyllum schmidtianum*	42	2,4
Protophyllocladus sachalinensis	269	15,5	*Nilssonia serotina*	31	1,8
Araliaephyllum polevoi	127	7,2	*Ginkgoites transsenonicus*	25	1,5
Cupressinocladus cretaceus	87	4,9	*Sagenopteris microphylla*	20	1,2
Trochodendroides sachalinensis	77	4,4	*Cyathea sachalinensis*	14	0,8
Debeya tikhonovichii	60	3,5	*Liriophyllum sachalinense*	2	0,1
Anemia dicksoniana	32	2,8	*Magnoliaephyllum magnificum*	2	0.1
			Всего	1741	

Таблица 4

Содержание видов в точках 322—323, возле устья р. Най-Най

Вид	Число экземпляров	Содержание, %	Вид	Число экземпляров	Содержание, %
Sequoia reichenbachii	72	25,17	*Onoclea glossopteroides*	10	3,49
Magnoliaephyllum magnificum	58	20,27	*Ginkgoites transsenonicus*	8	2,79
			Protophyllocladus sachalinensis	7	2,44
Debeya pachyderma	37	12,93	*Myricaephyllum yokoyamae*	6	2,09
Cupressinocladus cretaceus	25	8,74	*Menispermites* sp.	2	0,69
Trochodendroides sachalinensis	25	8,74	*Liriophyllum sachalinense ?*	2	0,69
Cladophlebis frigida	19	6,60			
Anemia dicksoniana	15	5,24	Всего	286	

Для наиболее важных видов подсчитан индекс значения (*Iv*) по всем захоронениям (табл. 5). В геоботанике индекс значения (importance value) определяется суммированием относительной встречаемости,

Таблица 5

Индекс значения видов, доминирующих в сенонских местонахождениях, приведенных в таблице I (М-28)

Вид	*p*	*d*	*P*	*D*	*Iv*
Sequoia reichenbachii	25	18	89,14	64,28	153,42
Protophyllocladus sachalinensis	17	6	60,71	21,42	82,13
Ginkgoites transsenonicus	14	4	50,0	14,28	64,28
Protophyllum schmidtianum	13	5	46,42	17,8	64,22
Nilssonia serotina	13	4	46,42	14,28	60,7
Cupressinocladus cretaceus	13	4	46,42	14,28	60,7
Trochodendroides sachalinensis	11	4	39,26	14,28	53,54
Magnoliaephyllum magnificum	8	3	28,57	10,71	39,28
Nilssonia gibbsii	8	2	28,57	7,14	35,7
Myricaephyllum yokoyamae	8	1	28,57	3,57	32,14
Araliaephyllum polevoi	6	1	21,42	3,57	24,99
Debeya phachyderma	4	2	14,28	7,14	21,42
Araucaria pilosistoma	3	2	10,71	7,14	17,85
Parataxodium intermedium	3	2	10,71	7,14	17,85
Liriophyllum sachalinense	3	1	10,71	3,57	14,28
Debeya tikhonovichii	2	1	7,14	3,57	10,71
Dalbergites simplex	2	1	7,14	3,57	10,71

обилия и доминирования [Curtis, McIntosh, 1951]. В палеоэкологии, по-видимому, целесообразно рассчитывать этот индекс как сумму относительного доминирования D (число захоронений, в которых вид доминирует, в процентах от общего числа захоронений, M) и встречаемости (число захоронений, в которых вид встречен, P_1, в процентах от общего числа захоронений).

$$Iv = D + P = \frac{100d_1}{M} + \frac{100p_1}{M}.$$

Во всех политаксонных тафоценозах, кроме августовских и бошняковских, на первом месте по частоте стоит *Sequoia reichenbachii*. Если учесть также слои с *Sequoia* (см. выше), довольно частые находки ее веточек в папоротниковых и нилссониевых слоях, а также захоронения в морских фациях, дающих наиболее обобщенное представление о наземной растительности, не вызывает сомнений, что *Sequoia* была основным лесообразователем. Высокое содержание *Araucaria*, особенно в классическом местонахождении гиляцкой флоры, явилось неожиданностью, так как раньше ее здесь вообще не находили или не замечали. В этом тафоценозе араукария играет роль субдоминанта. Однако индекс значения у нее ниже, чем у постоянных спутников секвойи, — *Cupressinocladus* и *Protophyllocladus*. По-видимому, эти два рода кипарисовых — региональные доминанты, а *Araucaria* — локальный доминант.

Стратиграфически папоротниковые и нилссониевые «марши», а также гинкговые слои распространены по всему сенонскому разрезу вплоть до маастрихта. *Sequoia* также сохраняет значение основного доминанта вплоть до августовских слоев маастрихта, где на первый план выдвигается *Parataxodium*. В начале бошняковского времени происходит смена доминирования. Среди хвойных основным доминантом становится *Metasequoia*, но в целом доминирование хвойных в бошняковских тафоценозах выражено не столь отчетливо, как в сенонских.

Таким образом, структура растительности (в той мере, в какой ее выявляет анализ тафоценозов) в общих чертах сохраняется в течение сенона (около 25 млн. лет). В то же время происходят некоторые изменения, касающиеся в основном 1) распределения частот морфотипов листьев двудольных и 2) видового разнообразия.

Характерные листовые морфотипы приведены в табл. 6. По доминирующим морфотипам в палеоформации Sequoietum («редвуд») можно выделить два типа ассоциаций.

Таблица 6

Характерные морфотипы последовательных флористических комплексов

Флора	Вид	Морфология листа
Айнусская	*Protophyllum schmidtianum*	Листья платаноидные, средние или крупные, цельные, край зубчатый
Гиляцкая	*Araliaephyllum polevoi*	Листья лавроидные, средние, лопастные, край цельный
	Debeya tikhonovichii	Листья протеоидные, сложные, листочки средних размеров, край мелкопильчатый
	Trochodendroides sachalinensis	Листья фикоидные, мелкие и средние, цельные, край пильчато-зубчатый
Жонкьерская	*Magnoliaephyllum magnificum*	Листья лавроидные, средние и крупные, край цельный
Августовская	*Trochodendroides arctica*	Листья фикоидные, средние, край городчатый или лопастный
Бошняковская	*Corylites insignis*	Листья бетулоидные, средние и крупные, цельные или лопастные, край двоякоостроугородчатый

1. Sequoio — Platanofolietum ass. nov.

Табл. XXXVI, фиг. 1

Типовое захоронение: Сахалин, р. Арково, точка 318, арковская свита.

Диагноз. Ассоциации полидоминантные, основной доминант Sequoia. Среди листьев двудольных доминирует платаноидный морфотип, его содержание около 20—30%.

Замечания. Захоронения приурочены в основном к русловым фациям и, по-видимому, отражают ripарийную растительность.

2. Sequoio — Laurofolietum ass. nov.

Табл. XVII, фиг. 11

Типовое захоронение. Сахалин, западное побережье севернее Мгачи, точка 308, арковская свита.

Диагноз. Ассоциации полидоминантные, основной доминант *Sequoia*. Среди листьев двудольных доминирует лавроидный морфотип.

Замечания. Захоронение приурочено к угленосным фациям.

Полидоминантные тафоценозы нижней и верхней подсвит арковской свиты большей частью относятся к разным типам ассоциаций, тогда как тафоценозы верхнеарковской подсвиты и жонкьерской свиты — к одному типу (*Sequoio — Laurofolietum*). Бошняковские тафоценозы принадлежат иной палеоформации и типу ассоциаций.

3. Metasequoio — Betulofolietum ass. nov.

Табл. XXII, фиг. 3

Типовое захоронение. Сахалин, р. Августовка, точка 328, бошняковская свита.

Диагноз. Ассоциации полидоминантные, основной доминант *Metasequoia*. Среди листьев двудольных доминирует бетулоидный морфотип (*Corylites*, *Alnites*).

Изменение содержания того или иного морфотипа означает одновременно изменение соотношения цельнокрайних и нецельнокрайних листьев (табл. 7), а также листьев с перистым и пальчатым (пальчато-перистым) жилкованием. Известно, что эти показатели хорошо отражают климатические условия [Красилов, 1972]. Судя по содержанию цельнокрайних листьев, климат был наиболее теплым в кампане (жонкьерская флора). Затем наступило похолодание, кульминирующее в бошняковское время.

Таблица 7

Количество листьев основных родов двудольных в коллекциях из последовательных горизонтов верхнего мела Сахалина

Род	Флора				
	айнусская	гиляцкая	жонкьерская	августовская	бошняковская
Край цельный					
Araliaephyllum	15	140	8		
Liriophyllum		30	2		20
Dalbergites	18		25		
Laurophyllum		4			
Macclintockia					11
Magnoliaephyllum	1	5	70	6	1
Всего листьев	34	179	105	6	32
Край нецельный					
Alnites					10
Corylites					75
Debeya		80			
Menispermites		4	7		10
Myricaephyllum	15	46	20		
Platanus					38
Protophyllum	60	55	27	8	15
Hollickia	3		6		
Trochodendroides	12	110	15	10	25
Всего листьев	124	474	180	24	205
Содержание листьев с цельным краем в %)	28	35	58	25	15

Видовое разнообразие, отражающее стабильность условий, также может служить климатическим показателем (в частности, показателем сезонности климата). Существует множество оценок видового разнообразия. Число видов в тафофлоре сильно зависит от полноты сборов и плохо отражает разнообразие. Число видов, нормализованное по числу местонахождений, также слишком чувствительно к условиям захоронения и коллектирования. По-видимому, равномерность распределения частот видов, обратно связанная с разнообразием [Buzas, 1972], — более точный показатель. В настоящей работе использован индекс разнообразия (S), равный числу наиболее обильных видов, в сумме составляющих 80% всех экземпляров. Для комплексов, приведенных в табл. 3 и 4, получены следующие значения S:

гиляцкая (308) — 5

жонкьерская (322—323) — 6.

Эти цифры могут свидетельствовать о близком разнообразии обеих флор или о несколько более высоком разнообразии жонкьерской флоры. Аналогичные указания дает индекс Макнотона — суммарное содержание двух самых обильных видов [Buzas, 1972]. Для гиляцкой флоры Мгачи он равен 52,40, для жонкьерской Най-Най — 45,44.

ПАЛЕОФИТОГЕОГРАФИЯ

Хотя в литературе еще и сейчас нередко встречается представление о гомогенности меловой растительности и ее повсеместно тропическом (или субтропическом) облике, специалистам, специально изучающим меловые растения, давно известны различия между тафофлорами южных и северных районов, аналогичные различиям между Геленденской и Гренландской областями палеогена [Вахрамеев, 1952; Криштофович, 1955]. В южных тафофлорах обычны узколистные лаврофиллы и розофиллы, редко встречающиеся на севере. Такого рода дифференциация отражена в классификации А. Л. Тахтаджяна [1966], ее климатическая природа очевидна. Иного типа классификации предложили Л. Ю. Буданцев по мегафоссилиям, Е. Д. Заклинская, В. Крутч и Дж. Мюллер по палинологическим данным. Они предлагают разделение меловых тафофлор на две большие группы — атлантическую и тихоокеанскую с почти меридиональной (в современных географических координатах) границей. В последнем варианте классификации Е. Д. Заклинской [1976] выделены Северо-Атлантическое (Еврамерийское) и Берингийское царства. Первое включает Миссисипско-Гренландскую и Европейско-Туранскую области, второе — Сибирско-Канадскую. Основной причиной дифференциации Заклинская считает дрифт континентов. Однако Д. Стэнли [Stanley, 1970] полагает, что граница палинофлор областей «Norma» и «Aquila» параллельна меловым палеоширотам, что указывает на температурный контроль. Не исключено также влияние континентальности климата [Красилов, 1971]: флора Norma попадет в область максимального развития меловых эпиконтинентальных морей. Различное содержание пыльцы *Aquilapollenites* в местонахождениях, разделенных Палеокордильерами (Rouse et al., 1969), подтверждает значение континентальности.

Обсуждая расхождения между меловой фитогеографией по мегафоссилиям и по пыльце, Заклинская [Вахрамеев и др., 1970] предположила доминирование пыльцы травянистых растений, крупномерные органы которых плохо сохраняются. Я нахожу эту гипотезу маловероятной, так как в лесных спектрах (таксодиевые недвусмысленно указывают на лесной характер меловой растительности) участие пыльцы травянистых растений незначительно [Красилов, 1972].

Следует отметить, что пыльца, характерная для Берингийской флоры «Aqiula», встречается и в южном полушарии. В то же время по макроскопическим остаткам различия между Арктомеловой и Антарктомеловой [Gothan, 1908] флорами выступают вполне отчетливо.

Для проверки гипотезы Тихоокеанско-Атлантической дифференциации сопоставим меловую флору Сахалина, попадающую в Тихоокеанскую, или Берингийскую область (царство) и достаточно характерную для нее, с другой адекватно изученной флорой той же области — Канадской, а также с типичными флорами других областей — Западного Казахстана (наиболее полно отражает растительность обширной Приуральской провинции на рубеже двух царств), Южной Богемии (типично «атлантическая») и Гренландии (северная область Атлантического царства). Для оценки флористического сходства используем коэффициент Жаккара:

$$\frac{c}{a+b-c} \cdot 100,$$

где *a* и *b* числа видов в двух сравниваемых флорах, *c* — число общих видов (в сахалинской флоре около 60 видов).

Канада. Среди меловых флор Западной Канады, сопоставимых по возрасту с сахалинской, наиболее представительна флора серии Нанаймо о-ва Ванкувер (92 вида). Следующие виды, описанные У. Беллом [Bell, 1957], близки или конспецифичны сахалинским (приведены в скобках): *Anemia fremonti* (*Anemia dicksoniana*), *Cladophlebis wahliana* (*Cyathea sachalinensis*), *Saccoloma gardneri* (*Onoclea glossopteroides*), *Davallites richardsonii* (*Dicksonia mamiyai*), *Cladophlebis columbiana*, *Pseudoctenis latipennis* (*Pterophyllum* cf. *validum*), *Nilssonia vancouverensis* (*N. gibbsii*), *N. serotina*, *Metasequoia cuneata* (*M. occidentalis*), *Glyptostrobus comoxensis*, *Thuites corpulensis* (*Cupressinocladus cretaceus*), *Protophyllocladus polymorphus* (*P. sachalinensis*), *Alnus preantiqua* (*A. protc-schmalhausenii*,) *Dryophyllum elongatum* (*Myricaephyllum yokoyamae*), *Trochodendroides arctica*, *Koelreuteria prenigricans* (*Myricaephyllum yokoyamae*), *Viburnum insigne* (*Protophyllum schmidtianum*), всего 17 видов. Коэффициент Жаккара равен 12, 59. Канадская флора заметно отличается от сахалинской по листовым типам. Она не имеет *Araliaephyllum*, зато розоидная группа гораздо более разнообразна и включает *Sapindopsis*, *Celastrinites*, *Anacardites* («*Cupanites*» *crenulatus*) и *Ternstroemites*. Не менее важную роль играют фикоидные листья — *Rhamnites*, «*Chrysobalanus*», «*Ficus*», «*Combretum*» и «*Dombeyopsis*», а также *Daphnogene* (*Cinnamomoides*). Стоит отметить редкие листовые типы *Liriodendropsis* и *Artocarpophyllum*. Отпечатки, определенные Беллом как *Dryophyllum ripleyensis*, *Quercus* cf. *pseudowestfalia* и *Zelkova* sp., возможно, относятся к *Hollicka*.

Казахстан. Позднеальбско-сеноманская флора Казахстана, исключая местонахождение Кзылжар, имеющее более молодой возраст, насчитывает около 65 видов (Вахрамеев, 1952). Состав папоротников (8 видов) почти такой же, как в сахалинской флоре. Стерильные перья *Cladophlebis* aff. *jorgensenii* (Heer), возможно, относятся к *Cyathea*. Нилссонии также сопоставимы с сахалинскими, но *Otozamites* на Сахалине не встречен. Хвойные конспецифичны или представлены очень близкими видами. Среди покрытосеменных сопоставимы виды *Myricaephyllum* («*Myrica*»), *Magnoliaephyllum* (*Magnolia amplifolia* Heer), *Protophyllum*, *Dalbergites*, *Hollickia* («*Rulac*» *janschinii* Vachr.), *Trochodendroides* («*Zizyphus*» *ajatensis* Vachr., *Z.* cf. *dacotensis* Lesq.), *Araliaephyllum* («*Sassafras*») *polevoi* Krysht. Листья «*Aralia*» *formosa* Heer, «*Celastrophyllum*» *kazachstanense* Vachr. и *Dicotylophyllum bilobatum* Vachr., возможно, относятся к протеоидному типу. С другой стороны, казахстанские фикоидные («*Juglans*» *aktjubensis* Vachr., «*Ficus*» *embensis* Vachr. и др.), нимфеоидные (*Nelumbites minimus* Vachr., *Menispermites kryshtofovichii* Vachr., «*Paliurus*» *obovatus* Lesq.),некоторые розоидные (*Anacardites*) и ранние фагоидные («*Eucalyptus*» *uralensis* Vachr.) листья не свойственны сахалинской флоре. В целом близких видов не более 20 (коэффициент общности 19,047).

Чехословакия. Сенонская флора Южной Богемии [Němecj, Kvaček, 1975] хорошо передает особенности европейской флоры этого времени. Описано 30 видов. Папоротники очень фрагментарны, сопоставляются с *Pteridoleimma* и *Marattia* (? *Osmundophyllum*). *Filicites* sp. 5 напоминает *Osmunda macrophylla*. Среди хвойных преобладают *Geinitzia cretacea* Ung. и «*Dammara*» *borealis* Heer. Оба вида, на мой взгляд, относятся к *Sequoia reichenbachii*. *Brachyphyllum squamosum* (Velen.) Palib. представляет тип хвойных, чуждый сахалинской флоре. Среди покрытосеменных, предварительно определенных как *Dicotylophyllum* ssp., есть листья, сходные с сахалинскими *Magnoliaephyllum* и *Laurophyllum*. Не вызывает сомнения отмеченное чешскими исследователями близкое сходство «*Proteophyllum*» *lanceolatum* и *Myricaephyllum yokoyamae*. Среди *Debeya*, играющих большую роль в чешской флоре, *D. insignis* (Hos. et Marck.) Knobl. по некоторым признакам близка *D. tikhonovichii*. Тип

листьев, описанный как *Quercophyllum pseudodrymejum* на Сахалине появляется лишь в начале палеогена *Cocculophyllum* встречен только в бошняковской флоре. В целом лишь 7 видов из 30 сопоставимы с сахалинскими, что дает коэффициент общности 8,43.

Гренландия. Меловая флора Гренландии описана из нескольких стратиграфических горизонтов в диапазоне от апта до сенона. Проведенное ниже сопоставление ограничено крупными верхнемеловыми местонахождениями Патут и Атаникердлук, насчитывающими 46 видов [Seward, 1926; Seward, Conway, 1935]. Гренландская *Cladophlebis oerstedii* и, возможно, некоторые «*Gleichenites*» близки *Cyathea sachalinensis*. Другие общие виды — *Cladophlebis frigida* и *Anemia dicksoniana*, описанная Сьюордом как *Sphenopteris psilotoides* и *S. johnstrupii*. *Phyllites borealis* Sew. et Conw. можно сопоставить с *Onoclea glossopteroides*. Среди хвойных, вероятно, конспецифичны *Sequoia* («*Dammara*» *borealis*, *Pagiophyllum ambiguum*, *Sequoiites concinna*, *Elatocladus smittianus*, *E. subulatus*) и *Protophyllocladus*, среди покрытосеменных — *Magnoliaephyllum*, *Laurophyllum*, *Araliaephyllum* (*Platanophyllum insigne*), *Liriophyllum* («*Bauhinia*»), *Dalbergites*, всего 18 видов. Коэффициент Жаккара составляет 20, 45. Необходимо отметить также общие с Сахалином или близкие виды *Cupressinocladus*, *Magnoliaestrobus*, *Macclintockia* из других гренландских местонахождений. Различия по типам листьев сводятся к тому, что в Гренландии менее обычен *Protophyllum*, а на Сахалине не встречены некоторые розоидные (*Sapindopsis*) и фикоидные (*Dicotylophyllum shottonii*) листья.

Таким образом, проанализированные выше флоры по убывающему сходству с сахалинской располагаются в следующем порядке: Гренландия (Патут и Атаникердлук). Казахстан (Кульденен-Темир, Теректы-Сай), Канада (Нанаймо), Чехословакия (Южная Богемия). Близкое сходство сахалинской и гренландской флор противоречит идее Тихоокеанско-Атлантической дифференциации. Отнести эти флоры к разным царствам или областям невозможно. Распределение коэффициентов сходства приблизительно соответствует широтному положению флор относительно сахалинской. Попарное сравнение остальных флор между собой заняло бы слишком много места. Ясно, однако, это чешская флора «миссисипского» типа резко отличается от гренландской. Их объединение в меридиональную Миссисипско-Гренландскую область едва ли допустимо. Примат широтной дифференциации выступает вполне отчетливо.

В фитогеографии возможны следующие подходы к выделению крупных хорологических подразделений: 1) флористический — по общему флористическому сходству или степени эндемизма; 2) эколого-флористический — по стенобионтным таксонам, распределение которых точно отражает дифференциацию факторов среды; 3) эколого-физиономический, по доминирующим жизненным формам. Полагают, что флористическое деление отражает историю континентов (межконтинентальных связей), а экологическое — современную климатическую ситуацию. В действительности климатическая зональность и в прошлом была наиболее мощным, постоянно действующим фактором флористической дифференциации, тогда как морские и топографические преграды лишь подчеркивали климатическую дифференциацию или создавали второстепенные, неустойчивые различия. Поэтому можно постулировать конвергенцию основных флористических, эколого-флористических и эколого-физиономических рубежей (Cain, 1947], хотя в деталях они могут и не совпадать. Строгое разделение «исторического» и «экологического» факторов едва ли возможно. Комплексный подход, очевидно, даст наиболее информативную классификацию.

В палеофитогеографии применение флористического подхода сильно затруднено из-за таксономических разночтений и недостоверности эндемизма. По-видимому, наиболее рациональный путь — это предварительное эколого-флористическое районирование по характерным родам (преимущественно распространенным в определенной географической области,

хотя и не обязательно эндемичным) с последующим уточнением с помощью флористической статистики и реконструкции основных эколого-физиономических синтаксонов — формаций. Еще А. Энглер [Engler, 1879—1882] показал, что для фитогеографии наиболее важны роды, доминирующие в одних районах и редкие — в других. Этот подход был применен к триасовым [Красилов, Шорохова, 1975], юрским — раннемеловым [Krassilov, 1972] и позднемеловым [Красилов, 1975] флорам. Была рекомендована тройная номенклатура — по характерным родам (флоры *Phoenicopsis*, *Lepidopteris*, *Goeppertella* и *Dicroidium* в триасе, *Phoenicopsis*, *Cycadeoidea*, *Pentoxylon* в юре — раннем мелу), климатическим зонам (триасовая умеренная, триасовая тропическая и т. д.) и по географической приуроченности наиболее важных захоронений. Было показано, что влияние экваториальной зоны на распространение растений обусловило устойчивые различия между флорами северных и южных континентов — Арктогеи и Нотогеи.

Для фитогеографического районирования позднемеловых тафофлор использовано несколько широко распространенных и легко различимых морфологических типов, обнаруживающих наиболее отчетливую связь с климатом (Красилов, 1975; Krassilov, 1975в).

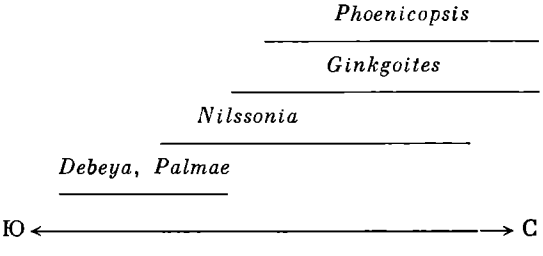
Phoenicopsis составляет основу феникопсисовых листопадных лесов умеренной зоны начиная с позднего триаса; в позднем мелу, по-видимому, сохраняет ту же климатическую приуроченность.

Ginkgo (или *Ginkgoites*) в течение мезозоя достигает наибольшей численности и разнообразия в феникопсисовой зоне, но встречается и южнее, в областях с теплоумеренным и (редко) субтропическим климатом.

Nilssonia — один из наиболее широко распространенных типов мезозойских листьев, встречающихся приблизительно в тех же пределах, что и *Ginkgoites*, но достигающий оптимального развития в более южных районах.

Debeya (*Dewalquea*) — морфологический тип листьев, неизвестный в высоких широтах. Лишь в одном пункте — в западной Гренландии — *Debeya* ассоциирует с *Phoenicopsis*.

Пальмы — климатическая приуроченность аналогична современной. Схематически соотношение между этими характерными родами выглядит следующим образом:



По их сочетаниям можно выделить четыре области.

1. Миссисипско-Богемская область с пальмами и *Debeya*, немногочисленными нилссониями и без гинкговых (за исключением очень редких находок). Включает меловые флоры США, Западной и Центральной Европы, Каратау и Средней Азии (опорные местонахождения — Эмбой Клей в США, Перуч в Чехословакии). На севере Дакотская флора Канзаса и Небраски служит переходом к следующей области.

2. Гренландско-Сахалинская с опорными местонахождениями Атаникердлук в Гренландии и Мгачи на Сахалине. *Debeya* встречается наряду с *Ginkgoites*. Северная граница распространения *Debeya* определяется находками этих листьев в Зайсанской впадине [Ильинская, 1962], на Сахалине, Ванкувере [Bell, 1957], в западной Гренландии (рис. 8). Наиболее северные находки меловых пальм известны в Японии и на Ванкувере.

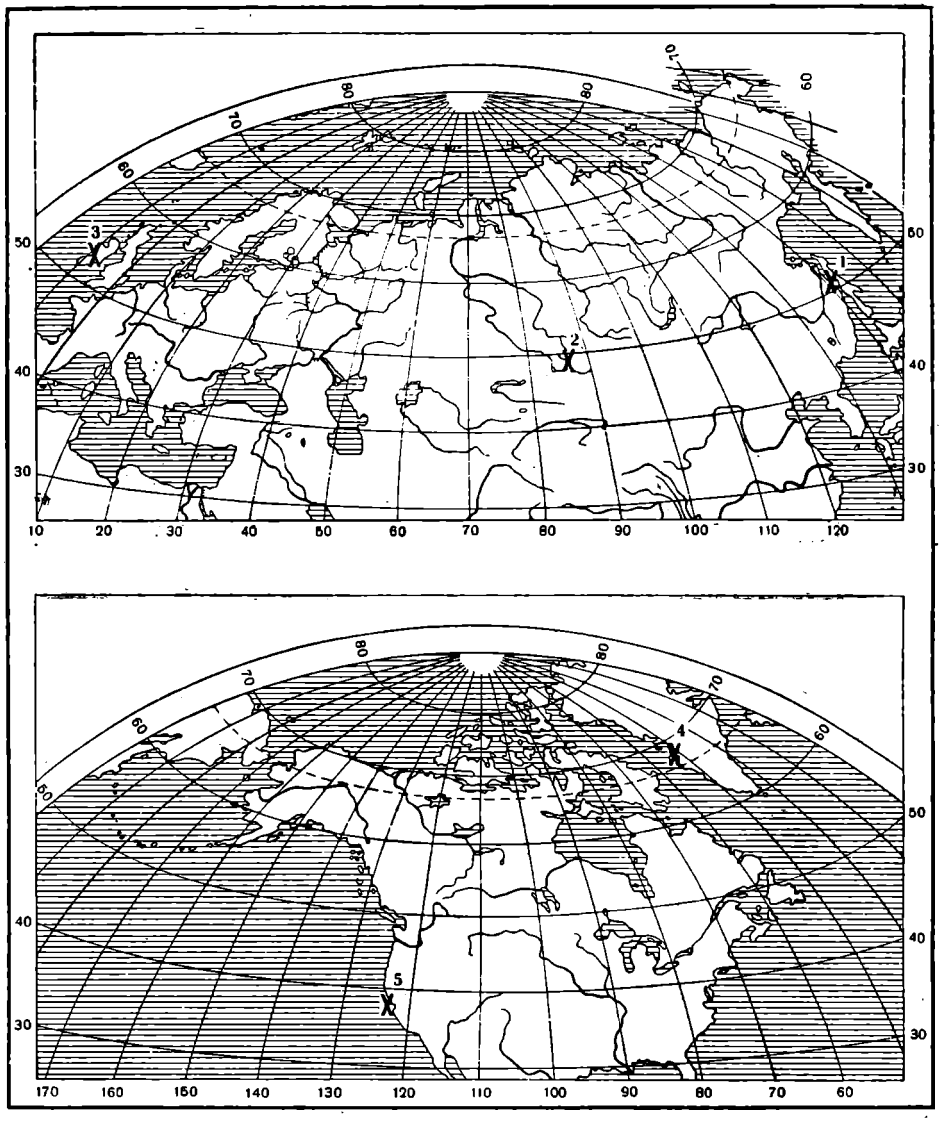


Рис. 8. Северные находки Debeya маркируют экотон между субтропической и умеренной зонами

1 — Сахалин; *2* — Зайсанская впадина; *3* — Ирландия; *4* — Западная Гренландия; *5* — Ванкувер

3. Сибирско-Канадская область с *Nilssonia*, *Ginkgoites*, *Phoenicopsis*, без пальм и *Debeya*. Сюда относятся крупные захоронения бассейнов Колымы и Анадыря, Камчатки, Вилюйского бассейна, Западной Сибири [см. Вахрамеев и др., 1970], Канады [Bell, 1963, и др.], п-ова Аляска и бассейна р. Юкон [Hollick, 1930]. Опорные местонахождения — Симоново в Западной Сибири, Данвенган в Канаде.

4. Берингийская область с *Phoenicopsis* и *Ginkgoites*, но без *Nilssonia*; включает захоронения северной Аляски [Smiley, 1969, 1972, и др.], где начиная с раннего сеномана (четвертая стратиграфическая зона Смайли) нилссонии исчезают, что может указывать на более холодный климат по сравнению с предыдущей зоной. С известной долей условности к этой зоне можно отнести пока недостаточно изученные захоронения Чукотки, где нилссонии до сих пор не обнаружены, хотя имеются находки *Ctenis* [Филиппова, 1972а, б].

Намеченные выше области хорошо различаются по распространению хвойных и морфологических типов листьев двудольных. В Миссисипско-Богемской и Гренландско-Сахалинской областях доминирует *Sequoia*, часть находки *Araucaria*, которая не встречается севернее Сахалина. *Araucaria* в северном полушарии сохраняет значение климатического индикатора в течение всего мезозоя. В Сибирско-Канадской области *Parataxodium* постепенно замещает *Sequoia*. Для южной области кроме протеофиллов (*Debeya*) характерны узколистные розофиллы, и особенно лавровиллы. Из платанофиллов встречается главным образом *Credneria*. В Гренландско-Сахалинской области лавровиллы сочетаются с платанофиллами (преимущественно *Protophyllum*). Розофиллы и протеофиллы редки. Обычны также легумофиллы. Близкий состав морфологических групп имеет Сибирско-Канадская область, но преобладание платанофиллов выражено более отчетливо. Они здесь достигают максимального разнообразия. Обычны фикофиллы, особенно *Trochodendroides*.

Анализ доминирования показывает, что выделенная по сахалинским тафоценозам ассоциация Sequoio — Laurofolietum характерна для Миссисипско-Богемской области. Сенонская растительность Богемии охарактеризована как смешанная мезофильная хвойно-широколиственная. Однако широколиственный тип представлен собственно только *Credneria*. Правильнее, очевидно, говорить о преобладании Sequoio — Laurofolietum с разнообразными розофиллами и протеофиллами. В Гренландско-Сахалинской области Sequoio — Laurofolietum сочетается с Parataxodio — Platanofolietum. Последняя ассоциация более обычна в Сибирско-Канадской и Берингийской областях.

Особенности четырех выделенных здесь областей суммированы в табл. 8. Области различимы как эколого-флористически, так и эколого-физиономически. Все особенности свидетельствуют о климатической основе дифференциации областей. Растительность самой южной области северного полушария не может быть описана как тропическая в современном пони-

Таблица 8

Сопоставление фитогеографических областей позднемеловой эпохи

Область	Климатическая зона	Характерные роды	Характерные морфотипы	Доминирующие формации
Миссисипско-Богемская	Субтропическая	*Araucaria* *Sequoia* *Debeya*	Laurofolia Rosofolia Proteofolia	Sequoio — Lauroro (Roso) — folietum
Гренландско-Сахалинская	Экотон субтропической и теплоумеренной зоны	*Nilssonia* *Ginkgoites* *Araucaria* *Sequoia* *Parataxodium*	Laurofolia Platanofolia Legumifolia	Sequoio — Laurofolietum, Parataxodio—Platanofolietum
Сибирско-Канадская	Теплоумеренная	*Nilssonia* *Ginkgoites* *Phoenicopsis* *Parataxodium*	Platanofolia Ficofolia	Parataxodio — Platanofolietum
Берингийская	Умеренная	*Ginkgoites* *Phoenisopsis* *Parataxodium*	Platanofolia	Parataxodio — Platanofolietum

мании этого термина. Таксодиевые и мелколистность двудольных резко отличают ее от современного тропического дождевого леса. Точно определить южную границу этой области невозможно. Однако находки *Sequoia ambigua* в мелу Таиланда [Iwai et al., 1975] позволяют предположить, что она простиралась до мелового экватора. Скорее ее можно сопоставить с современной растительностью субтропиков. Гренландско-Сахалинскую

область в экологическом плане следует рассматривать как широкий экотон между субтропической и теплоумеренной (Сибирско-Канадская область) зонами. Берингийская область отвечает умеренной зоне.

Основные выводы этой главы сводятся к следующему.

1. Комплексный эколого-флористический и эколого-физиономический анализ выявляет широтную дифференциацию меловой растительности. Основные фитогеографические подразделения приблизительно соответствуют климатическим зонам. Существование меридиональных фитогеографических рубежей высшего порядка не подтверждается.

2. Основные местонахождения Миссисипско-Богемской области находятся в пределах 25—40° с. ш. Собственно тропические флоры следовало бы искать южнее, в Юго-восточной Азии и Северной Африке [Hughes, 1976]. Однако небольшие флоры, описанные из этих районов, не отличаются от миссисипско-богемских. В мелу, таким образом, не было формаций, сопоставимых с современной растительностью тропиков.

3. Фитогеографические построения подтверждают северный дрифт Гренландии в послемеловое время. Значительное смещение континентов относительно современных широт в Тихоокеанском секторе маловероятно.

РАЗВИТИЕ МЕЛОВЫХ ФЛОР ТИХООКЕАНСКОГО ПОЯСА

По классификации, предложенной в предыдущей главе, флоры северной Пацифики попадают в три области (и климатические зоны) — Гренландско-Сахалинскую, Сибирско-Канадскую и Берингийскую. Интересно проследить, в какой мере закономерности развития позднемеловой растительности, выявленные на Сахалине, выдерживаются в других районах, а также попытаться установить их связь с тектогенезом и эволюцией климата.

Меловой период в истории Пацифики ознаменовался важнейшими событиями — заложением системы островных дуг и развитием грандиозного вулканического пояса. По мнению автора [Красилов, 1974], первое событие — раскрытие Прото-японского моря — произошло в готериве и вызвало смещение поясов раннемеловой растительности. С этим предположением хорошо согласуются данные о возрасте древнейших осадков в районе хребта Шатского — готерив-баррем [Douglas, Moullade, 1972] и датировки изгиба Японских островов — 120 млн. лет назад [Kawai et al., 1969]. Второе событие — развитие мощного наземного вулканизма — многие исследователи считают диахронным, начавшимся на севере, в Чукотско-Охотском поясе в альбе и охватившим Сихотэ-Алинь в позднем мелу. Датировки событий основаны главным образом на палеоботанических данных. Однако определения возраста тафофлор остаются более или менее произвольными до тех пор, пока не выявлена общая последовательность смен растительных сообществ, опирающаяся на параллелизм смен (палеосукцессий) в разных районах.

К началу позднемеловой эпохи приурочена активизация дрифта, затопление альбско-сеноманских рифов на подводных возвышенностях [Mattews et al., 1974], региональные перерывы в осадконакоплении (например, на Аляске в позднем сеномане). На побережье Японского моря формируются прогибы, выполненные альбско-сеноманской красноцветной молассой. В красноцветных толщах встречены редкие остатки папоротников типа *Onychiopsis* и голосеменных *Otozamites* и *Ginkgoites*. Начиная с альба в континентальных отложениях резко возрастает содержание туфогенного материала. Однако основные очаги вулканизма располагались западнее, в районе Малого Хингана. Постепенно распространяясь к востоку, наземный вулканизм охватил Сихотэ-Алинь и риолитовую зону Японских островов в конце сеномана — туроне. В вулканогенных толщах содержатся японские тафофлоры Асува [Matsuo, 1962] и Омичидани. Последняя, возможно, несколько моложе [Matsuo, 1970]. Они состоят из папоротников (в том числе *Onoclea* cf. *sensibilis* L.), нилссоний (несколько видов, описанных Х. Мацуо, возможно, принадлежат одному виду с полиморфными листьями), *Ginkgoites*, хвойных из семейств Pinaceae (шишки и семена *Pseudotsuga* и *Pinus* во флоре Омичидани) и Taxodiaceae (*Sequoia*, *Cunninghamia* и др.), довольно редких мелколистных покрытосеменных, из которых относительно часто встречается лишь водная *Quereuxia* («*Hemitrapa*») *angulata*. Во флоре Асува определены остатки пальм. В Приморье того же типа флора содержится в нижней части вулканогенного комплекса и известна под названием партизанской [Криштофович, 1939]. Здесь также встречены *Onoclea* (обрывки ее перышек описаны А. Н. Криштофовичем как *Cladophlebis septentrionalis*, *Anemia* cf. *elongata* и, возможно,

Phanerophlebites pealei), хвойные и очень мелколистные покрытосеменные, из которых достоверно определен лишь *Viburniphyllum*. Комплекс, аналогичный партизанскому, но содержащий (по данным автора) многочисленные остатки *Quereuxia angulata*, известен из угленосных слоев с. Достоевки в Арсеньевском прогибе. Характерные черты туронских флор — редкая встречаемость и мелколистность покрытосеменных, среди остатков которых нет ни крупных платаноидных, ни цельнокрайних листьев.

Наземный вулканический пояс обрамляла с востока миогеосинклинальная зона, в которой накапливались морские туронские отложения тымовской свиты Западно-Сахалинских гор и позднее, в сеноне, сложный комплекс угленосных дельтовых фаций и турбидитов. В сенонских разрезах, как было показано выше, сменяют друг друга четыре флористических комплекса: айнусская флора с платаноидными листьями, гиляцкая с *Araliaephyllum polevoi*, *Debeya tikhonovichii*, *Trochodendroides sachalinensis*, жонкьерская с *Magnoliaephyllum magnificum* и августовская с *Trochodendroides arctica*.

К востоку от миогеосинклинали располагалась эвгеосинклинальная зона восточного Сахалина и внешней окраины Японских островов. Система трех поясов — береговые вулканические хребты— миогеосинклиналь—эвгеосинклинальная зона островных дуг, — по-видимому, стабилизировалась в сеноне. В начале датского века происходит резкое изменение, перестройка структурного плана. Об этом свидетельствует развитие вулканогенных толщ в Западно-Сахалинских горах. Миграция вулканизма к востоку, очевидно, носила скачкообразный характер. Бошняковская тафофлора с *Metasequoia* и *Corylites* резко отличается от сенонских и знаменует начало нового этапа флорогенеза. В начале бошняковского времени вымирают последние представители мезозойских голосеменных. После этих событий территория Западно-Сахалинских гор испытала общее поднятие.

В вулканогенных толщах Сихотэ-Алиня, по-видимому, имеются аналоги айнусского комплекса с крупными платаноидными листьями. Бошняковскому горизонту, возможно, соответствует тахобинская флора р. Соболевки с разнообразными Betulaceae и Ulmaceae [Байковская, 1956], которая, однако, имеет более молодой облик и может сопоставляться с позднедатской флорой Буреинского Цагаяна. На Сахалине этому возрастному интервалу соответствует перерыв между бошняковской и каменской свитами.

В Японии коньякские флоры Камогата в западных районах и Кудзи на севере, как и айнусская флора Сахалина, содержат много покрытосеменных с платаноидными листьями. В более молодой флоре Изуми (кампан по корреляционной схеме Х. Мацуо) этих растений нет. Лучше других изучена маастрихтская флора Хакобучи [Endo, 1925] с *Cladophlebis frigida*, *Anemia dicksoniana*, *Nilssonia* spp., *Glossozamites*, *Sequoia heterophylla* (*Parataxodium*?), *Protophyllum* и *Trochodendroides arctica*. Она хорошо сопоставляется с августовским комплексом Сахалина. Более молодая флора Оараи характеризуется своеобразным смешением третичных и меловых (раннемеловых типа *Zamiophyllum*) растений. Она может оказаться датской, хотя не исключено, что здесь объединены захоронения различного возраста.

Таким образом, в Приморье, на Сахалине и в Японии можно выделить шесть флористических горизонтов: партизанский (флоры р. Рудной, Достоевки, Асува, Омичидани), айнусский (флоры Половинки, Камогата, Кудзи), гиляцкий (флора Мгачи), жонкьерский (флоры Жонкьера, Най-Най, Изуми), августовский (флоры красноярковской свиты по р. Августовке, Хакобучи) и бошняковский (флоры бошняковской свиты и Оараи), датируемые соответственно туронским, коньякским, сантонским, кампанским, маастрихтским и датским веками (возможно, что тахобинская флора р. Соболевки относится к седьмому, позднедатскому горизонту). Два из

них — партизанский и гиляцкий — характеризуются преобладанием мелколистных цветковых, относящихся к различным родам. Платаноидные листья доминируют в айнусском (*Protophyllum*) и бошняковском горизонтах, лаврофиллы — в жонкьерском. Род *Trochodendroides* играет заметную роль в гиляцком (*T. sachalinensis*), августовском (*T. arctica*) и более молодых горизонтах. Из других легко различимых морфологических типов листьев следует отметить *Macclintockia* (августовский горизонт) и *Hollickia quercifolia* (гиляцкий и жонкьерский горизонты).

Поскольку платаноидные листья принадлежали растениям, обитавшим, подобно современному платану, преимущественно в долинах рек, то можно предположить, что увеличение их количественного участия связано с выравниванием рельефа и расширением долин. В условиях более контрастного рельефа и редукции пойменных сообществ в захоронение попадали преимущественно растения склонов. Так, захоронения партизанского комплекса образовались в пределах вулканического пояса, вероятно в небольших озерах, окруженных горами. Этим объясняется сочетание остатков водных и мелколистных склоновых растений, а также шишек и семян Pinaceae. Однако экспансию «платаноидных» покрытосеменных нельзя целиком объяснить изменением рельефа. Она охватывает обширные территории с различным рельефом и обнаруживает отчетливую корреляцию с изменениями климата: в коньякском, и особенно датском веках климат был относительно холодным. Судя по соотношению листьев с цельным и нецельным краем, наиболее теплым был кампанский век (жонкьерский горизонт).

СЕВЕРО-ВОСТОК

К востоку от Верхоянского хребта известно множество местонахождений, где относительно редкие покрытосеменные встречены вместе с разнообразными папоротниками, цикадофитами, гинкговыми и хвойными. Обычно такие комплексы относят к альбу — раннему сеноману. В действительности они, вероятно, имеют различный возраст. С альбскими флорами Приморья хорошо сопоставляются флоры буоркемюсской свиты Зырянского бассейна и омсукчанской свиты Балыгычан-Сугойского прогиба [Вахрамеев и др., 1970]. В первой содержатся довольно разнообразные мелколистные цветковые «альбского» типа, во второй — преимущественно водные двудольные. Вероятно, тот же стратиграфический уровень занимает флора нижних слоев гинтеровской свиты бухты Угольной. В верхней туфогенной пачке нижнегинтеровской подсвиты вместе с фауной тригоний и сеноманским *Turrilites costatus* Lam. содержатся остатки *Ginkgoites* с расчлененной пластинкой («*Baiera*») и мелколистных двудольных [Ефимова, Терехова, 1966; Вахрамеев, 1966]. В верхней части гинтеровской свиты найдены туронские иноцерамы.

В последние годы находки морской фауны подтвердили сеноманский возраст флоры криворечeнской свиты р. Гребенки (бассейн Анадыря), описанной А. Н. Криштофовичем. В прошлом не было ясного представления о составе этой флоры. Содержание покрытосеменных в ней было преувеличено избирательным коллектированием. Г. Г. Филиппова изучила обширные коллекции, в которых постоянно доминируют папоротники (18 видов) и голосеменные (31 вид), в том числе *Cycadites*, *Sphenobaiera*, *Podozamites*, *Athrotaxopsis* и другие типично раннемеловые роды. Покрытосеменные относительно редки, чаще других встречаются *Menispermites* и *Viburniphyllum*. С криворечeнской сопоставимы арманская флора Приохотья и топтанская Балыгычан-Сугойского прогиба. Ранее их относили к альбу.

Более высокое положение в разрезе занимает аркагалинская флора верховьев Колымы, содержащая, по данным В. А. Самылиной, несколько

видов папоротников (*Gleichenites*, *Hausmannia*, *Cladophlebis frigida*), *Ginkgoites* с цельной и рассеченной пластинкой, *Sphenobaiera*, *Czekanowskia*, *Phoenicopsis*, обычный позднемеловой комплекс хвойных — *Sequoia*, *Parataxodium*, *Protophyllocladus*, «*Thuja*» *cretacea*, к которым присоединяются *Metasequoia*, разнообразные сосновые (*Picea*, *Cedrus*) и мелколистные покрытосеменные. Среди последних следует отметить *Trochodendroides*, «*Celastrophyllum*», *Menispermites*. Платаноидные листья заметной роли не играют. С аркагалинской флорой сопоставляются флора Первомайского угольного месторождения севернее Магадана с *Quereuxia angulata* [Вахрамеев, 1966], флора волчинской свиты бассейна Анадыря, содержащей, по сообщению Филипповой, туронских иноцерамов, а также, по мнению автора, флоры р. Улья возле Охотска [Криштофович, 1937б], зоринской свиты Омсукчанского бассейна [Самылина, Филиппова, 1970], вороньинской, коэквуньской и других вулканогенных толщ Чукотки [Вахрамеев, 1966; Филиппова, 1972а, б]. В бассейне р. Великой комплекс аркагалинского типа («*Asplenium*» *dicksonianum*, «*Zizyphus*» *rarytkinensis* Krysht.) содержится в белореченской свите позднетуронского возраста. Возраст этих флор остается дискуссионным: одни исследователи считают их раннемеловыми (альбскими), другие относят к альбу — сеноману или сеноману. На мой взгляд, ни одна из этих датировок не может быть принята. По составу, палеоэкологическим и тафономическим особенностям аркагалинская флора и ее аналоги на Северо-Востоке соответствуют флорам Асува и Омичидани Японии, а также партизанской флоре Приморья, имеющим туронский возраст. Мне представляется вполне вероятным, что и флоры аркагалинского типа относятся к турону. С решением этой корреляционной проблемы связан важный вопрос о развитии мелового наземного вулканизма на Тихоокеанском побережье. Принято думать, что этот процесс на Северо-Востоке начался значительно раньше, чем в Приморье и Японии. В действительности, основные этапы геологической истории этих территорий, вероятно, совпадали.

Другую группу образуют те флоры Северо-Востока, где покрытосеменные составляют не менее половины всех видов. Сюда относятся флоры валижгенской и быстринской свит Пенжинской губы, барыковской свиты бухты Угольной, корякской и чукотской свит того же района, рарыткинской свиты хребта Рарыткин [Криштофович, 1937б, 1958а, б; Василевская, 1963; Вахрамеев, 1966; Волобуева, Терехова, 1974]. Они отчетливо подразделяются на три группы.

1. Платаноидные листья преобладают; сюда относится флора валижгенской свиты Пенжинской губы, замещающей морские отложения маматчинской и пенжинской свит (альб — коньяк). Коньякский возраст валижгенской флоры подтверждается ее близостью к айнусской флоре Сахалина.

2. Платаноидных листьев нет или они играют второстепенную роль, как в изученной В. А. Вахрамеевым [1966] флоре верхнебыстринской подсвиты Пенжинской губы с *Nilssonia*, *Ginkgoites*, «*Cephalotaxopsis*», *Trochodendroides*, *Macclintockia*, «*Rulac*» и другими, а также флоре барыковской свиты бухты Угольной, по данным В. А. Вахрамеева и Н. Д. Василевской, *Onoclea*, *Ginkgoites*, *Nilssonia*, *Pterophyllum validum*, *Sequoia*, «*Cephalotaxopsis*», «*Metasequoia*», *Trochodendroides*, *Macclintockia*, «*Rulac*», *Magnolia*. В обоих случаях слои с флорой залегают на морских отложениях (нижнебыстринская подсвита, нижние горизонты барыковской свиты) с *Anapachydiscus naumanni*. Иначе говоря, они занимают такое же положение в разрезе, как и жонкьерская свита Сахалина. Корякская свита бухты Угольной, залегающая над барыковской, содержит остатки растений главным образом в верхних слоях, выше слоев с *Inoceramus schmidti* (поздний кампан). Из верхней подсвиты определены *Onoclea* sp., *Metasequoia cuneata*, «*Thuja*» *cretacea*, *Taxodium olrikii*, *Trochodendroides arctica*, *Hollickia quercifolia* (=*Quercus pseudomarionii* Holl.), *Vitis rarytkinensis* Krysht. и другие виды [Дундо и др., 1971]. В работе 1975 г. я, по-види-

мому, ошибочно отнес эту флору к платаноидной группе. Она имеет общие элементы как с жонкьерской, так и с августовской.

3. Платаноидные листья представлены главным образом *Credneria* («*Platanus*») и играют заметную роль, основные доминанты — *Metasequoia* и *Trochodendroides*; сюда относится флора верхней части чукотской свиты, которую Н. Д. Василевская сопоставляет с бошняковской. Действительно, здесь, наряду с обычными для флор конца мела—начала палеогена растениями, встречены *Woodwardia* и *Corylites*. Более молодая флора рарыткинской свиты бассейна Анадыря не имеет аналогов на Сахалине и, как указывал А. Н. Криштофович, относится к цагаянскому типу. Их сближает доминирующее положение в обоих комплексах *Taxodium olrikii* и *Trochodendroides*, причем последний обнаруживает аналогичную изменчивость полиморфных листьев (формы «*arctica*», «*richardsonii*», «*smilacifolia*») и ассоциирует с аналогичными соплодиями *Trochodendrocarpus arcticus*. Следует отметить также характерный для датских флор Азии и Северной Америки вид «*Platanus*» *raynoldsii* Newb. (*Grewiopsis orientalis* Krysht.).

АЛЯСКА И КАНАДА

На севере Аляски Ч. Смайли (Smiley, 1969, 1972 и др.) выделил ряд флористических зон. Наиболее древние остатки древесных двудольных появляются в зоне III, датируемой поздним альбом — ранним сеноманом. К раннему сеноману относится и зона IV с плохо сохранившимися платаноидными листьями. Здесь и в более молодых отложениях уже нет цикадофитов (в том числе нилссоний). На поздний сеноман приходится региональный перерыв. Зона V — турон с морской фауной *Scaphites*, *Inoceramus labiatus* и другими — содержит «*Celastrophyllum*», *Laurophyllum*, *Quercophyllum* и платаноидные листья. К этой зоне приурочены наиболее поздние находки мезозойского хвойного *Podozamites*. Значительное участие платаноидных листьев указывается для зоны VI (коньяк — кампан с *Inoceramus patootensis* и др.), где появляются также *Parataxodium* и *Trochodendroides*. В зоне VII (поздний кампан — маастрихт) доминируют *Parataxodium*, *Trochodendroides* и платаноидные листья.

Предварительный характер определений Ч. Смайли и выделение нерасчлененного коньяк—кампанского комплекса затрудняет сопоставление с флорами СССР. Зона IV, вероятно, отвечает топтанской Колымы, а зона V с узколистными покрытосеменными — аркагалинско-партизанскому комплексу. Платаноидные листья на севере Аляски встречаются в значительном количестве по всему разрезу. В то же время можно предположить, что в составе зоны VI есть аналоги айнусского горизонта с наиболее высоким содержанием листьев этого морфологического типа. Флора зоны VII имеет определенное сходство с августовской. Климатический оптимум, по данным Смайли, приходится на кампанский век, что хорошо согласуется с данными по Сахалину. Элиминация цикадофитов в начале сеномана и затем *Podozamites* на границе турона и коньяка, возможно, связана с похолоданием.

Богатые захоронения известны в бассейне Юкона и на побережье залива Нортон. Здесь развиты мощные морские и паралические угленосные толщи, обычно датируемые альбом — сеноманом. А. Голлик [Hollick, 1930] описал растения из двух угленосных свит — Мелози и Кальтаг, между которыми помещали морские альбские слои Нулато, также содержащие остатки растений. Сейчас установлено (Patton, 1973), что свиты Мелози и Кальтаг находятся на одном стратиграфическом уровне и залегают на разных горизонтах свиты Нулато, содержащей фауну не только альба, но и сеномана (*Turrilites acutus* Passy). Флора Нулато включает *Nilssonia*, разнообразные *Sequoia* и *Parataxodium* («*Cephalotaxopsis*»), *Pla-*

tanus, *Menispermites*, *Viburnum* и др. Во флорах Мелози и Кальтаг обычен *Protophyllocladus*, среди листьев цветковых преобладают платаноидные, *Trochodendroides*, *Macclintockia*, встречаются лавровые, в том числе *Araliaephyllum* («*Sassafras*»). Среди растений, рассматриваемых обычно как реликты раннемеловой флоры, следует отметить рассеченные листья *Ginkgoites*, *Podozamites* и *Pterophyllum*. Эту флору датировали альбом — сеноманом. Сейчас, когда в подстилающих отложениях найдена фауна сеномана, не приходится сомневаться, что флора Мелози-Кальтаг не древнее позднего сеномана.

На п-ове Аляска известны два сенонских флористических комплекса, описанные А. Голликом из средней и верхней частей свиты Чигник. Платаноидные листья здесь не играют существенной роли. В обоих комплексах обычны *Trochodendroides* и «*Rulac*» *quercifolium*, но только в верхнем достоверно установлены *Magnolia* и Lauraceae. Нетрудно заметить, что нижний комплекс соответствует гиляцкой (сантон), а верхний — жонкьерской (кампан) флорам Сахалина.

В западной Канаде флора Данвенган наиболее близка флоре Кальтаг. Здесь доминируют платаноидные листья [Bell, 1963]. Э. Айриш [Irish, 1965] считает свиту Данвенган сеноманской. Граница сеномана и турона, по его данным, проходит в 80—90 м выше Данвенган, внутри перекрывающей ее свиты Каскаро с туронской фауной. В более молодых сенонских флорах Бэд Харт и Милк Ривер этот морфологический тип листьев вообще отсутствует. По соотношению с морскими слоями они датируются соответственно сантоном и кампаном. В бедной видами флоре Бэд Харт впервые появляется *Trochodendroides*. Во флоре Милк Ривер есть *Onoclea glossopteroides* (этот папоротник встречен также в жонкьерской свите Сахалина), магнолии и лавровые. Еще более важную роль теплолюбивые папоротники (*Anemia fremonti* Knowlton, *Saccoloma* и др.) и покрытосеменные (*Geonomites*, *Artocarpus*, *Liriodendron*, *Cinnamomum*, *Laurophyllum*, *Sapindus*) играют в кампанской флоре Нанаймо о-ва Ванкувер. Доминирует здесь *Rhamnites eminens* (Dawson) Bell — эллиптические цельнокрайние листья с капельным острием. Обычно сложные листья розоидного типа, определенные Беллом как *Cupanites* и *Koelreuteria*.

Среди маастрихтских флор Канады наибольшей известностью пользуется флора Эдмонтон Альберты, насчитывающая 23 вида (Bell, 1949). В нижней части свиты Эдмонтон встречены *Nilssonia serotina*, *Sequoiites artus*, *Elatocladus intermedius*, *Trochodendroides arctica*, *Dombeyopsis nebrascensis*, *Vitis stantoni* и др. Последний вид переходит в верхний флороносный горизонт, где появляются *Fraxinus leii* и *Platanus raynoldsii*, широко распространенный в датских отложениях (свита Паскапу Альберты, серия Форт Юнион США, цагаянские отложения Амурской области, рарыткинская свита Анадыря). По данным С. Шриваставы (Srivastava, 1969, и др.), в верхних слоях свиты Эдмонтон содержится пыльца *Wodehouseia fimbriata*, также характерная для датских отложений. Поэтому верхнюю часть свиты Эдмонтон, вероятно, правильнее датировать датским ярусом и сопоставлять с бошняковской и чукотской свитами Тихоокеанского побережья СССР.

Таким образом, проявляется параллелизм палеосукцессий во всех областях Пацифики. Можно наметить следующие этапы флорогенеза.

1. Сеноман — еще разнообразны характерные для раннемеловых флор папоротники (*Coniopteris*) и голосеменные; в то же время формируется типичный позднемеловой комплекс хвойных — *Sequoia*, *Parataxodium*, *Cupressinocladus*. Среди покрытосеменных преобладают мелколистные нимфефиллы (*Menispermites*) и вибурнофиллы, появляются еще немногочисленные платанофиллы (кривореченская флора Гребенки, топтанская Колымы, Нулато Аляски и др.).

2. Турон — обновление состава папоротников (*Osmunda* и Onoclea преобладают над *Coniopetris*), возрастает разнообразие хвойных, появ-

ляется *Protophyllocladus*, еще встречаются *Podozamites* и *Ginkgoites* с рассеченной пластинкой; среди покрытосеменных к мелколистным нимфеиллам и вибурнофиллам присоединяется *Trochodendroides*, обычна *Quereuxia* (флоры Асува и Омичидани Японии, партизанская Приморья, аркагалинская Колымы, коэквуньская и вороньинская Чукотки).

3. К о н ь я к — экспансия долинных лесов с платанофиллами (айнусская флора Сахалина, валижгенская Камчатки, Камогата Японии).

4. С а н т о н — сокращение платанофиллов в связи с потеплением, распространение фикофиллов типа *T. sachalinensis* (Krysht.) Krysht. (нередко определяемых как *Zizyphus*) и *Hollickia quercifolia* (гиляцкая флора Сахалина, верхнебыстринская Камчатки, нижние горизонты с флорой Чигник на п-ове Аляска, Бэд Харт Канады).

5. К а м п а н — наиболее термофильные сообщества с Onoclea и высоким содержанием лаврофиллов (жонкьерская флора Сахалина, барыковская бухты Угольной, Изуми Японии, Милк Ривер и Нанаймо Канады).

6. М а а с т р и х т — некоторое возрастание роли платаноидных листьев, экспансия *Parataxodium* и *Trochodendroides arctica* (флора р. Августовки на Сахалине, Хакобучи в Японии, нижние флороносные слои свиты Эдмонтон в Канаде).

7. Д а н и й — замещение основных сенонских доминантов *Sequoia* и *Protophyllum* палеоценовыми доминантами *Metasequoia* и *Platanus*, распространение двудольных типа *Corylites*, появление папоротника *Woodwardia* при сохранении таких сенонских реликтов, как *Cladophlebis arctica* и *Nilssonia* (бошняковская флора Сахалина, чукотская побережья Анадырского залива, Ораи Японии (?), верхние флороносные слои свиты Эдмонтон Канады).

Наблюдается некоторая цикличность палеосукцессии: платаноидный морфотип доминирует дважды — в коньякских и маастрихт-датских флорах, туронские тафоценозы по ряду признаков близки сантонским. Такая цикличность, конечно, затрудняет фитостратиграфическую корреляцию. В то же время она выявляет связь флорогенеза с тектогенезом и эволюцией климата. Позднему мелу отвечает один крупный тектонический цикл с пиками активизации в начале и конце эпохи (см. выше). С пиками тектонической активности совпадает ухудшение климатических условий в сеномане и датском веке, с второстепенным похолоданием в начале сенона. Климатический оптимум приходится на кампанский век. Последовавшее затем похолодание, — по-видимому, наиболее реальная причина великого мелового вымирания.

МЕЗОЗОЙ И «МЕЗОФИТ»

Позднемеловые тафоценозы сочетают элементы мезозойской и кайнозойской растительности. Их положение в геохронологической системе представляет большой интерес для теории стратиграфии. Многие исследователи полагают, что для геохронологических подразделений высшего ранга — геологических эр — необходим двойной набор терминов — один для животных (палеозой, мезозой, кайнозой), другой — для растений (палеофит, мезофит, кайнофит). Мезозой, как известно, включает весь меловой период, а «мезофит» — лишь его первую половину. Термин «мезофит» неудачен по двум причинам. Во-первых, он давно употребляется в экологии растений и фитоценологии в совершенно ином смысле — в ряду терминов ксерофит, мезофит, гигрофит, обозначающих различный водный режим. Во-вторых, геологические эры были задуманы как эры жизни, а не эры животных. Этому соответствует этимология их названий. Отделяя «мезофит» от мезозоя, мы противопоставляем растения не животным, а жизни, как если бы они не были живыми. Но оставим в стороне терминологию и обратимся к существу дела.

На первый взгляд вопрос о соотношении мезозоя и «мезофита» представляет чисто «академический» интерес. В действительности это далеко не так. В современной стратиграфии противостоят друг другу две школы, по-разному ориентирующие геологические исследования. Одна из них — экостратиграфическая — постулирует возможность членения геологической истории на естественные этапы и построение естественной стратиграфической классификации. Такая возможность вытекает из представления об эволюции экосистемы как целого. Другая школа — хроностратиграфическая — трактует геологическую историю как континуум, считает ее членение условным, а так называемые этапы эволюции биоты — фиктивными. Темпы эволюции у разных организмов не совпадали, и можно выделить столько этапов, сколько существует групп организмов. В этой системе взглядов несовпадение мезозоя и «мезофита» выступает как наиболее убедительное, не внушающее сомнений свидетельство против единых этапов, как доказательство условности геологических эр. Таким образом, соотношение мезозоя и «мезофита», и в частности положение позднемеловой биоты в геохронологической системе, имеет принципиальное значение для решения кардинальных проблем стратиграфии.

Давно уже стало хрестоматийным утверждение, что новая эра в истории растений началась в середине мелового периода — на целую геологическую эпоху (35 млн. лет) раньше, чем новая эра эволюции животных. Такие взаимоотношения — эволюционное отставание животных от растений на одну эпоху — было даже узаконено («закон Потонье»). Их объясняли тем, что сначала изменяются продуценты (растения), а консументы (животные) постепенно приспосабливаются к ним. Как ни фантастично отставание животных на десятки миллионов лет в свете того, что мы знаем о динамике экосистем, оно принималось на веру более ста лет (вот уж действительно отставание теоретической мысли от накопления фактов!) в силу следующих обстоятельств.

1. Мезозой считали эрой динозавров, кайнозой — эрой млекопитающих. Находки мезозойских млекопитающих были настолько редкими, что их можно было практически не принимать в расчет.

2. «Мезофит» считали эрой голосеменных, «кайнофит» — эрой цветковых. Частые находки листьев цветковых в верхнемеловых отложениях породили представление об их господстве во второй половине мела. Мезозойские группы голосеменных не выдержали конкуренции и вымерли в конце раннего мела. В термин «господство» вкладывали таксономический (преобладание по числу видов) и экологический (доминирование в фитоценозах) смысл. Назову основные доводы против этой системы взглядов.

1. Сейчас известна большая и разнообразная фауна позднемеловых млекопитающих, которые уже в то время доминировали среди мелких позвоночных. В конце мелового периода вымерли не только динозавры, но и большинство меловых млекопитающих. В верхнемеловых отложениях найдены также некоторые группы насекомых, господствующие в современной фауне. Энтомологи склоняются к мысли, что границу мезозоя и кайнозоя следует проводить между ранним и поздним мелом.

2. Предки цветковых растений — проангиоспермы — появились в середине триасового периода, одновременно с первыми млекопитающими. Первые находки настоящих цветковых приурочены к нижним горизонтам мела. Здесь же найдены и первые терии — предки сумчатых и плацентарных (вельдский *Aegialodon*). Разнообразие покрытосеменных и млекопитающих резко возросло в альбе (терии фауны Тринити в Северной Америке). По-видимому, ранние этапы эволюции обеих групп совпадают.

3. В прошлом меловые покрытосеменные относили к современным родам. Это предполагало длительную домеловую историю и усиливало «кайнофитность» позднемеловой флоры. Действительно, для морфотипов меловых листьев можно найти современные аналоги. Однако плодоношения типа *Trochodendrocarpus* и пыльцевые зерна показывают, что меловые цветковые большей частью принадлежат вымершим группам. Первое значительное вымирание, как и у млекопитающих, приходится на конец мела.

4. Таксономическое разнообразие меловых цветковых сильно преувеличено из-за высокого полиморфизма их листьев. Трудно сказать, какое число родов могло дать все разнообразие листовых морфотипов. Если учесть изменчивость морфологии листьев таких родов, как *Ficus*, *Pterospermum*, *Quercus*, то можно предположить, что это был всего один род. Хотя такой крайний вариант маловероятен, оценка таксономического разнообразия по остаткам листьев не внушает доверия. У голосеменных листовые признаки гораздо более константны в пределах рода [Florin, 1931].

5. Преобладание цветковых в меловых тафоценозах в прошлом определяли интуитивно, не прибегая к статистике. Относительно крупные размеры листьев, особенно платаноидных, создавали впечатление преобладания даже при небольшом их числе. С другой стороны, листья хвойных не всегда различимы невооруженным глазом. Подсчет листьев недвусмысленно указывают на преобладание голосеменных (см. табл. 3 и 4). Палинологи приводят близкие цифры для пыльцевых спектров.

6. После того, как данные по гиляцкой флоре были опубликованы [Красилов, 1972], высказывалось мнение, что преобладание голосеменных — особенность дальневосточной растительности. Ведь и сейчас есть формации, в которых доминируют хвойные. Это — влажные хвойные леса, протянувшиеся вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки, и северные хвойные леса — тайга, занимающая огромную территорию. Но в большинстве биомов — в широколиственных летнезеленых лесах, жестколистных формациях, степи, саванне, влажных тропических лесах — господствуют цветковые. В позднем мелу этих биомов еще не было. По макрофоссилиям реконструируются северные летнезеленые хвойные леса с *Parataxodium* и южные вечнозеленые леса с *Sequoia*. Сахалинские тафоценозы находятся в зоне перехода между этими формациями. Их можно рассматривать как достаточно представительную выборку ме-

ловой растительности Арктогеи. Европейская растительность имела более тропический облик, но *Sequoia* («*Geinitzia*») играла здесь не менее важную роль, чем на Сахалине (см. главу «Палеофитогеография»). *Sequoia* встречена и в мелу Таиланда (приэкваториальная зона позднемеловой эпохи).

7. Определение современных родов среди меловых покрытосеменных наводило на мысль о современном облике меловой растительности. Так, обилие платаноидных листьев позволяло говорить о «широколиственном платановом лесе». К сожалению, палеоботаническими сведениями о формах роста меловых цветковых мы не располагаем. Однако сравнительно-морфологический анализ привел многих исследователей к выводу, что ранние двудольные были невысокими деревьями или кустарниками. Они могли доминировать лишь в нижних ярусах высокоствольного редвуда.

8. Меловые формации Sequoio (Parataxodio)-Platanofolietum и Sequoio-Laurifolietum, как показано в главе «Палеоэкология», не имеют современных и вообще кайнозойских эквивалентов. Современный редвуд лишь формально сопоставим с мезозойским, лавролистные и платанолистные деревья ему не свойственны. Тайга современного облика сложилась лишь в плейстоцене, хотя ее прообраз — горные темнохвойные леса — известны с эоцена. Эдафические варианты меловой растительности — папоротниковые и нилссониевые марши, а также гинкговые леса имели чисто мезозойский облик. Папоротниковые марши вообще — типично мезозойская формация, хотя отдельные виды папоротников входят в сообщества маршей и мангров и по сей день.

9. Представление о вымирании мезозойских голосеменных в конце раннего мела вследствие конкурентного вытеснения цветковыми ошибочно. Мезозойские группы Caytoniales, Nilssoniales, Ginkgoales, Czekanowskiales (*Phoenicopsis* в северных флорах) удерживают свои позиции вплоть до сенона. Лишь беннеттитовые в начале позднемеловой эпохи пришли в упадок. Однако вымерли они лишь в конце маастрихта. На Сахалине нилссониевые и гинкговые слои свидетельствуют об обилии этих мезозойских голосеменных, сохранивших доминирующее положение в ландшафтных зонах, мало изменившихся с раннего мела. *Sagenopteris* в гиляцкой флоре по количеству остатков (1,2%) незначительно уступает основным видам покрытосеменных. Длительное (десятки млн. лет) сосуществование с покрытосеменными почти не отразилось на экологическом статусе этих растений. Поэтому гипотеза конкурентного вытеснения представляется маловероятной. Против нее свидетельствует и одновременное вымирание мезозойских групп голосеменных в конце маастрихта (трудно понять, почему покрытосеменные после длительного сосуществования внезапно взяли верх над всеми мезозойскими конкурентами одновременно). Великое меловое вымирание в равной мере затронуло морскую и наземную биоту, животных и растения.

Здесь кратко суммированы результаты таксономического, палеоэкологического и фитогеографического анализа меловой флоры, изложенные в предыдущих главах. Они на мой взгляд, противоречат традиционным представлениям о несовпадении этапов эволюции животных и растений и позволяют отказаться от двусмысленного термина «мезофит».

ОПИСАНИЕ ВИДОВ

MARCHANTIALES

1. *Marchantites jimboi* (Kryshtofovich) Kryshtofovich
Табл. I, фиг. 1—8

Marchantites jimboi: Криштофович, Байковская, 1960, с. 10, рис. 1.

Описание. Слоевища плоские, дихотомически ветвящиеся, шириной 6—7 мм. Ветвление в базальной части слоевища с интервалом 22—25 мм, к верхушке более частое (через 10—11 мм). Угол ветвления изменяется в том же направлении от 60 до 45°. Иногда апикальные лопасти расходятся под углом 30°. Края слоевища ровные, чаще прямые, но апикальные сегменты несколько перетянуты в месте ветвления, края у них дугообразно изогнуты. Средняя жилка узкая, но отчетливая, ветвится на значительном расстоянии от края под очень острым углом, причем ветви сначала следуют почти параллельно друг другу. Эта особенность ветвления хорошо выражена у всех просмотренных экземпляров. Тонкие пересекающиеся линии, отходящие от средней жилки, — отпечатки ризоидов.

На уолтоновских препаратах слоевищ различимы эпидермальные клетки и воздушные камеры. Клетки средней жилки узкие, вытянутые продольно. Клетки крыльев возле средней жилки неправильно-полигональные, около 31 мкм в поперечнике. Возле края слоевища клетки мельче, четырехугольные, длиной около 20 мкм, расположены рядами. Слой воздушных камер, по-видимому, выклинивается к краю слоевища. Камеры неправильно-четырехугольные или полигональные, около 90—95 мкм в поперечнике. Поры редкие, окружены одинарным кольцом клеток. Диаметр пор около 30—35 мкм.

Замечания. Воздушные камеры оправдывают применение родового названия *Marchantites*, провизорно предложенного Криштофовичем.

Местонахождение. 308, 309.

LYCOPODIALES

2. *Selaginella* sp.
Табл. II, фиг. 1

Описание. Фрагмент побега длиной 8 мм с шестью листьями. Ось толщиной 0,2 мм, слегка извилистая, меняющая направление в месте прикрепления листа. Листья двухрядные, расположены в одной плоскости, отстоящие, очередные, широко расставлены (расстояние между соседними листьями одного ряда почти равно их ширине), отходят под углом 45—80°. Форма листа удлиненно-яйцевидная, верхушка суженная тупая или закругленная, основание слегка выемчатое, низбегающее, с небольшим акроскопическим ушком, налегающим на ось. У основания заметно точечное углубление — вероятно, след лигулы. Побег, по-видимому, изофильный, дополнительных рядов спинных или брюшных листьев не обнаружено.

Замечания. Этот фрагментарный отпечаток устанавливает присутствие *Selaginella* в сахалинской флоре, но недостаточен для более точного определения.

Местонахождение. 308.

EQUISETALES

3. *Equisetum* spp.

Табл. II, фиг. 7—9

З а м е ч а н и я. В нилссониевом слое точки 313 сохранился участок стебля шириной 8 мм с узлом и девятью ребрами. В туффитах точки 329 найдено несколько ризомов шириной около 5 мм, с междоузлиями длиной 20—40 мм. От узлов отходят многочисленные тонкие корни. В одном случае сохранился корневой клубень размерами 20×16 мм. Эти ризомы сопоставимы с *E. arcticum* Heer.

М е с т о н а х о ж д е н и е. 313, 329.

FILICALES

Osmundaceae

4. *Osmunda macrophylla* Panhallow

Табл. II, фиг. 4

Osmunda macrophylla: Bell, 1949, с. 38, табл. 24, фиг. 2; табл. 25, фиг. 1, 3, 4 (см. синонимику в этой работе).

О п и с а н и е. Единственный отпечаток перышка длиной 42 мм, шириной 14 мм. Перышко языковидное, прямое, с волнистым краем, прикреплялось центром основания, где имеется очень короткий черешок. Средняя жилка прямая, прослеживается до верхушки. Боковые жилки частые (концентрация у края около десяти на 5 мм), отходят под углом 45°, прямые или слабо отогнутые книзу, вильчато ветвятся один или (в нижней части перышка) два раза.

З а м е ч а н и я. Вполне соответствует типовым экземплярам из свиты Паскапу (Канада), описанным Д. Пенхолло и более подробно У. Беллом. Этот вид, наряду с *O. asuwensis* Matsuo, — один из ранних представителей группы *O. regalis*.

М е с т о н а х о ж д е н и е. 327.

5. *Osmunda corifolia* sp. nov.

Табл. II фиг. 2, 3

Г о л о т и п: 330—308, Сахалин, р. Августовка, бошняковская свита.

Д и а г н о з. Перья первого порядка непарноперистые, с тонким стержнем. Перышки от широколанцентных до продолговато-ланцетных, длиной до 35 мм, с зубчатым краем. Основание с акроскопической стороны перетянутое или суженое в короткий черешок. Жилкование открытое, боковые жилки повторно дихотомически ветвящиеся. Пластинка толстая, кожистая.

О п и с а н и е. Голотип представляет собой верхнюю часть пера первого порядка со слегка извилистым стержнем толщиной 0,5 мм, несущим очередные, широко расставленные, не соприкасающиеся краями перышки, отходящие под углом около 60°. Перо завершается верхушечным перышком. Боковые перышки продолговато-ланцетные с тупой верхушкой, размерами до 23×8 мм. Край волнистый, в дистальной части пера с неравномерно расставленными зубчиками, направленными вперед. Основание у верхних перышек слегка перетянуто на акроскопической стороне, где образуется слабо выраженное ушко. Нижние перышки прикрепляются серединой основания. Средняя жилка входит ближе к нижнему краю, прослеживается почти до верхушки. Боковые жилки выходят под острым углом, дихотомируют дважды или (в дистальной части пера) один раз. Плойчатость пластинки маскирует жилкование. Пластинка, очевидно, была толстой.

На другом экземпляре (330—322) сохранился участок прямого продольно-бороздчатого стержня толщиной 1 мм, несущий более крупные (35×16 мм) широколанцетные перышки с острой верхушкой и закругленным основанием, прикрепляющиеся очень коротким черешком. Они сидят свободно, почти под прямым углом.

Замечания. Эти листья сопоставимы с *Osmunda japonica* Thunb. и, возможно, принадлежат представителю подрода Osmunda s. s.

Schizaeaceae

6. *Anemia dicksoniana* (Heer) comb. nov.

Табл. III, фиг. 1—5

Asplenium dicksonianum: Криштофович, Байковская, 1960, с. 11, табл. I, фиг. 1—6; табл. 2, фиг. 1—4, рис. 2—4 в тексте (см. дальнейшую синонимику в этой работе).

Описание. А. Н. Криштофович и Т. Н. Байковская достаточно полно описали стерильные листья. Наиболее характерные признаки — триждыперистое строение, окрыленный рахис и стержни перьев, катадромное расположение низбегающих асимметричных перышек со сфеноптероидным жилкованием, сливающихся к верхушкам перьев и листа в целом. Расчлененность края перышек (цельный, слегка надрезанный у верхушки, зубчатый, лопастный с дополнительной зубчатостью) зависит от их размеров.

Фертильные перья с тонким прямым стержнем, несущим очередные перья второго порядка под углом около 45°. Перья ланцетные, постепенно суженные к верхушке, слегка изогнутые, размеры до 12×5 мм. Их тонкие стержни несут до шести пар перышек, сидящих катадромно под острым углом. К верхушке пера перышки переходят в лопасти. Верхушечные перья второго порядка, в свою очередь, переходят в перышки и затем в лопасти. Развитые перышки удлиненно-ромбические, низбегающие, асимметричные, с тремя парами лопастей. Базальная лопасть нижнего ряда крупнее других. Края лопастей подвернуты. На поверхности видны углубления, очевидно, оставленные спорангиями.

При мацерации извлечены трилетные споры диаметром около 60 мкм. Они, однако, совершенно обесцвечены, скульптура экзины не сохранилась. Режим мацерации сахалинских фитолейм для этих спор оказался слишком жестким.

Замечания. Основания для перевода этого широко распространенного мелового папоротника в род *Anemia* следующие: 1) фертильные перья типа *Anemia* найдены совместно со стерильными перьями и имеют аналогичное строение; 2) стерильные и фертильные перья сходны с *Ruffordia goeppertii* (Dunk.) Sew., особенно с экземплярами из альба Приморья [Красилов, 1967]; *Ruffordia*, в свою очередь, практически не отличается от *Anemia*; 3) стерильные листья *Anemia fremontii* Knowlton f. *fertilis* Andrews не отличаются от «*Asplenium*» *dicksonianum*.

Местонахождение. Стерильные листья встречены в большинстве точек, лучшие экземпляры из точки 338. Фертильные перья из точки 322.

Cyatheaceae

7. *Cyathea sachalinensis* (Kryshtofovich) comb. nov.

Табл. II, фиг. 5; табл. IV, фиг. 1—13

Gleichenia sachalinensis: Криштофович, Байковская, 1960, с. 17, табл. 4, фиг. 1—2.
Gleichenia crenata: там же, с. 15, табл. 3, фиг. 1—3;
Gleichenia zippei: там же, 1960, с. 18, табл. 2, фиг. 5.
Anemia cf. *elongata*: там же, 1960, с. 21, табл. 5, фиг. 3, 3а.
Cladophlebis borealis: там же, с. 24, табл. 5, фиг. 7, 7а, 10, 10а, рис. 8.

Cladophlebis joergensenii: там же, с. 29, табл. 7, фиг. 1, рис. 10.
Cladophlebis longipennis: там же, с. 30, табл. 6, фиг. 2.
Cladophlebis oerstedtii: там же, с. 30, табл. 6, фиг. 1, 4—7; табл. 7, фиг. 3, рис. 11—13.
Pecopteris bohemica: там же, с. 34, рис. 17.
Thinnfeldia cf. *granulata*: там же, с. 38, табл. 7, фиг. 4.

Описание. Перья длиной до 30 см, с параллельными краями. Стержни голые, с продольной бороздой. Перья второго порядка линейные или узколанцетные, заостренные, отходят очередно под углом 75—90°, нередко асимметрично — с одной стороны под более острым углом, чем с другой, иногда отогнуты книзу. Сегментация перьев очень разнообразна, что и послужило причиной выделения нескольких видов на материале, безусловно принадлежащем одному виду. Различимы следующие варианты:

1) перья цельные, линейно-ланцетные, низбегающие, у основания на акроскопической стороне перетянутые;

2) перья кренулированные; фертильные — с двумя рядами сорусов по одному на каждый зубчик;

3) перья расчленены на округлые лопасти или с более или менее обособленными перышками; фертильные несут по одному сорусу на лопасть;

4) перья с вполне развитыми короткоязыковидными или треугольными перышками, несущими более одного соруса.

Стерильные перышки с частыми косыми жилками, ветвящимися один раз или простыми. У фертильных перышек жилки менее частые. Сорусы располагаются по одному на жилке до ветвления. Плацента округлая массивная. Индузий, в ряде случаев хорошо сохранившийся на фитолейме, чашевидный (циатиформный), диаметром около 1,5 мм. Спорангии многочисленные, разных размеров, длиной от 360 до 650 мкм, с короткой ножкой, вероятно, созревали неодновременно. Споры тетраэдральные диаметром 65—68 мкм, экваториальный контур округло-треугольный, лучи щели длиной около 27 мкм, окаймлены, ширина окаймления около 10 мкм. Экзина толстая, гладкая.

Замечания. Циатиформные индузии исключают принадлежность этого папоротника к глейхеневым. Рисунки псевдовильчатых осей [Kryshtofovitch, 1918a] составлены по плохо сохранившимся остаткам и, по-видимому, недостоверны.

Местонахождение. Лучшие экземпляры из точек 308, 313, 317, 318, 324, 336.

8. *Dicksonia mamiyai* Kryshtofovich.

Табл. V, фиг. 1—5, 8—10

Dicksonia Mamiyai: Kryshtofovitch, 1918a, с. 29; Криштофович, 1920, с. 481.
Sphenopteris cf. *dentata*: Криштофович, Байковская, 1960, с. 36, табл. 7, фиг. 5.

Описание. Листья дваждыперистые, рахис толщиной 0,5 мм, с продольной бороздой. Перья линейно-ланцетные, очередные или попарно сближенные, отходят под углом около 75°. Стержни перьев очень тонкие, окрыленные. Перышки косо сидящие, сфеноптероидные, длиной до 7 мм, асимметричные, низбегающие, с краем, неглубоко надрезанным на две акроскопические и одну базископическую лопасть. Перышки в нижней части пера супротивные, выше — очередные, базальное перышко верхнего ряда налегает на рахис.

Фертильные перышки редуцированы в различной степени. Сорусы расположены на всех лопастях и на верхушке перышка или же только на акроскопических лопастях. Индузий двухстворчатый. Внешняя створка эллиптическая, длиной до 1,5 мм, отчетливо обособлена и ориентирована под углом к краю. Споры трилетные, диаметр 27—30 мкм, экваториальный контур треугольный с закругленными углами и слабовогнутыми или прямыми сторонами, лучи щели короче радиуса, не окаймлены, экзина гладкая, смята в складки.

З а м е ч а н и я. Позднемеловые папоротники этого типа обычно относят к *Dennstaedtia*, однако характер спороношения и трилетные споры подтверждают точку зрения Криштофовича, сближавшего их с *Dicksonia*. От раннемеловой *Dicksonia* (*Coniopteris*) *concinna* Heer отличается более четко обособленной внешней створкой индузия, повернутой под углом к краю перышка.

Обрывок фертильного пера из точки 306, с перышками, редуцированными до ножки, несущей крупный сорус, возможно, свидетельствует о существовании еще одного вида в сахалинской флоре, так как он имеет более крупные споры с мелкоямчатой экзиной (табл. V, фиг. 6, 7, 11).

М е с т о н а х о ж д е н и е. 304, 313, 314, 324, 345.

Aspidiaceae

9. *Onoclea glossopteroides* (Dawson) comb. nov.

Табл. VI, фиг. 5—7

Pteris (*Oleandra*) *glossopteroides*: Dawson, 1883, с. 24, табл. 24, фиг. 16.
Saccoloma gardneri: Bell, 1957, с. 20, табл. I, фиг. 6, 8.

О п и с а н и е. Перья продолговато-ланцетные, длиной более 60 мм (ни одно полностью не сохранилось), шириной 26—34 мм. Край волнистый или со слабонамеченной лопастностью. Средняя жилка толстая, прямая, в виде глубокой борозды на отпечатках. Боковые жилки тонкие, но отчетливые, выходят под очень острым углом, но затем отогнуты книзу и подходят к краю почти под прямым углом. Расстояние между жилками около 0,8 мм. Жилки первый раз ветвятся в 2—3 мм от основания и затем повторно на разном расстоянии от края. Анастомозы образуются за счет «прилегания» жилок, ветвления одной из них, причем короткая ветвь упирается в соседнюю жилку и (реже) слияния коротких ветвей двух жилок, идущих навстречу друг другу.

З а м е ч а н и я. У. Белл отнес канадские экземпляры к *Saccoloma gardneri* — третичному виду, имеющему отдаленное сходство с меловым. Этот вид, по-видимому, целесообразно отнести к тому же роду, что и *Onoclea hebridica* (Forbes) Bell, от которой он отличается лишь менее расчлененными перьями. Родовое название здесь принимается условно, вплоть до ревизии всей группы.

М е с т о н а х о ж д е н и е. 321.

Blechnaceae

10. *Woodwardia* sp.

Табл. VI, фиг. 1—4

О п и с а н и е. Сохранился фрагмент дваждыперистонадрезного фертильного листа с тонким рахисом, несущим линейно-ланцетные очередные перья длиной 40 мм, шириной 10 мм. Перышки катадромные, косо сидящие, сливающиеся основаниями, треугольные, длиной 5 мм, с пильчатым краем. Зубчики более крупные на базископической стороне. Боковые жилки образуют продолговатые ячейки вдоль стержня пера и средних жилок перышек. Вне ячеек жилки свободные. Сорусы непрерывные, располагаются вдоль стержня и средних жилок по внешнему краю ячеек. На том же штуфе породы имеется участок более крупного пера шириной не менее 30 см, с линейно-ланцетными, слегка изогнутыми перышками. Сорусы здесь прерывистые, в виде четырех пар коротких дуг по обе стороны средней жилки. Споры билатеральные, эллиптические, длиной около 30 мкм, с гладкой экзиной.

З а м е ч а н и я: Этот папоротник, по-видимому, наиболее древний достоверный представитель рода *Woodwardia*, играющего большую роль в па-

леогеновой флоре Дальнего Востока. Он, по-видимому, принадлежит новому виду, но материал пока недостаточен для определения диагностических признаков. Наиболее близкие виды — *W. arctica* (Heer) Brown из серии Форт-Юнион [Brown, 1962] и *W. sasae* Oishi et Huzioka из палеогена Японии [Tanai, 1970].

Местонахождение. 328а.

Incertae sedis

11. *Cladophlebis frigida* (Heer) Sew.

Табл. VII, фиг. 1—5

Cladophlebis frigida: Криштофович, Байковская, 1960, с. 26, табл. 5, фиг. 84, табл. 6, фиг. 3, рис. 9 в тексте.

Описание. Дваждыперистые листья с длинными (более 10 см) линейно-ланцетными перьями. Рахис и стержни перьев, по-видимому, голые. Перышки расположены катадромно, косо сидящие, очередные, треугольные, слегка изогнутые, с расширенным основанием. Край в дистальной части мелкопильчатый. Средние размеры перышек 10×6 мм. Боковые жилки вильчато ветвятся один раз или простые. На обрывках кутикулы видны клетки с извилистыми стенками, очень мелкие волоски и беспорядочно ориентированные устьица. Устьичная щель эллиптическая, размеры 25×12 мкм.

Замечания. По макроскопическим признакам не отличается от экземпляров из других мест, однако строение эпидермиса иное, чем у приморских раннемеловых листьев [Красилов, 1967]. По-видимому, *C. frigida* — сборный вид, однако расчленить его, опираясь на эпидермальные признаки, пока невозможно.

Местонахождение. Лучшие экземпляры из точек 308, 309, 345, 348.

12. *Cladophlebis columbiana* Dawson

Табл. VI, фиг. 8—10

Cladophlebis columbiana: Bell, 1957, с. 25, табл. 5, фиг. 2, 4—6, табл. 6, фиг. 1—3, 5, 6; табл. 7, фиг. 3.

Описание. Листья (или перья первого порядка) с очень тонким рахисом, несущим супротивные перья, выходящие под углом 75—90°, соприкасающиеся краями или слегка налегающие друг на друга. Перья ланцетные, постепенно суженные к верхушке, прямые или очень слабоизогнутые, размеры до 25×12 мм. Рахис и стержни перьев желобчатые. Перышки супротивные, прямые, с пятью-шестью парами боковых жилок, ветвящихся один раз или простых. По направлению к верхушке каждого пера и листа в целом перышки переходят в лопасти и, наконец, сливаются. Строение перьев соответственно изменяется от перистого к перисто-надрезному и цельному. Крупные лопасти сохраняют среднюю жилку, боковые жилки здесь большей частью простые.

Замечания. Найдены только стерильные листья. Канадские экземпляры отличаются лишь несколько более крупными размерами.

Местонахождение. 328а.

CYATONIALES

13. *Sagenopteris microphylla* sp. nov.

Табл. VII, фиг. 6—9; табл. VIII, фиг. 1—9

Sagenopteris variabilis: Криштофович, Байковская, 1960, с. 32, рис. 14—16 (non Velenovsky, 1889).

Голотип: БПИ, 308—532. Сахалин, Мгачи; арковская свита.

Диагноз. Листья четырехлисточковые, листочки короткочерешковые, обратноланцетные, с закругленной или тупой верхушкой, к основанию постепенно сужены в короткий черешок. Боковые листочки асимметричные, перетянутые, с псилобазальной (голой у основания) средней жилкой. Средние размеры листочков 23×11 мм (до 28×14 мм). Клетки верхнего эпидермиса с мелкоизвилистыми стенками. Костальные зоны нижнего эпидермиса с частыми мелкими волосками. Замыкающие клетки приподняты. Побочные образуют утолщенное кутикулярное кольцо, внутренний край которого пододвинут под замыкающие клетки.

Описание. Сохранились два полных листа. Один из них (308—592) очень мелкий, шириной всего 13 мм, полукруглый, с четырьмя листочками, расходящимися пальчато от слегка расширенного основания черешка. Два срединных листочка обратноланцетные, с суженной тупой верхушкой. Их длина 9 мм. Боковые листочки короче и шире, с широкой закругленной верхушкой, асимметричные. Внутренний край у основания перетянут, обнажает среднюю жилку. Внешний край образует небольшое ушко.

Другой лист (голотип 308—532) крупнее (ширина 30 мм), такого же строения, но ушки в основании боковых листочков не развиты. Отдельные листочки имеют преимущественно обратноланцетную форму. Самый крупный из них 28 мм длиной, но большинство значительно мельче. Единичные экземпляры эллиптические. Средняя жилка прослеживается почти до верхушки. Боковые жилки очень тонкие, слабо дугообразно отогнутые книзу, ветвящиеся под острым углом. Расстояние между жилками около 1 мм. Анастомозы образуются чаще всего в результате нормальной (под обычным углом) дихотомии, когда одна из ветвей подходит к соседней жилке или встречаются короткие ветви двух жилок. Иногда анастомозы ориентированы под более открытым углом (вплоть до 90°) к жилкам. Замечены также Х-образно пересекающиеся жилки.

Верхний эпидермис состоит из крупных (около 65×35 мкм) клеток неправильных очертаний, с мелкоизвилистыми стенками. На нижнем эпидермисе выделяются костальные зоны с частыми основаниями волосков диаметром 7—15 мкм и интеркостальные зоны с редкими, равномерно распределенными устьицами, ориентированными преимущественно вдоль жилок. Клетки нижнего эпидермиса неправильно-четырехугольные, средние размеры 26×18,5 мкм, антиклинальные стенки неровные. Папиллообразные утолщения на внутренней стороне периклинальных стенок видны лишь в электроскане. Устьичный аппарат эллиптический, длиной около 55 мкм. Замыкающие клетки с серповидными утолщениями длиной 31 мкм, приподняты. Пять побочных клеток образуют довольно правильное кольцо с неровным внешним контуром. Они утолщены, кутикула заходит под утолщения замыкающих клеток.

Замечания. А. Н. Криштофович располагал лишь отдельными листочками, характер прикрепления которых не был ясен. Короткочерешковые листочки характерны для меловых *Sagenopteris*, среди которых сахалинский вид, пожалуй, самый мелколистный. По эпидермальным признакам он близок к *S. colpodes* Harris, также имеющей клетки верхнего эпидермиса с извилистыми стенками. Однако у юрского вида нет волосков и замыкающие клетки находятся в одной плоскости с побочными [Harris, 1964].

Местонахождение. 308, 309.

NILSSONIALES

14. *Nilssonia serotina* Heer

Табл. IX, фиг. 1—4, 6, 7

Nilssonia serotina: Heer, 1878, с. 19, табл. 2, фиг. 1—5; Криштофович, Байковская, 1960, с. 40, табл. 8, фиг. 3—5; табл. 9, фиг. 4—6; табл. 13, фиг. 4.

Nilssonia yukonensis: Криштофович, Байковская, 1960, с. 43, табл. 8, фиг. 7; табл. 9, фиг. 1—3, рис. 19.

Описание. Листья полиморфные — цельные или неравномерно сегментированные. Верхушка выемчатая, с выступающим рахисом. Ширина листьев около 2,5—3 см. Рахис широкий (1,5 мм), уплощенный, продольно-бороздчатый. Длина сегментов, как правило, превышает их ширину. Акроскопический край сегментов прямой или слабо вогнут, базископический плавно изогнут, верхушка закруглена, реже заострена. Жилки преимущественно простые, их концентрация 9—10 на 5 мм.

Фитолейма при мацерации распадается, получены только мелкие фрагменты кутикулы. Верхняя кутикула средней толщины, клетки неправильной формы, почти изодиаметрические, с несколько извилистыми стенками. Нижняя кутикула тонкая. Костальные клетки продолговатые, расположены рядами. Антиклинальные стенки ребристые, слегка извилистые. Периклинальные стенки нередко выпуклые, сплющенные. Длина клеток колеблется в пределах 40—75 мкм, ширина около 30 мкм. Интеркостальные клетки несколько шире и короче. Устьица в интеркостальных зонах расположены довольно редко, ориентированы продольно или косо. В световом микроскопе обычно видны лишь контуры овальной устьичной ямки (длина 18,5 мкм), образованной утолщенными проксимальными стенками пяти побочных клеток (их наружные стенки не утолщены). В электроскане видны редко сохраняющиеся замыкающие клетки с долотовидными утолщениями.

Замечания. По строению кутикулы практически не отличается от *N. schmidtii* (Heer) Sew [Krassilov, 1975a]. Листья раннемелового вида более регулярно сегментированы, сегменты чаще треугольные или субтреугольные. *N. schmidtii* имеет еще морфотип с длинными сегментами, у *N. serotina* достоверно не установленный, хотя не исключено, что этот морфотип описан как *N. sachalinensis* Krysht. et Baik.

Местонахождение. Лучшие экземпляры из точки 306. Также 307, 308, 311—316, 345.

15. *Nilssonia gibbsii* (Newberry) Hollick

Табл. IX, фиг. 5

Nilssonia gibbsii: Криштофович, Байковская, 1960, с. 39, табл. 8, фиг. 2.

Замечания. К этому виду А. Н. Криштофович и Т. Н. Байковская отнесли более крупные листья, чем у *N. serotina*, с более густым жилкованием. У многих нилссоний частота жилок колеблется в широких пределах. Не исключено, что мы имеем здесь дело с еще одним морфотипом полиморфной *N. serotina*.

Местонахождение. 319, 322, 327, 328.

CYCADALES

16. *Cycas cretacea* sp. nov.

Табл. X, фиг. 1—6; табл. XI, фиг. 1—5

Cycas aff. *steenstrupii*: Kryshtofovich, 1918a, с. 37.

Голотип — БПИ, 312—290; Сахалин, Мгачи, арковская свита.

Диагноз. Перистые листья с гладким рахисом толщиной 1,5 мм. Перья шириной около 2 мм, плоские, возле основания слегка расширенные и низбегающие, очередные отходящие под углом 50—60°, средняя жилка толстая, сверху плоская, снизу выступающая. Перья гипостомные, нижний эпидермис с широкими краевыми и относительной узкой срединной безустьичной зоной. Устьица ориентированы продольно или косо, распределены неравномерно, образуют группу из двух — нескольких сближен-

ных аппаратов. В таких группах встречаются коммуноцитные устьица с общими побочными клетками. Устьица, расположенные вне групп, имеют неполное кольцо венечных клеток. Замыкающие клетки размерами около 68—75×50 мкм, слегка приподняты, находятся внутри конуса, образованного венечными клетками, которых насчитывается до десяти.

Около десяти венечных клеток образуют конус над устьицем с его побочными клетками. Внешнее отверстие конуса округло-овальное, расположено эксцентрично по отношению к апертуре. Замыкающие клетки размерами 68—75×50 мкм слегка приподняты над побочными, кутикула которых заходит под утолщения замыкающих клеток, перекрывая около $^1/_2$ их ширины. Утолщения замыкающих клеток широкие, с неровным контуром. Апертура окружена резко выступающим (на внутренней стороне) валиком. Клетки в безустьичных зонах четырехугольные или клиновидные, расположены продольными рядами, которые часто прерываются косо ориентированными клетками. Клетки верхнего эпидермиса четырехугольные, клиновидные, веретеновидные или коленообразно изогнутые. Продольно, косо и поперечно ориентированные клетки образуют чередующие полосы по одному — три ряда в каждой. Длина клеток верхнего и нижнего эпидермиса около 50 мкм. Антиклинальные стенки прямые или изогнутые, но не извилистые, ребристые, с шиповидными выростами кутикулы на углах. Основания волосков одноклеточные.

Замечания. Морфологически листья не отличаются от мезозойских *Pseudocycas* и *Paracycas*, но строение эпидермиса указывает на их принадлежность к *Cycas*. Чередующиеся ряды косо и поперечно ориентированных клеток описаны у современных видов *Cycas media*, *C. micholitzii* и *C. thouarzii*. По размерам и строению устьичного аппарата меловой вид близок к *C. revoluta* [Pant, Nautiyal, 1963].

Местонахождение. 312.

BENNETTITALES

17. *Pterophyllum* cf. *validum* Hollick

Табл. XXX, фиг. 8—10

Описание. Имеется восемь неполных листьев. Рахис в нижней части листа достигает 10 см в ширину. Сегменты прикрепляются к бокам рахиса несколько косо, так что их пластинки ориентированы под углом к поверхности листа. Верхний край основания сегмента заходит на абаксиальную сторону рахиса, оставляя бо́льшую часть его поверхности открытой. В верхней части листа рахис менее толстый (около 4 мм). Сегменты выходят под прямым углом, сидят свободно, не соприкасаясь краями, основание на акроскопической стороне слегка перетянуто. Сегменты очень постепенно сужены к заостренной верхушке. Их ширина колеблется в пределах 3—6 мм, длина превышала 40 мм. Жилки довольно частые (6—7 на сегмент), простые.

Замечания. Эти листья больше похожи на *P. validum* [Hollick, 1930], чем на какой-либо другой меловой вид. Характер прикрепления сегментов исключает их принадлежность к *Nilssonia*.

Местонахождение. 329.

GINKGOALES

18. *Ginkgoites transsenonicus* sp. nov.

Табл. XII, фиг. 1, 3—6; табл. XIII, фиг. 1—6

Ginkgo laramiensis: Криштофович, Байковская, 1960, с. 46, табл. 9, фиг. 7—10; табл. 10, фиг. 1—7, 9; табл. 13, фиг. 1; табл. 15, фиг. 1, рис. 20.

Ginkgo multinervis: Там же, с. 48, табл. 10, фиг. 8; табл. II, фиг. 1, рис. 21.

Голотип. БПИ, 304—10. Сахалин, Мгачи, арковская свита.

Диагноз. Листья вееровидные, шириной до 60 мм, двухлопастные, со срединным вырезом, доходящим до $^1/_3$—$^2/_3$ длины пластинки или надрезаны на неопределенное число широких лопастей. Частота жилок 16—18 на 1 см. Листья амфистомные, устьица на верхнем эпидермисе немногочисленные. Волоски редкие, главным образом в интеркостальных зонах. Устьичные аппараты неполно-амфициклические, побочные и венечные клетки папиллозные. Устьичная ямка открывает до $^2/_3$ площади замыкающих клеток. Стенки клеток мелкоизвилистые.

Описание. Голотип — крупный лист с неглубоким срединным вырезом. На том же штуфе породы сохранились еще листья того же типа или с более глубоким вырезом. Хотя двухлопастная форма листовой пластинки (часто с дополнительными надрезами) преобладает, нередки и неправильно сегментированные листья. Костальные зоны хорошо выражены как на нижнем, так и на верхнем эпидермисе. Они образованы 4—10 рядами удлиненных клеток размерами около 100×25 мкм. В более широких интеркостальных зонах клетки верхнего эпидермиса неправильно-четырехугольные, средние размеры 62×37,2 мкм, расположены беспорядочно. Интеркостальные клетки нижнего эпидермиса большей частью четырехугольные, расположены рядами. Извилистость антиклинальных стенок лучше выражена на нижнем эпидермисе. Папиллы развиты в различной степени: листья из точки 311 имеют более папиллозные клетки нижнего эпидермиса, чем типовые экземпляры. Антиклинальные стенки на внутренней стороне кутикулы в виде слабо выступающих прерывистых ребер. Основания волосков встречаются в интеркостальных зонах. Устьица ориентированы беспорядочно. Замыкающие клетки погружены, с полукруглыми утолщениями длиной 30—32 мкм. Побочных клеток обычно пять. Они образуют устьичную ямку, открывающую от $^1/_2$ до $^2/_3$ площади утолщений замыкающих клеток. Побочные клетки с крупными округлыми папиллами. Такие же папиллы нередко имеют две-три венечные клетки.

Замечания. Криштофович и Байковская приводят практически одинаковые описания для листьев, определенных как *G. laramiensis* Ward и *G. multinervis* Heer, частота жилок у них точно совпадает. По эпидермальным признакам сенонский вид близок *Ginkgoites samylinae* Krassil. et Medjul. из палеогена Сахалина, но побочные клетки имеют более развитые папиллы.

Местонахождение. Лучшие экземпляры из точек 304, 307, 308, 311, 348.

19. *Ginkgoites* ex gr. *adiantoides* (Unger) Seward

Табл. XII, фиг. 2

Описание. Листья вееровидные, с ширококлиновидным или сердцевидным основанием, размеры наиболее полного экземпляра 5,5×4,5 см. Край неглубоко надрезан на неопределенное число лопастей. Расстояние между жилками в средней части пластинки около 1 мм.

Замечания. Эти листья могут принадлежать описанному выше виду *G. transsenonicus*, но у него преобладают двухлопастные листья, не встреченные в бошняковском местонахождении.

Местонахождение. 328.

20. *Allicospermum* sp.

Табл. XIII, фиг. 7—10

Описание. Семена яйцевидные, с широко загругленным основанием и заостренной верхушкой, не распадающиеся на створки, с толстой кожурой. Размеры до 17×12 см. Фитолейма кожуры твердая, ломкая, желтого или красновато-коричневого цвета. Различимы два слоя кутикулы. На внутреннем заметны ряды узких продолговатых клеток. Выходы суб-

эпидермальных железок распределены неравномерно (у части семян не обнаружены), округлые, диаметром около 100 мкм.

Замечания. Эти семена в ряде местонахождений сопутствуют *Ginkgoites transsenonicus*. Они крупнее семян раннемеловых гинкговых.

Местонахождение. 304, 307, 308, 314, 316.

CONIFERALES

Araucariaceae

21. *Araucaria pilosistoma* sp. nov.

Табл. XIV, фиг. 1—12; табл. XV, фиг. 1—5; табл. XVI, фиг. 1—8.

Голотип — БПИ, 308—640, Сахалин, Мгачи, верхний мел.

Диагноз. Побеги цилиндрические, с прижатыми чешуевидными листьями. Листья амфистомные, с краевыми волосками. Устьица распределены по всей поверхности, ориентированы преимущественно продольно. Устьичная ямка с одним, реже двумя полярными волосками. Микростробилы конечные на длинных побегах и коротких (2 мм) боковых ветвях, образуют скопления, овальные, размеры 6×4 мм. Мегастробилы округлые, чешуи с одним (вероятно, погруженным) семезачатком.

Описание. В точке 308 найдены сотни отдельных листьев, большей частью в виде фитолейм, побеги, собрание микростробилов и отдельные шишечные чешуи, в точке 313 — побеги и мегастробилы. Побеги цилиндрические, длиной до 8 см и толщиной 4—7 мм, с прижатыми к оси чешуевидными килеватыми листьями. Форма листьев изменяется от заостренно-яйцевидной до широкоромбической, изредка встречаются ланцетные листья. Размеры 4—6×4—11 мм. Кутикула более толстая на наружной стороне листа. Устьица равномерно распределены по всей поверхности, за исключением узкой краевой каймы и листовой подушки. Они образуют нечеткие продольные ряды и ориентированы продольно, реже косо. Наиболее высокая концентрация устьиц — около 40 на 1 мм^2 — наблюдается в средней части листа, у основания и верхушки устьиц меньше. Устьица с общими побочными клетками довольно часты. Побочных клеток пять-шесть, они более или менее отчетливо подразделены на полярные и латеральные. Замыкающие клетки погружены, утолщения узкие, продолговатые. Устьичная ямка округло-овальной формы, 50—80 мкм вдоль длинной оси, окружена неравномерно утолщенным кутикулярным валиком. На одном из полюсов (реже на обоих) имеется конический одноклеточный волосок длиной около 90 мкм с заостренным или папиллообразно вздутым концом. Края устьичной ямки в ряде случаев с хорошо развитыми папиллами, оставляющими извилистый просвет. На внутренней стороне кутикула побочных клеток слегка заходит под утолщения побочных клеток, ножка волоска выступает в виде бугорка. Волоски большей частью полые, иногда с заполненным центральным каналом. Клетки, не принадлежащие устьичным аппаратам, четырехугольные, шириной около 30 мкм, длина в два-три раза больше ширины. Они расположены продольными рядами, антиклинальные стенки мелкоизвилистые.

Фертильный побег из точки 308 несет пять микростробилов — один верхушечный, остальные на коротких боковых ветвях. Нижние микроспорофиллы связаны с листьями постепенным переходом. Микроспорофиллов более 20. Они имеют расширенную листовидную верхушку и несут три (?) продолговатых пыльцевых мешка длиной около 1 мм. Кутикула верхушки микроспорофилла толстая, устьица мельче, чем на листьях, расположены беспорядочно.

Мегастробил из точки 313 с перикоином диаметром 22 мм. Чешуи черепитчатые, с одним яйцевидным семенем длиной 2 мм. При мацерации

получены обрывки кутикулы чешуи с субквадратными клетками и прижатой к ней более тонкой кутикулой интегумента с продолговатыми клетками. Отдельная чешуя из точки 308 ширококлиновидная, шириной 6 мм, с верхушечным острием длиной 2 мм. Эпидермис чешуи без устьиц, состоит из четырехугольных и субквадратных клеток с мелкоизвилистыми стенками.

Замечания. У современных видов *Agathis* и некоторых ископаемых *Araucarites* имеются папиллы на побочных клетках. Однако ни в одном случае не отмечено волосков или волосовидных выростов на полюсах устьичной щели.

Местонахождение. 308, 309, 313, 348.

Taxodiaceae

22. *Sequoia reichenbachii* (Geinitz) Heer

Табл. XVII, фиг. 1—11; табл. XVIII, фиг. 1—5; табл. XIX, фиг. 1—4; табл. XX, фиг. 1—9, 12

Agathis borealis: Криштофович, Байковская, 1960, с. 53, табл. 11, фиг. 6—7.
Cephalotaxopsis heterophylla: там же, с. 54, табл. 11, фиг. 8—9, табл. 14, фиг. 4, табл. 15, фиг. 3.
Sequoia ambigua: там же, с. 56, табл. 14, фиг. 5—6; табл. 15, фиг. 2.
Sequoia concinna: там же, с. 57, табл. 13, фиг. 3.
Sequoia fastigiata: там же, с. 58, табл. 12, фиг. 1—2; табл. 14, фиг. 1, 1а.
Sequoia reichenbachii: там же, с. 60, табл. 15, фиг. 5.
Sequoia subulata: там же, с. 61, табл. 14, фиг. 3.
Torreya gracillima: там же, с. 62, табл. 11, фиг. 10—11.
Elatocladus (*Sequoia*) *smittiana*: там же, с. 66, табл. 13, фиг. 5; табл. 14, фиг. 2; табл. 15, фиг. 4.

Описание. Побеги ветвятся приблизительно в одной плоскости под углом 45—60°, конечные веточки длиной 3—6 см. Листья следующих типов: 1) тонкие, шиловидные, с расширенным низбегающим основанием, широко расставленные, отходящие под углом около 45°, размеры 2—3×0,5 мм; 2) шиловидные, слабоизогнутые, иногда почти прямые, с расширенным основанием, отходящие под углом 45—60°, размеры 4—5×0,8 мм; 3) коротколанцетные, бифациальные, со слегка суженным основанием, отходящие под углом 60—75°, размеры 4×1 мм; 4) ланцетные, плоские, с острой верхушкой и слегка суженным основанием, отходящие под углом 60—75° нередко отогнутые книзу, распростертые в одной плоскости, размеры 5—8×1,5 мм; 5) линейно-ланцетные, отходящие под острым углом и направленные вперед, размеры 15—18×1,5 мм.

Линейные бифациальные листья гипостомные. Клетки верхнего эпидермиса и краевых безустьичных зон нижнего одинаковые, расположены рядами, четырехугольные со скошенными поперечными стенками, размеры около 50×16 мкм. Нижний эпидермис с костальной зоной из вытянутых клеток (62×13 мкм). В устьичных зонах клетки клиновидно-четырехугольные, размеры 42×16 мкм. Устьица ориентированы продольно, образуют короткие ряды, большей частью широко расставлены, изредка разделены только одной покровной клеткой, моноциклические. Побочные клетки (обычно шесть) образуют неправильное кольцо. Они, как правило, неравные, одна из латеральных клеток не отличается по размерам от соседних покровных клеток, остальные мельче. Побочные клетки почти не утолщены. Устьичная ямка овальная, длиной около 25 мкм. Замыкающие клетки погружены. Утолщения замыкающих клеток образуют эллипс с длинной осью около 40 мкм.

Чешуевидные листья гипостомные или амфистомные, с единичными адаксиальными устьицами. Клетки продолговатые, четырехугольные, 31×13 мкм, расположены рядами. Устьичные зоны нечетко ограничены. Расположение и строение устьиц такое же, как у бифациальных листьев.

Микростробил (имеется только один экземпляр) конечный на побеге с шиловидными листьями, продолговатый, длиной 7 мм, с рыхло расположенными микроспорофиллами почти такой же формы, как листья. Микроспорофиллы гипоспорангиатные, с загнутой кверху стерильной верхушкой, длиной 1,5 мм. К горизонтальной (или слегка отогнутой книзу) части микроспорофилла прикрепляется от одного до трех пыльцевых мешков овальной формы длиной около 0,8 мм.

Имеются как опавшие, так и прикрепленные к побегам женские шишки, а также отдельные чешуи. По-видимому, чешуи не опадали, находки отдельных чешуй скорее всего объясняются дезинтеграцией шишки при захоронении. Шишконосные побеги покрыты шиловидными листьями. Шишки от округло-овальных до продолговато-овальных, размеры 17—40× ×11—18 мм, чешуй около 20. Чешуи состоят из ножки длиной 3—7 мм и ромбического щитка шириной до 12 мм. Семена располагались в один ряд, их число достигало шести. Изолированные семена эллиптические, длиной 2 мм, с узкими симметричными крыловидными выростами.

Замечания. Побеги с тонкими шиловидными листьями обычно определяют как *Sequoia fastigiata*, с более толстыми шиловидными — как *Sequoia reichenbachii* s. s., с ланцетными — как *Sequoia heterophylla*, *S. smittiana* и др. Принадлежность всех этих побегов одному виду подтверждается морфологическими переходами, строением эпидермиса, постоянным совместным захоронением и наличием аналогичной изменчивости листьев у современной *Sequoia sempervirens*. Стоит отметить, что побеги с короткими шиловидными листьями превалируют в угленосных фациях, а с длинными ланцетными — в русловых. По-видимому, форма листьев, как и у современной секвойи, изменялась в зависимости от эдафических условий.

Шишки этого вида безошибочно идентифицировались как *Sequoia*, однако изолированные чешуи нередко определялись как *Agathis* (*Dammara*) *borealis* [Seward, 1926; Криштофович, Байковская, 1960].

Р. Чени [Chaney, 1951] высказал предположение, что ископаемые хвойные из группы *Sequoia recichenbachii* относятся к *Sequoiadendron*. Мне это предположение сначала казалось правдоподобным, однако изучение изменчивости листьев сахалинской *S. reichenbachii* подтверждает, что это настоящая секвойя. Клетки эпидермиса и устьица короче, чем у *S. sempervirens*, что может указывать на менее высокий уровень плоидности. Пыльца, вероятно, типа *Taxodiaceaepollenites* (см. ниже).

Местонахождение. Практически во всех местонахождениях. Лучшие экземпляры женских шишек и побегов с кутикулой из точек 308, 311, 312, микростробил из точки 312.

23. *Parataxodium intermedium* (Hollick) comb. nov.

Табл. XXII, фиг. 4—6

Cephalotaxopsis intermedia: Hollick, 1930, с. 54, табл. 17, фиг. 1—2.

Описание. Побеги длиной более 10 см. Листья распростерты в одной плоскости, очередные, ориентированы под углом 45—60° к оси побега. Листья двух типов: 1) свободно расставленные (расстояние между соседними листьями по одной стороне побега 2—2,5 мм), линейные, длиной около 30 мм, шириной 1,8—2 мм, прямые или слабо изогнуты в сторону верхушки побега; основание резко сужено в короткий черешок, верхушка постепенно заострена; 2) соприкасающиеся краями, линейно-ланцетные, длиной 7—8 мм, прямые или слегка отогнутые книзу, верхушка коротко заострена. Имеются также промежуточные формы.

Замечания. Вместе с этими листьями найдены отдельные шишечные чешуи, сопоставимые с *Sequoia* и *Parataxodium*. У. Белл [Bell, 1949] описал этот вид как *Elatocladus intermedius* (Holl.) Bell. Он отмечает сходство побегов с *Taxodium* и находки чешуй типа «*Dammarites*» (под

этим названием обычно описывают отдельные чешуи таксодиевых). Кутикулу сахалинских экземпляров отпрепарировать не удалось. Побеги того же типа из верхнего мела Колымы (коллекция В. А. Вахрамеева) по строению эпидермиса листьев с нечетко ограниченными устьичными полосами и беспорядочно ориентированными устьицами близки к *Taxodium*.

Местонахождение. 324, 325, 327.

24. *Glyptostrobus comoxensis* Bell

Табл. XXI, фиг. 1—6

Glyptostrobus comoxensis: Bell, 1957, с. 32, табл. 7, фиг. 5, 6; табл. 10, фиг. 1, 2; табл. 14, фиг. 1, 2; табл. 15, фиг. 1—6, табл. 16, фиг. 1—9; табл. 17, фиг. 2, 5, 6.

Описание. Побеги обильно ветвятся в одной плоскости под углом около 45°. Листья «криптомероидные», широко расставленные, очередные, отстоящие, прямые или слабоизогнутые, у основания сильно расширенные и низбегающие, к верхушке суженные в тонкое острие, килеватые. Длина листьев (вместе с низбегающей частью) до 5 мм, ширина возле основания 1—2 мм. Мужские шишки собраны по нескольку пар на фертильных участках побегов, расположены очередно, псевдодвурядно, под острым углом к оси. Листья, поддерживающие шишки, чередуются со стерильными. Шишки обратнояйцевидные, размеры 4×2,5 мм. Женские шишки округлые, диаметр 15 мм, с немногочисленными чешуями. Чешуи состоят из уплощенного ромбического щитка шириной 5 мм, суженного в довольно длинную ножку. Щиток пересечен продольными складками и окружен более тонкой плойчатой каймой с волнистым краем.

Замечания. Мужские и женские шишки встречены в разных местонахождениях, но ассоциируют с одинаковыми побегами. Побеги с «криптомероидными» листьями и женские шишки такие же, как и у типовых канадских экземпляров, но край шишечной чешуи волнистый. Мужские шишки описаны впервые. Они не собраны в метельчатые «соцветия», как у современных *Taxodium* и *Glyptostrobus*, а сидят попарно на фертильных побегах, как у *Metasequoia* и *Parataxodium*. Однако брактея короче микростробила, как у *Taxodium* и *Glyptostrobus*. У *Parataxodium* брактея такой же длины, как микростробил, а у *Metasequoia* значительно длиннее [Arnold, Lowther, 1955; Schweitzer, 1974].

Стерильные побеги отличаются от *S. reichenbachii* прямыми листьями с тонко заостренной верхушкой. Не исключено, что некоторые побеги с бифациальными линейно-ланцетными листьями принадлежат *G. comoxensis*. *Taxodium* имеет такие же побеги, но строение чешуй женских шишек подтверждает принадлежность мелового вида *Glyptostrobus*.

Местонахождение. 304, 316.

25. *Glyptostrobus nordenskioldii* (Heer) R. Brown

Табл. XXI, фиг. 7—10

Glyptostrobus nordenskioldii: Schweitzer, 1974, с. 51, табл. 13, фиг. 3, 4; табл. 14, фиг. 1—3 (см. синонимику в этой работе)

Описание. Сохранились отпечатки толстых побегов (6 мм) с основаниями листьев, тонкие стерильные и фертильные побеги, несущие микростробилы. Листья бифациальные, прямые или слабоизогнутые, острые, размеры в среднем 7×1 мм, очередные или почти супротивные, отстоящие под углом около 45°, иногда отогнутые книзу. Фертильные побеги ветвящиеся. Конечные веточки расположены супротивно, под острым углом к несущей их оси. Микростробилы на конечных веточках в пазухах листьев расположены супротивно, овальные, длиной до 6 мм.

Замечания. Отличается от *G. comoxensis* более длинными, преимущественно бифациальными листьями. По этому признаку ближе к *G. nordenskioldii*, чем к какому-либо другому виду *Glyptostrobus*. Из дат-

ских отложений Шпицбергена описаны только стерильные побеги. Женские стробилы («*Cryptomerites lambii*» Bell.) известны из североамериканских местонахождений. Мужские стробилы расположены, как у *G. comoxensis* (см. выше) и не так, как у современных видов. По размерам они ближе к *Metasequoia*.

Местонахождение. 329.

26. *Metasequoia occidentalis* (Newberry) Chaney

Табл. XXII, фиг. 1—3

Metasequoia occidentalis: Chaney, 1951, с. 225.

Описание. Побеги, ветвящиеся декуссатно в одной плоскости. Конечные веточки неветвящиеся (очень редко ветвятся под острым углом), продолговатые, с тонкой осью, длиной около 3 см, большей частью густооблиственные, но встречаются экземпляры с редкой хвоей. Листья плоские бифациальные, прямые или очень слабо отогнуты книзу, с параллельными краями, одинаково коротко заострены к верхушке и основанию, ориентированы под углом около 45° к оси. В верхней части веточек нередко наблюдается нарушение супротивного листорасположения. На оси заметны косые линии низбегания. Типичные размеры листьев 7—8×1 мм, но встречаются веточки с очень короткими листьями (3 мм). Шишки сферические, диаметром около 30 мм.

Замечания. *M. occidentalis* нередко включают в синонимику *M. disticha* (Heer) Miki или наоборот, считая, что *Taxodium occidentale* Newberry, 1863 имеет приоритет перед *Sequoia disticha* Heer, 1876. В то же время между ними есть небольшие различия того же порядка, что и между *M. occidentalis* и *M. cuneata* [см. Bell, 1957]. Укороченные побеги *M. disticha*, как правило, не несут чешуевидных листьев у основания. На изображениях в работе Геера [Heer, 1876, табл. 13, фиг. 9, 10] заметно нарушение супротивного расположения укороченных побегов.

Местонахождение. 328, 330.

27. *Taxodiaceaepollenites* cf. *distichiforme* (Simpson) S. K. Srivastava

Табл. XX, фиг. 10, 11

Описание. Пыльцевые зерна округло-эллиптические, некоторые расщепленные до $^2/_3$ диаметра на почти равные доли. Диаметр около 20—24 мкм. Лигула не видна. Экзина зернистая, с очень мелкими отдельными или локально скученными округлыми гранулами.

Замечания. Эти пыльцевые зерна обнаружены на кутикуле *Protophyllocladus*. Учитывая частую ассоциацию *Protophyllocladus* с *Sequoia reichenbachii*, вклад которой в пыльцевой дождь был, очевидно, очень значительным, можно предположить принадлежность пыльцы этому виду. Разграничение родов по пыльце *Taxodiaceaepollenites* и *Sequiapollenites* носит условный характер. В диагнозе *T. distichiforme* указано, что лигула не всегда видна. Гранулы экзины более скученные, чем у сахалинской пыльцы [Srivastava, 1975].

Местонахождение. 308.

Cupressaceae

28. *Cupressinocladus cretaceus* (Heer) Seward

Табл. XIX, фиг. 5—8, табл. XXIII, фиг. 1—6

Cupressinocladus cretacea: Seward, 1926, с. 100, рис. 13.
Thuja cretacea: Криштофович, Байковская, 1960, с. 65, табл. 13, фиг. 6, 7, рис. 23.

Описание. Побеги ветвятся в одной плоскости, под углом около 45°. Побеги предпоследнего порядка расположены большей частью оче-

редно, поддерживающие их листья неспециализированы. В случае дескуссатного ветвления листья, поддерживающие супротивные ветви, крупнее других и не прижаты к побегу. Длина таких листьев достигает 6 мм, длина свободной части — 3 мм.

Побеги предпоследнего порядка ланцетные, постепенно сужены к верхушке, длиной до 9 см, несут до 10 конечных веточек. Во многих случаях они ветвятся асимметрично: на акроскопической стороне веточек больше, чем на базископической. Первая базископическая ветвь нередко противостоит второй или третьей акроскопической. Конечные веточки расположены перисто, очередно, в пазухе каждого второго листа. Их длина 8—12 мм. Листья декуссатные, прижатые к стеблю. Фациальные листья ромбические или обратнояйцевидные, латеральные серповидно изогнутые, с острой верхушкой. Листья килеватые, причем кили фациальных листьев образуют хорошо заметную на отпечатках линию вдоль оси побега. Длина свободной части листа равна длине подушки. На побегах предпоследнего порядка ширина фациальных листьев 1,5—2 мм, длина латеральных 3—4 мм, на конечных побегах соответственно — 1 и 2 мм.

На кутикуле различимы очертания удлиненных костальных клеток (около шести рядов) размерами около 50-х 20 мм и беспорядочно расположенных полигональных интеркостальных клеток. В электронном микроскопе на внутренней стороне периклинальной клетки заметны утолщения, не образующие отчетливых папилл. Устьица на внешней стороне листа расположены беспорядочно по обе стороны жилки, более частые в нижней половине листа, собраны группами по два-три сближенных аппарата, ориентированы продольно или косо.

Устьичные аппараты моноциклические или неполно-амфициклические, с шестью побочными и неопределенным числом венечных клеток, не составляющих полного кольца. Устьичная ямка округло-овальная или неправильных очертаний длиной около 25 мкм. Побочные клетки не утолщены, их проксимальные стенки, образующие устьичную ямку, иногда папиллообразно вздуты.

З а м е ч а н и я. По строению эпидермиса этот вид сопоставим с современным *Libocedrus chilensis* (Don) Endl., у которого листья преимущественно гипостомные.

М е с т о н а х о ж д е н и я. Лучшие экземпляры из точек 308, 311, 314, 322, 345, 346.

29. *Protophyllocladus sachalinensis* (Kryshtofovich et Baikovskaja) comb. nov.

Табл. XXIV, фиг. 1—9; табл. XXV, фиг. 1—6

Thinnfeldia sachalinensis: Криштофович, Байковская, 1960, с. 37, табл. 7, фиг. 6 табл. 8, фиг. 1.

Protophyllocladus sachalinensis: там же, с. 50, табл. 11, фиг. 2—5а; табл. 13, фиг. 2.

О п и с а н и е. Филлокладии цельные, лопастные или дважды перистонадрезные, размеры в среднем 5—6×2—2,5 см, длина достигает 15 см, ширина — 7 см. Край цельных филлокладиев волнистый. Изредка заметны мелкие краевые зубчики (настоящие листья). Средняя жилка (ось) прослеживается обычно до $^2/_3$ длины, боковые жилки выходят под острым углом, отогнуты книзу, вильчато ветвятся, как правило, дважды. Крупные лопасти имеют среднюю жилку, но часть боковых жилок отходит непосредственно от оси. Жилки легко смещаются и переплетаются внутри кутикулярного чехла.

Верхняя кутикула толще нижней. Верхний эпидермис с немногочисленными устьицами, отдельные участки без устьиц. Концентрация устьиц на нижнем эпидермисе 90—110/мм^2. Устьица более или менее равномерно распределены по всей поверхности. Костальные зоны почти не выражены. Устьица расположены беспорядочно, местами образуют нечеткие продоль-

ные ряды, ориентированы продольно или косо, как правило, разделены несколькими покровными клетками, но встречаются и коммуноцитные устьица с общими побочными клетками.

Устьичные аппараты неполно-амфициклические, побочных клеток обычно от четырех до шести, чаще пять. Устьичная ямка овальная или субквадратная, около 30—36 мкм, края утолщены в виде широкого сплошного валика, иногда зазубренного или с небольшими проксимальными папиллами. Побочные клетки несколько вздуты, но без отчетливых периклинальных папилл, изнутри отличаются по ямчатой микроскульптуре кутикулы от соседних клеток. Замыкающие клетки погружены, сильно прогнуты, полюса достигают уровня побочных клеток, утолщения подковообразные, как бы подвешены на гибких кутинизированных «стропилах». Покровные клетки неправильно многоугольные, около 30—45 мкм длиной, с прямыми или слегка извилистыми антиклинальными стенками, расположены беспорядочно или короткими продольными рядами. Основания волосков расположены в устьичных зонах.

Замечания. Перистонадрезные органы, описанные как *Thinnfeldia* или *Sachalinia*, по характеру жилкования и кутикулярным признакам не отличаются от цельных филлокладиев. Возможно, что другие виды *Protophyllocladis* также имели перистонадрезные филлокладии, но пока они достоверно установлены лишь у сахалинского вида и составляют его основную отличительную особенность. По строению эпидермиса он близок к *Cupressinocladus cretaceus*.

Местонахождение. Лучшие экземпляры из точек 308, 313, 317, 323, 345.

Incertae sedis

30. *Elatocladus* sp.

Табл. XXI, фиг. 11

Замечания. Побег с широкими (3 мм), плоскими, бифациальными, изогнутыми, низбегающими, заостренными листьями сопоставим с *Cunninghamites elegans* Corda из мела Гренландии, *Araucarites longifolius* (Lesq.) Dorf из мела и палеоцена США, *Torreyites tyrrelii* (Dawson) Bell из свиты Эдмонтон Канады, однако характер сохранности исключает точное определение.

Местонахождение. 330.

MONOCOTYLEDONES

31. *Potamogetophyllum parvum* sp. nov.

Табл. XXXII, фиг. 8—10

Голотип: БПИ, 325—394. Сахалин, р. Августовка, красноярковская свита.

Диагноз. Плавающие листья эллиптические, размеры около 15×10 мм, основание слегка выемчатое, верхушка заостренная, край цельный, подогнутый. Жилкование пальчатое, акродромное, базальное. Средняя жилка толстая, прямая, прослеживается до верхушки, боковые более тонкие, следуют вдоль края. Жилки, соединяющие боковые со средней, очень тонкие, частые, прямые.

Замечания. Эти листья можно более уверенно сопоставить с Potamogetonaceae, чем раннемеловой *Potamogetophyllum vernonense* Font. Они отличаются от палеогеновых видов гораздо более мелкими листьями и немногочисленными жилками.

Местонахождение. 325.

32. *Graminophyllum* sp.

Табл. XXXIII, фиг. 7

Замечания. Линейные листья с параллельным жилкованием встречены во многих местонахождениях. Их ширина большей частью около 5 мм. Они важны как свидетельство развития травянистой растительности, хотя точное определение, к сожалению, невозможно.

Местонахождение. 307, 308, 309, 310, 311, 312, 314.

DICOTYLEDONES

Ризомы

33. *Nymphaeaceae gen.* et sp. indet.

Табл. XXX, фиг. 1, 2

Описание. Несколько ризомов сохранилось на одном штуфе алевролита. Их ширина около 5 мм. Листовые рубцы эллиптические или овально-ромбические, длиной около 1 мм, с рубчиком проводящего пучка в центре, расположены тесно, соприкасаясь друг с другом. От некоторых ризомов отходят основания черешков.

Замечания. Ризомы значительно мельче описанных из цагаянских [Красилов, 1976] и других третичных местонахождений под названием *Nymphaeites* (это название не следует применять к ризомам, так как оно базируется на других органах). Среди современных нимфеевых тесное расположение рубцов больше свойственно *Nymphaea*, чем *Nuphar*. Ризомы найдены вместе с листьями *Quereuxia*.

Местонахождение. 310.

Листья

Laurofolia

34. *Laurophyllum sachalinense* Krassilov

Табл. XXVI, фиг. 1—8

Laurophyllum sakhalinense: Krassilov, 1973a, с. 109, табл. 22.

Описание. Листья короткочерешковые, ланцетные, постепенно суженные к острой верхушке и более резко к основанию, длина до 70 мм, ширина 10 мм. Край цельный. Средняя жилка выступающая, вторичные тонкие, погруженные, очередные, эукамптодромные, слегка извилистые, отходят под острым углом с интервалом 2—3 мм. Третичное жилкование ортогонально-сетчатое, с мелкими ячейками.

Листья гипостомные. Обе кутикулы тонкие, клетки и трихомы с обеих сторон одинаковые, но очертания клеток более четкие на нижней кутикуле. Клетки неправильно-четырехугольные или полигональные, около 45 мкм длиной. Костальные зоны едва различимы, костальные клетки немного длиннее интеркостальных. Стенки клеток с узелковыми утолщениями, местами волнистые. Секреторные органы состоят из секреторной клетки округлой или неправильной формы и тонкого железистого волоска. Иногда две секреторные клетки сливаются в продолговатое образование, от которого отходят два волоска. Изредка встречаются также секреторные клетки с пучком волосков. Волоски заостренные, изогнутые, 30—50 мкм длиной, очень частые, особенно над жилками. Устьичные аппараты парацитные, широкоэллиптические, шириной 55—68 мкм, побочные клетки слабо кутинизированы. Проксимальные стенки побочных клеток не утолщены. Утолщения замыкающих клеток полукруглые.

Замечания. Морфология этих листьев мало выразительна, однако эпидермальные признаки — строение устьичных аппаратов, характер

опушенности, секреторные клетки указывают на принадлежность к Lauraceae. Наиболее близкий вид — *Laurophyllum flexuosum* (Newb.) Bell из свиты Данвенган Канады [Bell, 1963] и гренландский *Laurophyllum plutonium* [Seward, 1926].

Местонахождение. 312.

35. *Magnoliaephyllum magnificum* (Dawson) Krassilov

Табл. XXVII, фиг. 1—6

Magnolia magnifica: Bell, 1963, с. 41, табл. 20, фиг. 1, табл. 21, фиг. 5; табл. 22, фиг. 3 (см. синонимику в этой работе).

Magnolia cf. *Inglefieldii*: Криштофович, Байковская, 1960, с. 83, табл. 19, фиг. 1; рис. 29.

Magnoliaephyllum magnificum: Красилов, 1973, с. 72, табл. 20, фиг. 3—4.

Описание. Листья продолговато-эллиптические, основание округло-клиновидное, слегка неравнобокое, низбегающее на черешок, верхушка заостренная, размеры до 20×8 мм, хотя часто встречаются значительно менее крупные листья. Средняя жилка в основании толщиной до 3 мм, кверху постепенно суженная. Вторичные жилки очередные, отходят под углом 50—70°, дугообразно изогнуты, у основания очень толстые, ближе к краю тонкие и слабоизвилистые, большей частью эукамптодромные или образующие петли вдоль края. Вставочные жилки, как правило, имеются между каждой парой вторичных и параллельны им или выходят под более открытым углом. Вставочные жилки нередко такие же толстые, как вторичные, прослеживаются приблизительно до половины расстояния между главной жилкой и краем. Третичное жилкование неправильно-сетчатое с пятиугольными ячейками до 3 мм в поперечнике, заполненными семью—девятью неправильными ячейками жилок четвертого порядка.

Замечания. А. Н. Криштофович сопоставлял эти листья с третичной *Magnolia inglefieldii* Heer, с которой они имеют лишь весьма поверхностное сходство. Они ближе к *Magnoliaephyllum alternans* (Heer) Sew. и еще в большей степени к «*Magnolia*» *magnifica* из свиты Данвеган Британской Колумбии: по форме и размерам листовой пластинки, а также жилкованию канадские экземпляры практически не отличаются от сахалинских.

Местонахождение. 308, 319, 321, 322, 323, 343. Условно к этому виду отнесен плохо сохранившийся экземпляр из бошняковской точки 328.

36. *Araliaephyllum polevoi* (Kryshtofovich) Krassilov

Табл. XXVIII, фиг. 1—8; табл. XXIX, фиг. 1—6

Aralia polevoi: Kryshtofovich 1918a, с. 55, рис. 12, Криштофович, 1937, с. 90, табл. 13, фиг. 1—9; табл. 14, фиг. 1—3.

Cocculus aff. *extinctus*: Kryshtofovich, 1918a, с. 51, фиг. 9.

Sassafras polevoi: Криштофович, Байковская, 1960, с. 276, табл. 8, фиг. 4—7, табл. 10, фиг. 6; табл. 11, фиг. 1, 2, 7, табл. 12, фиг. 1—4.

Sachalinella polevoi: Имханицкая, 1968, с. 642, табл. 1, фиг. 1, 6—7; табл. 2, фиг. 1, 8—9, табл. 3, фиг. 4—5.

Araliaephyllum polevoi: Krassilov, 1973a, с. 107, табл. 20, фиг. 15—25.

Описание. Листья, как правило, трехлопастные, имеют форму трезубца, до 80 мм длиной, 86 мм шириной (средняя длина 55 м, ширина 40 мм). Центральная лопасть узкоэллиптическая или округло-эллиптическая, иногда налегает на боковые лопасти. Синусы полукруглые, на одном уровне, иногда один выше другого и разной ширины. Боковые лопасти неравнобокие, с оттянутой или коротко заостренной верхушкой. Край цельный. Основание усеченное, слегка выемчатое, низбегает на черешок. Черешок длинный. Единичные листья с редуцированными лопастями или цельные. Жилкование изогнуто-пальчато-перистое, базальное. Боковые жилки с пятью-шестью сильными камптодромными базископическими

ветвями. Имеются вставочные жилки. Акроскопические ветви относительно короткие, нижняя из них соединяется с равной по толщине ветвью средней жилки. От места соединения этих ветвей отходит жилка, направляющаяся к синусу. Последующие акроскопические ветви соединяются с краевой жилкой, проходящей вдоль внутреннего края лопастей. Краевая жилка местами отходит от края и затем снова приближается к нему. Третичные жилки ветвисто-лестничные, редкие. Мелкое жилкование неправильно-сетчатое.

Листья амфистомные. Верхняя кутикула средней толщины, нижняя тонкая. Костальные клетки вытянутые, расположены рядами. Интеркостальные неправильно-многоугольные или четырехугольные. Антиклинальные стенки отчетливые, прямые, переклинальные гладкие. Устьица в интеркостальных ячейках. Концентрация устьиц на верхнем эпидермисе около 20 на 1 мм^2, на нижнем — в два раза выше. Устьица беспорядочно ориентированы, разделены несколькими (изредка только одной) покровными клетками. Устьица преимущественно парацитные, некоторые имеют только одну побочную клетку, ориентированную параллельно апертуре. Устьичный аппарат, включая пару побочных клеток, почти прямоугольный, около 45 мкм шириной. Побочные клетки проксимально утолщены в виде резко выступающего валика, периклинальные стенки (часто лишь у одной из них) слабо утолщены. Замыкающие клетки погружены, утолщения серповидные, длиной 23—27 мкм, полюса закрыты заходящей под них кутикулой побочных клеток. Одноклеточные трихомы разбросаны по всей поверхности, короткие, конические. Железки довольно частые как на нижней, так и на верхней стороне, округлые, около 58 мкм в диаметре. Опадая, оставляют округлые светлые рубцы на кутикуле. Обычно трихомы граничат с устьицем.

З а м е ч а н и я. Этот вид сходен с *Araliaephyllum groenlandicum* (Heer) Fritel, но отличается деталями жилкования. Кутикулы гренландских и сходных североамериканских листьев не изучены.

М е с т о н а х о ж д е н и е. 308, 309, 317, 322, 344, 345.

Nymphaefolia

37. *Macclintockia kanei* (Heer) Seward et Conway

Табл. XXX, фиг. 1—3

Macclintockia kanei: Koch, 1963, с. 76, табл. 42, 43, 46 (см. синонимику в этой работе).

О п и с а н и е. Сохранилось клиновидное основание широкого листа (5 см) с пятью жилками и плойчатой пластинкой, а также два более узких неполных листа на одном штуфе породы (329—423). Листья продолговатые, постепенно суженные к заостренной верхушке, край цельный, ширина около 2 см, длина превышала 6 см. Жилкование пальчатое акродромное. Первичных жилок три—пять, тонкие, но отчетливые. Внешние первичные жилки подходят к краю ниже верхушки, срединные сходятся к верхушке. Между ними заметны слабые вставочные жилки, ветвящиеся под острым углом.

З а м е ч а н и я. Эти листья близки к изображенным в работе Геера [Heer, 1882] *M. cretacea* (вероятно, синоним *M. kanei*). К тому же виду я условно отношу плохо сохранившийся экземпляр из точки 328 с более отчетливыми вставочными жилками, сопоставимый с *M. lyalii* Heer.

М е с т о н а х о ж д е н и е. 328, 329.

38. *Cocculophyllum furcinerve* sp. nov.

Табл. XXX, фиг. 4—7

Г о л о т и п: БПИ, 330—900. Сахалин, р. Августовка, бошняковская свита.

Диагноз. Листья средние, обратнояйцевидные, с широко закругленной или заостренной верхушкой, основание черешковидно оттянутое. Жилкование изогнуто-пальчато-перистое, супрабазальное, кладодромно-эукамптодромное. Вторичные жилки немногочисленные, три-четыре пары. Инфрабазальные жилки тонкие, в черешковидной части листа почти параллельны средней, прослеживаются вдоль края до $^1/_2$ длины пластинки. Базальные жилки отходят значительно выше основания, супротивные или смещенные, ветвятся псевдодихотомически; их ветви изгибаются вдоль края или соединяются со средней и другими вторичными, образуя крупные полигональные ячейки.

Описание. Голотип — обратнояйцевидный лист с короткозаостренной верхушкой, длиной 45 мм, шириной 29 мм. На том же штуфе сохранилось еще несколько листьев таких же или меньших размеров (самый мелкий — 20×16 мм). Имеются также более крупные листья — до 55×42 мм. У всех листьев хорошо выдерживаются основные диагностические признаки: постепенно суженное оттянутое основание без отчетливо обособленного черешка, тонкие инфрабазальные жилки в черешковидной части, псевдодихотомическое ветвление вторичных жилок, образующих крупные полигональные ячейки, размеры которых убывают к краю. Край ровный или слегка извилистый. Пластинка, по-видимому, была тонкой.

Замечания. Листья очень похожи на «*Ficus*» *praetrinervis* [Knowlton, 1930], но псевдодихотомическое ветвление жилок у американского вида выражено менее отчетливо. Сопоставимые листья определяют также как *Paliurus* (*P. upatoiensis* Berry, *P. cretaceus* Lesq.). *Cocculus ezoensis* [Tanai, 1970], — безусловно, близкий вид, имеющий несколько более отчетливо обособленный черешок.

Местонахождение. 330.

39. *Menispermites sachalinensis* Kryshtofovich

Табл. XXX, фиг. 11

Hedera mcclurii: Kryshtofovich, 1918a, с. 59, фиг. 14.
Menispermites sachalinensis: Криштофович, Байковская, 1960, с. 81, табл. 17, фиг. 2, рис. 28.

Замечания. Голотип происходит с мыса Жонкьер и представляет собой нижнюю часть щитовидного листа с выемчатым основанием. Верхушка описана как «оттянутая в выдающийся, но закругленный зубец». В действительности она не сохранилась. В основание входит не семь жилок, как указано у Криштофовича, а три. Они дихазиально ветвятся у основания и псевдодихотомически в верхней части пластинки. *M. sachalinensis* встречен в нескольких местонахождениях, но везде плохой сохранности. Один экземпляр из моей коллекции (307—5) имеет более длинные и узкие краевые лопасти, чем голотип.

Местонахождение. 307, 316, 319, 345, 348.

40. *Menispermites favosus* sp. nov.

Табл. XXXI, фиг. 1.

Голотип. БПИ, 330—377. Сахалин, р. Августовка, бошняковская свита.

Диагноз. Листовая пластинка округло-щитовидная, прикрепляется к черешку немного выше основания, размеры 5×5 см, верхушка широко закруглена, основание усеченное, край волнистый, с железками. От места прикрепления черешка расходятся семь первичных жилок: средняя и три пары боковых. Средняя жилка слабо ветвится в верхней трети пластинки. Внешние боковые жилки короткие, прямые или очень слабо изогнуты. Жилки второй пары сильнее изогнуты, поднимаются до середины пластинки. Жилки третьей (внутренней) пары акродромные,

слегка извилистые, с сильными базископическими ветвями. Жилки сложно-краспедодромные, возле края ветвятся дихотомически, все ветви подходят к краевым железкам. Третичные жилки отчетливые, редкие, образуют сеть с полигональными ячейками около 4—5 мм в поперечнике. Жилкование четвертого порядка ортогональное или неправильно-полигональное. Жилки пятого порядка образуют мелкие округло-полигональные ячейки.

Замечания. От наиболее близкого вида — *Menispermites sachalinensis* (Krysht.) Krysht. — отличается цельным волнистым, (но без лопастей) краем, развитием железок и деталями жилкования. Акродромные жилки придают этим листьям сходство с *Trochodendroides*, но краспедодромное жилкование и прикрепление черешка выше основания позволяет безошибочно распознать их.

Местонахождение. 330.

Jonquieria gen. nov.

Название — от мыса Жонкьер.

Типовой вид — *Jonquieria vachrameevii* sp. nov., меловые отложения (жонкьерская свита) Сахалина.

Диагноз — как у типового вида.

Замечания. Новый род по листьям отличается от других щитовидных листовых морфотипов частыми косыми (лиратными) жилками, образующими пучки и сходящимися к краевым железкам, а также щетинковыми краевыми зубчиками.

41. *Jonquieria vachrameevii* sp. nov.

Табл. XXXII, фиг. 1—7

Голотип: БПИ, 519а-234. Сахалин, мыс Жонкьер, жонкьерская свита.

Диагноз. Листья щитовидные, с широко закругленной верхушкой и клиновидно суженным, слегка выемчатым основанием. Размеры до 30×23 мм. Край от основания расставленно-пильчатый, на верхушке расставленно-зубчатый. Краевые зубчики железистые, с опадающей щетинкой. Жилкование сетчато-лиратное, боковые жилки отходят под острым углом, частые, кладодромно-краспедодромные, их ветви подходят к краю в виде пучка почти параллельных жилок. В краевой зубчик входят две жилки, сходящиеся к железке. Сеть третичных жилок из продолговатых ячеек, вытянутых вдоль вторичных жилок.

Описание. В качестве голотипа выбран лист с хорошо сохранившимся краем и жилкованием. Пластинка щитовидная, несколько неравнобокая, перегнутая вдоль средней жилки. Основание в месте прикрепления черешка надорвано. У других листьев наблюдается такая же особенность. По-видимому, в прижизненном состоянии пластинка была ориентирована под углом к массивному черешку и слегка перегнута вдоль средней жилки. У краевых зубчиков лишь изредка сохраняется щетинка. Чаще они оканчиваются массивной овальной железкой. Средняя жилка тонкая, прослеживается до верхушки. Боковые жилки многократно дихотомически ветвятся, их ветви подходят к краю в виде пучка параллельных жилок. В зубчик входят ветви двух соседних пучков и следуют вдоль его краев, сходясь к верхушке. Вторичные жилки плохо видны на отпечатках, вероятно, погружены. Иногда различима тонкая сеть продолговатых ячеек, образованных третичными жилками. Имеются как более крупные (30×23 мм), так и очень мелкие (7×7 мм) листья. На одном штуфе (319а—235) сохранились фрагменты четырех крупных, налегающих друг на друга листьев. Поверхность отпечатков иногда кажется пористой, вероятно, в результате коллапса межклетников мезофилла.

Замечания. Пористость пластинки (бугорчатость на отпечатке) придает этим листьям поверхностное сходство с *Salvinia*. По ряду признаков они близки *Quereuxia angulata* (Newb.) Krysht., но гораздо крупнее и,

по-видимому, принадлежали растению иного габитуса, хотя, возможно, родственного *Quereuxia*.

Местонахождение. 319а.

42. *Cissites* sp. (cf. *Vitis cretacea* Vachrameev)

Табл. XXX, фиг. 12.

Описание. Сохранилось основание листа, ширина которого превышала 7 см. Пластинка, по-видимому, щитовидная, с длинным черешком. Основание сердцевидное, низбегающее. Край лопастно-зубчатый, вырезы между лопастями доходят до $^1/_4$ расстояния между краем и средней жилкой. Лопасти с крупными асимметричными зубчиками по базископическому краю. В основание листа входят три первичные жилки, ветвятся дихазиально, ветви краспедодромные. Третичные жилки резкие, ветвисто-лестничные, образуют крупные полигональные ячейки.

Замечания. Этот единственный экземпляр сопоставим по форме основания и края с *Vitis cretacea* [Вахрамеев, 1952], но неполная сохранность затрудняет определение.

Местонахождение. 509.

43. *Quereuxia angulata* (Lesquereux) Kryshtofovich

Табл. XXXI, фиг. 3—6.

Quereuxia angulata: Криштофович, Байковская, 1970, с. 113, табл. 18, фиг. 6 (см. синонимику в этой работе).

Описание. Сохранились скопления стеблей и листьев, сплошь покрывающих поверхность слоя. Участки стеблей длиной более 10 см ветвятся псевдодихотомически под углом 45—70°. Стебли продольнобороздчатые, шириной 1—2 мм, членистые. Длина междоузлий обычно около 2 см, но встречаются относительно массивные стебли с короткими междоузлиями (1 см). Узлы несут мутовки тонких, вильчато ветвящихся корней и (или) боковых ветвей с листьями. Корни и листья отходят от одного узла или чередуются. Диаметр мутовки корней около 3 см, облиственных побегов — 6 см. Боковые ветви вильчатые. Листья обратнояйцевидные, длинночерешковые, с пильчато-зубчатым краем. Жилкование перистое, вторичные жилки частые, косые, краспедодромные.

Замечания. Розетки *Quereuxia* чаще всего описывают как сложные листья. Не менее вероятно, однако, что они представляли собой мутовки вильчатых боковых ветвей с простыми листьями. Заслуживает также внимания ассоциация *Quereuxia* с ризомами нимфеевого типа, описанными выше. Если эти ризомы — основание стеблей с розетками, то *Quereuxia* по общему облику сильно отличалась от современных нимфеевых, но возможно, состояла в родстве с ними [Matsuo, 1960]. Косвенным указанием на связь с нимфеевыми может служить также находка в слое с *Quereuxia* (точка 311) околоцветника со спиральными черепитчатыми листочками (табл. XLVIII, фиг. 7).

Местонахождение. *Quereuxia* встречается в стратиграфическом диапазоне от нижнеарковских (318) до бошняковских (328) слоев. Лучшие экземпляры из точек 310, 311, 318, 319а.

Ficofolia

44. *Trochodendroides sachalinensis* (Kryshtofovich) Kryshtofovich

Табл. XXXIII, фиг. 1—8; табл. XXXIV, фиг. 1—11

Populus arctica: Kryshtofovich, 1918a, с. 48, фиг. 7
Trochodendroides sachalinensis: Криштофович, Байковская, 1960, с. 76, рис. 26, 27.
Zizyphus electilis: там же, с. 104.
Zizyphus fibrillosa: там же, с. 105, табл. 16, фиг. 6; табл. 20, фиг. 5, рис. 41.

Zizyphus cf. *pseudomeekii*: там же, с. 106.
Zizyphus serrulata: там же, с. 108, табл. 16, фиг. 4; табл. 21 фиг.

Описание. Листья полиморфные, следующих типов: 1) яйцевидные с максимальной шириной в нижней трети, верхушка длиннозаостренная, основание клиновидное или усеченное, низбегающее; 2) широкоэллиптические, верхушка короткозаостренная, или (редко) закругленная, основание клиновидное; 3) узкоэллиптические или продолговатые с длиннозаостренной верхушкой. Измерялись ширина листа (L), ширина арены — расстояние между акродромными жилками (l) и отношение расстояния от максимальной ширины до верхушки (h_1) к расстоянию от основания до максимальной ширины (h_2). Измерения приведены в порядке возрастания L:

экз.	L	l	h_1	h_2	h_1/h_2	экз.	L	l	h_1	h_2	h_1/h_2
308—509	6,5	5,0	9,0	5,0	1,8	308—556	35,0	14,0	30,0	37,5	0,8
308—19	7,0	5,0	10,0	5,0	2,0	308—559	37,0	16,0	19,0	15,5	1,2
308—551	11,0	4,5	11,0	21,0	0,5	308—526	38,0	14,0	10,5	20,5	0,5
308—556	27,5	11,5	25,0	38,0	0,7	308—18	40,5	23,0	25,0	42,0	0,6
308—641	28,0	12,0	30,5	32,5	0,9	305—554	42,0	12,0	20,5	35,0	0,6
308—583	30,0	10,0	25,0	31,5	0,8	308—200	55,0	25,5	60,0	50,0	1,2
308—550	33,0	8,0	20,0	28,5	0,7	308—587	60,0	24,0	42,0	39,0	1,1
308—595	34,0	15,0	83,0	30,0	2,8	306—636	64,5	27,0	80,0	40,5	2,0
308—527	35,0	15,0	23,0	20,0	1,2						

Отношение h_1/h_2 указывает на преобладание листьев первого типа. Второй тип также обычен, третий и четвертый встречаются очень редко. Край варьирует от мелкоравнопильчатого (высота зубчиков 0,5 мм) до неравнопильчатого и волнисто-крупногородчатого. Обычны листья с неравнопильчатым краем, у которых часть крупных зубчиков имеет еще дополнительный мелкий зубчик. Высота зубчиков около 1,5 мм; они во всех случаях хлорантоидные: железистые, средняя жилка зубчика соединяется с боковыми, идущими вдоль его краев. Жилкование также хорошо выдерживается у листьев всех типов. Кроме средней имеется пара базальных жилок, поднимающихся до середины пластинки и пара супрабазальных акродромных жилок, сходящихся к верхушке. Арена, образованная акродромными жилками, как правило, продолговатая или узко-, обратнояйцевидная, в ширину меньше $^1/_2$ пластинки. Супрабазальные жилки нередко смещенные. Возле края жилки фестончато-брохидодромные, внутри арены — ветвисто-лестничные. Сеть третичных жилок полигональная, с крупными ячейками, заполненными также полигональными ячейками четвертичных жилок.

Замечания. Этот вид близок к *Trochodendroides arctica*, и некоторые исследователи даже объединяют их. Действительно, отдельные морфотипы полиморфных листьев обоих видов совпадают. Однако среди морфотипов *T. sachalinensis* нет широких листьев со срезанной верхушкой (форма «arctica», см. Красилов, 1976). Преобладающий морфотип сахалинского вида соответствует форме «*richardsonii*». Главное же отличие заключается в строении краевых зубчиков: у *T. sachalinensis* они хлорантоидные, у *T. arctica* — ближе к куноиоидному типу. Мелкопильчатый и неравнопильчатый край не характерен для *T. arctica*.

Местонахождение. Лучшие экземпляры из точек 308 и 322.

45. *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry

Табл. XXXIII, фиг. 9, 10

Trochodendroides arctica: Красилов, 1976, с. 56, табл. 16, фиг. 1—6; табл. 17, фиг. 1—5; табл. 18, фиг. 1—7; табл. 19, фиг. 1—7; табл. 20, фиг. 1—7.

Замечания. В августовских местонахождениях преобладают две формы листьев: 1) широкояйцевидные, с треугольной верхушкой и равномерно-зубчатым краем; зубчики железистые, наклонены вперед, ниж-

ний край выпуклый, верхний прямой; 2) обратнояйцевидные с широко закругленной верхушкой и клиновидным основанием, край волнистый. Они укладываются в пределы варьирования цагаянских листьев [Красилов, 1976]. Ширина листьев 35—50 мм.

Местонахождение. 324, 327, 329.

Platanofolia

46. *Platanus* (*Credneria*) *heeri* Lesquereux

Табл. XLVII, фиг. 4

Platanus heeri: Lesquereux, 1874, с. 70, табл. 8, фиг. 4, табл. 9, фиг. 1—2.

Описание. Листья крупные (ни один не сохранился полностью, длина, по-видимому, превышала 20 см), неясно-лопастные, основание щитовидное, с несколькими отогнутыми книзу инфрабазальными жилками. Расстояние между вторичными жилками около 20 мм. Третичные жилки ветвисто-лестничные, редкие. Жилкование четвертого и пятого порядков ортогонально-сетчатое, ячейки высшего порядка около 1 мм в поперечнике.

Замечания. По принятой в настоящей работе классификации, этот вид следовало бы отнести к *Credneria*, но материал слишком неполон для обоснования новой комбинации. От близкого вида *Platanus* (*Credneria*) *raynoldsii* Newb. отличается более грубым жилкованием и отсутствием железистых зубчиков.

Местонахождение. 328, 330.

47. *Protophyllum schmidtianum* (Heer) comb. nov.

Табл. XXXV, фиг. 1—6; табл. XXXVI, фиг. 1, 2

Viburnum schmidtianum: Heer, 1878, с. 43, табл. 11, фиг. 4—8, Kryshtofovich, 1918a, с. 60.

Protophyllum ignatianum: Криштофович, Байковская, 1960, с. 89, рис. 31—34. Krassilov, 1973a, с. 112, табл. 24, фиг. 62—65.

Описание: Листья широко заостренно-яйцевидные, основание сердцевидное, более или менее отчетливо пельтатное. Край с характерными хлорантоидными зубчиками. Жилкование субпальчато-перистое, вторичных жилок около 12 пар. Базальные жилки ветвятся базископически, остальные преимущественно вильчато, образуют петли вдоль края, от которых короткие жилки отходят к краевым зубчикам. Обычно имеется не более одной пары инфрабазальных жилок или же они вообще отсутствуют. Третичные жилки под прямым углом к вторичным, отчетливые, ветвисто-лестничные, слабоизогнутые или ломанные. Четвертичное жилкование полигонально (частично ортогонально)-сетчатое. Эпидермальные клетки четырехугольные, антиклинальные стенки с узелковыми утолщениями. Часты округлые железки около 68 мкм в диаметре. Толстые кутикулярные складки радиируют от выходов мезофильных железок.

Замечания. Этот вид по эпидермальным признакам можно сопоставить с *Liquidambar*.

Местонахождение. Лучшие экземпляры из точек 307, 313—317, 345.

48. *Protophyllum leconteanum* Lesquereux

Табл. XXXVI, фиг. 3

Protophyllum leconteanum: Криштофович, Байковская, 1960, с. 90, табл. 18, фиг. 4, рис. 35.

Замечания. Этот вид достаточно полно описан в книге Криштофовича и Байковской [1960]. Он отличается от более обычного *P. schmidtianum* округлыми листьями с цельным краем и более толстыми жилками.

Третичное жилкование лестничное, жилки редкие, прямые или слабоизогнутые. Жилкование четвертого и пятого порядков неправильно-сетчатое, ячейки последнего порядка хорошо оформленные, около 1 мм в поперечнике. Название *Credneria leconteana* Lesq. было опубликовано без изображения. Вид впервые эффективно обнародован под названием *Pterophyllum leconteanum* Lesq.

Местонахождение. 336 (экземпляры, описанные Криштофовичем, происходят из рудника Петровского, р. Козулинка).

Betulifolia

49. *Corylites protoinsignis* sp. nov.

Табл. XXXVII, фиг. 1—3; табл. XXXVIII, фиг. 1—3

Colyrus insignis: Красилов, 1973, с. 74, табл. 22, фиг. 1—2.

Голотип: БПИ, 330—424. Сахалин, р. Августовка, бошняковская свита.

Диагноз. Листья заостренно-яйцевидные, с более или менее отчетливо выраженными, иногда едва намеченными широкими лопастями длиной до 15 см. Основание от выемчатого до сердцевидного, верхушка острая. Край острогородчатый, у крупных листьев в средней части двоякогородчатый, у мелких листьев и возле основания крупных листьев — неравногородчатый. Зубчики уртикоидные (нежелезистые, с двумя рядами петель, соединяющихся со средней жилкой). Жилкование субпальчатоперистое, базальное, сложнокраспедодромное. Вторичных жилок шесть-семь пар, очередные, отходят под углом 45—60°, толстые, выступающие, слабо дугообразно изогнутые. Базальная пара имеет около шести базископических ответвлений, нижнее из которых в свою очередь базископически ветвится. Последующие жилки имеют до четырех ответвлений в дистальной части. Третичные жилки отчетливые, ветвисто-лестничные, редкие, равномерно расставленные, под прямым углом к вторичным. Четвертичное жилкование ортогонально-сетчатое. Жилки пятого порядка образуют мелкие округло-полигональные ячейки.

Замечания. На инкрустации, отделенной от породы, заметны многочисленные округлые образования диаметром около 30 мкм и менее частые, крупные — 150 мкм. Первые, вероятно, — основания волосков, вторые — выходы железок. Эти листья сопоставимы с двумя миоценовыми видами, описанными Геером: *Corylus insignis* и *C. grossodentata* [Heer, 1956], которые мало отличаются друг от друга. Гренландские листья, описанные Сьюордом и Конвей [Seward, Conway, 1935] как *Corylites hebridica* Sew. et Holttum (типовые экземпляры происходят с о-ва Малл), также близки к сахалинским, но характер края у них не совсем ясен. Берри [Berry, 1919] описал почти тождественные листья как *Grewiopsis formosa*. Из серии Форт Юнион подобные листья нередко относили к современному виду *Corylus americana* [Ward, 1887]. Р. Браун [Brown, 1962] переопределил их как *Corylus insignis*. Я вначале следовал этому решению, но впоследствии убедился, что отличия от миоценовых листьев достаточны для выделения нового вида.

Местонахождение. 328, 330.

50. *Alnites protoschmalhausenii* sp. nov.

Табл. XXXVIII, фиг. 5, 6; табл. XXXIX, фиг. 1—9

Голотип: БПИ, 329—441. Сахалин, р. Августовка, бошняковская свита.

Диагноз. Листья продолговатые или удлиненно-обратнояйцевидные, короткочерешковые, средние размеры 7×4 см. Верхушка широко закругленная или суженная, тупая. Основание клиновидное, слабовыем-

чатое, слегка неравнобокое. Край от основания расставленно-пильчатый. Краевые зубчики мелкие, шиповидные, щетинковые. Жилкование варьирует от изогнуто-перистого до субпальчато-перистого супрабазального, смешанное, в нижней части листа брохидодромное, в верхней — семикраспедодромное. Вторичных жилок до восьми пар, они очередные, выходят под углом около 45°. Третичные жилки лестничные, редкие, прямые или ломанные. Четвертичное жилкование неправильно-сетчатое. Ячейки высшего порядка продолговато-ромбические длиной около 1 мм, заполнены ветвящейся жилочкой. Эпидермальные волоски простые, длиной до 180 мкм.

Описание. Голотип — участок побега с двумя короткочерешковыми листьями, один из которых сохранился полностью. Он демонстрирует наиболее обычную продолговато-обратнояйцевидную форму пластинки с закругленной верхушкой. Реже встречаются продолговатые или яйцевидные листья с суженной тупой верхушкой. Самые крупные листья, судя по неполным экземплярам, достигали 10 см в длину. Краевые зубчики длиной не более 1 мм, расстояние между ними 5—10 мм. Форма листа и характер края хорошо выдерживаются, но жилкование варьирует в широких пределах. В одних случаях вторичные жилки ветвятся слабо, без явно выраженного продольного градиента ветвления, в других — вторая от основания пара ветвится сильнее остальных, жилкование приближается к субпальчато-перистому. Жилки толстые, резко выступающие на отпечатке, в нижней части листа образуют крупные петли вдоль края, в верхней ветвятся вблизи края, одна из ветвей входит в краевой зубчик. Инкрустированная фитолейма была отделена от породы плавиковой кислотой. На ней видны частые простые волоски длиной 120—180 мкм.

Замечания. От близкого вида *Alnus schmalhausenii* Grub. отличается главным образом щетинковыми краевыми зубчиками и деталями жилкования. Следует отметить также сходство с *Alnus preantiqua* (Daws.) Bell из серии Нанаймо [Bell, 1957], имеющей смешанное камптодромно-краспедодромное жилкование. У канадского вида более крупные краевые зубчики иной формы.

Местонахождение. 328, 329, 330.

51. *Alnites* sp. (cf. *Alnus preantiqua* (Dawson) Bell)

Табл. XXXIX, фиг. 10

Описание. Сохранилась верхняя часть листа шириной 5,5 см (длина, вероятно, достигала 10 см) с острой верхушкой и неравномерно-зубчатым краем. Жилкование изогнуто-перистое, краспедодромное, вторичные жилки редкие, супротивные. Краевые зубчики низкие, широкие, с выпуклой спинкой, щетинковые.

Замечания. Эти листья ближе к *A. preantiqua*, чем к *A. protoschmalhausenii*. Неполнота сохранности препятствует точному определению.

Местонахождение. 328.

Proteaefolia

52. *Debeya tikhonovichii* (Kryshtofovich) Krassilov

Табл. XL, фиг. 1—3; табл. XLI, фиг. 1—6

Aralia Tikhonovichii: Kryshtofovich, 1918a, с. 57, рис. 13.

Debeya tikhonovichii: Красилов, 1973, с. 70, табл. 18, фиг. 1—3; табл. 19, фиг. 1—6; Krassilov, 1973a, с. 108, табл. 21, фиг. 26—34.

Описание. Листья типично трехпальчато-сложные, единичные экземпляры трехлопастные. Размеры трехпальчато-сложных листьев до 130×9 мм. Листочки кожистые, обратноланцетные, заостренные, с клиновидным основанием, сидячие. Боковые листочки неравнобокие, их средние

жилки псилобазальные (акроскопически голые у основания). Край в нижней части цельный, выше пильчатый. Зубчики мелкие, расположены с интервалом 2,6—3 мм, направлены вперед. Средняя жилка толстая. Вторичные неотчетливые (вероятно, погружены), частые, отходящие на расстоянии 3 мм друг от друга под углом 45°, вначале прямые, затем слегка извилистые и изогнутые, соединяются с вставочными жилками и образуют петли возле края, отсылая короткую ветвь в зубчик. Вставочные жилки развиты между каждой парой вторичных. Они тонкие, извилистые, не достигают края. Вторичные и вставочные жилки образуют сеть неправильных продолговатых ячеек.

Трехлопастные листья с лопастями равной длины или же средняя лопасть короче боковых. Основание клиновидно суженное, неравнобокое. Край с треугольными, острыми, направленными вперед зубчиками, более крупными, чем у сложных листьев. Базальная пара вторичных жилок отходит несколько выше основания листа. Детали жилкования, как у сложных листьев.

Листья гипостомные. Верхняя кутикула толстая. Клетки полигональные, около 54 мкм длиной, расположены беспорядочно или образуют нечеткие группы из более или менее изодиаметрической центральной клетки и более вытянутых, расположенных радиально. Костальные ряды четырехугольных клеток прослеживаются только над вторичными жилками. Мелкие жилки не отражены в топографии эпидермиса. Стенки клеток прямые, отчетливые. Периклинальные стенки иногда с округлыми отпечатками, вероятно, следами от маслянистых выделений секреторных органов. Основания волосков редкие, прямоугольные или овальные, различных размеров. Нижняя кутикула намного тоньше, очертания клеток, как на верхней кутикуле. Устьица расположены беспорядочно, концентрация около 20 на 1 мм^2, равномерно распределены или образуют нечеткие группы из двух-трех сближенных аппаратов. Коммуноцитные аппараты редки. Устьица аномоцитные, побочных клеток пять-шесть. Латеральные побочные светлее других. Иногда имеются венечные клетки, образующие неполное кольцо. Замыкающие клетки утолщены только вокруг апертуры. Околоапертурные утолщения образуют эллипс длиной 31—36 мкм, шириной не менее 8 мкм.

Замечания. На первый взгляд казалось, что трехпальчатосложные и трехлопастные листья относятся к разным видам, но строение эпидермиса и детали жилкования у них совпадают. Я склонен считать их принадлежащими одному виду с полиморфными листьями. В точке 308 обнаружено более 30 почти целиком сохранившихся трехпальчато-сложных листьев и только два трехлопастных. Здесь мы имеем пример полиморфизма, который так часто недооценивается при определении листьев ранних двудольных.

Местонахождение. 308, 309.

53. *Debeya pachyderma* sp. nov.

Табл. XLII, фиг. 1—6; табл. XLIII, фиг. 1—6

Голотип. БПИ, 321—732. Сахалин, побережье Татарского пролива южнее устья р. Най-Най, жонкьерская свита.

Диагноз. Листья сложные, пятилисточковые, с дихазиальным ветвлением первичных жилок, краевые листочки у основания слившиеся. Листочки лентовидные или удлиненно-обратноланцетные, размеры до 100×27 мм, край расставленно-неравнопильчатый, краевые зубчики железистые. Жилкование листочков перистое, средняя жилка толстая, вторичные очень тонкие, косые, извилистые, ретикулодромные или семикраспедодромные. В зубчик входит одна или две жилки, сходящиеся к его верхушке. Сеть третичных жилок полигональная. Четвертичные жилки неправильно ветвящиеся. Жилкование последнего порядка неправильно-сетчатое,

с мелкими ячейками около 0,5 мм в поперечнике. Листья гипостомные, кутикула с обеих сторон средней толщины. Клетки верхнего эпидермиса полигональные, 75—95 мкм в поперечнике. Клетки нижнего эпидермиса такой же формы, мельче (около 50 мкм). Устьица редкие, амфицикли-ческие, с одним-двумя кольцами венечных клеток. Побочных клеток пять-шесть, образуют утолщенную кайму с неправильно-полигональным внешним контуром, периклинальные стенки с радиальной штриховкой. Замыкающие клетки погружены, утолщения полукруглые или серповидные длиной около 50 мкм, значительная часть замыкающей клетки (от $^1/_3$ до 1/2 ширины в центральной части) не утолщена. Волоски частые, с утолщенным в виде резко выступающего кутикулярного кольца основанием.

Описание. Листья полностью не сохранились. На одном отпечатке видны пять налегающих друг на друга листочков, на другом — неравно-дихотомически разделенный листочек. Бóльшую часть материала составляют отдельные листочки, размеры которых варьируют в широких пределах (ширина 10—35 мм). Пластинка, по-видимому, была довольно тонкой. Вторичные жилки выходят под углом около 45°, нерегулярно ветвятся под острым углом, меняют направление после ветвления (извилистые), ветви иногда отогнуты книзу, теряются, не достигая края, или изгибаются вдоль края, посылая ответвление в краевой зубчик. В ряде случаев заметны две жилки, идущие вдоль краев зубчика и сходящиеся к верхушечной железке. Третичные жилки образуют ряды крупных полигональных ячеек, вытянутые вдоль вторичных жилок. Четвертичные жилки ветвятся неправильно, не образуют четко оформленных ячеек. Жилкование пятого порядка неправильно-сетчатое с очень мелкими ячейками.

Замечания. Один экземпляр из точки 321 я ошибочно отнес к *Myricaephyllum yokoyamae* [Красилов, 1973, табл. 21, фиг. 3]. От *Debeya tikhonovichii* этот вид отличается пятилисточковыми листьями и характером жилкования. Они имеют сходное строение эпидермиса, однако у *D. pachyderma* эпидермальные клетки крупнее, устьичные аппараты с более полным кольцом венечных клеток, волоски на нижнем эпидермисе более частые. Морфологически близкий европейский вид *D. insignis* [Němejc, Kvaček, 1975] имеет иное строение устьичных аппаратов с узкими погруженными побочными клетками (можно, впрочем, предположить, что эти «побочные клетки» в действительности неутолщенная часть замыкающих).

Следует отметить, что препараты кутикулы получены главным образом с экземпляров из точки 345, тогда как голотип (без кутикулы) происходит из точки 321. Я думаю, что одинаковый характер жилкования не оставляет сомнений в принадлежности экземпляров из этих местонахождений одному виду. В точке 306 встречены лишь обрывки листочков с кутикулой.

Местонахождение. 306, 321, 322, 345.

Rosifolia

54. *Myricaephyllum yokoyamae* (Kryshtofovich) Krassilov comb. nov.
Табл. XLIV, фиг. 1—9

Celastrophyllum yokoyamae: Kryshtofovich, 1918a, с. 54, рис. 11; Криштофович, 1937а, рис. 8.
Myriciphyllum yokoyamae: Красилов, 1973, с. 73, табл. 21, фиг. 1—8; Krassilov, 1973a, с. 111, табл. 24, фиг. 66—72.

Описание. Листья продолговато-ланцетные с клиновидным основанием, верхушка острая. Ширина листьев до 50 мм, чаще встречаются экземпляры шириной 15—30 мм. Край возле основания ровный или волнистый, выше пильчатый, расставленно-пильчатый или острогородчатый. Главная жилка толстая, проходящая, вторичные очень тонкие, очередные, отходят под углом 45° с интервалом 8—10 мм, вильчато ветвятся на различном расстоянии от края, соединяются, образуя неправильных очерта-

ний петли, от внешней стороны которых короткие жилки отходят к краевым зубчикам.

Листья гипостомные, нижняя кутикула средней толщины, клетки полигональные с прямыми стенками, устьица не сохранились, их местоположение отмечено округлыми лакунами диаметром около 25 мкм. Трихомы разбросаны по всей поверхности, предположительно звездчатые или пучковатые, сохранились их основания диаметром 45—50 мкм и отдельные лучи. Концентрация трихом около 12/1 мм².

Замечания. Согласно принятой в этой работе классификации (см. выше), родовое название *Myricaephyllum* Fontaine принимается взамен *Celastrophyllum* и *Myriciphyllum*, предложенных для цельнокрайних листьев. К *M. yokoyamae* я ошибочно отнес раздвоенные листочки *Debeya pachyderma* из точки 321 [Красилов, 1973]. Ошибочно также и мое утверждение, что по характеру опушенности этот вид близок *Myrica*.

Местонахождение. 317, 319, 343, 345.

55. *Hollickia quercifolia* (Hollick) comb. nov.

Табл. XLV, фиг. 7, 8

Rulac quercifolia: Hollick, 1930, с. 100, табл. 21, фиг. 1а, табл. 77, фиг. 1—10, табл. 78, фиг. 7в; Криштофович, Байковская, 1960, с. 103, табл. 20, фиг. 4; табл. 21, фиг. 1.

Описание. Сохранилась часть сложного листа с двумя полными листочками. Листочки короткочерешковые, обратнояйцевидные, размеры 32×28 мм, с закругленной верхушкой, ширококлиновидным, низбегающим основанием и лопастным краем. С каждой стороны листочка насчитывается четыре лопасти, нижняя с дополнительным зубчиком на базископической стороне. Верхушки лопастей закруглены, с крупной железкой. Синусы достигают $^1/_3$ расстояния от края до средней жилки, закруглены. Вторичные жилки косые (нижние супротивные, верхние очередные), краспедодромные. Третичное жилкование неправильно-сетчатое.

Замечания. Основания для изменения родового названия приведены выше, в описании системы листовых морфотипов. К синонимике в работе Криштофовича и Байковской [1960] я бы добавил *Quercus pseudomarionii* Hollick.

Местонахождение. 338.

56. *Hollickia* sp.

Табл. XLV, фиг. 9, 10

Описание. Сохранилась верхушка непарноперистого листа с верхушечным и одним боковым листочком, а также отдельный продолговатый листочек длиной 45 мм. Листочки сидячие, неравномерно рассечены на широкие лопасти, край двоякопильчатый. Вторичные жилки изогнутые, краспедодромные.

Замечания. Эти листья отличаются от известных видов *Hollickia*, но слишком плохо сохранились для выделения нового вида.

Местонахождение. 306.

Legumifolia

57. *Dalbergites simplex* (Newberry) Seward

Табл. XLVI, фиг. 1, 2, 6, 7

Dalbergites simplex: Seward, 1926, с. 26, рис. 22—24.

Описание. В точке 317 сохранился участок оси с прикрепленным к нему короткочерешковым листочком и отдельные листочки, преимущественно эллиптические, около 36×22 мм, с клиновидным, слегка неравнобоким основанием и закругленной или заостренной, слегка оттянутой

верхушкой. Средняя жилка относительно толстая. Вторичных жилок около шести пар, они тонкие, брохидодромные. Третичные жилки ветвистолестничные. Из двух листочков, сохранившихся на одном штуфе породы в точке 348, один имеет суженную тупую, другой — выемчатую верхушку, со слегка выступающей средней жилкой. Вторичные жилки более тонкие, чем у экземпляров из точки 317.

Замечания. Экземпляры, описанные А. Сьюордом [Seward, 1926], большей частью имеют выемчатую верхушку. А. Н. Криштофович и Т. Н. Байковская [1960] описали под этим названием значительно более крупные (7—8 см) листочки (не изображены) из Тымовской пади и рудника Петровского.

Местонахождение. 317, 348.

58. *Liriophyllum sachalinense* Kryshtofovich

Табл. XLVI, фиг. 3—5, 8; табл. XLVII, фиг. 1—3

Liriophyllum sachalinense: Криштофович, 1937а, с. 272, табл. 10, фиг. 4, 5.
Bauhinia cretacea: там же, с. 275, рис. 7.

Описание. Листочки широкояйцевидные, двухлопастные, средние размеры 90×65 мм, но встречаются и более крупные экземпляры шириной до 90 мм. Основание сердцевидное. Край цельный, верхушечные лопасти закруглены, расходятся под углом около 45°, верхушки лопастей иногда сближены. Синус глубиной до $^1/_3$ длины пластинки, заострен или закруглен. Жилкование перистое. Средняя жилка очень толстая (3 мм), прослеживается до синуса. В некоторых случаях она внезапно становится очень тонкой на некотором расстоянии от синуса. Эта аномалия, вероятно, связана, с неравномерным ростом слившихся листочков. Вторичные жилки немногочисленные (около пяти пар), неравномерно расставленные, по направлению к верхушке все более изогнутые. Верхняя пара следует вдоль краев синуса. Вторичные жилки вильчато ветвятся и образуют угловатые петли на различном расстоянии от края. Вставочные жилки встречаются довольно часто. Третичное жилкование неправильно-сетчатое.

Замечания. Экземпляры из арковской и бошняковской свит отнесены к одному виду, хотя у последних лучше выражено ветвистолестничное третичное жилкование. Среди близких видов *Bauhinites groenlandica* Sew. отличается менее глубоким верхушечным вырезом. У *Capparites cynophylloides* Berry листочки мельче. *Bauhinia cretacea* Newb. отличается главным образом деталями жилкования. Современная *Bauhinia* имеет пальчатое актинодромное жилкование.

Местонахождение. 308, 309, 330.

Incertae sedis

Mgatschia gen. nov.

Типовой вид: *Mgatschia lobata* sp. nov. Меловые отложения (арковская свита) Сахалина.

Диагноз. Листья мелкие, пальчаторассеченные, сегменты линейные, с лопастным краем. Краевые лопасти треугольные или неправильной формы. Вторичные жилки тонкие, изогнутые, краспедодромные.

Замечания. Этот очень своеобразный листовой морфотип, по-видимому, заслуживает выделения в особый род по листьям. Он напоминает листья мезозойского папоротника *Dictyophyllum*, но жилкование скорее указывает на его принадлежность к покрытосеменным. Аналогичная организация листа встречается в семействе Ranunculaceae.

59. *Mgatschia lobata* sp. nov.

Табл. XLV, фиг. 4—6

Голотип: БПИ, 308—532. Сахалин, Мгачи; арковская свита.

Описание. Лист длинночерешковый с пальчаторассеченной пластинкой размерами 28×15 мм. Вырезы глубиной в $^{2}/_{3}$—$^{3}/_{4}$ длины пластинки. Сегменты линейные, шириной около 4 мм, неравномерно надрезаны на небольшие лопасти с волнистым или бахромчатым краем. Форма лопастей варьирует от узкотреугольной у основания до неправильной, с расплывчатым контуром и скошенной верхушкой. Первичные жилки относительно толстые, вторичные очень тонкие, изогнутые, краспедодромные, угол выхода варьирует в широких пределах. Распределение жилок не зависит от расположения краевых лопастей. Третичное жилкование едва намечено, по-видимому, неправильно-сетчатое. Рядом с отпечатком листа сохранился неполный плодик с развитым стилодием. (Табл. XLVIII, фиг. 9).

Местонахождение. 308.

Плоды

60. *Trochodendrocarpus* sp.

Табл. XLVIII, фиг. 1

Описание. Сохранилось три плода, по-видимому, принадлежащие одной кисти. Два из них парные, расходятся под углом 60°. Плоды удлиненно-эллиптические, 23×9 мм, с коротким загнутым носиком. Поверхность покрыта бороздками, расходящимися под острым углом от вентрального шва.

Замечания. Эти плоды не отличаются от *Trochodendrocarpus arctica* (Heer) Krysht. [Красилов, 1976], но неполная сохранность не позволяет выяснить строение соплодия.

Местонахождение. 308.

61. *Magnoliaestrobus* sp.

Табл. XLV, фиг. 1—3

Описание. Плод продолговатый, 30×11 мм, плодики расположены спирально, по-видимому, раскрывшиеся. Заметен продольный шов и слепки двух семян. Семена яйцевидные, 5×4 мм. Детали строения неразличимы.

Замечания. Плоды значительно мельче, чем у *Magnolia* и *Magnoliaestrobus gillmauri* [Seward, Conway, 1935], имеющих такую же форму сохранности.

Местонахождение. 312.

62. (?) *Celtis* sp.

Табл. XLVIII, фиг. 2, 3

Описание. Эндокарп яйцевидный, 9×6 мм, основание закруглено, верхушка заострена, переходит в короткий стилодий. Видна гладкая поверхность гнезда и участки ячеистой наружной стенки. Ячейки продолговатые, длиной около 1 мм, разделены широкими уплощенными ребрами. Скульптура эндокарпа напоминает *Celtis lacunosa* [Kirchheimer, 1957], но плохая сохранность не допускает точного определения.

Местонахождение. 325.

63. *Carpolithes karatascheensis* Vachrameev

Табл. XLVIII, фиг. 11—15

Carpolithes karatasheensis: Вахрамеев, 1952, с. 274, табл. 44, фиг. 1—5.

Описание. Сохранились пять плодов, собранных мутовкой, а также отдельные плоды. Они имеют овальную форму, размеры 6—7×2—3 мм, с выступающим швом. Наружная поверхность покрыта анасто-

мозирующими ребрами, образующими полигональные ячейки. Поверхность гнезда гладкая или с тонкой поперечной штриховкой.

Замечания. Эти плоды совпадают с типовыми экземплярами по всем признакам, кроме скульптуры стенки, которая, впрочем, редко сохраняется. В. А. Вахрамеев сопоставляет их с однолистовками *Cercidiphyllum*, но они вскрывались двумя створками и, по-видимому, представляли собой паракарпную коробочку. Более вероятна принадлежность однодольным (Juncaceae?)

Местонахождение. 307, 309.

Неопределенные остатки

Calycites sp. (Nymphaeaceae?)

Табл. XLVIII, фиг. 7

Околоцветник из приблизительно 12 спиральных, налегающих друг на друга лопатчатых листочков размерами 10×5 мм. Отпечатки листочков выпуклые, с продольными бороздками. Закругленная верхушка окаймлена плоской оторочкой.

Местонахождение. 311, вместе с *Quereuxia*.

Ось со спирально расположенными плодами.

Табл. XLVIII, фиг. 5, 6

Ось относительно массивная, толщиной 2 мм. Плоды сидят тесно, почти под прямым углом к оси, продолговатые, размеры около 6×3 мм. На отпечатках заметны утолщения вдоль края (шов?) и округлые углубления, возможно, соответствующие семенам. Это плодоношение можно сопоставить с описанным пока без названия из сеномана США в ассоциации с *Liriophyllum* [Dilcher et al., 1976].

Местонахождение. 308.

cf. *Carex* sp.

Табл. XLVIII, фиг. 4, 10

Овальные плоды размерами 6×4 мм с загнутым носиком длиной около 2 мм. На отпечатках иногда заметна продольная борозда, расположенная несколько асимметрично и, возможно, намечающая линию расхождения створок перикарпа. Внешняя оболочка, смятая продольными складками, возможно, представляет собой остатки мешочка.

Местонахождение. 308, 312.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Меловая флора Сахалина — первая из открытых в Азии классических флор этого возраста. Ее изучение связано с именами О. Геера и А. Н. Криштофовича. Новые материалы собраны из 40 местонахождений от р. Хоэ на севере до р. Найбы на юге. Обработка материалов выполнена с применением световой и электронной микроскопии. Основные результаты фитостратиграфического, таксономического, палеоэкологического, фитогеографического анализа сводятся к следующему.

1. Выделено пять фитостратиграфических комплексов: айнусский с платаноидными листьями, гиляцкий с *Araliaephyllum polevoi* и *Debeya tikhonovichii*, жонкьерский с *Magnoliaephyllum magnificum* и *Onoclea glossopteroides*, августовский с *Parataxodium* и *Trochodendroides arctica*, бошняковский с *Metasequoia occidentalis* и *Corylites protoinsignis*. Два первых комплекса в Александровском районе происходят из арковской свиты, которая включает два мегаритма, возможно, заслуживающих выделения в качестве самостоятельных свит. Нижняя часть верблюжегорского разреза параллелизуется с верхними слоями арковской свиты, а верхняя составляет единый мегаритм с жонкьерской свитой. Верблюжегорская свита, таким образом, теряет самостоятельное значение. Айнусскому комплексу соответствуют фаунистические слои с *Inoceramus uwajimensis* (коньяк), гиляцкому — слои с *Anapachydiscus naumanni* (сантон — ранний кампан), жонкьерскому — зона Inoceramus orientalis (кампан), августовскому — слои с *Pachydiscus* (маастрихт), бошняковскому — синегорские слои (даний). Эта параллелизация в известной мере условна и нуждается в доработке. В разрезе по р. Августовке содержатся два комплекса — августовский в паралических угленосных отложениях и бошняковский в вышележащей вулканогенной толще. Хотя обе толщи относят к бошняковской свите, они существенно отличаются друг от друга литологически и по флоре. Августовская флора тяготеет к сенонским, бошняковская начинает новый этап флорогенеза. По-видимому, бошняковской свитой следует называть лишь вулканогенную толщу. Она отделена перерывом от палеогеновой каменской свиты, в базальных слоях которой содержится флора совершенно иного состава. На севере предпалеогеновый размыв был, вероятно, более глубоким: каменская свита ложится здесь на иноцерамовые слои красноярковской свиты.

2. Список сахалинской флоры [Криштофович, Байковская, 1960] подвергся существенной переработке и сокращению. Папоротники, описанные как *Gleichenia*, *Pecopteris*, *Cladophlebis*, *Anemia* (ряд видов), отнесены к *Cyathea sachalinensis*. «*Asplenium*» *dicksonianum* переведен в род *Anemia*. Сахалинские *Gingkoites* и *Sagenopteris* выделены в новые виды. Хвойные *Sequoia* (ряд видов), *Agathis*, *Cephalotaxopsis* и другие объединены в один вид — *Sequoia reichenbachii*. Один вид составляют также *Sachalinia* (*Thinnfeldia*) *sachalinensis* и сахалинский *Protophyllocladus*. Среди покрытосеменных множество видов *Protophyllum*, «*Zizyphus*», «*Viburnum*» и других сведены в синонимику *Protophyllum schmidtianum* и *Trochodendroides sachalinensis*. Предложены новые комбинации *Araliaephyllum polevoi*, *Debeya tikhonovichii*, *Myricaephyllum yokoyamae*, *Hollickia quercifolia*, *Magnoliaephyllum magnificum*. Среди новых находок наиболее важны *Osmunda*, *Onoclea*, *Woodwardia*, *Cycas*, *Debeya pachyderma*, *Jonquieria vachrameevii*,

Mgatschia lobata, *Magnoliaestrobus* и другие репродуктивные органы. Вместе с тем в ряде случаев не удалось освободиться от условности таксономических решений. Многие виды сахалинской меловой флоры еще очень слабо изучены.

3. Сахалинские *Dicksonia* и *Cyathea* демонстрируют уровень развития двухстворчатого и циатеоидного индузия, достигнутый в позднемеловое время. *Cycas cretacea* — первый представитель настоящих саговниковых, проливающий свет на их геологическую историю. *Araucaria pilosistoma* свидетельствует о высоком морфологическом разнообразии араукариевых северного полушария, где, по-видимому, находился центр происхождения этого «южного» семейства. Развитие у меловых кипарисовых филлокладиев (*Protophyllocladus*), морфологически неотличимых от филлокладиев подокарповых, — пример эволюционного параллелизма. В эволюции таксодиевых намечено три этапа. В раннем мелу они представлены двумя вымершими группами *Athrotaxis* — *Elatides* и *Sphenolepis* — *Athrotaxopsis*. Первая дала начало современным Cunninghamioidae, вторая — двумя основным позднемеловым родам *Sequoia* и *Parataxodium* («*Cephalotaxopsis*»). От них произошли *Metasequoia*, *Taxodium* и *Glyptostrobus*, занявшие господствующее положение в датском веке.

Для упорядочения классификации ископаемых покрытосеменных и исследования морфологической дифференциации их листьев предложена система родов по листьям с группами Laurofolia, Nymphaefolia, Ficofolia, Platanofolia, Viburnifolia, Betulifolia, Fagofolia, Proteaefolia, Rosifolia и Legumifolia. Систему морфотипов следует рассматривать как предварительный вариант, подлежащий уточнению и доработке в будущем. Группы и роды по листьям, диагнозы которых составлены на основе описаний и изображений типового материала, в принципе не соответствуют таксонам системы современных цветковых. Частные совпадения объясняются эволюционным консерватизмом листьев. Раннее появление листовых морфотипов, тяготеющих к однодольным, Magnoliidae (Laurales), Hamamelididae и Rosidae, свидетельствует о независимом происхождении классов и основных подклассов цветковых от разных групп проангиоспермов.

4. Сахалинские захоронения приурочены к угленосным циклотемам, флишоидным турбидитам, морским ракушнякам, вулканогенным толщам. Ценотический статус видов определяется индексом значения — суммой частоты и встречаемости. Для оценки разнообразия использовано распределение частот видов (число наиболее обильных видов, дающих в сумме 80% всех экземпляров). Эти индексы предложены в порядке обсуждения, их еще нужно откорректировать и проверить на практике. Тафоценозы делятся на монодоминантные (маршанциевые, папоротниковые, нилссониевые, гинкговые слои, одновидовые захоронения *Quereuxia* и *Sequoia*) и полидоминантные, среди которых выделены типы ассоциаций Sequoio — Platanofolietum, Sequoio — Laurofolietum и Metasequoio — Coryletum. Структура растительности с доминирующей полидоминантной формацией и ее эдафическими вариантами сохраняется в течение сенона, однако содержание листовых морфотипов изменяется, указывая на колебания климатических условий. Смена основных доминантов происходит на рубеже красноярковской и бошняковской свит.

5. В фитогеографии комплексный флористический, эколого-флористический и эколого-физиономический подход дает наиболее информативную классификацию. Флористическое сходство не подтверждает деления на Атлантическое и Тихоокеанское (Берингийское) царства с меридиональной границей и выявляет лишь широтную дифференциацию. Меловые палеошироты для Евразии и Северной Америки (исключая Гренландию), по-видимому, приблизительно совпадали с современными. В северном полушарии выделены четыре области — Миссисипско-Богемская, Гренландско-Сахалинская, Сибирско-Канадская и Берингийская, соответ-

ствующие субтропической, теплоумеренной, умеренной и бореальной зонам.

Для первой характерна формация Sequoio-Laurofolietum, для второй и третьей — Sequoio (Parataxodio)-Platanofolietum. В мелу достоверно не установлено эколого-физиономических эквивалентов влажного тропического леса. Многие противоречия между фитогеографическими схемами по макрофоссилиям и пыльце остаются пока неразрешенными.

6. Отчетливо выражен параллелизм палеосукцессий в различных областях Пацифики. Обратимость палеосукцессий — повторение экспансии платаноидного морфотипа в сеноманском, коньякском и маастрихтском веках, сходство листовых морфотипов туронских и сантонских флор — выявляет связь флорогенеза с цикличностью тектонических и климатических процессов. Позднему мелу отвечает один крупный тектонический цикл. Пики тектонической активности в начале и конце эпохи сопровождались резким ухудшением климатических условий. К ним приурочены и наиболее важные эволюционные события. В основании вулканогенных толщ как на Чукотке и Охотском побережье, так и в Приморье и на Японских островах содержатся флоры аркагалинско-партизанского типа, что свидетельствует о единстве развития Тихоокеанского вулканического пояса. Однако обратимость палеосукцессий затрудняет корреляцию и стратиграфическая позиция ряда флор остается спорной.

7. Характерные меловые формации — хвойно-лавролистные и хвойно-платанолистные леса — не имеют аналогов в современной растительности. Такие типы растительности, как широколиственные летнезеленые леса, степь, саванна, жестколистные формации, влажный тропический лес, позволяющие говорить о господстве цветковых, в мелу еще не появились (или их прототипы занимали ограниченные территории). Мезозойские группы голосеменных — нилссониевые, гинкговые, чекановскиевые, кейтониевые — удерживали свои позиции вплоть до сенона. Их экологический статус мало изменился в результате длительного (десятки миллионов лет) сосуществования с цветковыми. Эти группы растений вымирают в конце мела одновременно с морской и наземной фауной мезозоя. Нет оснований говорить о несовпадении мезозоя и «мезофита».

ЛИТЕРАТУРА

Байковская Т. Н. Верхнемеловые флоры Северной Азии — Труды Бот. ин-та АН СССР. Сер. 8, 1956, вып. 2, с. 49.

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Автореф. докт. дис. Л., 1975. 36 с.

Василевская Н. Д. Флористическая характеристика мезозойских и кайнозойских отложений центральной и восточной частей Корякского нагорья. — В кн.: Геология Корякского нагорья. М., 1963.

Вахрамеев В. А. Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана. — Региональная стратиграфия, 1952, т. 1, с. 1—340.

Вахрамеев В. А. Позднемеловые флоры Тихоокеанского побережья СССР, особенности их состава и стратиграфическое положение. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1966, № 3, с. 76—87.

Вахрамеев В. А., Добрускина, И. А., Заклинская Е. Д., Мейен С. В. Палеозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970.

Верещагин В. Н. Меловая система. — В кн.: Геология СССР, т. 33. Остров Сахалин. М.: Недра, 1970, с. 65—87.

Витгефт Б. В. Разрез меловых отложений по р. Арково. — Материалы по геологии и полезным ископаемым Дальнего Востока, 1930, № 52.

Волобуева В. И., Терехова Г. П. К стратиграфии сенонских отложений хребта Рарыткин. — Колыма, 1974, № 2, с. 43.

Гаясака И. О коллекции меловой фауны с Русского Сахалина. — Материалы по геологии и полезным ископаемым Дальнего Востока, 1921, № 12, с. 1—5.

Дундо О. П., Короткевич В. Д., Коренъков Г. И. Опорный разрез маастрихтских отложений Центрально-Корякской структурно-фациальной зоны. — В кн.: Опорный разрез маастрихтских отложений центральной части Корякского нагорья. Л.: НИИГА, 1971, с. 5—51.

Ефимова А. Ф., Терехова Г. П. О возрасте гинтеровской свиты в бухте Угольной. — Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР, 1966, № 19, с. 63—76.

Заклинская Е. Д. Различие и общность основных компонентов флоры кайнофита в свете теории движения материков. — В кн.: Палинология в СССР. М.: Наука, 1976, с. 83—86.

Зонова Т. Д. Верхнемеловые иноцерамы из группы *Inoceramus uwajimensis* и их стратиграфическое значение. — Материалы по литологии, стратиграфии и палеогеографии. — Труды Всес. научно-исслед. геол. ин-та, 1970, т. 127, с. 174—202.

Ильинская И. А. Ioffea — новый род покрытосеменных. — Палеонтол. журн., 1961, № 1, с. 134—138.

Ильинская И. А. О сменах флор в Зайсанской впадине с конца верхнего мела до конца миоцена. — Докл. АН СССР, 1962, т. 146, № 6, с. 1408—1411.

Имханицкая Н. Н. К вопросу о достоверности находок *Sassafras* в меловых отложениях Советского Союза. — Бот. журн., 1968, т. 53, с. 639—651.

Калишевич Т. Г. Стратиграфия и малакофауна пограничных слоев мела и палеогена Сахалина. Автореф. канд. дис. Новосибирск, 1975. 24 с.

Киричкова А. И., Сластенов Ю. А. Стратиграфия и флора нижнемеловых отложений р. Леписке (западное Приверхоянье). — Труды ВНИГРИ, 1966, т. 245, с. 165.

Красилов В. А. Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. М.: Наука, 1967. 364 с.

Красилов В. А. О книге В. А. Вахрамеева, И. А. Добрускиной, Е. Д. Заклинской и С. В. Мейена «Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеографии этого времени». — Палеонтол. журн., 1971, № 3, с. 127—129.

Красилов В. А. Палеоэкология наземных растений. Владивосток, 1972. 212 с.

Красилов В. А. Новые данные по флоре и фитостратиграфии верхнего мела Сахалина. — В кн.: Ископаемые флоры и фитостратиграфия Дальнего Востока. Владивосток, 1973, с. 52—77.

Красилов В. А. Палеонтология и мобилизм. — Геотектоника, 1974, № 1, с. 18—28.

Красилов В. А. Развитие позднемеловой растительности западного Тихоокеанского побережья в связи с изменениями климата и тектогенезом. — В кн.: Ископаемые флоры Дальнего Востока. Владивосток, 1975. (Труды Биол.-почв. ин-та; Т. 27 (130)), с. 30—42.

Красилов В. А. Цагаянская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 92 с.

Красилов В. А., Шорохова С. А. Триасовые геофлоры и некоторые общие принципы палеофитогеографии. — В кн.: Ископаемые флоры Дальнего Востока. Владивосток, 1975. (Труды Биолого-почв. ин-та; Т. 27 (130), с. 7.

Криштофович А. Н. О меловой флоре русского Сахалина. — Изв. Геол. ком., 1920, т. 39, с. 455—501.

Криштофович А. Н. О третичной флоре бухты Посьет, собранной Э. Э. Анертом в 1919 г. — Материалы по геологии и полезным ископаемым ДВ, 1921, № 11, с. 1—28.

Криштофович А. Н. Агневские каменноугольные копи и угленосный район побережья Татарского пролива от Агнево до мыса Тусюн на Сахалине. — Материалы по общ. и прикл. геол., 1927а, вып. 112, с. 25—54.

Криштофович А. Н. Два пересечения Камышового хребта в южной части Северного Сахалина. — Материалы по

общ. и прикл. геол., 1927б, вып. 112, с. 73—97.
Криштофович А. Н. Открытие древнейших двудольных покрытосеменных и эквивалентов потомакских слоев на Сучане в Уссурийском крае. — Изв. Геол. ком., 1929, т. 48, № 9, с. 113—124.
Криштофович А. Н. Меловая флора Сахалина. Мгач и Половинка. — Труды ДВ фил. АН СССР, сер. геол., 1937а, т. 2, с. 1—103.
Криштофович А. Н. О меловой флоре Охотского побережья и северной Камчатки. — Материалы изучения Охотско-Колымского края, 1937б, серия 1, № 5, с. 67—96.
Криштофович А. Н. Новые находки ископаемых флор на Дальнем Востоке как вехи стратиграфии. — В кн.: Академику В. А. Обручеву к 50-летию научной и педагогической деятельности. М.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 217—313.
Криштофович А. Н. Некоторые загадочные растения меловой флоры и их значение для филогении. — Труды Всес. научно-исслед. геол. ин-та, палеонол. и стратигр., 1953, с. 17—30.
Криштофович А. Н. Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода. — В кн.: Вопросы геологии Азии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955, вып. 2, с. 824—844.
Криштофович А. Н. Меловая флора бассейна р. Анадыря. — Труды Бот. ин-та АН СССР, сер. 8, 1958а, вып. 3, с. 8.
Криштофович А. Н. Ископаемые флоры Пенжинской губы, оз. Тастах и хребта Рарыткин. — Труды Бот. ин-та АН СССР, сер. 8, 1958б, вып. 3, с. 73—121.
Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. Меловая флора Сахалина. Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 122 с.
Палибин И. В. Меловая флора Дарал-агеза. — Труды Бот. ин-та АН СССР, сер. 1, 1937, вып. 4, с. 171—197.
Пергамент М. А. Стратиграфия и иноцерамы верхнего мела севера Тихоокеанской области и зональная шкала. Автореф. докт. дис. М., 1974. 55 с.
Самылина В. А. О меловой флоре Аркагалинского угленосного бассейна. — Докл. АН СССР, 1962, т. 146, № 5, с. 1157—1159.
Самылина В. А., Филиппова Г. Г. Новые меловые папоротники Северо-Востока СССР. — Палеонтол. журн., 1970, № 2, с. 90—97.
Тахтаджян А. Л. Основные фитохории позднего мела и палеоцена на территории СССР и сопредельных стран. — Бот. журн., 1966, т. 51, с. 1217—1230.
Федоров А. А., Кирпичников М. Е., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956.
Филиппова Г. Г. Новые меловые растения из бассейна р. Паляваам. — Колыма, 1972а, № 2, с. 36—43.
Филиппова Г. Г. Меловые растения из бассейнов рек Паляваам и Яблон. — Колыма, 1972б, № 2, с. 43—46.
Andrae G. J. Tertiär-Flora von Szakadat und Thalheim in Siebenbürgen. — Kgl. geol. Reichsanst. Abh., 1855, Bd. 2, S. 1—48.
Andreansky G., Schreter Z. Die Flora der sarmatischen Stufe in Ungarn. Akad. Kiado, 1959. 369 S.
Andrews H. N., Jr. Index of generic names of fossil plants, 1820—1965. — Bull. Amer. Geol. Surv., 1970, N 1300, p. 1—351.
Arnold C. A., Lowther J. S. A new *Cretaceous conifer* from northern Alaska. — Amer. J. Bot., 1955, vol. 42, p. 522—528.
Bell W. A. Uppermost Gretaceous and Paleocene floras of western Alberta. — Bull. Gan. Dept Mines Res. Geol. Surv., 1949, vol. 13, p. 1—93.
Bell W. A. Flora of the Upper Cretaceous Vancouver Group of Vancouver Island, British Columbia. — Mem. Geol. Surv. Can., 1957, N 293, p. 1—84.
Bell W. A. Upper Cretaceous floras of the Dunvengan, Bad Heart and Milk River Formations of western Canada. — Bull. Geol. Surv. Can., 1963, vol. 94, p. 1—76.
Bell W. A. Illustrations of Canadian fossils. Upper Cretaceous and Paleocene plants of western Canada. — Mem. Geol. Surv. Can., 1965, N 65—35, p. 1—46.
Berry E. W. Contribution to the Mesozoic flora of the Atlantic Coastal Plain, 6. — Bull. Torrey Bot. Club, 1910, vol. 37, p. 503—511.
Berry E. W. Systematic palaeontology of the Lower Cretaceous deposits of Maryland. — Maryland. Geol. Surv., 1911, p. 173—597.
Berry E. W. The lower Eocene floras of southeastern North America. — Geol. Surv. Profess. Pap., 1916, vol. 91, p. 1—481.
Berry E. W. Upper Cretaceous floras of the eastern Gulf region in Tennessee, Mississippi, Alabama, and Georgia. — Geol. Surv. Profess. Pap., 1919, vol. 112, p. 1—177.
Berry E. W The flora of the Woodbine at Arthurs Bluff, Texas. — Geol. Surv. Profess. Pap., 1922, vol. 129 G, p. 153—180.
Brongniart A. Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles. — Dictionnaire sci. nat., 1828, t. 57, p. 16—212.
Brown R. W. Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains. — Geol. Surv. Profess. Pap., 1962, vol. 375, p. 1—119.
Buzas M. A. Patterns of species diversity and their explanation. — Taxon, 1972, vol. 21, p. 275—286.
Cain S. A. Characteristics of natural areas and factors in their development. — Ecol. Monogr., 1947, vol. 17, p. 185—200.
Capellini G., Heer O. Les phyllites crétacées du Nebraska. — Soc. helv. sci. natur., nouv. mém., 1866, t. 1, p. 1—22.
Chaney R. W. A revision of fossil *Sequoia* and *Taxodium* in Western-North America based on the discovery of *Metasequoia.* — Trans. Amer. Phil. Soc., N. S., 1951, vol. 40, N 3.

Conwentz H. Die Flora des Bernsteins, 2. Danzig, 1886. 140 S.
Curtis J. T., McIntosh R. P. An upland forest continuum in the prairie — forest border region of Wisconsin. — Ecology, 1951, vol. 32, p. 476—496.
Czeczott H. Flora kopalna Turowa kolo Bogatyni, 2. — Pr. Muz. ziemi, 1967, t. 10, s. 97—116.
Dawson J. W. On the Cretaceous and Tertiary floras of British Columbia and the northwest territory. — Trans. Roy. Soc. Can. Sec. IV, 1883, vol. 1, p. 15—34.
Delevoryas T., Hope R. A new Triassic cycad and its phyletic implications. — Postilla, 1971, vol. 150, p. 1—21.
Dilcher D. L. Approaches to the indentification of angiosperm leaf remains. — Bot. Rev., 1974, vol. 40, p. 1—157.
Dilcher D. L., Crepet W. L., Beeker C. D., Reylonds H. Reproductive and vegetative morphology of a Cretaceous angiosperm. — Science, 1976, vol. 27, p. 854—856.
Dooglas R. G., Moullade M. Age of the basal sediments on the Shatsky Rise, western North Pacific Ocean. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1972, vol. 83, p. 1163—1168.
Doyle J. A. The monocotylendons: their evolution and comparative biology, 5. — Quart. Rev. Biol., 1973, vol. 48, p. 399.
Endo S. Nilssonia-bed of Hokkaido and its flora. — Sci. Repts Tohoku Imp. Univ., Ser. 2, 1925, N 7, p. 57—72.
Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. Leipzig, 1879—1882.
Ettingshausen C. Die Tertiär-Floren der öesterreichischen Monarchie. — Kgl. geol. Reichsanst. Abh., 1851, Bd. 2, S. 4—36.
Ettingshausen C. Die Tertiäre Flora von Häring in Tirol. — Kgl. geol. Reishsanst. Abh., 1853, Bd. 2, S. 1—118.
Ettingshausen C. Die fossile Flora der alteren Braunkohlenformation der Wetterau. — Kgl. Akad. Wiss. Wien Sitzungsber., 1868, Bd. 57, S. 807—893.
Ettingshausen C. Beiträge zur Kenntniss der Tertiärflora australiens. — Kgl. Akad. Wiss. Wien Denkschr., 1883, Bd. 47, S. 101—148.
Florin R. Untersuchungen zur Stammesgeschichteder Coniferales und Cordaitales, I. — Kgl. sven. Vetenskapsakad. handl., 1931, Bd. 10. 588 S.
Florin G. On Jurassic taxads and conifers from northwestern Europe and eastern Greenland. — Acta horti berg., 1958, vol. 17, p. 257—402.
Fontaine W. M. The Potomac or younger Mesozoic flora. — U. S. Geol. Surv. Monogr., 1889, vol. 15, p. 1—377.
Forbes E. Note on the fossil leaves represented in Plates II, III and IV. — Quart. J. Geol. Soc. London, 1851, vol. 7, p. 103.
Fritel P. H. Note sur les Aralias des flores crétaciques de l'Amérique du Nord et du Groenland. — Bull. Soc. géol. France, 1914, t. 14, p. 1—22.
Gardner J. S. On the leaf beds and gravels of Ardtun, Carsaig, etc. — Quart. J. Geol. Soc. London, 1887, vol. 43, p. 270.
Givulescu R. Observations nouvelles sur *Byttneriophyllum tiliaefolium* (Al. Braun) Knobl. et Kvaček. — Rev. Palaeobot. and Palynol., 1970, vol. 10, p. 233—243.
Goeppert H. R. Beiträge zur Tertiärflora Schlesiens. — Paläeontographica, 1852, Bd. 2, Lief. 6, S. 257—285.
Goeppert H. R. Die Tertiärflora auf der Insel Java. Elberfeld, 1854, 162 S.
Gothan D. Die fossilen Hölzer von der Seymour und Snow Hill-Insel. — Wiss. Ergebn. schwed. Südpolar Exped. (1901—1903), 1908, Bd. 3, S. 1—33.
Harris T. M. Conifers of the Taxodiaceae from the Wealden formation of Belgium. — Mem. Inst. roy. sci. natur. belg., 1953, N 126.
Harris T. M. The Yorkshire Jurassic flora, 2. *Caytoniales, Cycadales* and *Pteridosperms.* — Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1964. 185 p.
Harris T. M. The Mesozoic gymnosperms. — Rev. Palaeobot. and Palynol., 1976, vol. 21, p. 119—134.
Heer O. Flora tertiaria helvetiae. 2. Winterthur, 1856. 110 p.
Heer O. Die fossile flora der Polarländer. — Flora fossilis arctica, 1868, Bd. 1, S. 1—192.
Heer O. Beiträge zur Kreide-Flora, I. Flora von Moletein in Mähren. — Soc. helv. sci. natur., nouv. mém., 1869, t. 23, p. 1—24.
Heer O. Beiträge zur fossilen Flora Spitzbergens. — Flora fossilis arctica, 1876, Bd. 4, H. 1, S. 1—141.
Heer O. Beiträge zur fossilen Flora Sibiriens und des Amurlandes. — Mém. Acad. Imp. Sci. St. — Pétersbourg, 1878, t. 7, sér. 25, p. 1—58.
Heer O. Die Fossile Flora Gröenlands. Erster Teil, 2. Die Flora der Ataneschichten. — Flora fossilis arctica, 1882, Bd. 6, T. 2, S. 1—112.
Hickey L. J. Classification of the architecture of Dicotyledonous leaves. — Amer. J. Bot., 1973, vol. 60, p. 17—33.
Hickey L. J., Wolfe J. A. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. — Ann. Missouri Bot. Gard., 1975, vol. 62, p. 538—589.
Hisinger W. Lethaea svecica seu petrifacta sveciae, iconibus et characteribus illustrata. Stockholm, 1837, 124 p.
Hollick A. The Upper Cretaceous floras of Alaska. — Geol. Surv. Profess. Pap., 1930, vol. 159, p. 1—116.
Hughes N. F. Palaeobiology of angiosperm origins. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1976. 242 p.
Irish E. L. W. Geology of the Rocky Mountain Foothills, Alberta (between latitudes 53°15′ and 54°15′). — Mem. Geol. Surv. Can. 1965, N 334.
Iwai J., Asama K., Kobayashi T. et al. Contributions to the geology and palaeontology of Southeast Asia, 153. Nonmarine Mesozoic formations and fossils in Thailand and Malaysia. — Geol. Pa-

laeontol. Southeast Asia, 1975, vol. 15, p. 191—218.
Kawai N., Hirooka K., Nakajima T. Palaeomagnetic and potassium-argon age informations supporting Cretaceous — Tertiary hypothetic bend of the main island Japan. — Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1969, vol. 6, p. 277—282.
Kirchheimer F. Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. Halle, 1957. 672 S.
Knobloch E. Neue Pflanzenfunde aus dem südböhmischen Senon. — Jahrb. Staatl. Mus. Mineral. und Geol. Dresden, 1964, S. 133—201.
Knoloch E. Tertiäre Floren von Märhen. Brno, 1969. 201 S.
Knobloch E., Kvaček Z. Einige neue Erkenntnisse über «*Ficus*» *tiliaefolia* (Al. Braun) Heer. — Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh., 1965, Bd. 121, S. 201—208.
Knobloch E., Kvaček Z. Miozäne Blattformen vom Westrand der Böhmischen Masse. Praha, 1976. 131 S.
Knowlton F. H. The flora of the Denver and associated formations Colorado. — Geol. Surv. Profess. Pap., 1930, vol. 155, p. 1—142.
Koch B. E. Fossil plants from the Lower Paleocene of the Agatdalen area, central Nugssuaq Peninsula, northwest Greenland. — Medd. Grønland., 1963, Bd. 172, S. 1—120.
Krasser F. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Kreideflora von Kunstadt in Mähren. — Beitr. Paläontol. Geol. Osterreich — Ung., 1896, Bd. 10, S. 113—152.
Krassilov V. A. [*Красилов В. А.*]. Phytogeographical classification of Mesozoic floras and their bearing on continental drift. — Nature, 1972, vol. 237, p. 49.
Krassilov V. A. [*Красилов В. А.*] Cuticular structures of Cretaceous angiosperms from the Far East of the USSR.— Paläeontographica, Abt. B, 1973a, Bd. 142, Lief. 4—6, S. 105—116.
Krassilov V. A. [*Красилов В. А.*] Mesozoic bryophytes from the Bureja basin, Far East of the USSA. — Paläeontographica, Abt. B, 1973b, Bd. 143, Lief. 5—6, S. 95—105.
Krassilov V. A. [*Красилов В. А.*] Dirhopalostachyaceae — a new family of proangiosperms and its bearing on the problem of angiosperm ancestry. — Paläeontographica, Abt. B, 1975a, Bd. 153, Lief. 1—3, S. 100—110.
Krassilov V. A. [*Красилов В. А*]. Climatic changes in Eastern Asia as indicated by fossil floras. 2. Late Cretaceous and Danian. — Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1975b, vol. 17, p. 157.
Kräusel R., Weyland H. Kritische Untersuchungen zur Kutikularanalyse tertiärer Blätter, I. — Paläeontographica, Abt. B, 1950, Bd. 91, S. 7—92.
Kryshtofovitsch A. N. [*Крыштофович А. Н.*]. On the Cretaceous flora of Russian Sakhalin. — J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, 1918a, vol. 40, Art. 8, p. 1—73.
Kryshtofovitsch A. N. [*Крыштофович А. Н.*]. On the Cretaceous age of the «Miocene» flora of Sakhalin. — Amer. J. Sci., 1918b, vol. 46, p. 502—511.
Kvaček Z., Knobloch E. Zur Nomenklatur der Gattung *Daphnogene* Ung. Und die neue Art *Daphnogene pannonica* sp. n. — Věst. Ůstr. Ůst. geol., 1967, t. 42, S. 201—210.
Lesquereux L. Contributions to the fossil flora of the Western Territories, I. The Cretaceous flora. — U. S. Geol. Geogr. Surv. Terr. Rept, 1874, vol. 6, p. 1—136.
Lesquereux L. Palaeontology. — U. S. Geol. Geogr. Surv. Terr. Rept, 1876, vol. 8, p. 271—366.
Lesquereux L. Contributions to the fossil flora of the Western Territories, 3. The Cretaceous and Tertiary floras. — U. S. Geol. Surv. Terr. Rept, 1883, vol. 8, p. 1—283.
Lundblad B. Contributions to the geological history of the Hepaticae, 3. — Bot. notis., 1955, vol. 108, p. 22—39
Mädler K., Straus A. Ein System der Blattformen mit spezieller Anwendung für die Bestimmung Neogener blattreste (Miozän und Pliozän). — Bot. Jahrb., 1971, Bd. 90, S. 562—574.
Mathews J. L. et al. Cretaceous drowning of reefs on mid-Pacific and Japanese gayots. — Science, 1974, vol. 184, p. 462—463.
Matsuo H. On the new Nymphaeacean plant from the Omichidani bed (Cretacepus system) Ishikawa Prefecture, Central Japan. — Trans. and Proc. Palaeontol. Soc. Jap. N. S., 1960, vol. 40, p. 329—336.
Matsuo H. A study on the Asuwa flora (Late Cretaceous age) in the Hokuriku District, Central Japan. — Sci. Repts Kanazawa Univ., 1962, vol. 8, p. 177—250.
Matsuo H. On the Omichidani flora (Upper Cretaceous) inner side of Central Japan. — Trans. and Proc. Palaeontol. Soc. Jap., N. S., 1970, vol. 80, p. 371—389.
Meeuse A. D. J. The so-called «megasporophyll» of *Cycas* — a morphological misconception. Its bearing on the phylogeny and the classification of the Cycadophyta. — Acta bot. neer., 1963, vol. 12, p. 119—128.
Mehra P. N. Fossil evidence on the condensation theory of the origin of Marchantiaceous thallus. — J. Palaeontol. Soc. India, 1958, vol. 4, p. 30—35.
Melville R. The terminology of leaf architecture. — Taxon, 1976, vol. 25, p. 549—561.
Miller C. N., Jr. Evolution of the fern family Osmundaceae based on anatomical studies. — Contribs Mus. Paleontol. Univ. Michigan, 1971, vol. 23, p. 165—169.
Miquel F. A. W. De fossiele Planten van het Krijt in het Hertogdom. — Geol. Kaart Nederl. Verch., 1853, p. 35—56.
Mouton J. A. Architecture de la nervation foliaire. — C. r. 92éme Congr. nat. Soc. savantes (Strasbourg, Colmar, 1967), 1970, t. 3, p. 165—176.

Nathorst A. G. Über die Benennung fossiler Dikotylenblätter. — Bot. Centralbl., 1886, Bd. 25, S. 52—55.

Nathorst A. G. Zur fossilen Flora Japans.— Paläeontol. Abh., 1888, Bd. 4, S. 195.

Němejc F., Kvaček Z. Senonian plant macrofossils from the region of Zliv and Hluboká (near České Budějovice) in South Bohemia. Praha: Univ. Karlova, 1975. 83 p.

Newberry J. Descriptions of the fossil plants collected by Mr. Georgė Gibbs, etc. — Boston J. Natur. Hist., 1863, vol. 7, p. 506—524.

Newberry J. S. The flora of the Amboy Clays. — U. S. Geol. Surv. Monogr., 1895, vol. 26, p. 1—137.

Pant D. D., Nautiyal D. D. Cuticle and epidermis of recent Cycadales leaves, sporangia and seeds. — Senckenberg. biol., 1963, vol. 44, p. 247—257.

Patton W., Jr. Reconnaissance geology of the northern Yukon-Kogukuk Province, Alaska. — Geol. Surv. Profess. Pap., 1973, vol. 774-A, p. 1—17.

Richter P. B. Über die Kreidepflanzen der Umgebung Quedlinburgs, 2. — Beil. Progr. Kgl.-Gymnasiums Quedl., 1905, S. 1—19.

Rouse G. E., Hopkins W. S., Piel K. M. Palynology of some Late Cretaceous and early Tertiary deposits in British Columbia and adjacent area.— Geol. Soc. Spec. Pap., 1969, vol. 127, p. 213—246.

Saporta G. Études sur la végétation du sud-east de la France a l'époque tertiaire. — Ann. sci. natur., bot., 1862, ser. 4, t. 17, p. 191—311.

Saporta G. Prodrome d'une flore fossile des travertines anciens de Sézanne. — Mém. soc. géol. France, 1868, ser. 2, t. 8, p. 289—436.

Saporta G. Études sur la végétation du sud-west de la France à l'époque tertiaire. — Ann. sci. natur., bot., 1865, ser. 5, t. 4, p. 5—264.

Saporta G., Marion A. F. Essai sur l'état de la végétation à l'époque des Marnes Heersiennes de Gelinden. — Acad. roy. Belg. Mém. 1873, t. 37, N 6, p. 1—94.

Schweitzer H. J. Die «tertiären» Koniferen Spitzbergens. — Paläeontographica, Abt. B, 1974, Bd. 149, Lief. 1—4, S. 1—89.

Seward A. C. The Cretaceous plant-bearing rocks of western Greenland. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1926, vol. 215B, p. 57—174.

Seward A. C., Conway V. M. Additional Cretaceous plants from western Greenland. — Kgl. sven. Vetenskapsakad. handl., 1935, Bd. 15, S. 1—51.

Smiley C. J. Cretaceous floras of Chandler-Colville region, Alaska: stratigraphy and preliminary floristics. — Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 1969, vol. 53, p. 482—502.

Smiley C. J. Plant megafossil sequence, North Slope Cretaceous. — Geosci. and Man, 1972, vol. 4, p. 91—99.

Srivastava S. K. Pollen genus *Wodehousea* and its stratigraphic significance in the Edmonton (Maestrichtian), Alberta, Canada. — Can. J. Earth Sci., 1969, vol. 6, p. 1307—1311.

Srivastava S. K. Maastrichtian microspore assemblages from the interbasaltic lignites of Mull, Scotland. — Palaeontographica, Abt. B, 1975, Bd. 150, Lief. 5-6, S. 125—156.

Stanley E. A. The stratigraphical, biogeographical, paleoautecological and evolutionary significance of the fossil pollen group *Triprojectacites.* — Bull. Georgia Acad. Sci., 1970, vol. 28, p. 1—44.

Staub M. Die aquitanische Flora des Zsilthales im Comitate Hunyad. — Kgl. Ungar. geol. Reichsanst. Jahrb., 1887, Bd. 7, S. 223—417.

Sturm M. Die Eozäne Flora von Messel bei Darmstadt. I. Lauraceae. — Paläeontographica, Abt. B, 1971, Abt. B, Bd. 134, S. 1—60.

Tanai T. The Oligocene floras from the Kushiro coalfield, Hokkaido, Japan. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. IV, 1970, vol. 14, p. 383—514.

Tryon R. The classification of the *Cyatheaceae.* — Contrib. Gray Herb., 1970, N 200, p. 3—53.

Tryon A. F., Feldman L. J. Tree fern indusia: studies of developmental diversity. — Can. J. Bot., 1975, vol. 53, p. 2260—2273.

Unger F. Synopsis plantarum fossilium. Leipzig, 1845. 330 p.

Unger F. Blätterabdrucke aus dem Schwefelflotze von Swoszowice in Galicien. — Haidinger's Naturwiss. Abh., 1850, Bd. 3, S. 121—128.

Velenovsky J. Die Flora der böhmischen Kreideformation. — Beitr. Paläontol. Geol. Osterreich — Ung., 1885, Bd. 5, S. 62—75.

Velenovsky J. Kvetena Ćeskego Cenomanu. — Kgl. böhmischen Ges. Wiss. Abh., 1889, Bd. 3, S. 1—75.

Ward L. Types of the Laramie flora. — Bull. U. S. Geol. Surv., 1887, vol. 37, p. 1—354.

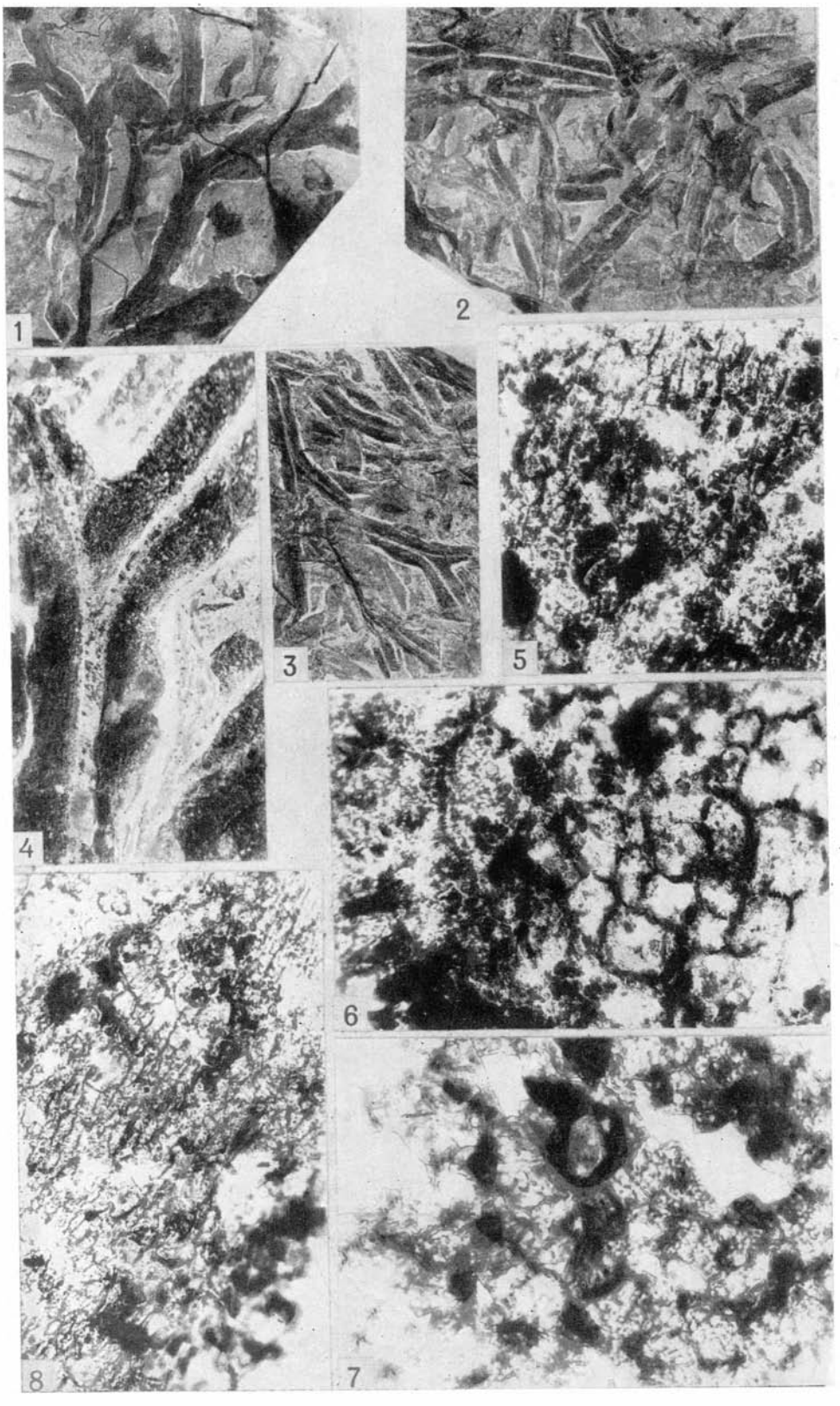
Weber C. O. Die Tertiärflora der niederrheinischen Braunkohlenformation. — Paläontographica, 1851, Bd. 2, S. 117—236.

Wolfe J. A., Doyle J. A., Page V. M. The bases of angiosperm phylogeny: Paleobotany. — Ann. Missouri Bot. Gard., 1975, vol. 62, p. 801—824.

Yabe H., Shimizu S. Stratigraphical sequence of the Lower Tertiary and Upper Cretaceous deposits of Russian Saghalin. — Jap. J. Geol. and Geogr., Trans. and Abstr., 1924, vol. 3, N 1, p. 1—12.

Zenker J. C. Beiträge zur Naturgeschichte der Urwelt. Jena, 1833. 67 S.

Таблица I



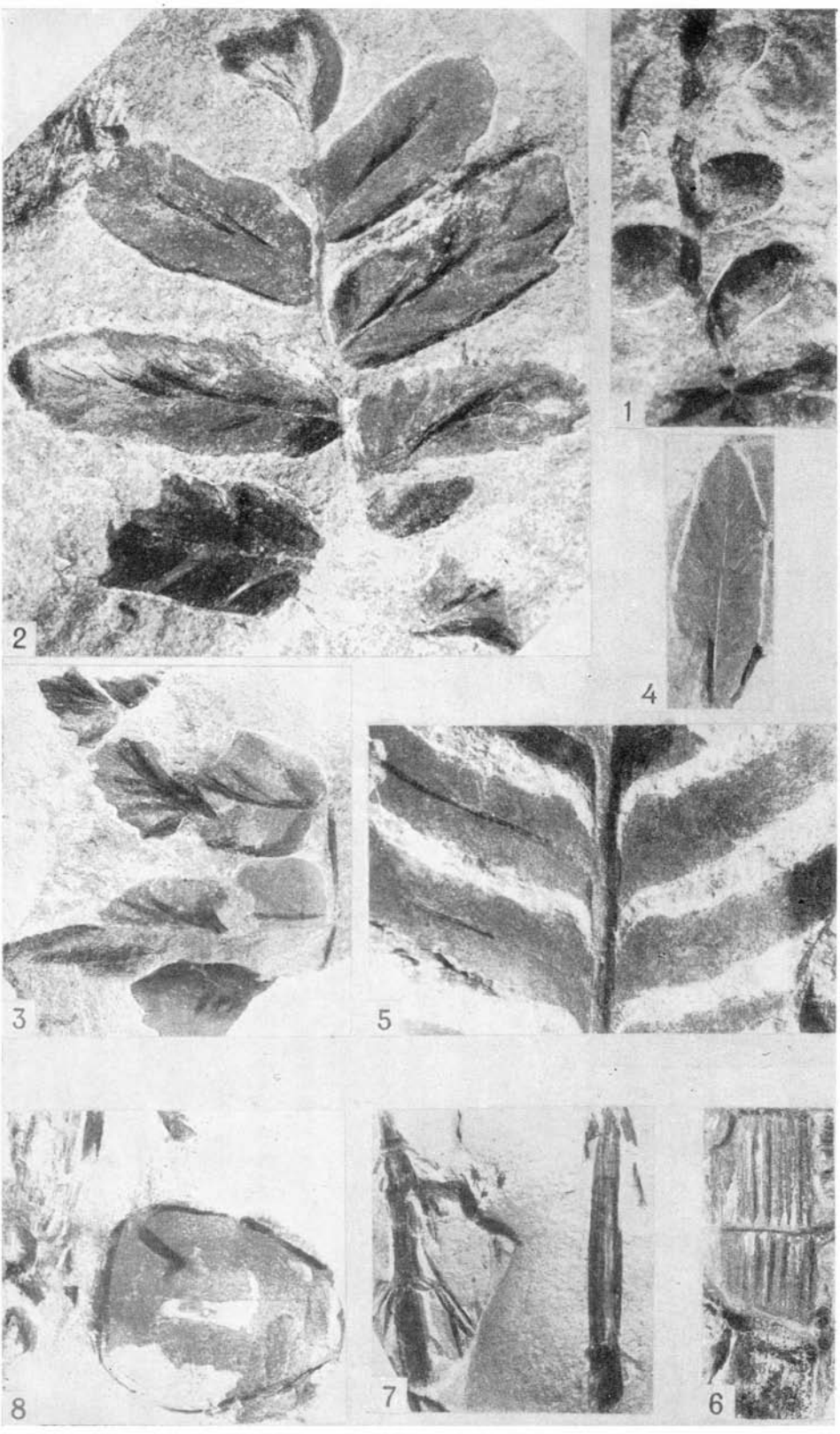
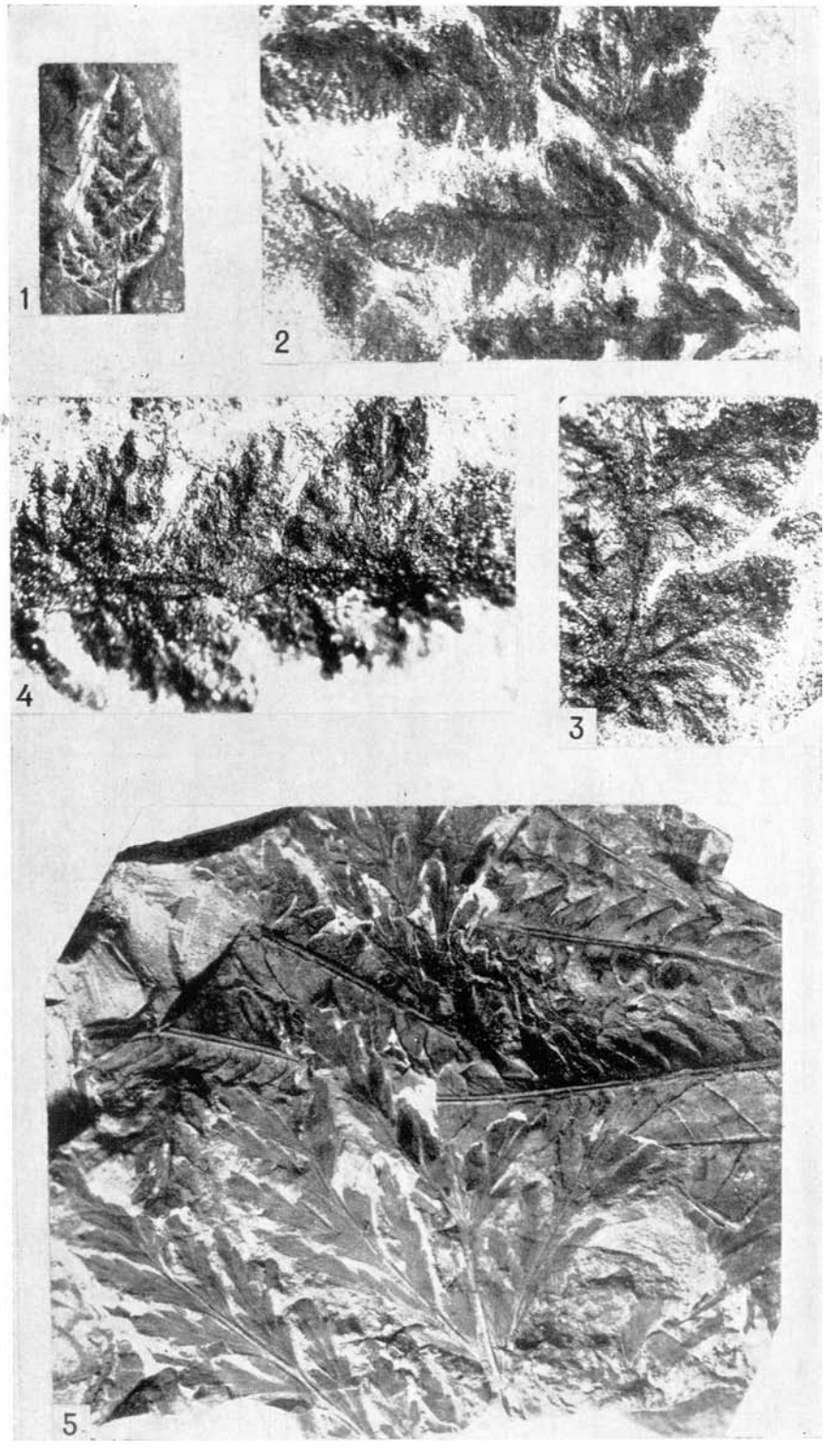
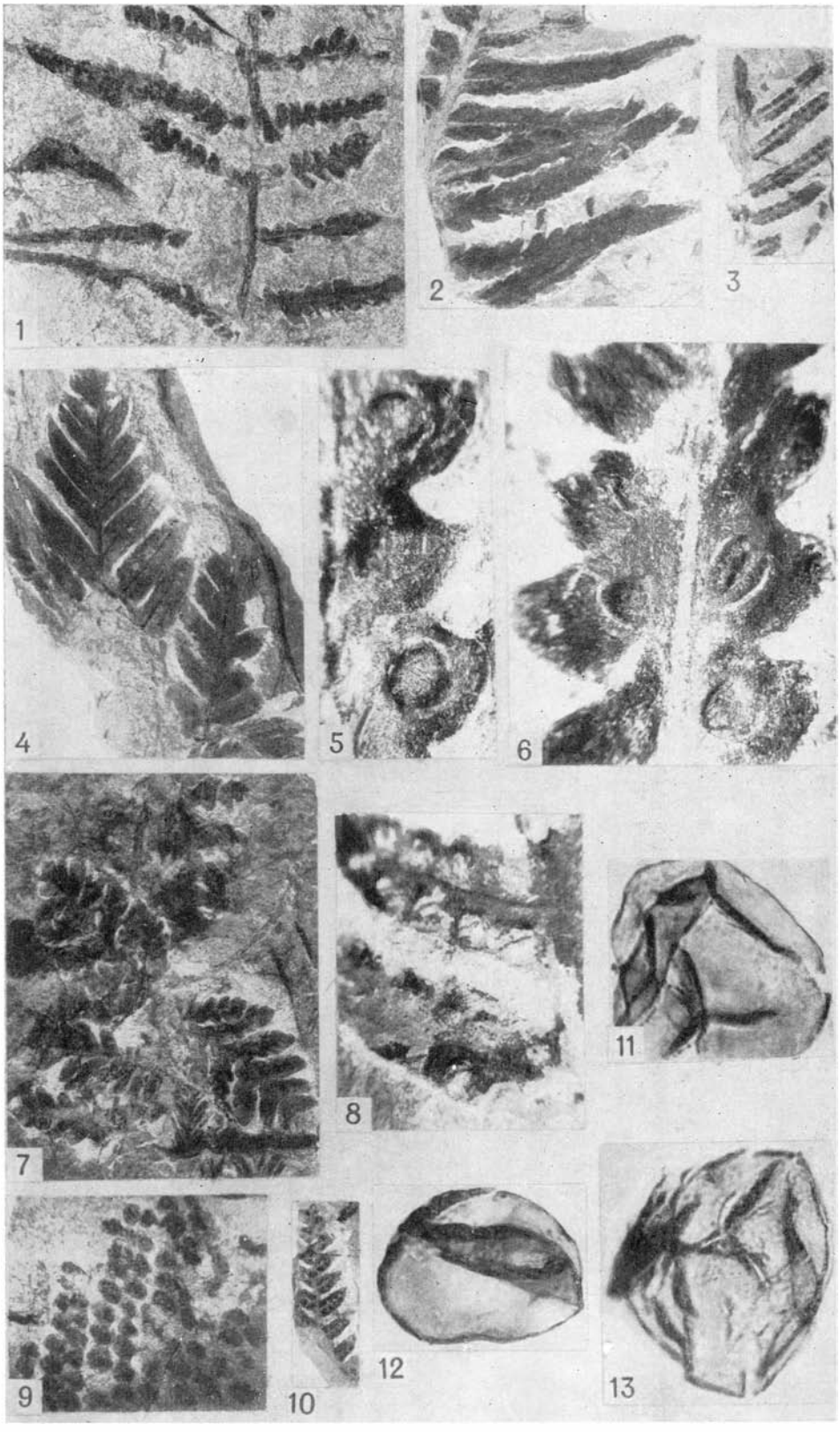
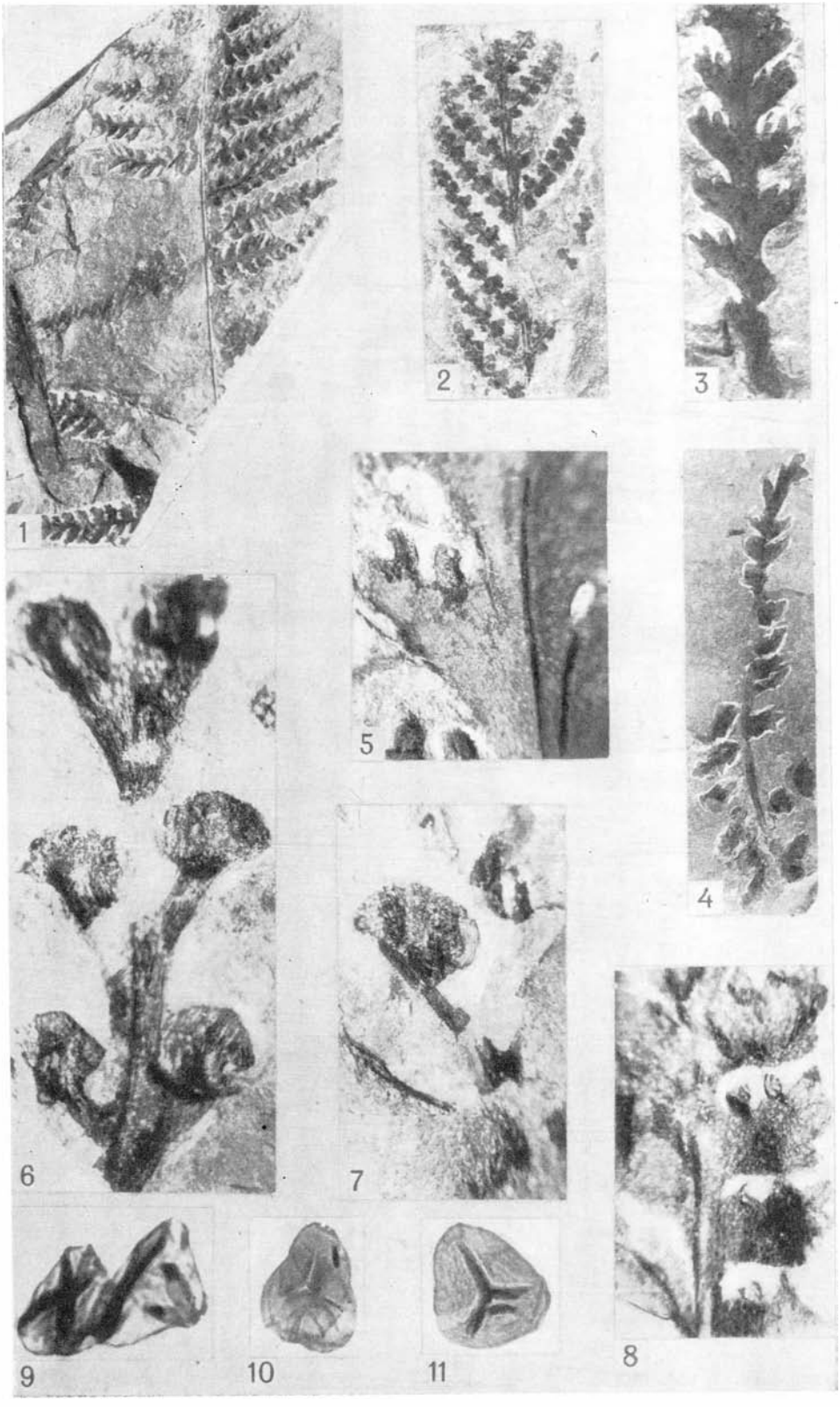

1
2
3
4
5
6
7
8

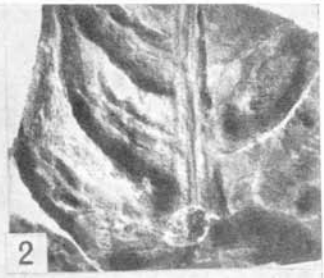
Таблица III




1
2
3
4
5
6
7
8
11
9
10
12
13

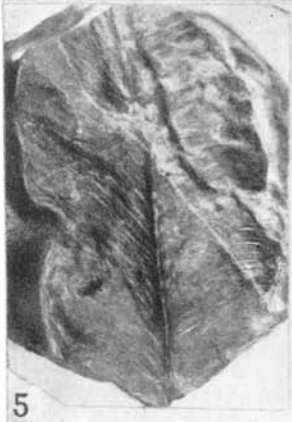

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11

1


2

3

4


5

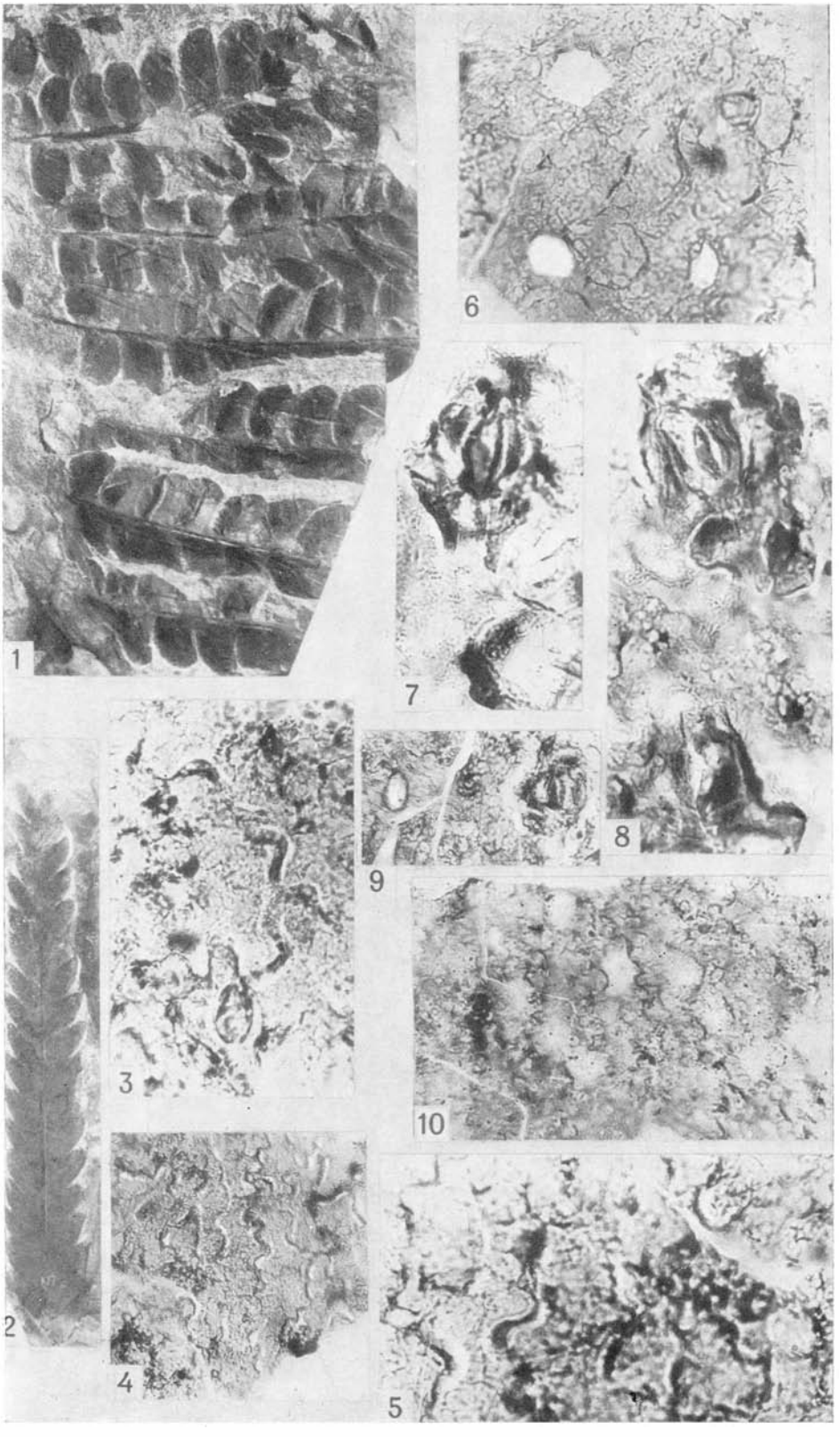
6

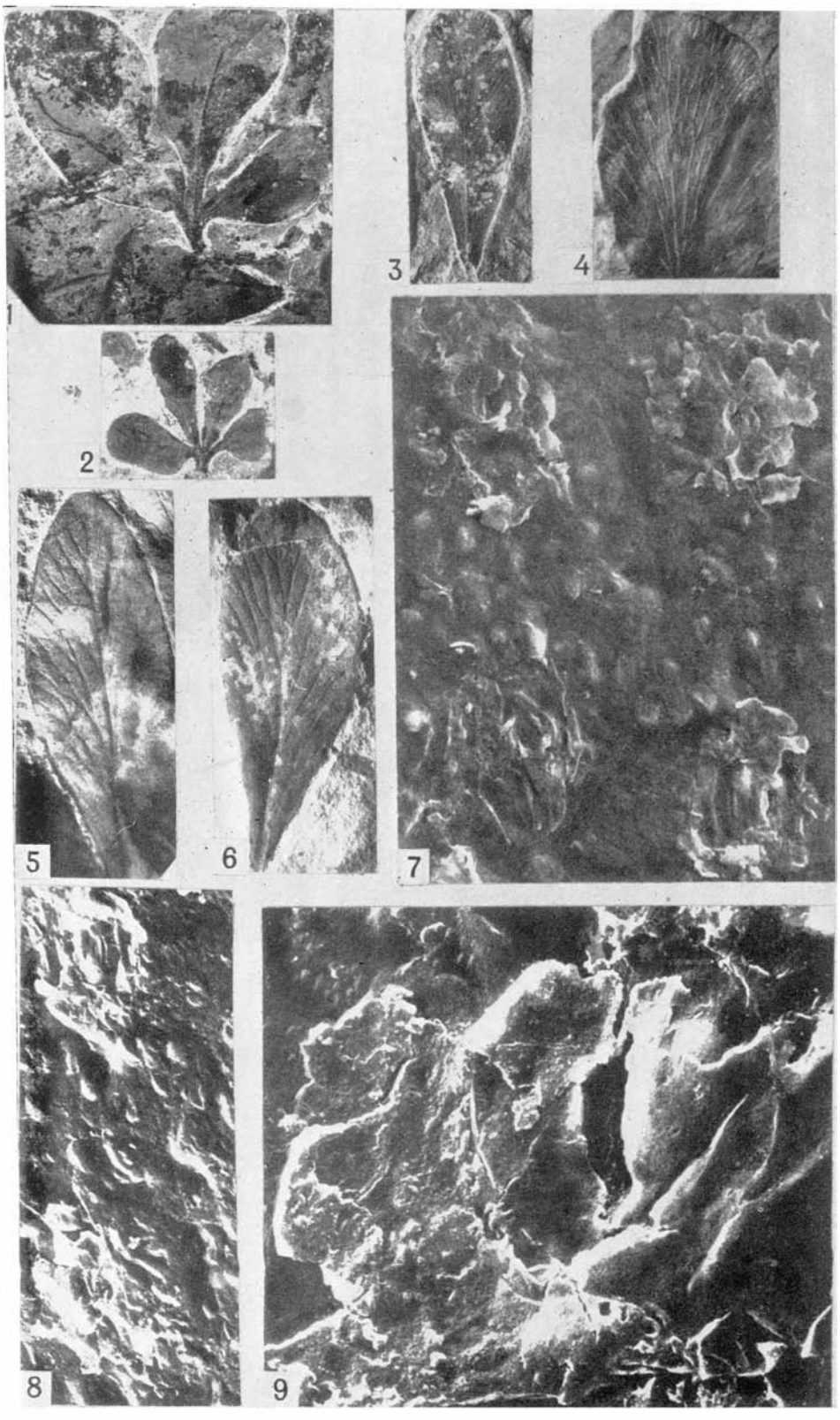
7

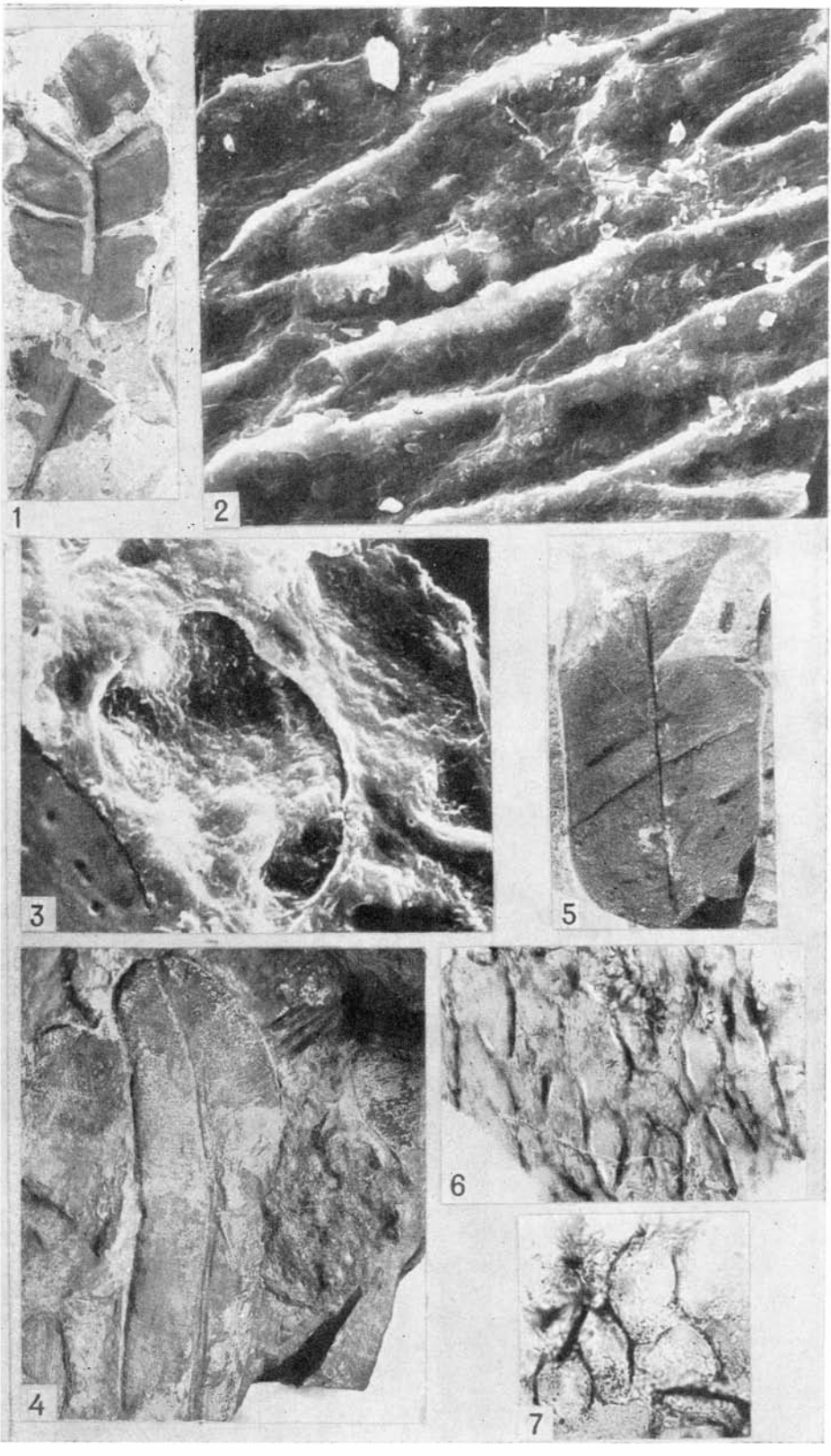
8

9

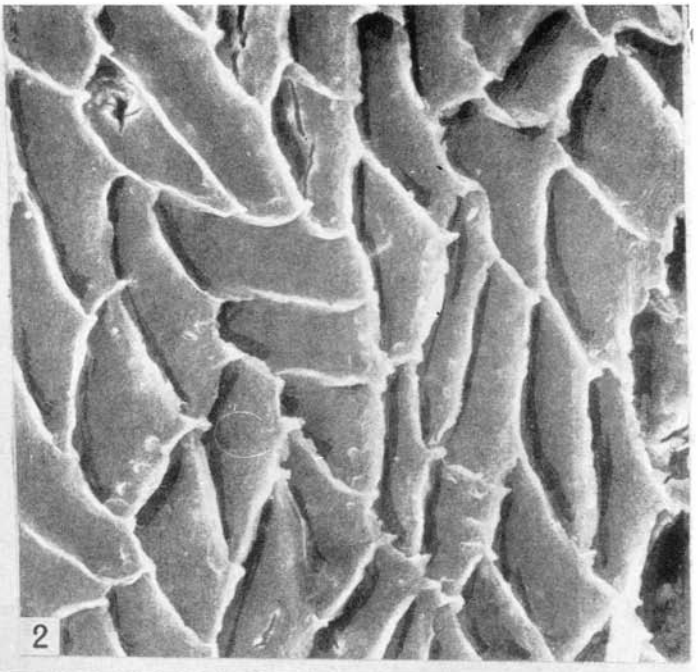
10

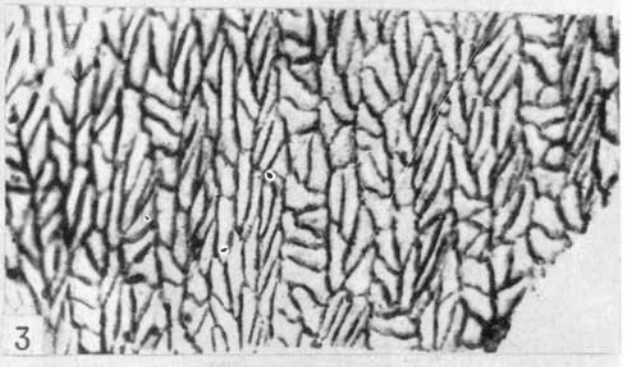

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10


1
2
3
4
5
6
7
8
9

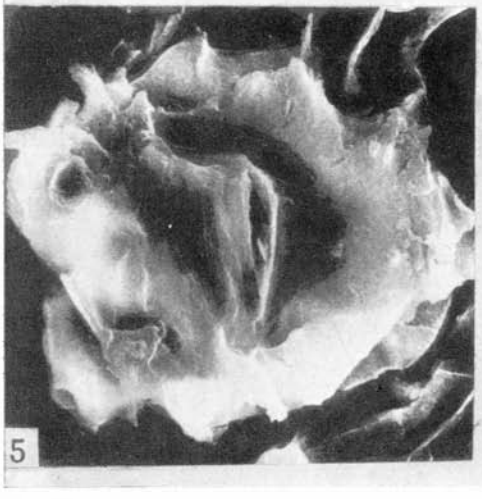

1
2
3
5
4
6
7

1

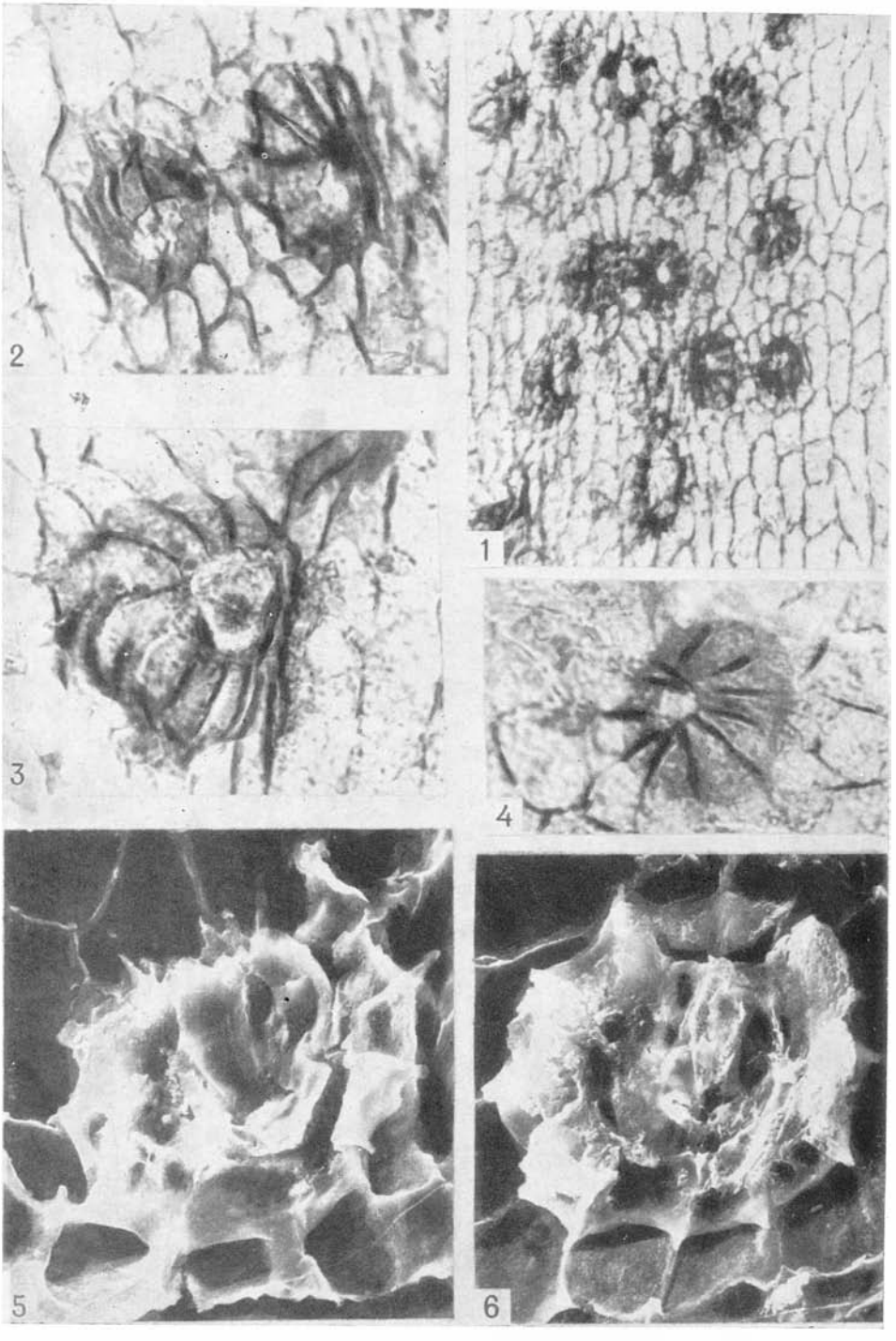

2

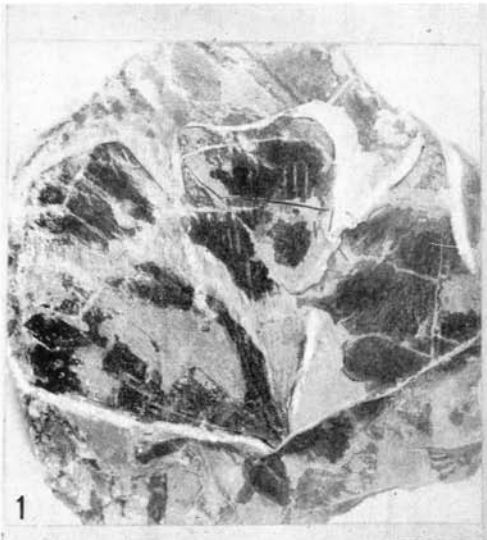

3

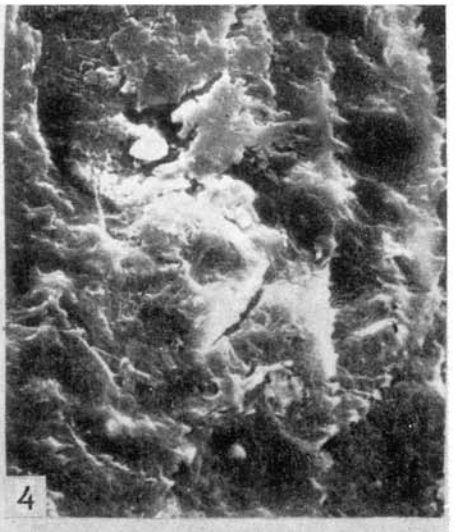
4


5

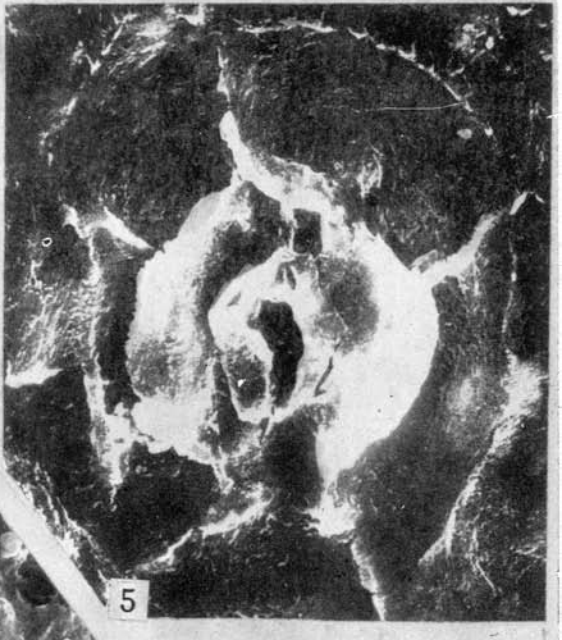
6

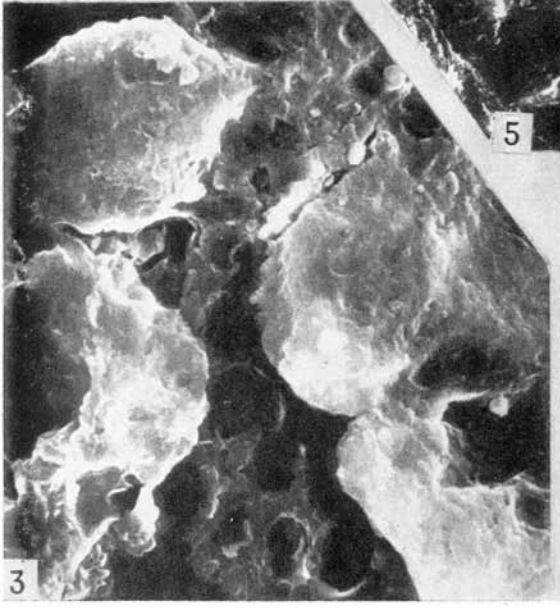

2
1
3
4
5
6


1

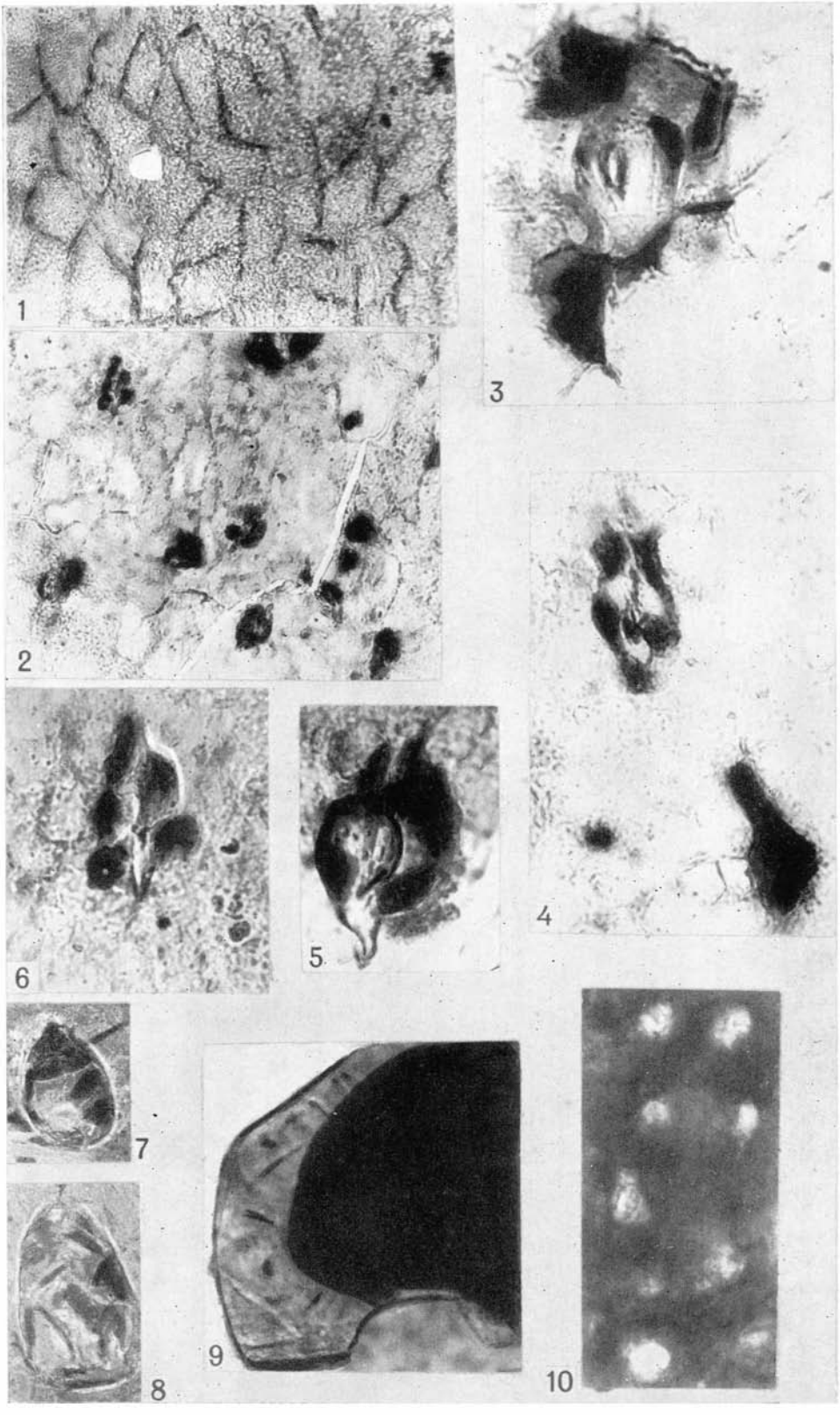

4

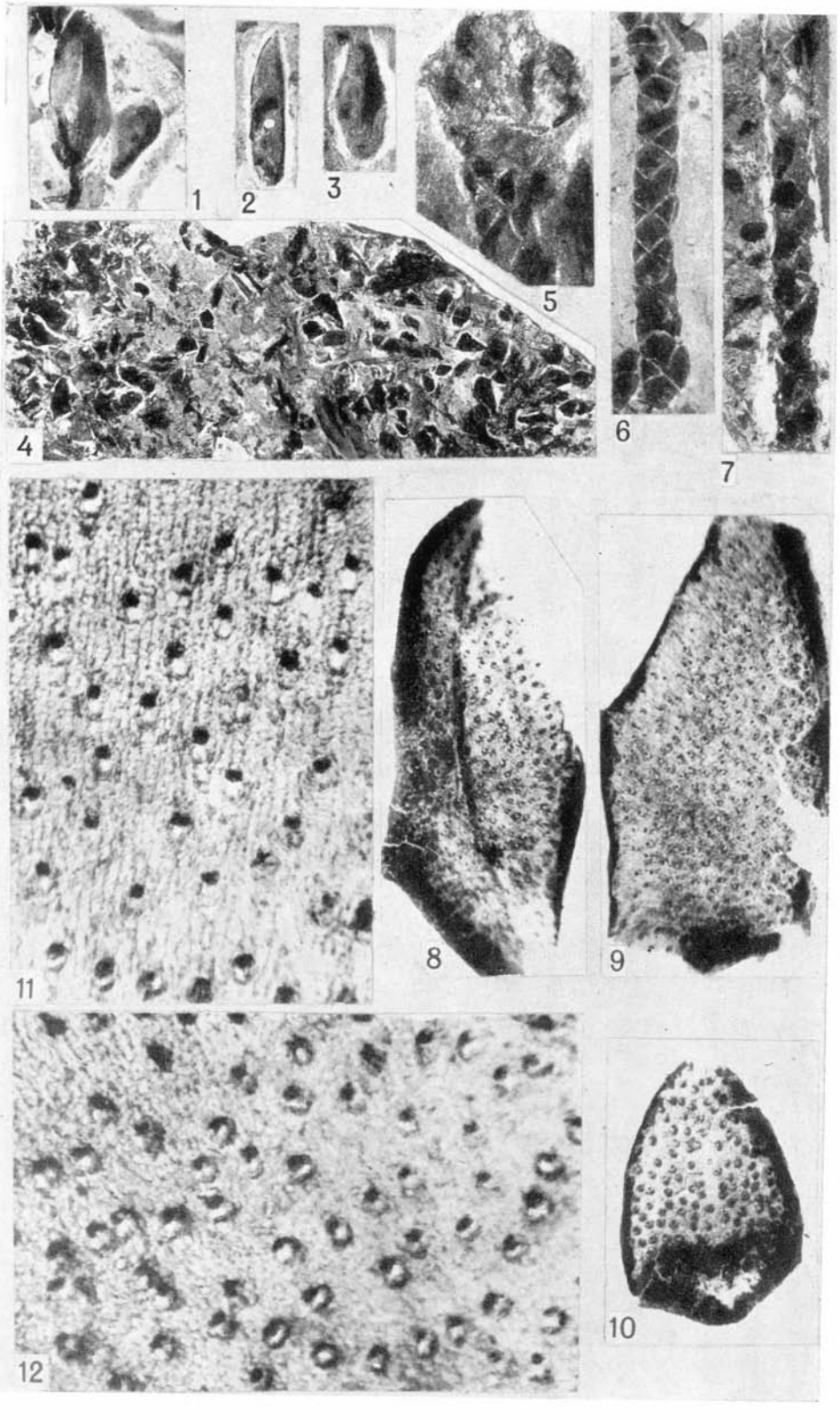
2

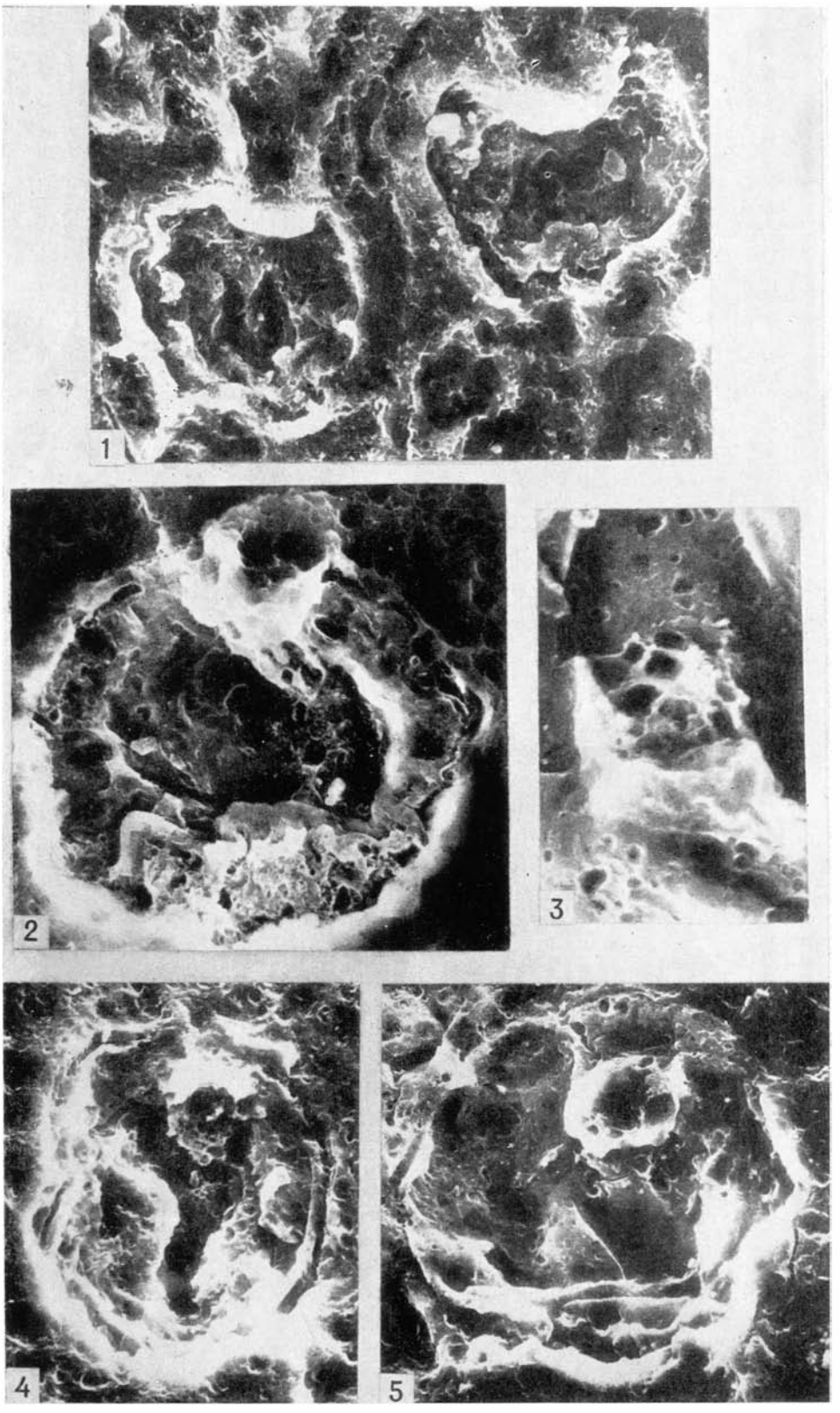

5

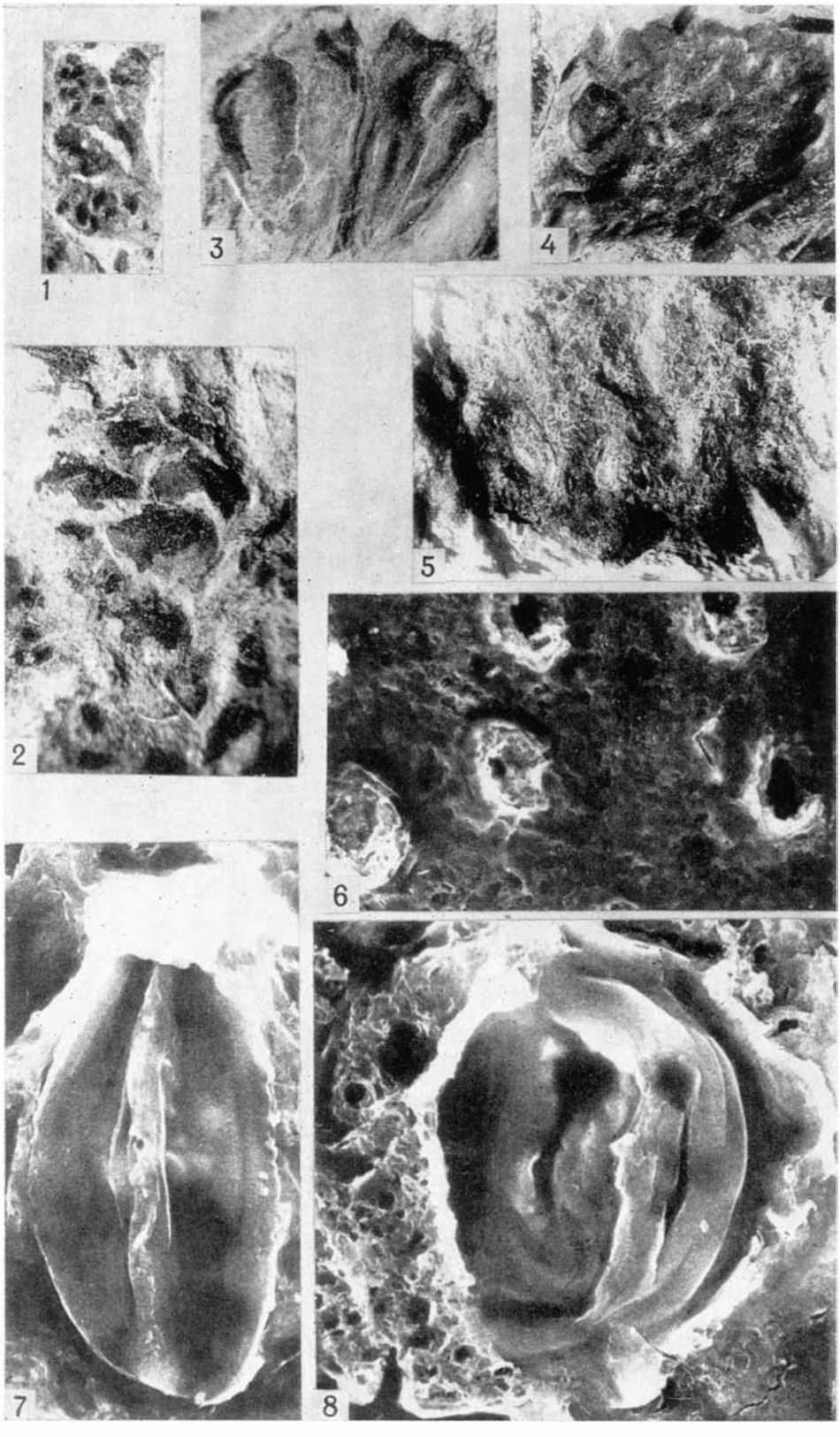

3

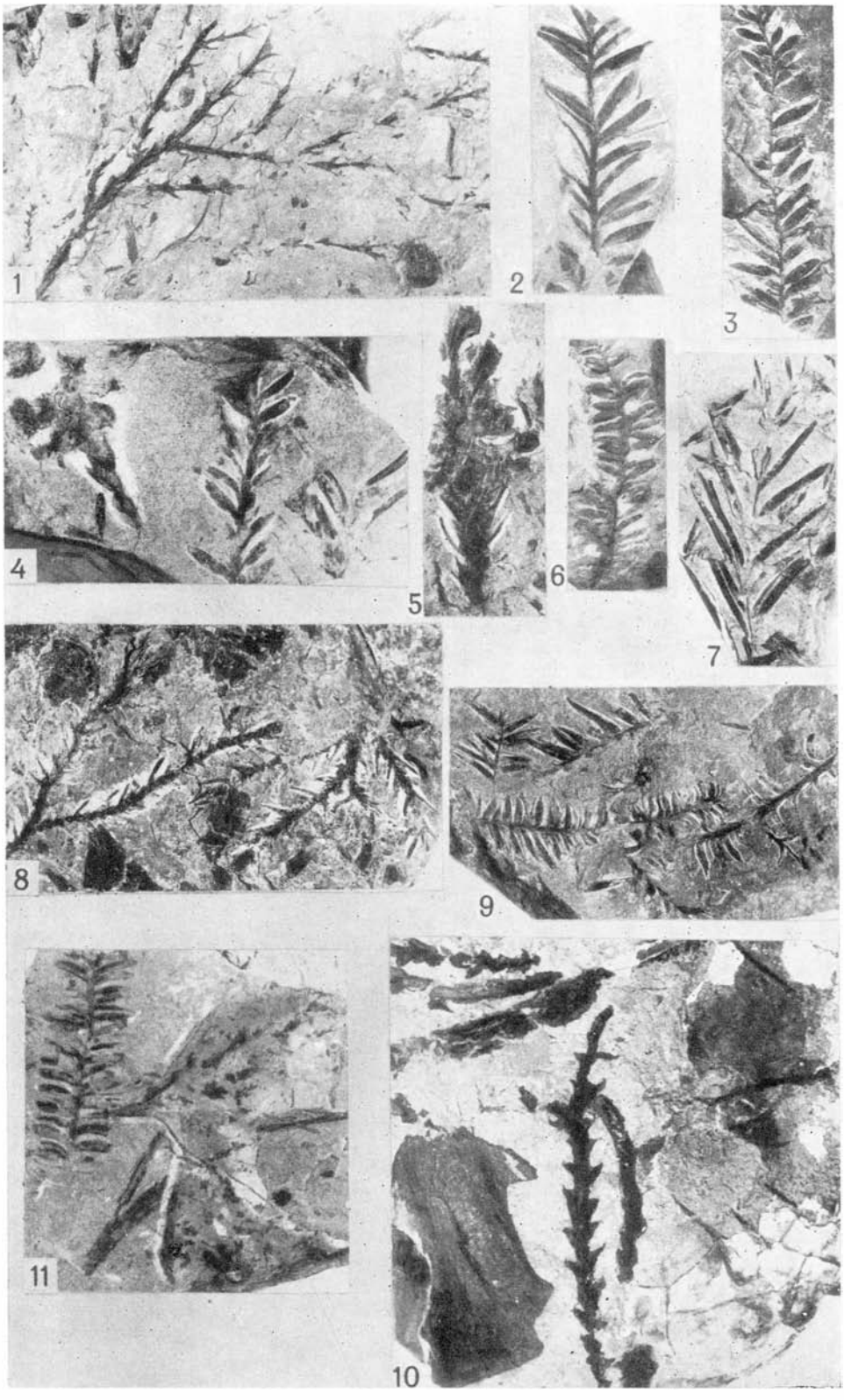
6

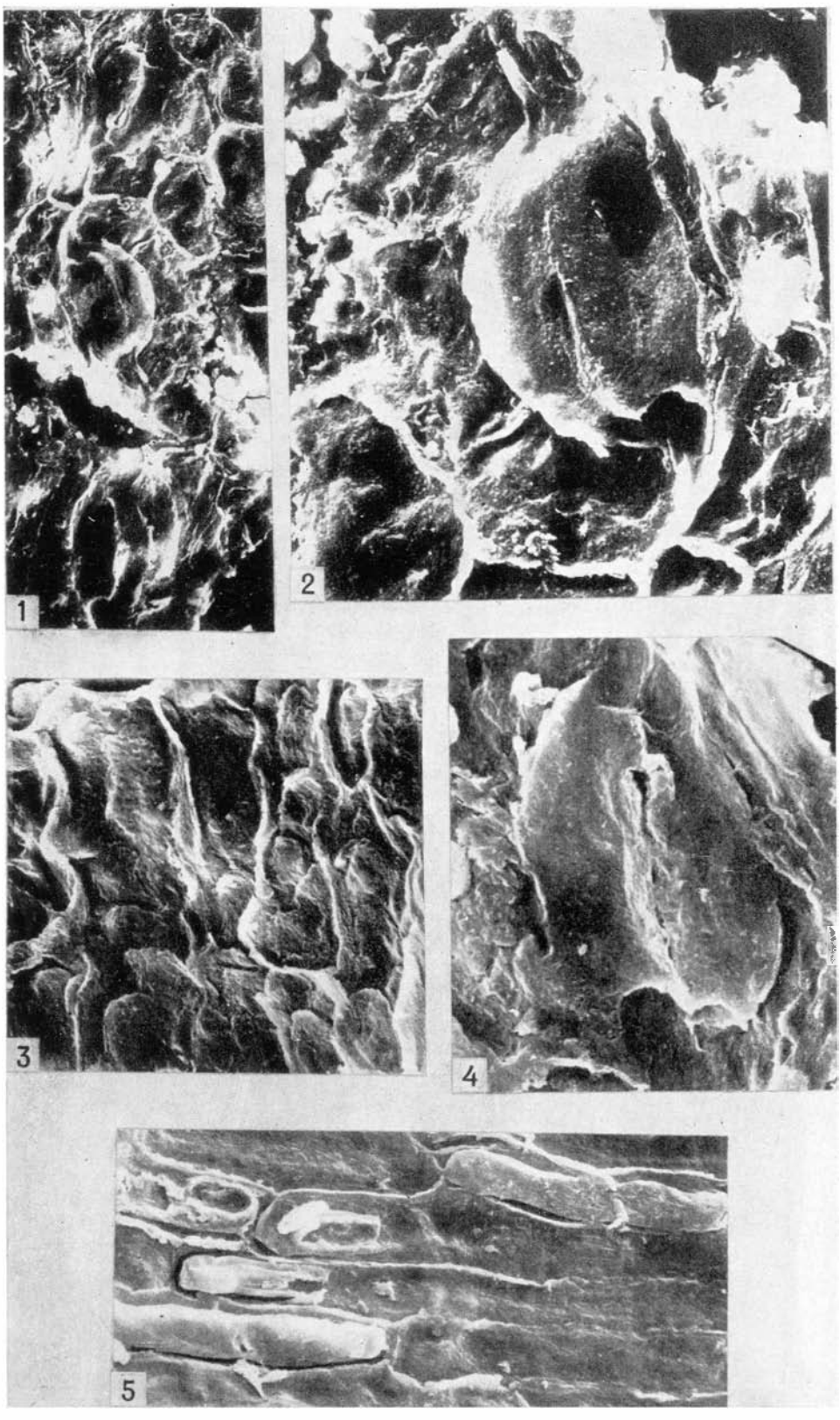

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

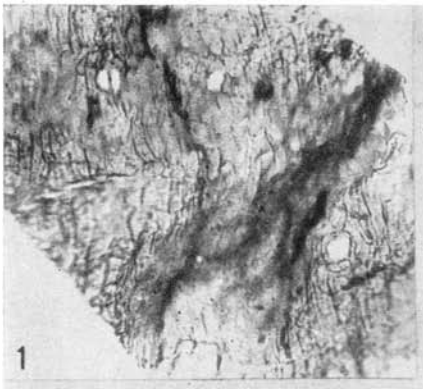

1
2
3
5
4
6
7
11
8
9
12
10

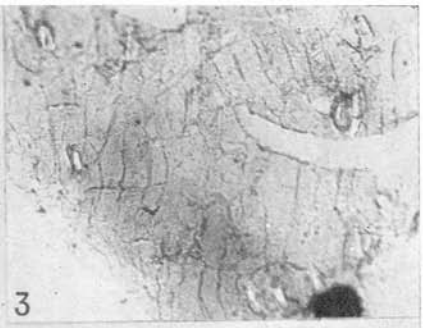

1
2
3
4
5


1
2
3
4
5
6
7
8


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11

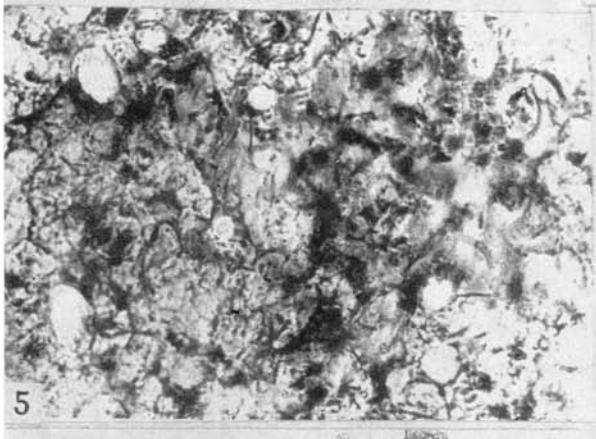

1
2
3
4
5


1


3

2

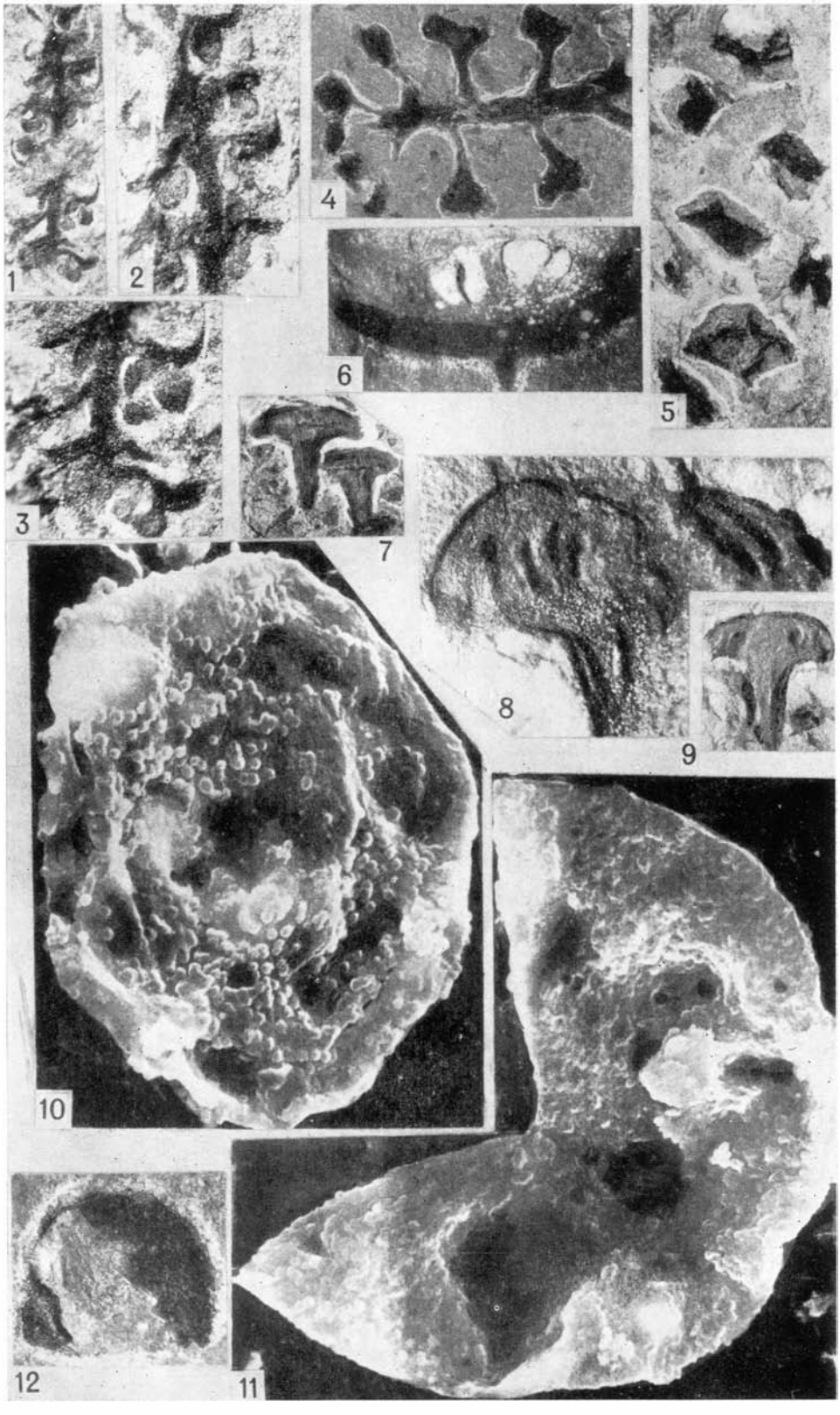
4

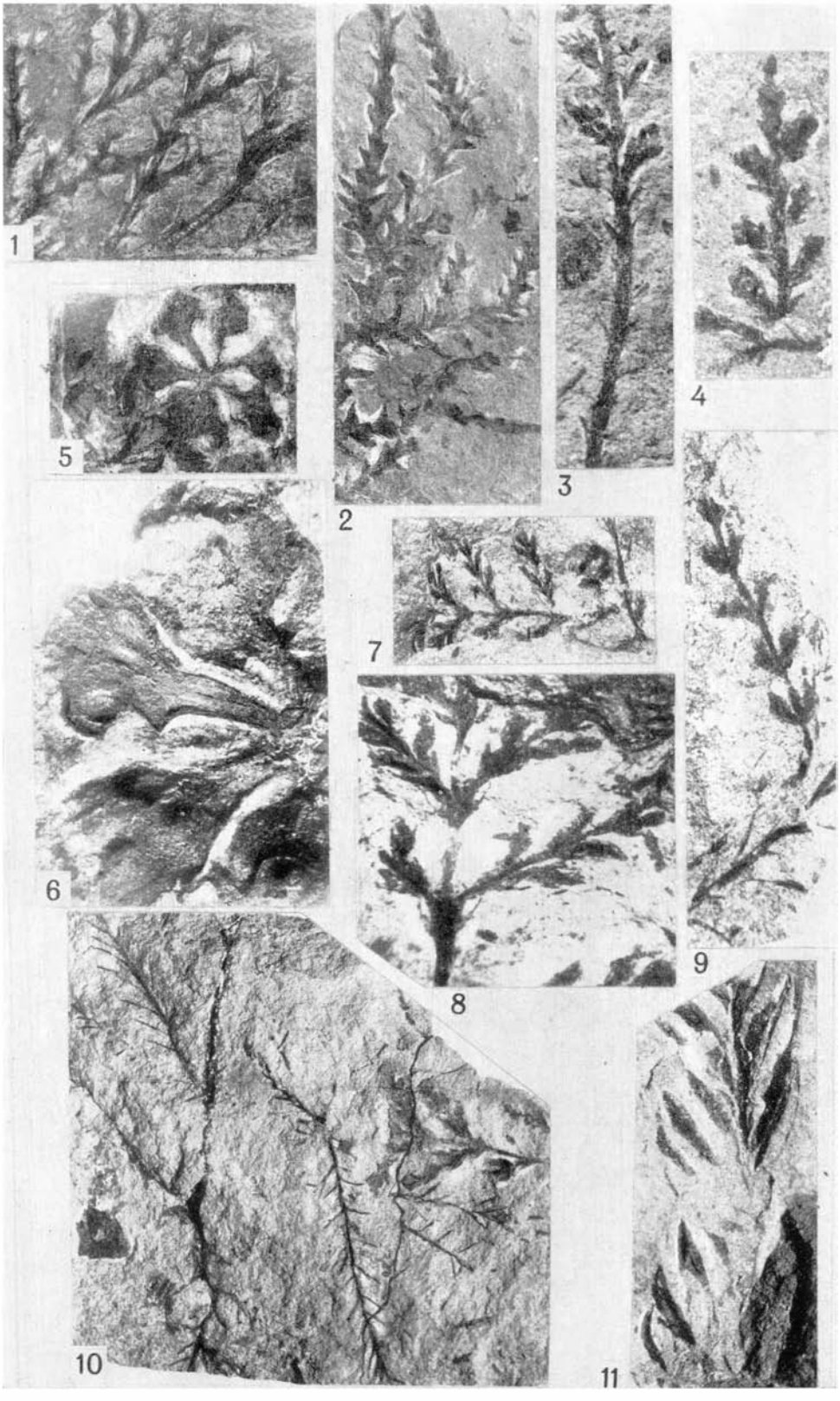

5

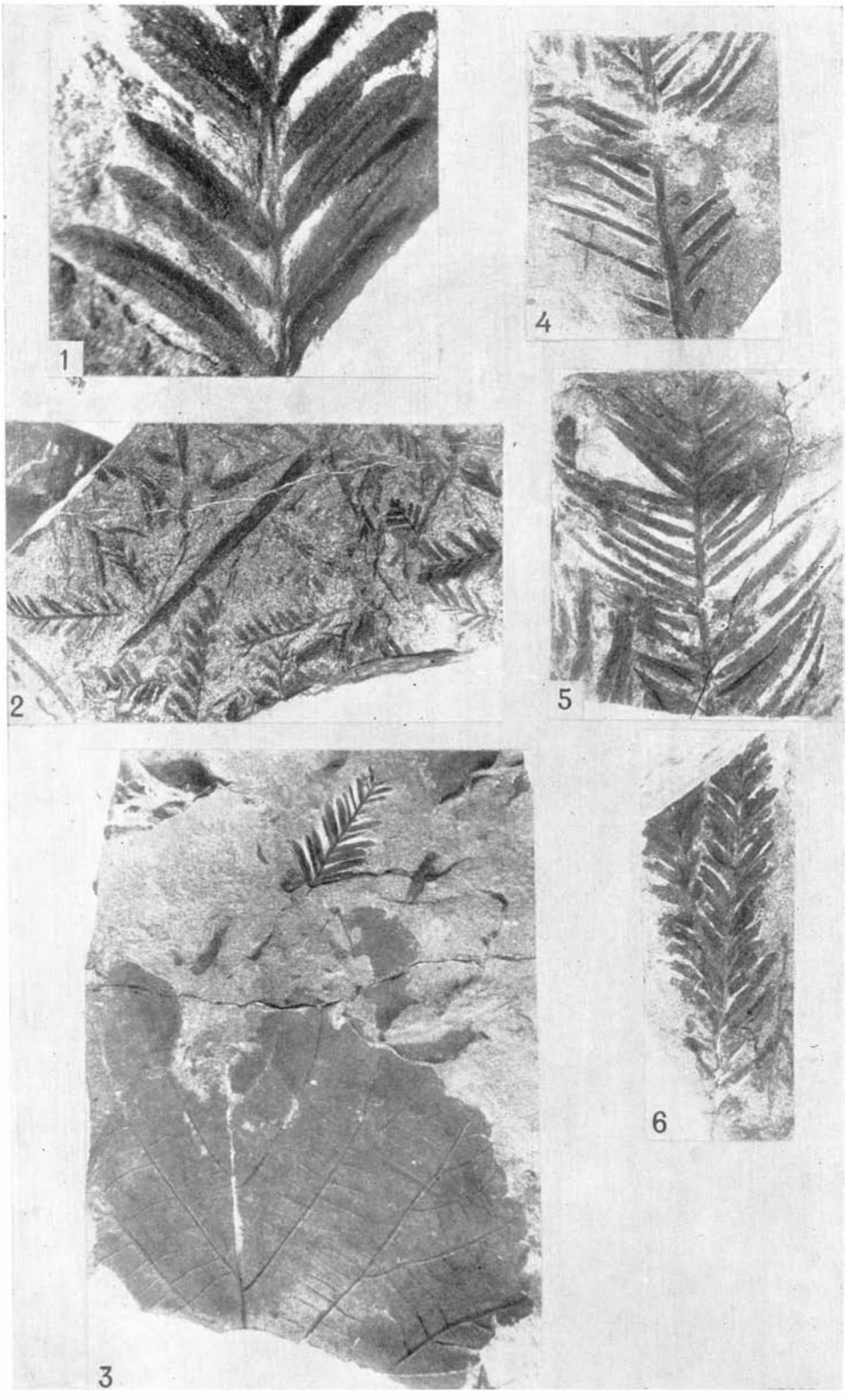
7

6

8

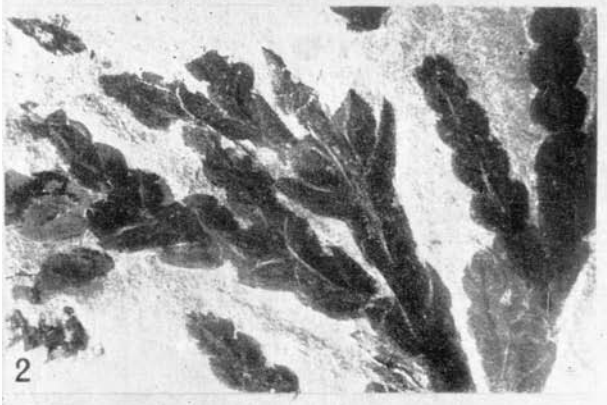

1
2
4
5
6
3
7
8
9
10
12
11


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11


1
4
2
5
3
6

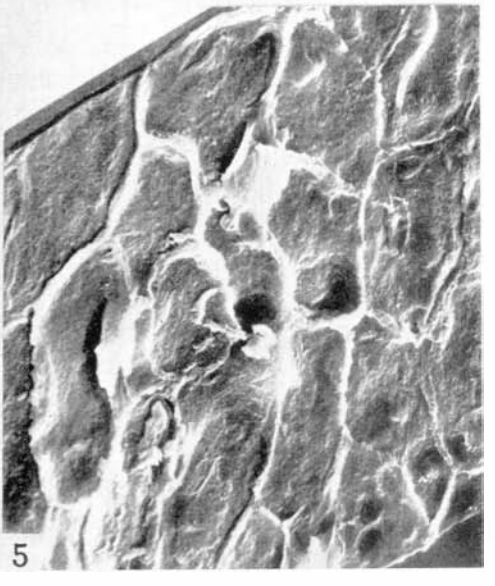
1

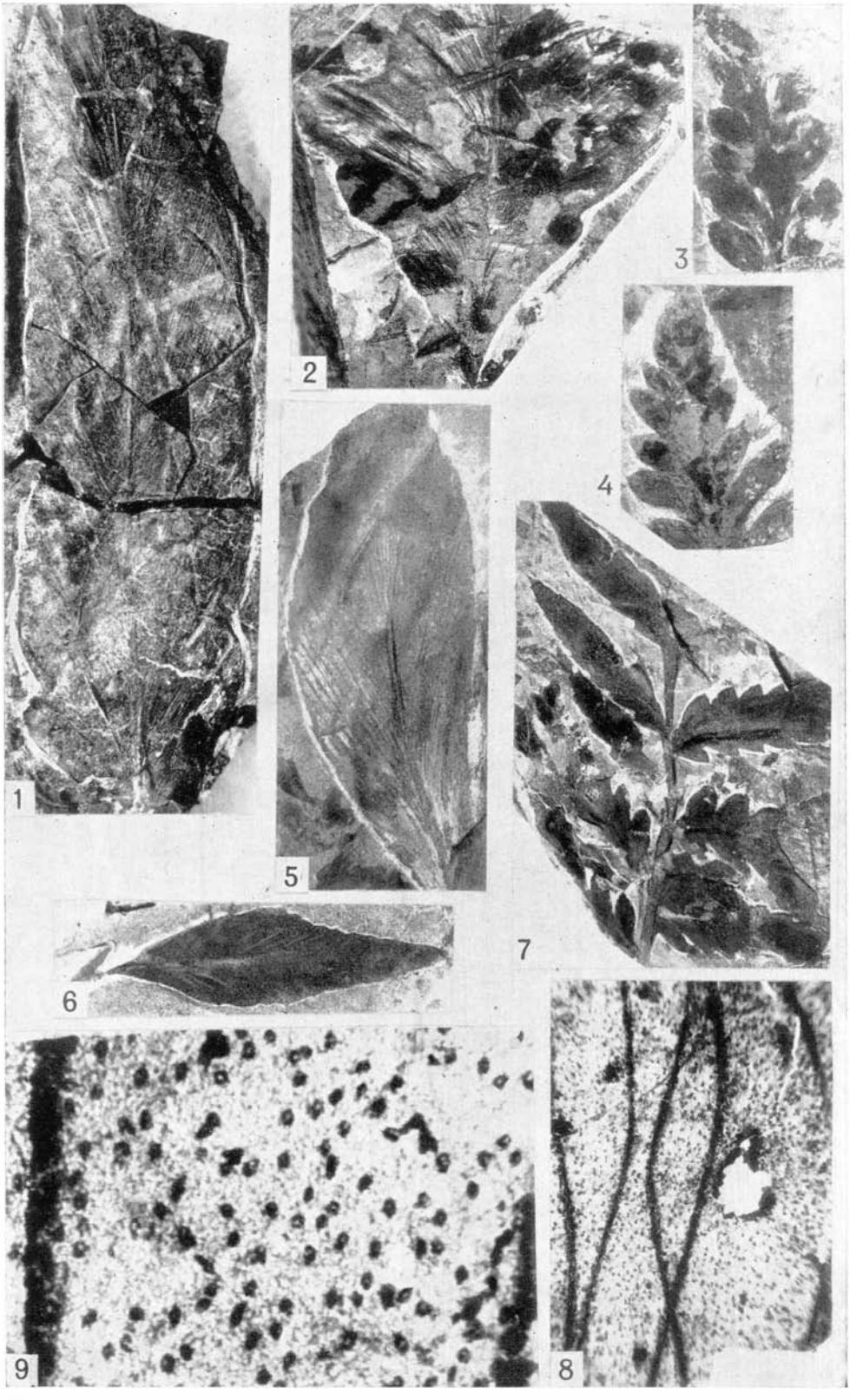
3

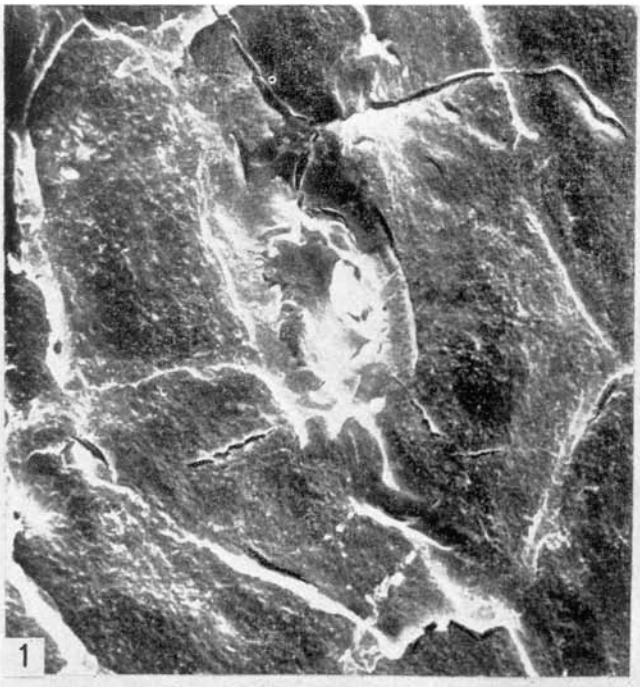

2

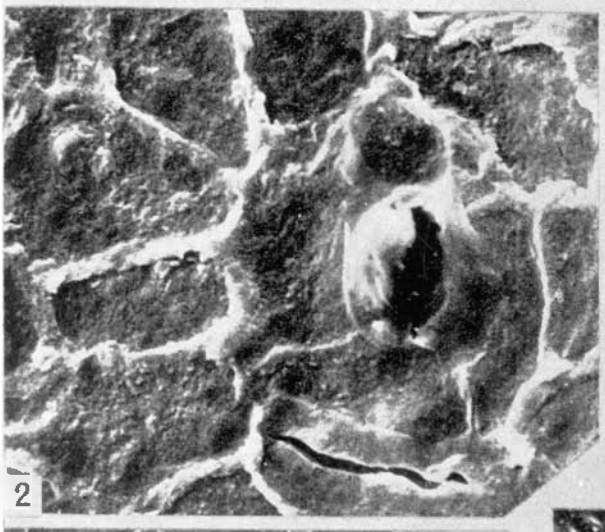
4

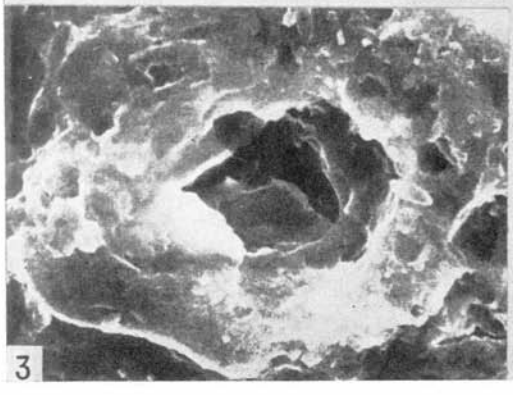
6


5


1
2
3
4
5
6
7
8
9

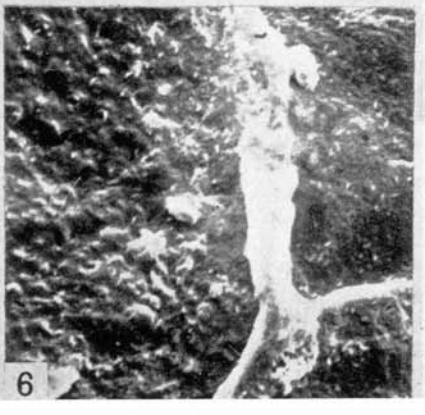

1


2


3

4

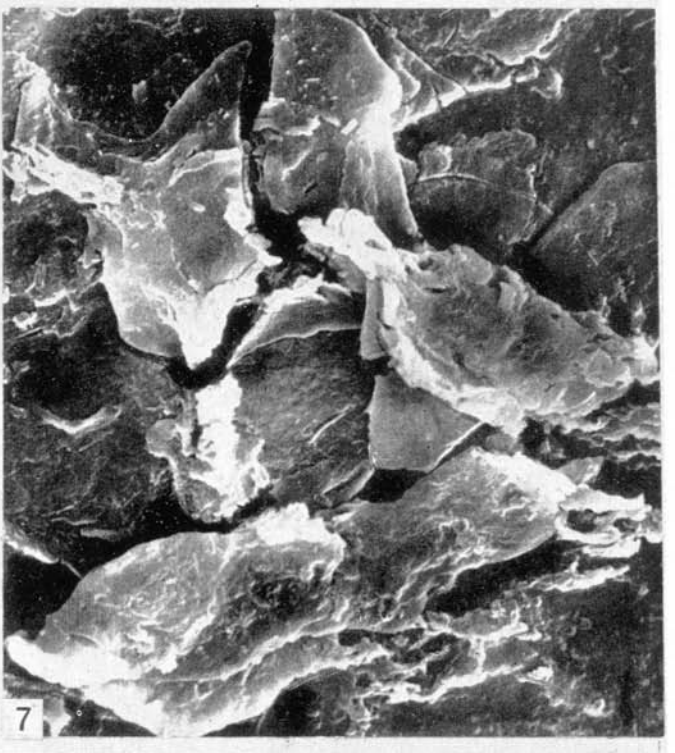
5


6

1

6

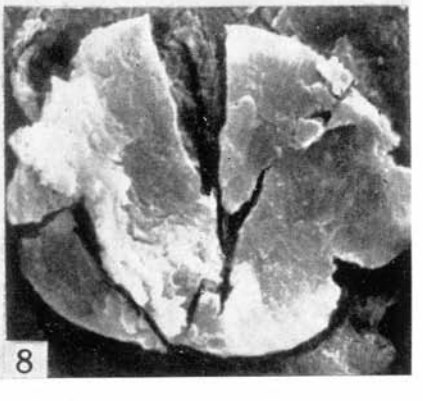
2

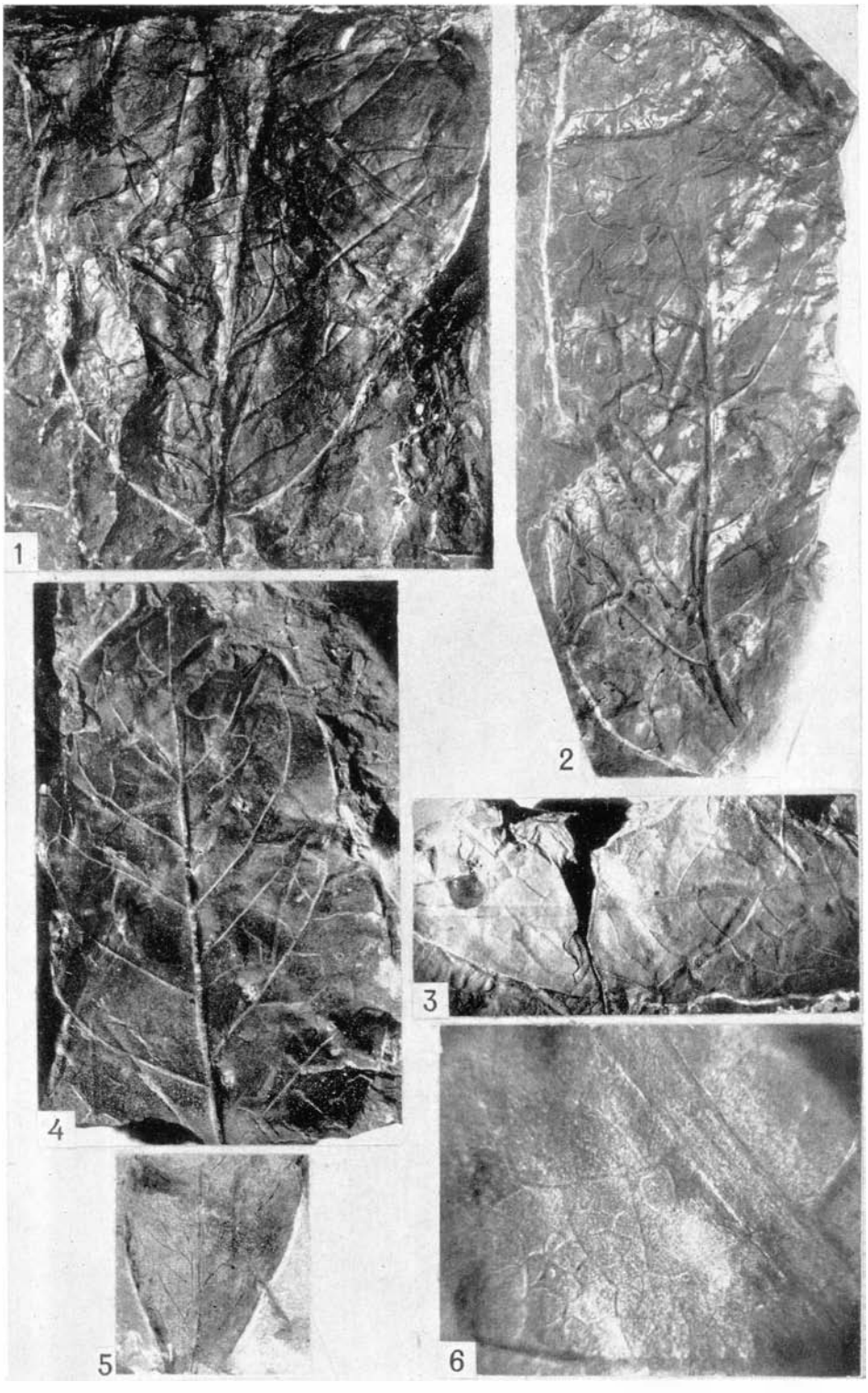

7

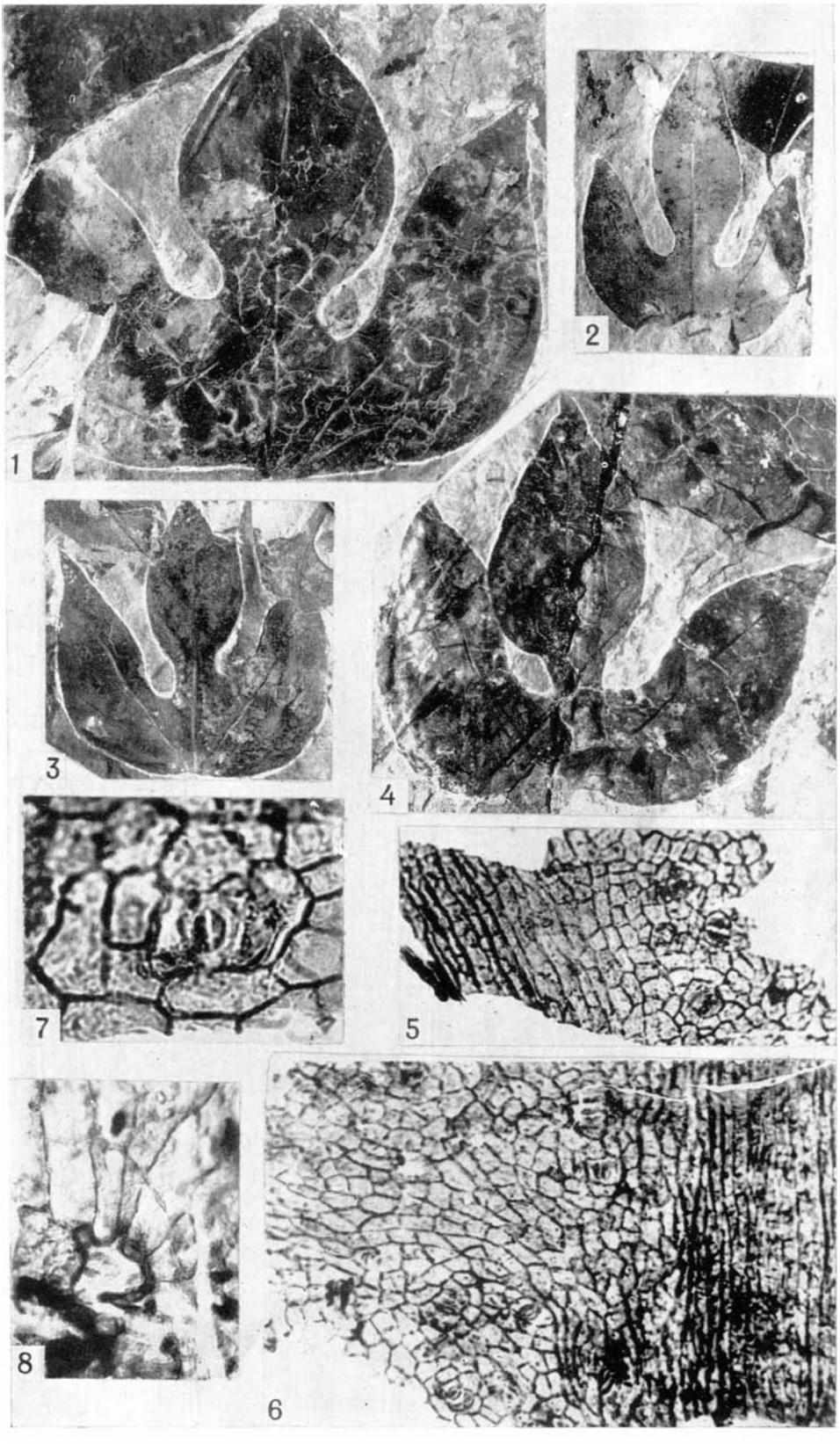
3

4

5

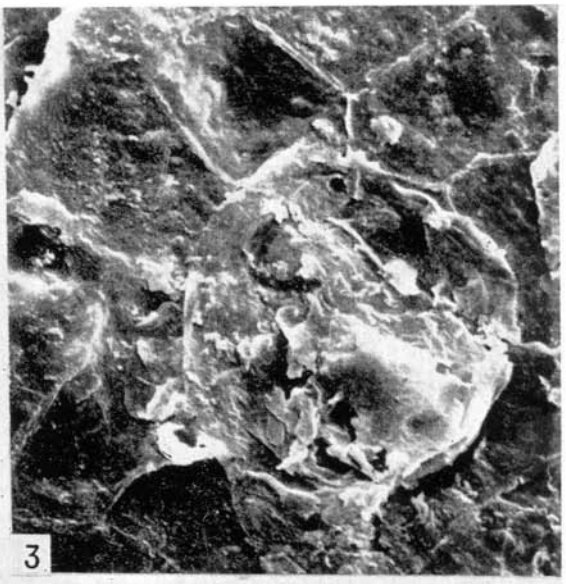

8

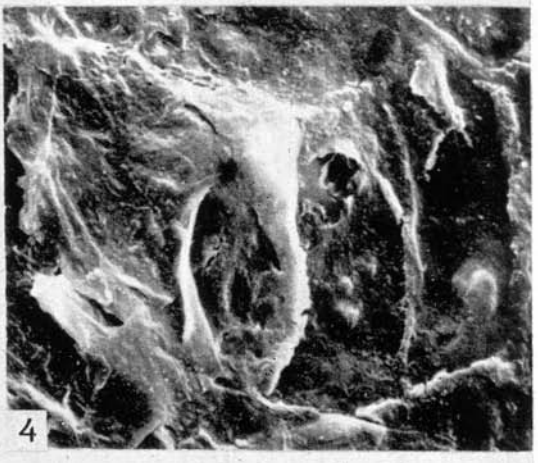

1
2
3
4
5
6


1
2
3
4
5
6
7
8

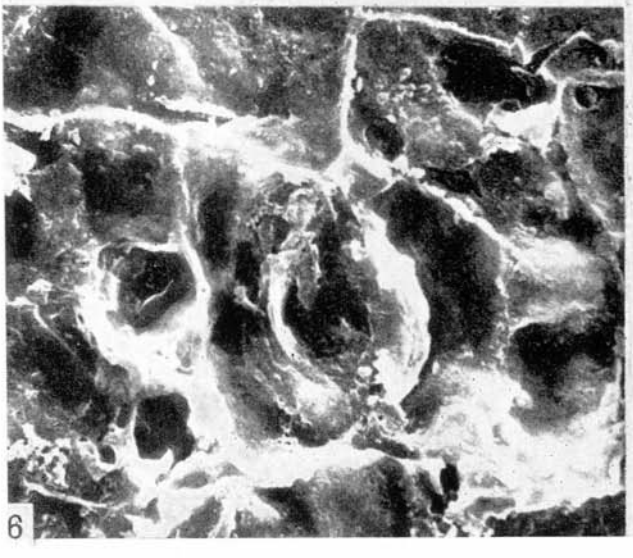
1

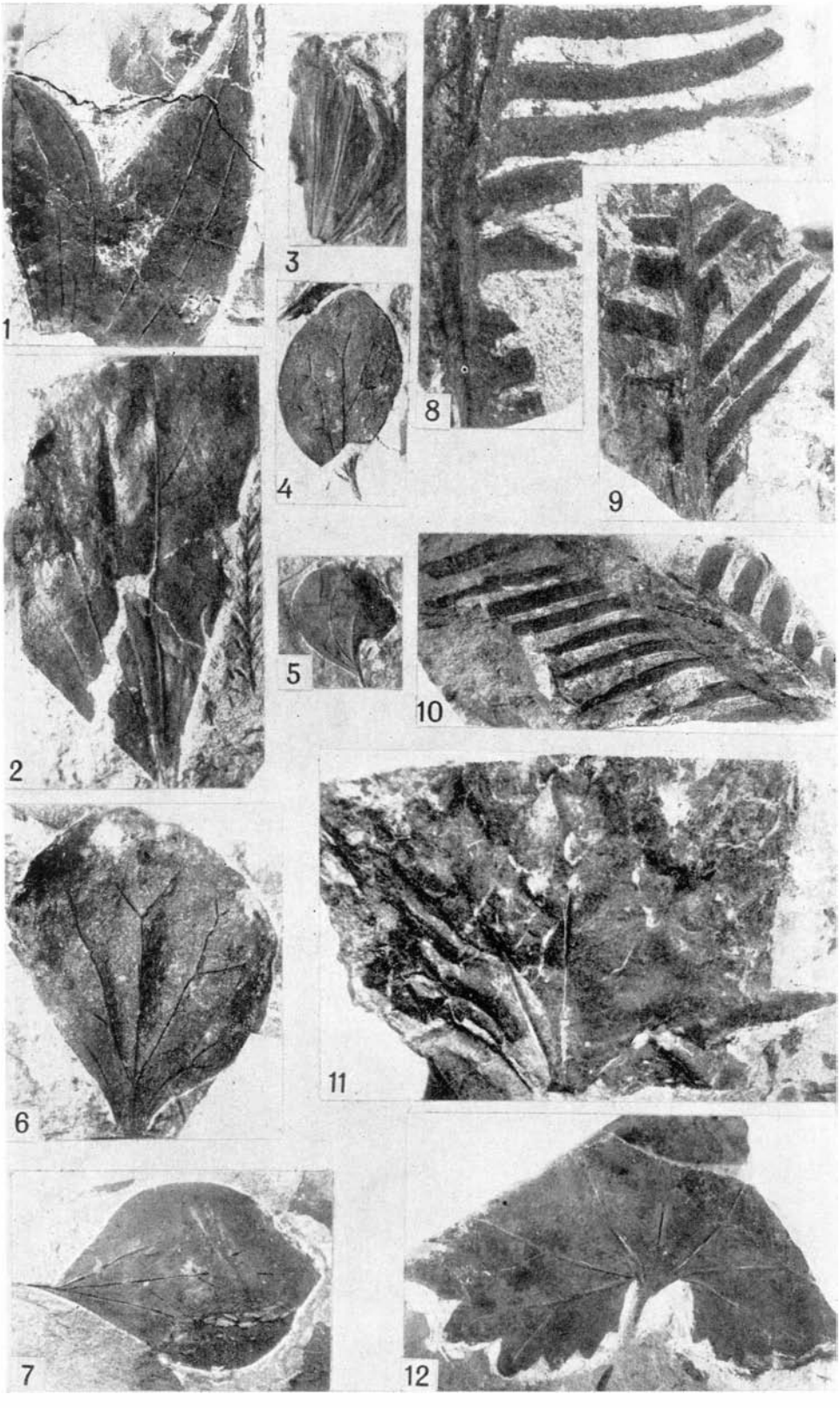
2

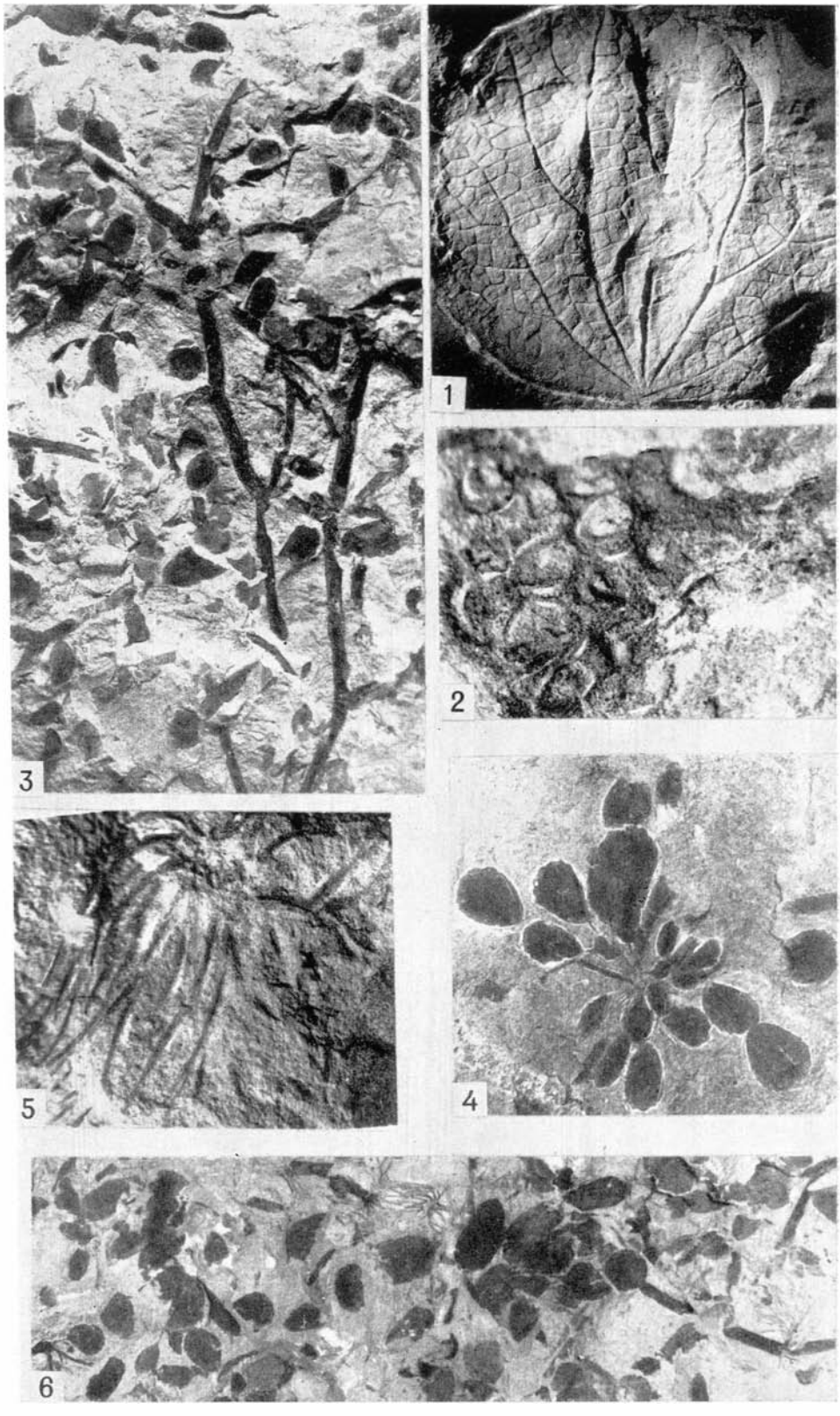

3

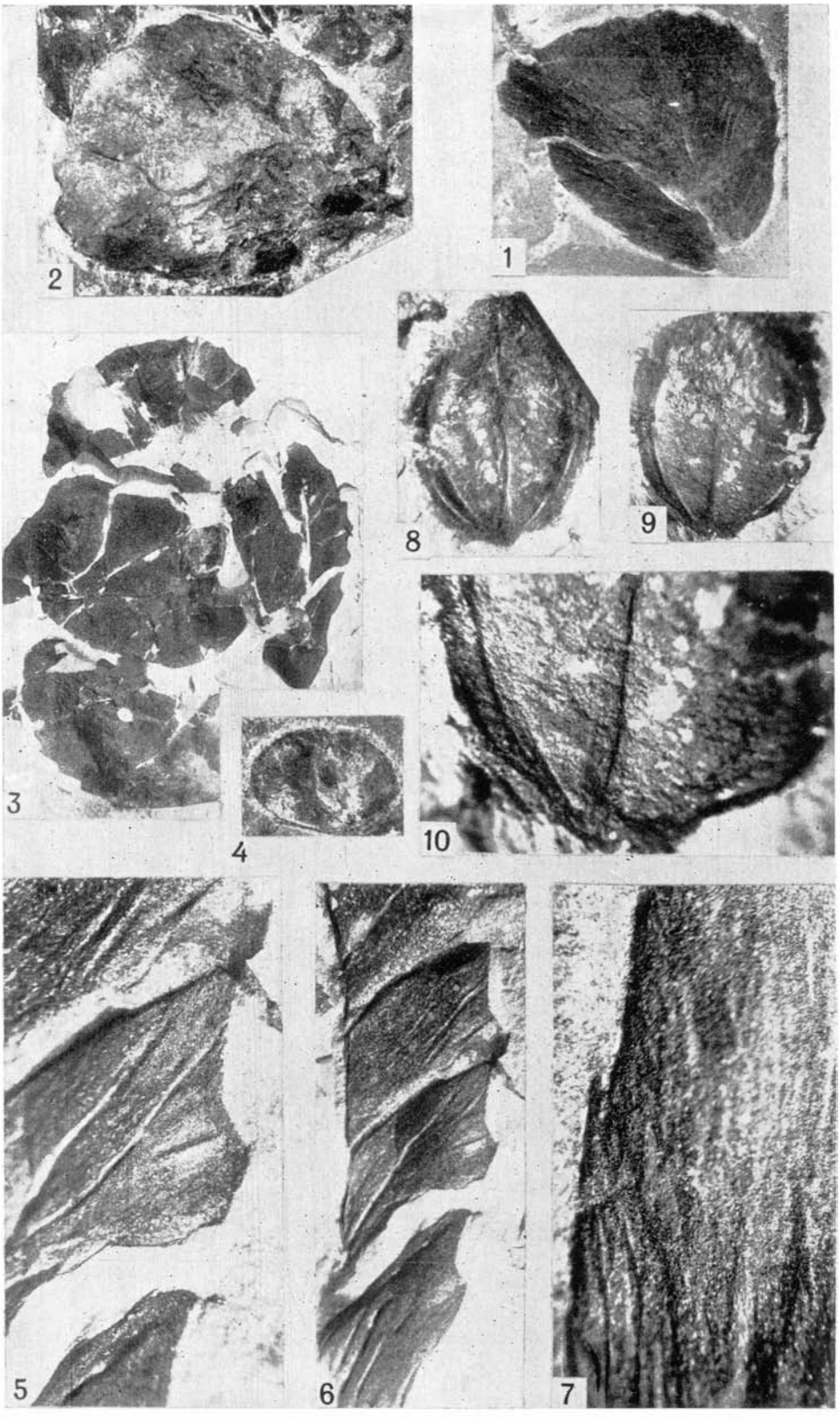

4

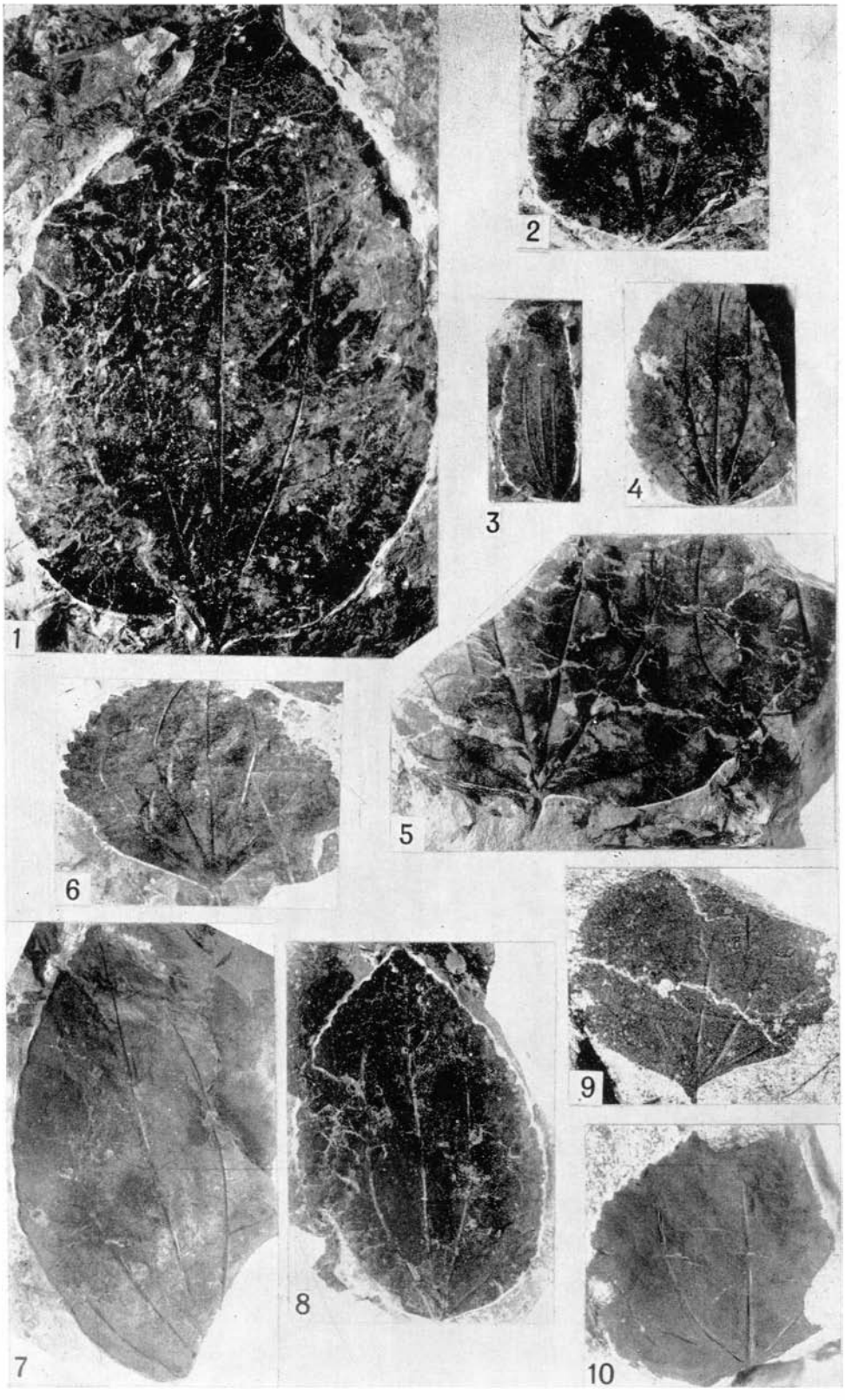
5


6


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12


1
2
3
4
5
6


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

1

2

3

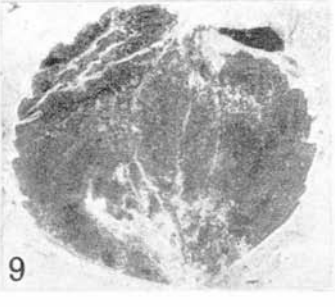
4

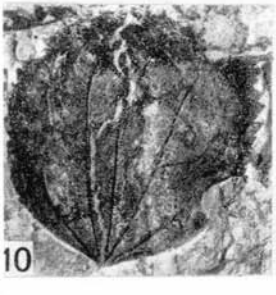
5

6

7

8

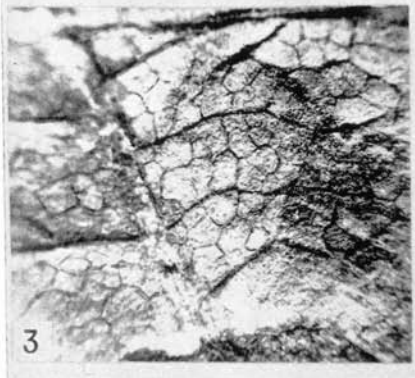

9


10

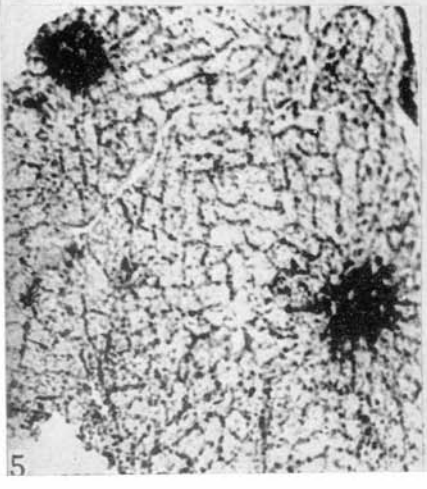
11

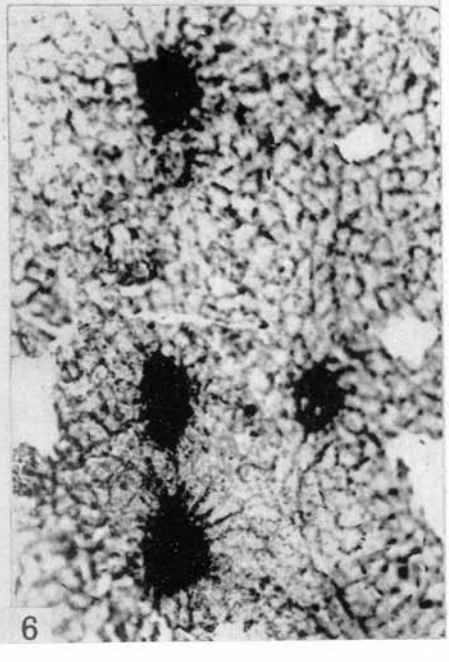
1

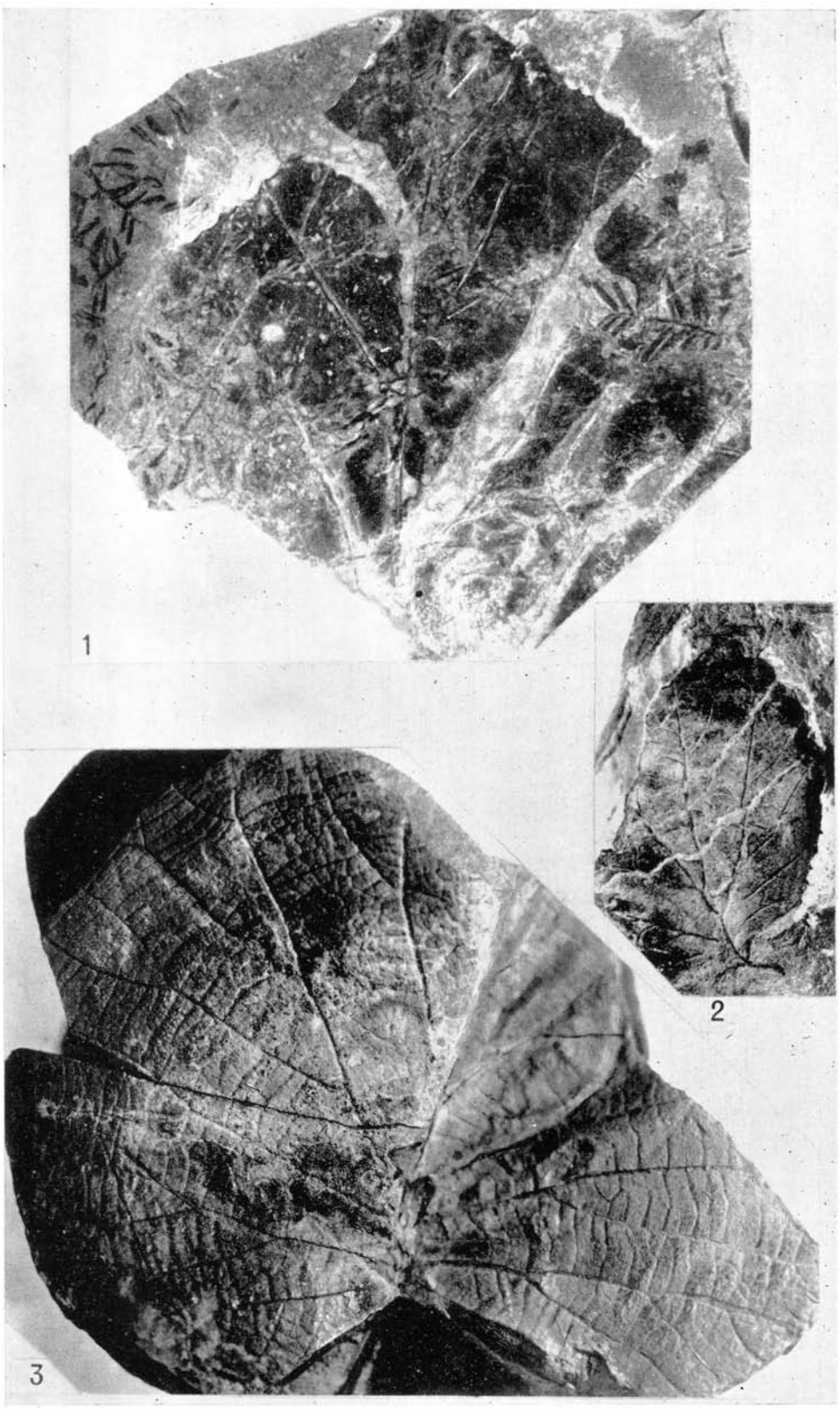
2

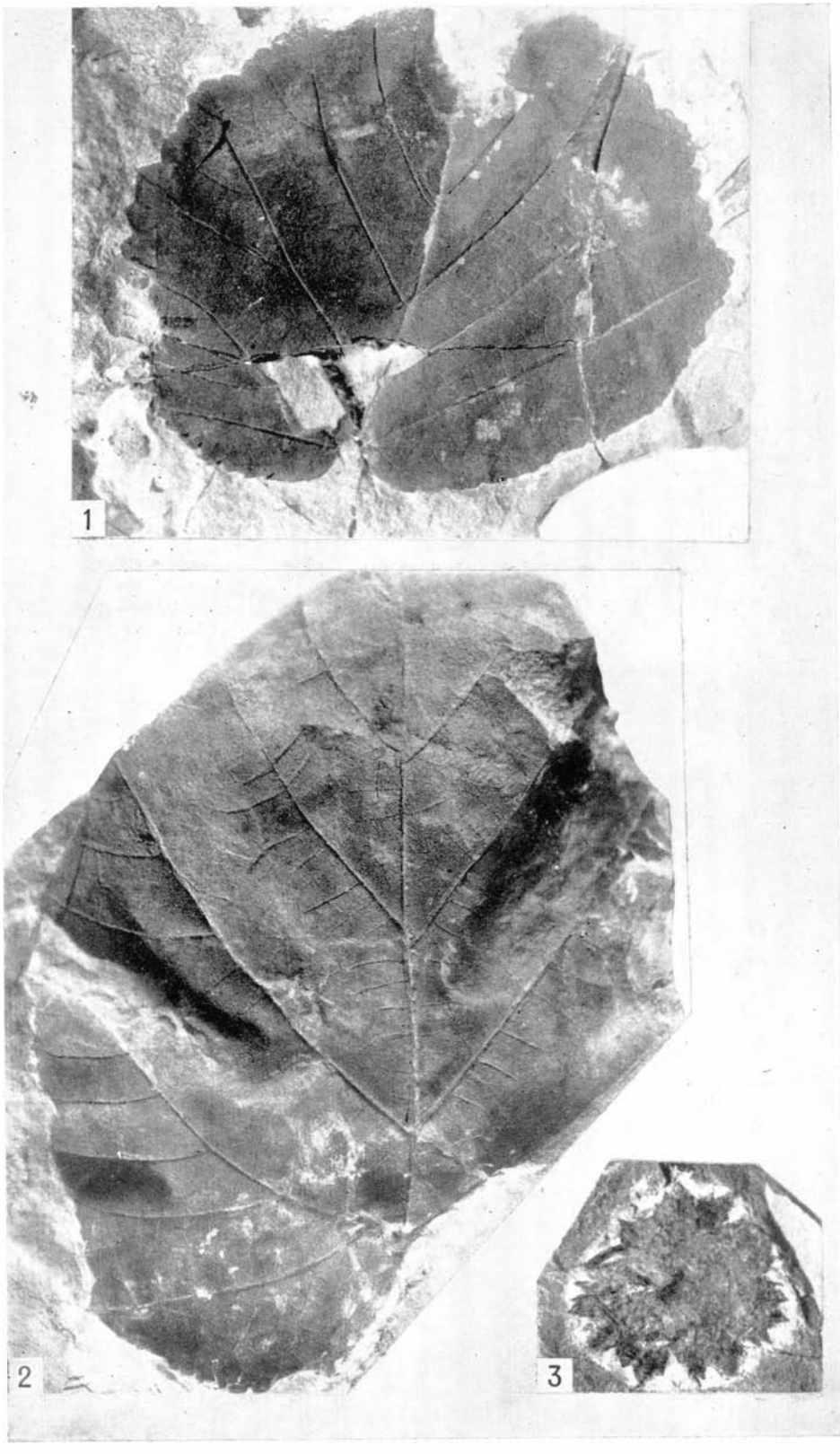

3

4


5

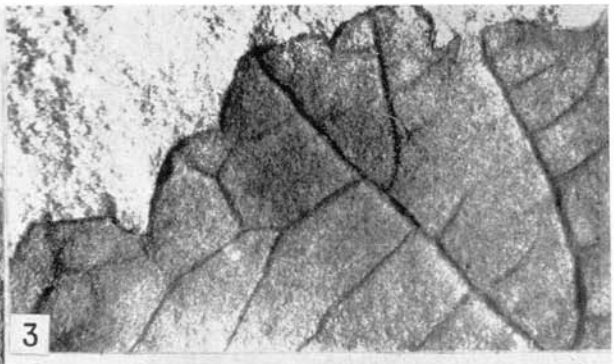

6

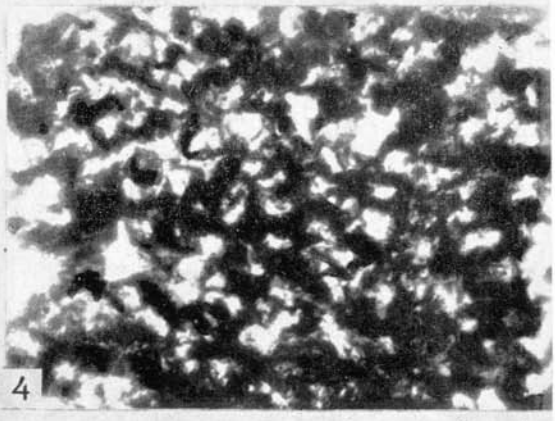

1
2
3


1
2
3

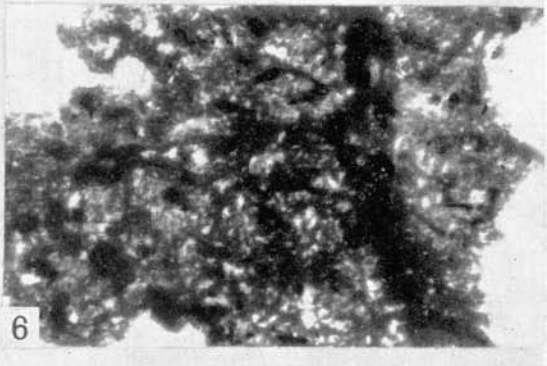
1

2


3

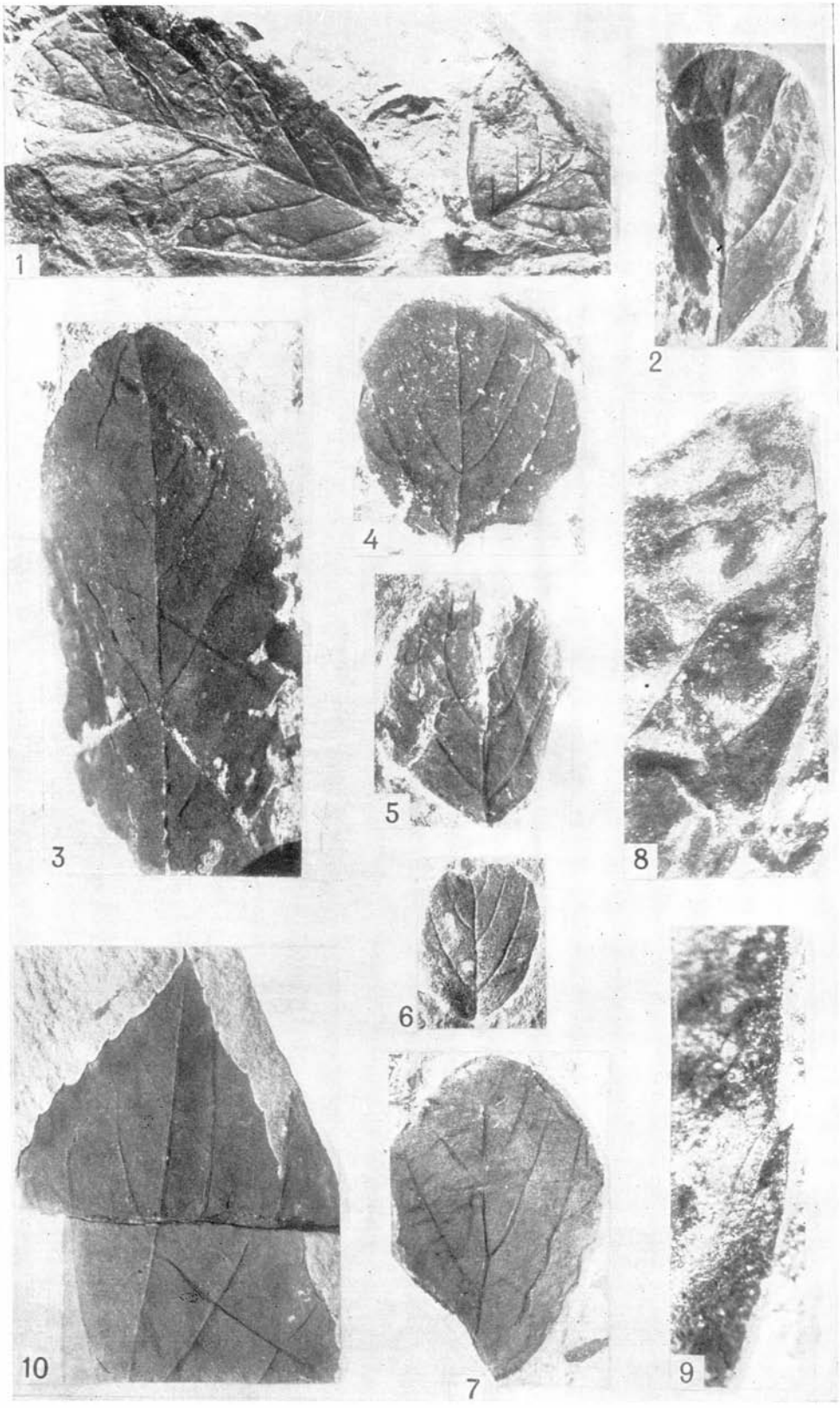

4

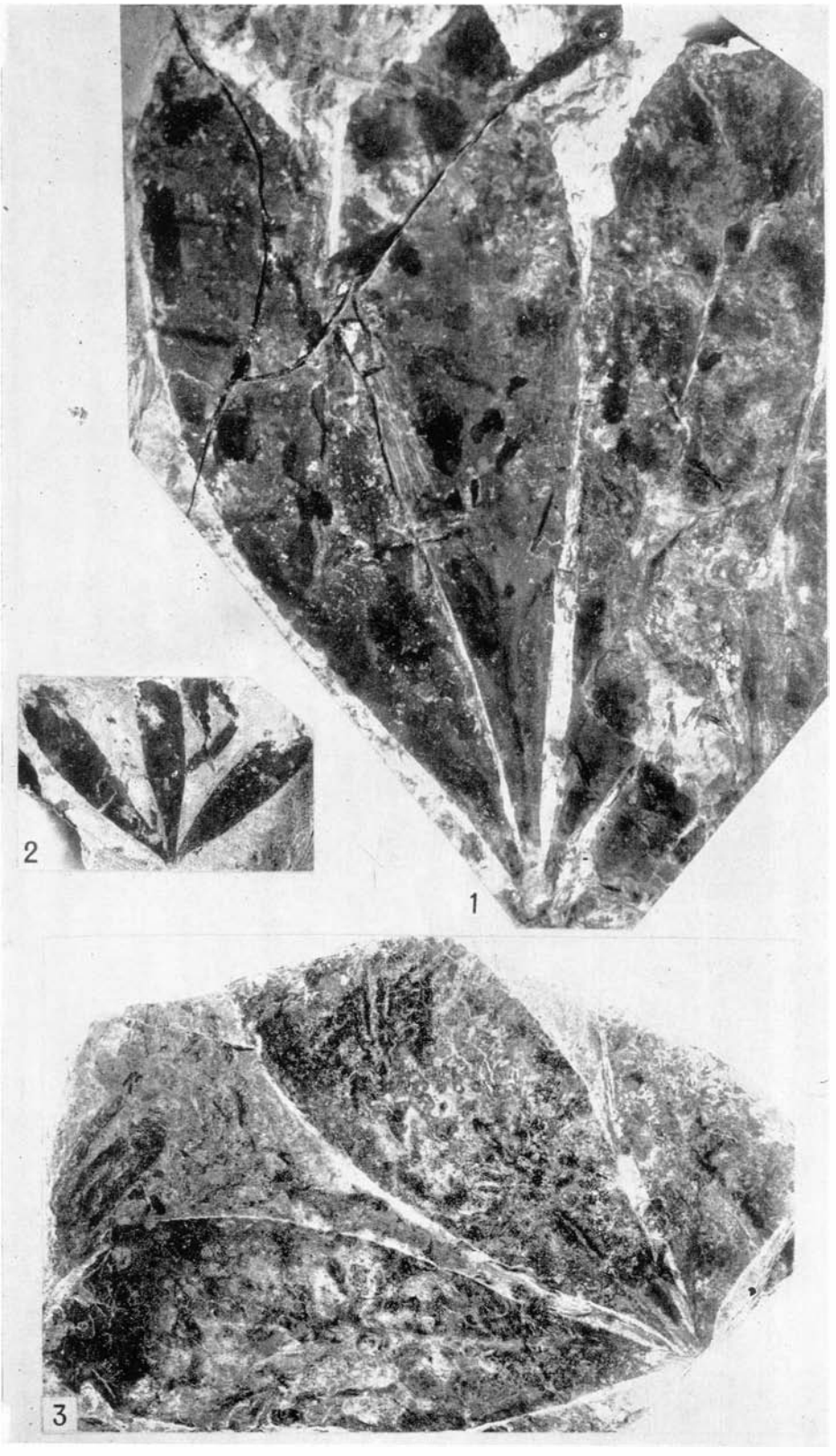
5


6

7

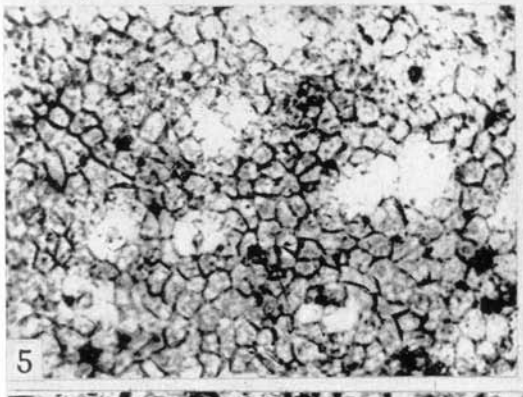
Таблица XXXIX

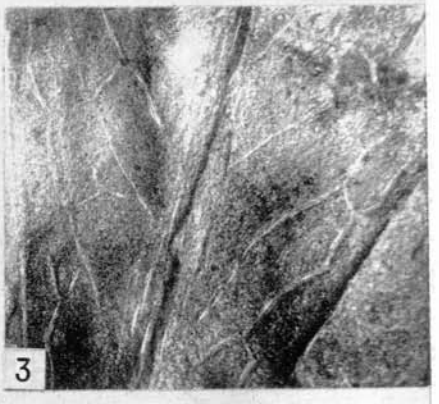


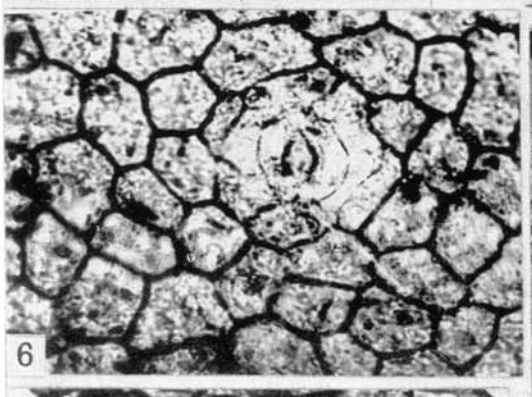

2
1
3

1

2

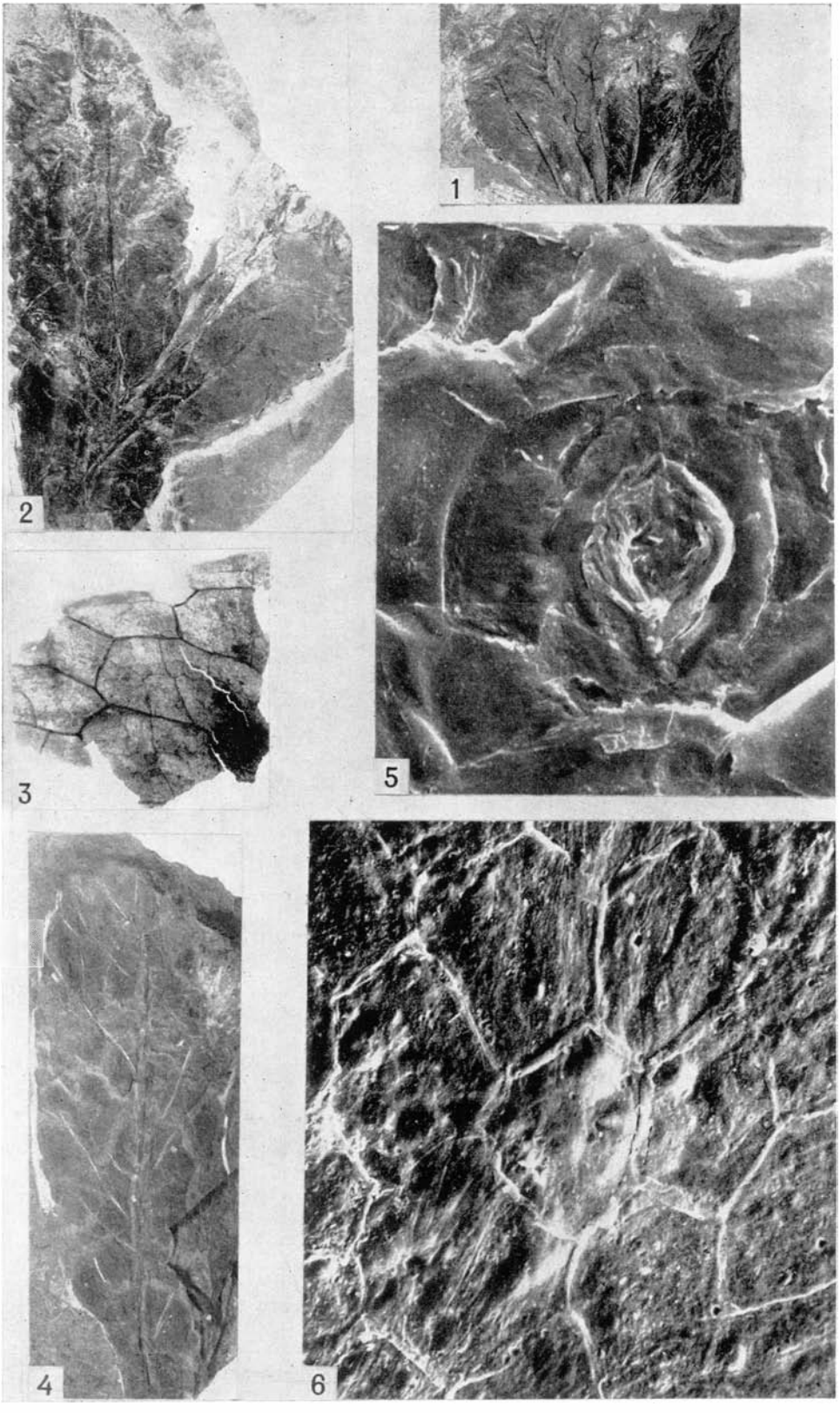

5

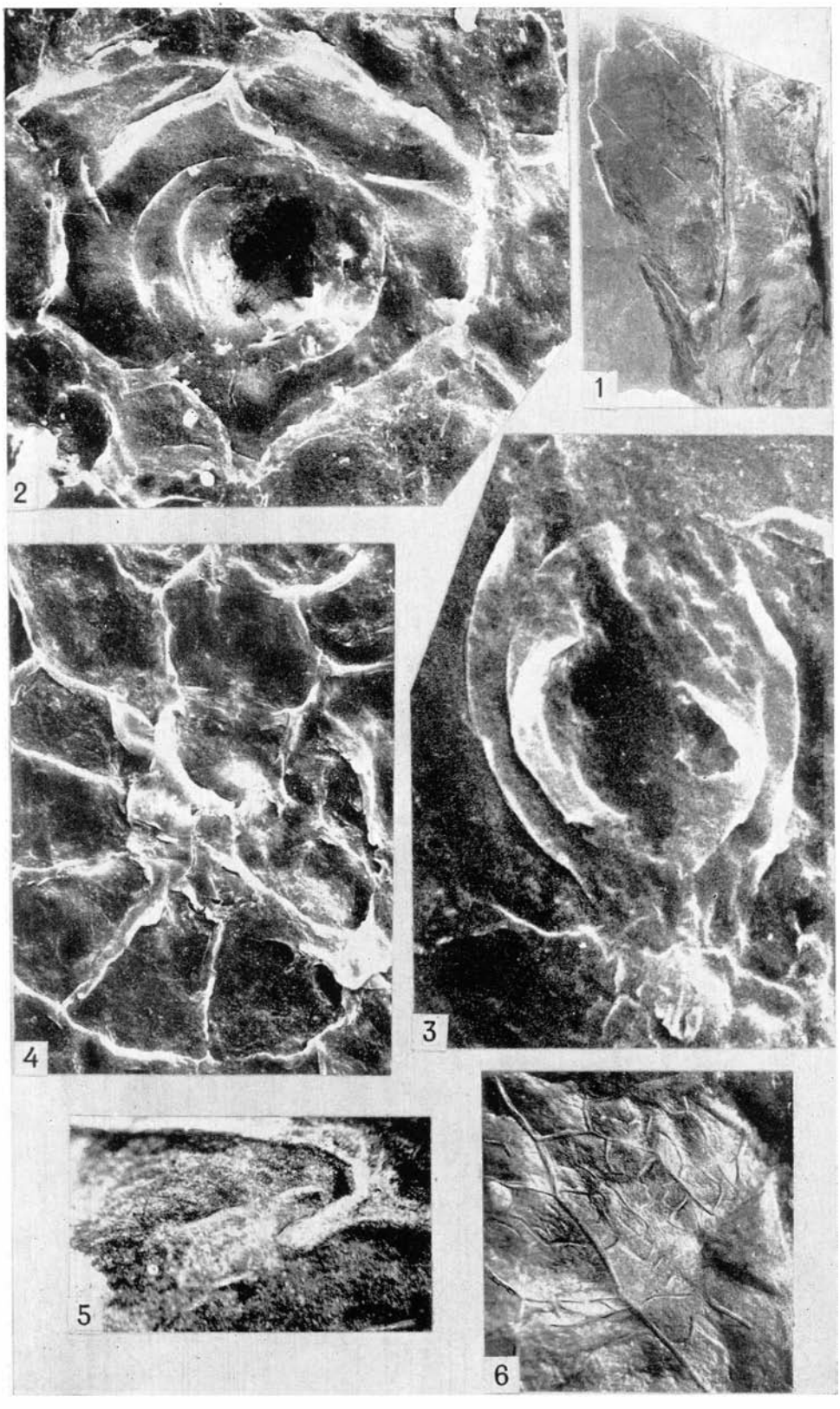

3


6

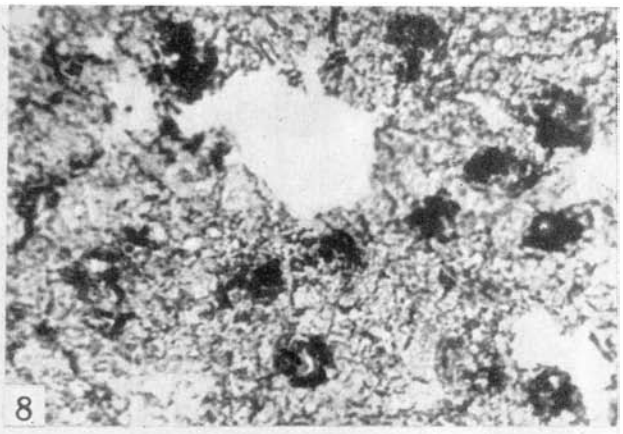
7

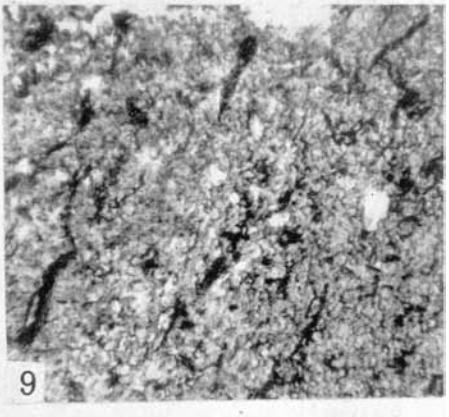
4


1
2
3
4
5
6


1
2
3
4
5
6

1


8


9

2

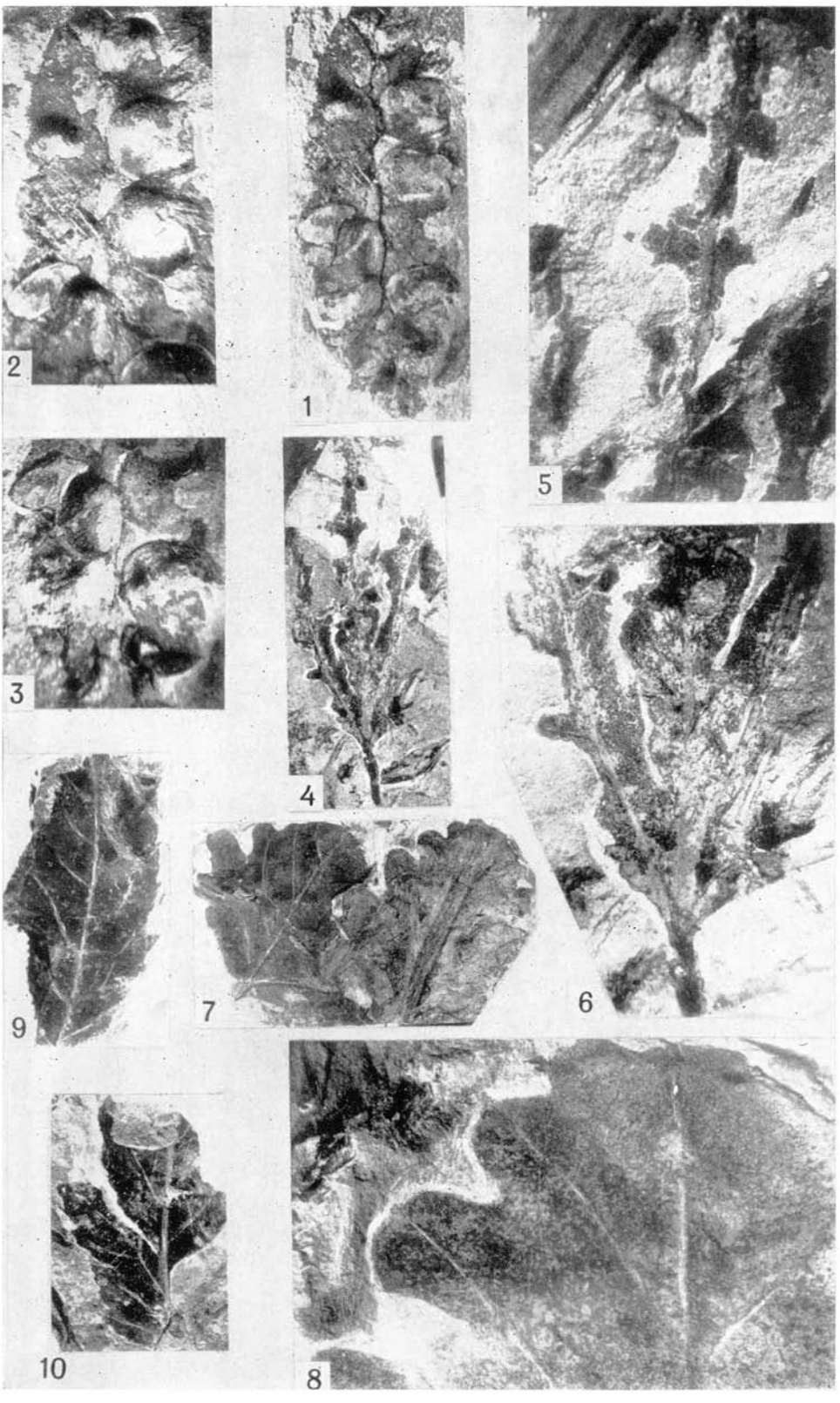
3

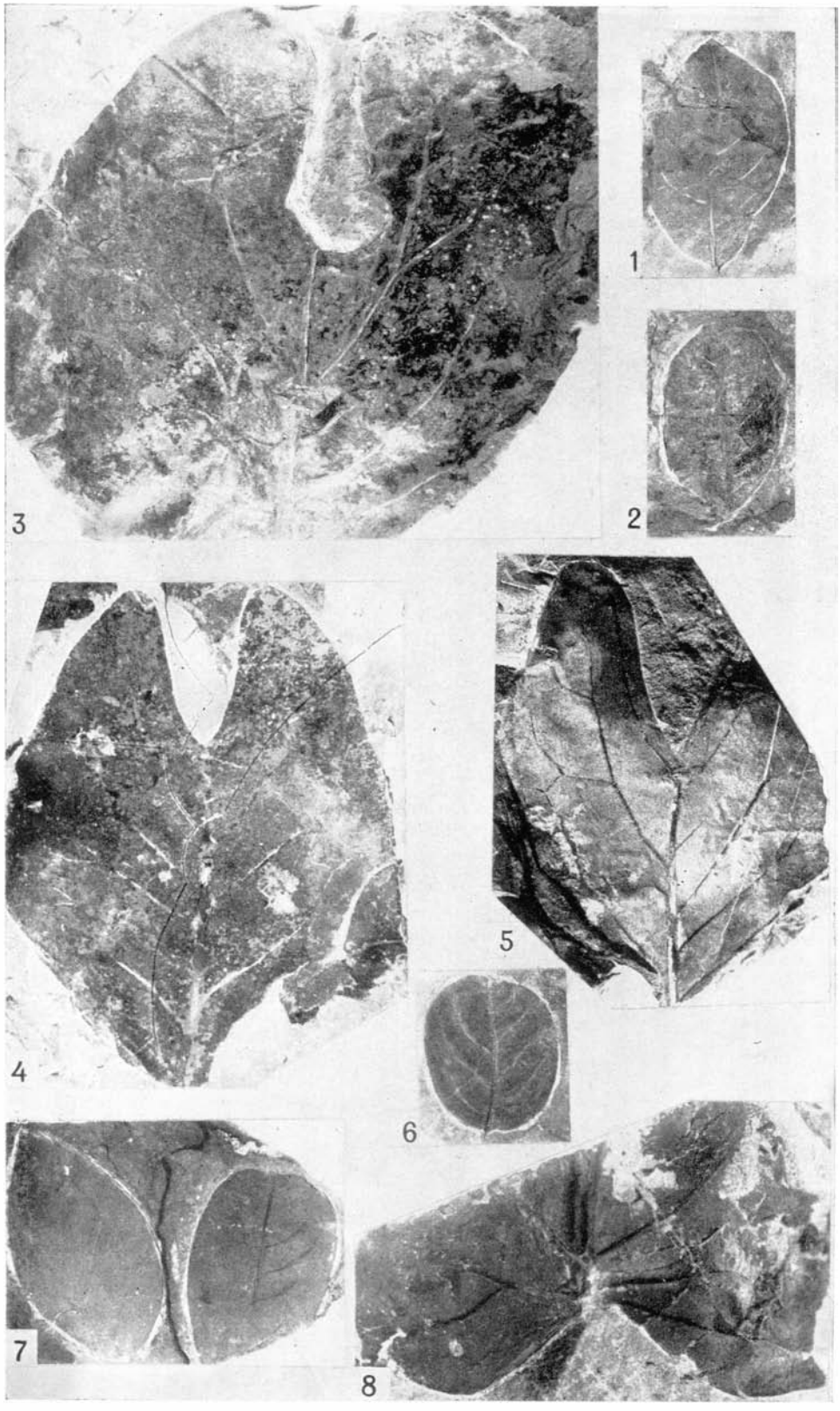
4

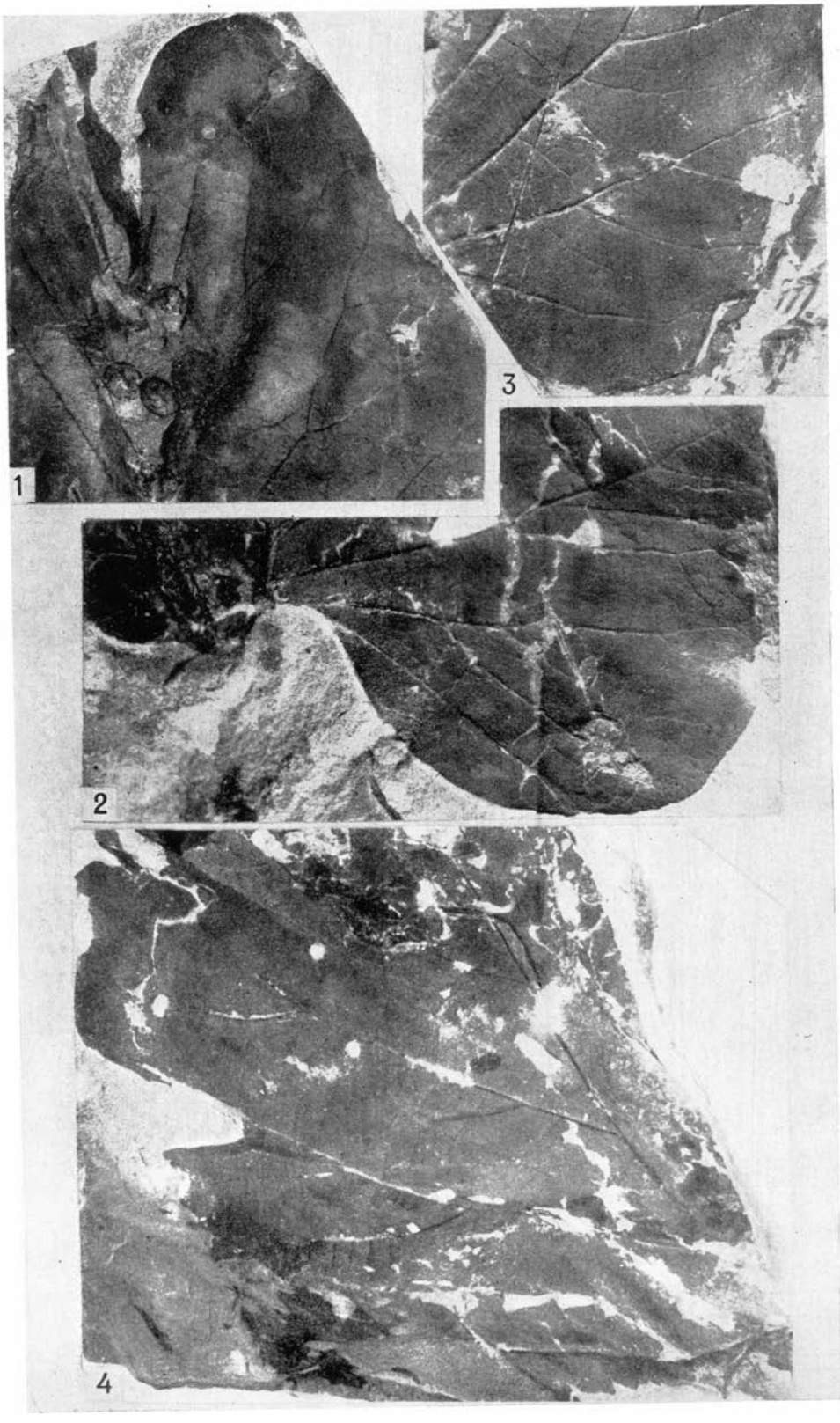
5

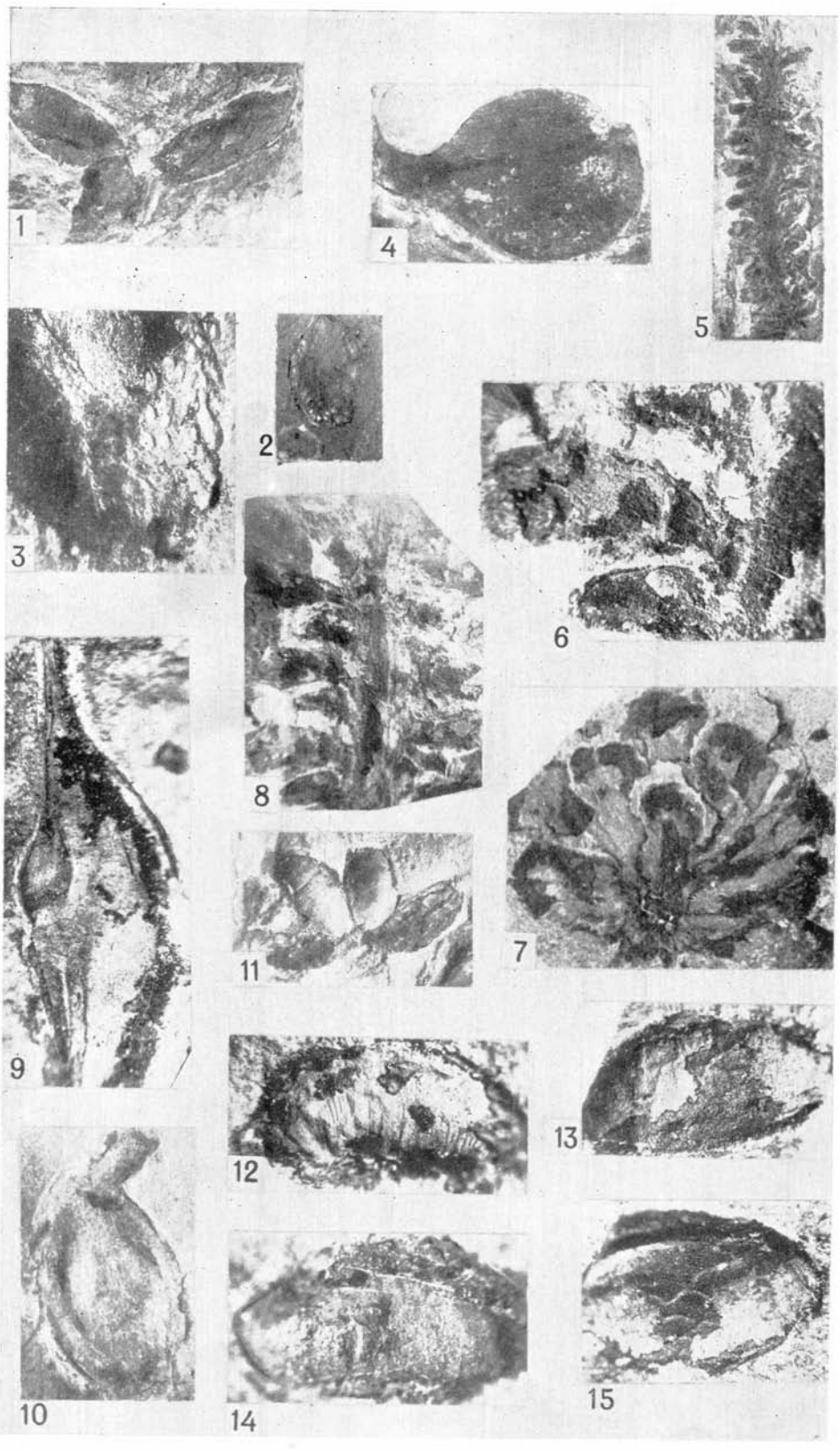
6

7


2
1
5
3
4
6
9
7
10
8


1
2
3
4
5
6
7
8


1
2
3
4


1
4
5
2
3
6
8
7
11
9
12
13
10
14
15

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

При перечислении номеров экземпляров их порядок соответствует нумерации фигур. Электронные микрографии обозначены СЭМ

Таблица I

Marchantites jimboi (Krysht.) Krysht. *1—3* — ветвящиеся слоевища, 308—204, 309—159, 309—1 (×1); *4* — участок слоевища, 309—1 (×3); *5* — просветленное слоевище, видны клетки эпидермиса и воздушные камеры, 309—1 (×180); *6*, *7* — воздушные камеры, 309—1 (×300); *8* — клетки возле края слоевища, 309—1 (×180)

Таблица II

Selaginella sp. *1* — участок побега, 308—619 (×6)

Osmunda corifolia sp. nov. *2* — верхушка пера, 330—308, голотип (×2); *3* — перышки из средней части пера, 330—332 (×1)

Osmunda macrophylla Penh. *4* — перышко, 327—329 (×1)

Cyathea sachalinensis (Krysht.) comb. nov. *5* — участок стерильного пера, 308—600 (×6)

Equisetites spp. *6* — участок стебля 313—264а (×2); *7*, *8* — корневища, 329—362, 329—397 (×2 и 1)

Таблица III

Anemia dicksoniana (Heer) comb. nov. *1* — фертильное перо, 322—64 (×1); *2—4* — участки того же пера, видны перышки с подвернутыми краями и отпечатки спорангиев (×3 и 6); *5* — стерильный лист, слева — *Cladophlebis frigida* (Heer) Sew., 338—78 (×1)

Таблица IV

Cyathea sachalinensis (Krysht.) comb. nov. *1* — часть стерильного листа, 318—777 (×1); *2*, *4*, *7* — стерильные перья, 308—648, 314—266 (×2), 324—430 (×1); *3*, *10* — фертильные перышки, 308—620, 312—289 (×1); *5*, *6* — фертильные перышки, видны сорусы с циатиформным индузием, 308—620 (×6); *8* — фертильные перышки, видны плаценты сорусов, 312—289 (×5); *9* — фертильные перышки с сорусами, 324—338 (×3); *11—13* — споры, 324—338 (×600)

Таблица V

Dicksonia mamiyai Krysht. *1*, *2* — фертильные листья, 314—267, 311—233 (×1); *3*, *5*, *8* — нередуцированные фертильные перышки, 313—281 (×3 и 6); *4* — перо с нередуцированными фертильными перышками, 304—102 (×1); *9*, *10* — споры, 313—281 (×600)

Dicksonia sp. *6*, *7* — части фертильного пера с редуцированной пластинкой перышек, сорусы с двустворчатым индузием, 506—624 (×6); *11* — спора, 506—624 (×600)

Таблица VI

Woodwardia sp. *1* — участок листа, 328а/313 (×2); *2* — фертильные перышки, видны сорусы, 328а—341 (×3); *3*, *4* — споры, 328а—341 (×600)

Onoclea glossopteroides (Daws.) comb. nov. *5*, *6* — перышки, 321—663 и 321—703 (×1); *6* — жилкование, 321—663 (×3)

Cladophlebis columbiana Dawson *8—10* — участки листьев, 328а—349, 328а—358, 328—371 (×2)

Таблица VII

Cladoplebis frigida (Heer) Sew. *1* — часть листа, 328—928 (×1); *2* — перо, 322—649 (×1); *3* — нижняя кутикула с устьицем (внизу) и основанием волоска, 308—555 (×400); *4*, *5* — клетки с извилистыми стенками, 308—555 (×180 и 400)

Sagenopteris microphylla sp. nov. *6* — основания волосков в безустьичной зоне, 308—496 (×400); *7—10* — устьица, 308—496 (×600); *10* — клетки верхнего эпидермиса с извилистыми стенками, 308—496 (×400)

Таблица VIII

Sagenopteris microphylla sp. nov. *1*, *2* — сложные листья, 308—532 (голотип), 308—592 (×2); *3—6* — листочки, 308—189, 308—563 (×1), 308—496, 308—488 (×3); *7*, *8* — нижний эпидермис, снято с различным наклоном препарата, 308—496 (СЭМ, ×600); *9* — устьице, вид изнутри, 308—496 (СЭМ, ×2800)

Таблица IX

Nilssonia serotina Heer *1* — сегментированный лист, 306—66 (×1); *2* — нижняя кутикула, ребристые стенки клеток, 306—539 (СЭМ, ×1100); *3* — устьичная щель, 306—539 (СЭМ, 3000); *4* — скопление цельных листьев, 313—264 (×1); *6* — клетки нижнего эпидермиса (×400); *7* — устьичная ямка, 306—539 (×400)

Nilssonia gibbsii (Newb.) Holl. *5* — часть листа, 330—292 (×1)

Таблица X

Cycas cretacea sp. nov. *1* — лист, 312—290, голотип (×1); *2* — характер кутинизации клеток верхнего эпидермиса, 312—290 (СЭМ, ×500); *3* — чередование рядов продольных и поперечных клеток на верхнем эпидермисе, 312—290 (×146); *4* — основание волоска, 312—290 (×395); *5*, *6* — устьица, кутинизация замыкающих клеток, 312—290 (СЭМ, ×1000)

Таблица XI

Cycas cretacea sp. nov. *1* — устьичная полоса, 312—290 (×146); *2—4* — устьица, 312—290 (×395); *5*, *6* — устьице, вид изнутри; кутикула побочных клеток заходит под утолщения замыкающих, 312—290 (СЭМ, ×1600)

Таблица XII

Gingkgoites transsenonicus sp. nov. *1* — двухлопастный лист, 304—10, голотип (×1); *3* — папиллы на нижнем эпидермисе, 304—10 (СЭМ, ×3100); *4* — основание волоска, 304—10 (СЭМ, ×1000); *5* — устьице, вид изнутри, 304—10 (СЭМ, 2000); *6* — неправильно сегментированный лист, 312—245 (×1)

Ginkgoites ex. gr. *adiantoides* (Ung.) Sew. *2* — лист с неглубоко надрезанным краем, 328—332 (×1)

Таблица XIII

Ginkgoites transsenonicus sp. nov. *1* — клетки верхнего эпидермиса, 304—10 (×180); *2* — устьице верхнего эпидермиса, 304—10 (×400); *3* — нижний эпидермис, 304—10 (×180); *4—6* — устьица, 304—10 (×400 и 600)

Allicospermum sp. *7*, *8* — семена, 308—641, 316—753, (×1, 5); *9* — кожура семени, видны два слоя кутикулы, 316—753 (×166); *10* — кожура семени, выходы железок, 316—753 (×166)

Таблица XIV

Araucaria pilosistoma sp. nov. *1—3* — отдельные листья, 308—594, 308—478, 308—500 (×3); *4* — скопления листьев, 308—609 (×1); *5* — верхушка побега, 308—496 (×3); *6*, *7* — побеги, 308—640 (голотип), 308—552 (×1, 5); *8—10* — листья, абаксиальная кутикула 305—594, 308—609, 308—548 (×12); *11—12* — расположение устьиц, 308—548 (×69)

Таблица XV

Araucaria pilosistoma sp. nov. *1* — устьица, вид снаружи, 308—548 (СЭМ, ×500); *2*, *5* — устьица с основаниями волосков, вид изнутри, 308—548 (СЭМ, ×1500); *3* — основание волоска с центральным тяжем, 308—548 (СЭМ, ×2500); *4* — устьице с папиллами, 308—548 (СЭМ, ×1500)

Таблица XVI

Araucaria pilosistoma sp. nov. *1* — собрание микростробилов, 308—618 (×2); *2* — микростробил, видны верхушки микроспорофиллов и пыльцевые мешки, 308—618 (×6); *3* — шишечная чешуя, 308—317 (×3); *4* — основание мегастробила с периконом, 313—264 (×2); *5* — часть того же мегастробила, видны семезачатки (×6); *6* — устьица, 308—548 (СЭМ, ×400); *7* — замыкающие клетки с обрамляющей их кутикулой побочных клеток, вид изнутри, 308—548 (СЭМ, ×1500); *8* — замыкающие клетки с нависающим над ними основанием волоска, 308—548 (СЭМ, ×1500)

Таблица XVII

Sequoia reichenbachii (Gein.) Heer *1—9* — изменчивость листьев, побеги на фиг. 4, шишками, 306—549, 307—465, 309—151, 307—9, 308—646, 308—616а, 305—77, —589, 315—284 (×1); *10* — побеги, сохранившиеся вместе с раковинами моллюс- (внизу слева), 349—1 (×2); *11* — характерная ассоциация *Sequoia* и *Araliaephyllum*, —510 (×1)

Таблица XVIII

Sequoia reichenbachii (Gein.) Heer *1* — ряд устьиц, 308—589 (СЭМ, ×800); *2*, *3* — ица, 308—589 (СЭМ, ×2200); *4* — клетки с бугорками на внутренней стороне ку- улы (СЭМ, ×1800); *5* — клетки, заполненные смолой, 308—589 (СЭМ, ×1500)

Таблица XIX

Sequoia reichenbachii (Gein.) Heer *1* — абаксиальная кутикула чешуевидного га, 308—589 (×180); *2* — тот же препарат, устьица (×400); *3* — нижняя кутикула ациального листа с рядами устьиц, экз. 315—284 (×180); *4* — тот же препарат, ица (×400)
Cupressinocladus cretaceus (Heer). Sew. *5—8* — абаксиальная кутикула с устьицами, ки безустьичной зоны видны на фиг. 6, экз. 308—547 (×400)

Таблица XX

Sequoia reichenbachii (Gein.) Heer *1* — микростробил, 312—243а (×3); *2*, *3* — и того же микростробила (×6); *4*, *5* — мегастробилы, 308—597, 307—4 (×3); чешуя с кальцитовыми ядрами семян, 308—170 (×6); *7—9* — отдельные чешуи стробилов, 308—631, 308—599 (×2 и 6); *12* — семя, 312—288 (×6)
Taxodiaceaepollenites cf. *distichiforme* (Simp.) S. K. Srivastava *10*, *11* — пыльцевые а, 308—600 (СЭМ, ×5000)

Таблица XXI

Glyptostrobus comoxensis Bell. *1*, *2* — побеги 304—101, 304—92 (×2); *3*, *4* — собра- микростробилов, 316—754, 316—805 (×3); *5* — мегастробил, 304—104 (×1, 5); чешуи того же мегастробила (×3)
Glyptostrobus nordenskioldii (Heer) R. Brown *7—9* — собрания микростробилов, -363, 329—386 (×1 и 2); *10* — побеги и микростробилы, 329—330 (×1)
Elatocladus sp. *11* — побег, 330—380 (×1)

Таблица XXII

Metasequoia occidentalis (Newb.) Chaney *1* — участок побега, заметно нарушение отивного расположения листьев, 330—321 (×3); *2* — скопление веточек, 328— (×1); *3* — побег вместе с листом *Corylites*, 330—321 (×1)
Parataxodium intermedium (Holl.) comb. nov. *4—6* — побеги, 324—331, 324—425, -405 (×1)

Таблица XXIII

Cupressinocladus cretaceus (Heer) Sew. *1*, *2* — ветвящийся побег, 308—547 (×2 и 3); участок того же побега (×6); *4* — побег с более длинными конечными веточками, -203 (×1); *5* — устьице, 308—547 (СЭМ, ×1500); *6* — клетки безустьичной зоны олщениями на периклинальных стенках, вид изнутри, 308—547 (СЭМ, 1500)

Таблица XXIV

Protophyllocladus sachalinensis (Krysht. et Baik.) sp. nov. *1—4*, *6*, *7* — различные ы филлокладиев, 308—495, 308—637, 312—239, 312—249, 318—795, 308—591 ; *5* — филлокладий с краевыми зубчиками, 308—612 (×2); *8* — кутикулярный ы с переплетающимися жилками, 308—600 (×12); *9* — расположение устьиц, -600 (×70)

Таблица XXV

Protophyllocladus sachalinensis (Krysht. et Baik.) comb. nov. *1*, *2* — устьица, изнутри, замыкающие клетки не сохранились, 308—600 (СЭМ, ×3000 и 1800); — устьичная ямка, вид снаружи, 308—600 (СЭМ, ×3000); *5* — замыкающие ки, 308—600 (СЭМ, 3000); *6* — разница в кутинизации побочной (слева) и неспе- изированной клеток, 308—600 (СЭМ, ×4500)

Таблица XXVI

Laurophyllum sakhalinense Krassil. *1*, *2* — листья 312—243 (голотип), 312—237 (×1); *3* — железка, 312—243 (×395); *4*, *5* — устьица и волоски, 312—243, (×395); *6* — секреторная клетка с основаниями двух волосков, вид изнутри, 312—243 (СЭМ, ×3100); *7* — пучок волосков, 312—243 (СЭМ, ×3000); *8* — железка, 312—243 (СЭМ, ×1600)

Таблица XXVII

Magnoliaephyllum magnificum (Daws.) Krassil. *1—5* — отпечатки листьев, 321—731, 321—6, 321—680, 338—81, 328—372 (×1); *6* — жилкование, 321—680 (×6)

Таблица XXVIII

Araliaephyllum polevoi (Krysht.) Krassil. *1—4* — листья, 308—643, 309—148, 308—193, 308—198 (×1); *5*, *6* — верхний эпидермис, 308—198 (×146); *7* — устьице, 308—198 (×395); *8* — железка, 308—198 (×395)

Таблица XXIX

Araliaephyllum polevoi (Krysht.) Krassil. *1* — жилкование в районе синуса, 308—556 (×3); *2* — жилкование средней лопасти 308—556 (×3); *3* — железка, 308—198 (СЭМ, ×1500); *4* — устьице, одна из побочных клеток утолщена, 308—198 (СЭМ, ×2000); *5* — замыкающие клетки 308—193 (СЭМ, ×3000); *6* — устьице и основание волоска, 308—193 (СЭМ, ×1600)

Таблица XXX

Macclintockia kanei (Heer) Sew. et Conw. *1—3* — неполные листья, 329—423, 329—351, 328—359 (×1)

Cocculophyllum furcinerve sp. nov. *4—7* — различные формы листовой пластинки, 330—900а, 330—900б, 330—354, 330—900, голотип (×1)

Pterophyllum cf. *validum* Holl. *8*, *9* — фрагменты перистых листьев, 329—369, 329—390 (×1, 5 и 1); *10* — основания листа с толстым рахисом, 329—364 (×1)

Menispermites sachalinensis Krysht. *11* — неполный лист с узкими краевыми лопастями, 307—5 (×2)

Cissites sp. cf. *Vitis cretacea* Vachr. *12* — основание листа, 309—178 (×1)

Таблица XXXI

Menispermites favosus sp. nov. *1* — почти полный лист, 330—377, голотип (×1)

Nymphaeaceae gen. et sp. indet. *2* — ризом с листовыми рубцами, 311—229 (×6)

Quereuxia angulata (Lesq.) Krysht. *3*, *4*, *6* — стебли с мутовками листьев и корней 310—260, 318—764, 310—257 (×1); *5* — вильчато ветвящиеся корни, 310—257 (×6)

Таблица XXXII

Jonquieria vachrameevii sp. nov. *1*, *2*, *4* — листья, 519а—234 (голотип), 519а—229, 519а—232 (×2); *3* — скопление листьев, 519а—235 (×1); *5—7* — краевые зубчики, 519а—235, 519а—234 (×3)

Potamogetophyllum parvum sp. nov. *8*, *9* — листья, 325—394 (голотип), 325—393 (×3); *10* — основание листа, 325—394 (×6)

Таблица XXXIII

Trochodendroides sachalinensis (Krysht.) Krysht. *1—8* — изменчивость листьев, 308—639, 308—527, 308—551, 308—556, 308—557, 308—526, 308—614, 308—18

Trochodendroides arctica (Heer) Berry *9*, *10* — листья с цельным и пильчатым краем, 329—386, 329—391 (×1)

Таблица XXXIV

Trochodendroides sachalinensis (Krysht.) Krysht. *1*, *2*, *4* — краевые зубчики, 308—550 (×3 и 6); *3* — жилкование, 308—18 (×3); *5* — краевые зубчики, 312—294 (×3); *6* — верхушка мелкого листа, 308—19 (×6); *7—9* — мелкие листья, 308—19, 308—509, 308—529 (×3); *10* — овальный лист, 308—550 (×1); *11* — лист с супрабазальными жилками, 312—294 (×1)

Таблица XXXV

Protophyllum schmidtianum (Heer) comb. nov. *1* — почти полный лист, 318—775 (×1); *2* — краевые зубчики, 316—773 (×3); *3*, *4* — жилкование, 307—494, 316—773 (×3); *5*, *6* — верхняя кутикула с выходами железок, 307—586 (×146)

Таблица XXXVI

Protophyllum schmidtianum (Heer) comb. nov. *1* — верхушка листа вместе с побегом *Sequoia*, 307—470 (×1); *2* — основание листа, 307—586

Protophyllum leconteanum Lesq. *3* — неполный лист, 336—74 (×1)

Таблица XXXVII

Corylites protoinsignis sp. nov. *1*, *2* — листья, 330—424 (голотип), 330—904 (×1); *3* — обвертка, 328—319 (×2)

Таблица XXXVIII

Corylites protoinsignis sp. nov. *1*, *2* — мелкие листья со слабо выраженной лопастностью, 326—413, 330—307 (×1); *3* — краевые зубчики, 330—424 (×3); *4* — инкрустированная фитолейма, видны клетки и основания волосков (?), 330—324 (×166)

Alnites protoschmalhausenii sp. nov. *5*, *6* — инкрустированная фитолейма, видны волоски, 329—441 (×70)

Graminophyllum sp. *7* — отпечатки линейных листьев, 308—626 (×2)

Таблица XXXIX

Alnites protoschmalhausenii sp. nov. *1—7* — различные формы листа, 329—441 (голотип), 328—428, 329—330, 329—324, 329—306, 328—318, 329—378 (×1); *8*, *9* — краевые зубчики, 328—428 (×3)

Alnites cf. *preantiqua* (Daws.) Bell *10* — верхушка листа, 328—345 (×1)

Таблица XL

Debeya tikhonovichii (Krysht.) Krassil. *1—3* — сложные листья, 308—644, 308—589а, 308—619 (×1)

Таблица XLI

Debeya tikhonovichii (Krysht.) Krassil. *1*, *2* — сложные листья, 309—182, 308—561 (×1); *3* — жилкование, 308—592 (×3); *4* — трехлопастный лист, 308—542 (×1); *5* — расположение устьиц, 308—561 (×146); *6*, *7* — устьица, 308—561 (×395)

Таблица XLII

Debeya pachyderma sp. nov. *1* — часть сложного листа, видны четыре листочка, 321—669 (×1); *2* — раздвоенный листочек, 321—689 (×2); *3* — деталь жилкования, 306—516 (×6); *4* — листочек, 321—732, голотип (×1); *5* — устьице, вид изнутри, 345—158 (СЭМ, ×1200); *6* — клетки верхнего эпидермиса (СЭМ, ×1200)

Таблица XLIII

Debeya pachyderma sp. nov. *1* — часть листочка, 321—730 (×2); *2*, *3* — устьица, видны утолщения замыкающих клеток, 345—158 (СЭМ, ×3000); *4* — основание волоска на нижнем эпидермисе, 345—158 (СЭМ, ×2000); *5* — краевой зубчик, 321—732 (×6); *6* — деталь жилкования, 321—665 (×6)

Таблица XLIV

Myricaephyllum yokoyamae (Krysht.) Krassil. *1—7* — листья, 318—798, 345—162, 318—787, 345—161, 323—739, 318—759, 345—160 (×1); *8*, *9* — основания и отдельные ветви волосков, 318—798 (×146)

Таблица XLV

Magnoliaestrobus sp. *1—3* — плод с раскрывшимися плодиками, видны слепки семян, 312—328 (×2 и 3);

Mgatschia lobata gen. et sp. nov. *4* — пальчаторассеченный лист, 308—532а, голотип (×1, 5); *5*, *6* — части того же листа, 308—532а (×3)

Hollickia quercifolia (Holl.) comb. nov. *7* — два листочка, 338—50 (×1); *8* — часть листочка, видны железки на концах лопастей, 338—50 (×3)

Hollickia sp. *9* — отдельный листочек 306—65 (×1); *10* — верхушка листа, 306—63 (×1)

Таблица XLVI

Dalbergites simplex (Newb.) Sew. *1*, *2*, *6*, *7* — листочки 317—772, 317—774, 317—778, 348—44 (×1)

Liriophyllum sachalinense Krysht. *3—5*, *8* — отпечатки двухлопастных листочков, 309—153, 309—174, 308—205, 330—309 (×1, фиг. 5×$^{2}/_{3}$)

Таблица XLVII

Liriophyllum sachalinense Krysht. *1* — верхушка листочка с галлами, 330—317 (×1); *2*, *3* — основание и край листочка, 330—901 (×1)

Platanus (*Credneria*) *heeri* Lesq., *4* — часть листа, 330—314 (×1)

Таблица XLVIII

Trochodendrocarpus sp. *1* — плоды, 308—596 (×1)

? *Celtis* sp. *2*, *3* — эндокарп с ячеистой поверхностью, 325—415 (×1, 5 и 6)

Неклассифицированные плодоношения *4*, *10* — плоды с отогнутым носиком (Cyperaceae?), 308—644, 313—294 (×6); *5—7* — ось со спирально расположенными плодами, 308—630 (×1 и 2); *8* — околоцветник со спиральными листочками, найден вместе с *Quereuxia*, 311—324 (×3); *9* — плодик с длинным стилодием, найден вместе с *Mgatschia*, 308—532а (×6)

Carpolithes karatascheensis Vachr. *11* — мутовка плодов, 309—160 (×3); *12—15* — отдельные плоды, видна поверхность гнезда с поперечной штриховкой и участки стенки с ячеистой скульптурой, 307—451а, 307—7, 307—12, 307—451б (×6)

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 5
История изучения 7
Местонахождения 10
Методика 16
Стратиграфия 17
Систематика и филогения . . . 32
Палеоэкология 66
Палеофитогеография 71
Развитие меловых флор Тихоокеанского пояса 78
Мезозой и «мезофит» 85
Описание видов 88
Marchantiales 88
Lycopodiales 88
Equisetales 89
Filicales 89
Cyatoniales 93
Nilssoniales 94
Cycadales 95
Bennettitales 96
Ginkgoales 96
Coniferales 98
Monocotyledones 104
Dicotyledones 105
Заключение 121
Литература 124
Объяснение к таблицам 177

CONTENTS

Preface 5
History of investigation . . . 7
Localities 10
Methods 16
Stratigraphy 17
Systematics and phylogeny . . 32
Palaeoecology 66
Palaeophytogeography 71
Evolution of the Cretaeous floras of the circum—Pacific belt 78
Mesozoic and «mesophytic» . . . 85
Description of species 88
Marchantiales 88
Lycopodiales 88
Equisetales 89
Filicales 89
Caytoniales 93
Nilssoniales 94
Cycadales 95
Bennettitales 96
Ginkgoales 96
Coniferales 98
Monocotyledones . . . 104
Dicotyledones 105
Conclusion 121
References 124
Explanation of plates 177

ВАЛЕНТИН АБРАМОВИЧ КРАСИЛОВ

МЕЛОВАЯ ФЛОРА САХАЛИНА

Утверждено к печати Биолого-почвенным институтом
Дальневосточного научного центра Академии наук СССР

Редактор издательства В. Х. Марусич
Художник Л. Г. Прохоров
Художественный редактор И. Нестерова
Технический редактор Т. Д. Панасюк
Корректоры Н. Г. Васильева, Г. Н. Лащ

ИБ № 16385

Сдано в набор 11.01.79. Подписано к печати 12.06.79.
Т-13001. Формат 70×108¹/₁₆. Бумага типографская № 2.
Гарнитура обыкновенная. Печать высокая.
Усл. печ. л. 16.1. Уч.-изд. л. 16,5. Тираж 1250 экз. Тип. зак. 47

Цена 2 р. 20 к.

Издательство «Наука»
117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90

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